

УДК 595.7, 591.47, 575.8, 577.353, 533.6.04, 533.69.04

ВЛИЯНИЕ МИНИАТЮРИЗАЦИИ НА СТРОЕНИЕ КРЫЛЬЕВ И МЕХАНИКУ ПОЛЕТА НАСЕКОМЫХ

© 2021 г. Н. А. Лапина,* С. Э. Фарисенков,** П. Н. Петров,***
А. А. Полилов****

Кафедра энтомологии, биологический факультет, Московский государственный университет
имени М. В. Ломоносова

Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Москва, 119234 Россия

*e-mail: nnadlappa@gmail.com

**e-mail: farisenkov@entomology.bio.msu.ru

***e-mail: tinmonument@gmail.com

****e-mail: polilov@gmail.com

Поступила в редакцию 10.07.2021 г.

После доработки 16.07.2021 г.

Принята к публикации 16.07.2021 г.

Миниатюризация – одна из основных тенденций в эволюции крылатых насекомых (Pterygota), во многих группах которых независимо возникали миниатюрные формы, по размерам тела сравнимые с одноклеточными протистами. Микронасекомые обладают способностью к активному полету, механика которого существенно отличается от таковой у более крупных представителей родственных групп. Многие миниатюрные насекомые конвергентно приобрели перистое строение крыльев: узкая крыловая пластинка несет по периметру веер длинных щетинок. Благодаря низкой проницаемости для воздуха перистое крыло практически не уступает в аэродинамической эффективности мембранозному, имея при этом намного меньшие массу и момент инерции. Нестационарные аэродинамические механизмы машущего полета крупных насекомых, птиц и рукокрылых не могут обеспечить достаточную подъемную силу при доминировании сил вязкого трения. В связи с этим миниатюрные насекомые используют гребной тип полета: крылья движутся с высокими углами атаки и существенная часть аэродинамической силы генерируется за счет их лобового сопротивления. Изучение локомоции миниатюрных насекомых не только важно для понимания биологии этих животных, но и ставит новые задачи в области механики движения при низких числах Рейнольдса. В последние годы происходит интенсивное накопление данных об особенностях строения и функциональной морфологии крыльев миниатюрных насекомых и механике их полета. Авторами представлен обзор публикаций, посвященных этой проблеме.

Ключевые слова: полет, насекомые, миниатюризация, кинематика, аэродинамика, птилоптерия, функциональная морфология.

DOI: 10.31857/S0367144521040079

Насекомые (Insecta) – самый богатый видами класс животных: их описано уже более миллиона (Zhang, 2013). Подавляющее большинство представителей этого класса относится к группе крылатых насекомых (Pterygota), важнейшая синапоморфия которых – крыловой аппарат – во многом и определила их исключительный эволюционный успех (Mayhew, 2018). Другой ключевой фактор эволюционного успеха насекомых – небольшие размеры тела, позволяющие занимать многие экологические ниши, недоступные более крупным животным. В результате миниатюризации в нескольких отрядах независимо возникли виды, взрослые особи которых сопоставимы по размерам с одноклеточными эукариотами. Условно микронасекомыми считаются виды, у которых длина тела имаго в норме составляет менее 2 мм. Этот показатель соответствует нижней границе размеров живых организмов, после перехода через которую обычно происходит сильное упрощение строения, связанное с крайне малыми размерами, – так называемая пумилистическая дегенерация (Городков, 1984). Насекомые с длиной тела менее 2 мм известны среди по меньшей мере 245 семейств, большинство из которых относится к отрядам Hymenoptera и Coleoptera. Как минимум 106 из этих семейств включают виды с длиной тела имаго меньше 1 мм, и только в трех семействах она бывает меньше 0.5 мм: Мумариде, Trichogrammatidae (Hymenoptera) и Ptiliidae (Coleoptera). Самые миниатюрные из известных насекомых – это бескрылые самцы наездников *Dicopomorpha echmepterygis* (Мумариде) (139 μm) (Mockford, 1997), а самые миниатюрные летающие насекомые принадлежат к родам *Kikiki* Huber et Beardsley, 2000 (Мумариде; 158 μm) и *Megaphragma* Timberlake, 1924 (Trichogrammatidae; 170 μm) (Huber, Noyes, 2013; Polilov, 2016). Мельчайшие летающие непаразитоидные насекомые – жесткокрылые из рода *Scydosella* Hall, 1999 (Ptiliidae) (300 μm) (Polilov, 2016).

Изначально было распространено мнение, что микронасекомые летают во многом пассивно, как аэропланктон, передвигаясь с потоками воздуха, но уже первые полученные видеозаписи демонстрируют, что миниатюрные насекомые сохраняют способность к машущему полету (Weiss-Fogh, 1973). В последнее время стало возможным изучение летных характеристик микронасекомых и было показано, что как минимум миниатюрные Coleoptera и Hymenoptera способны к быстрому и маневренному полету (Farisenkov et al., 2020; Sarig, Ribak, 2021).

Полет насекомых давно привлекает внимание не только биологов, но также механиков и инженеров, однако до середины XX в. возможности его исследования были ограничены как технически, так и в связи с недостатками аэродинамической теории того времени, поскольку стационарная аэродинамика непригодна для описания взаимодействия машущего крыла с потоками воздуха. С появлением скоростной видеосъемки стало возможным точное изучение кинематики работы крыльев насекомых, благодаря чему начала формироваться теория машущего полета (Weiss-Fogh, 1973; Ellington, 1984a, 1984b, 1984c), изначально использовавшая квазистационарный подход и теорию вихрей. В последние три десятилетия развитие методов тензометрии, анемометрии, масштабного моделирования и вычислительной аэродинамики с использованием компьютерных мощностей позволило сформулировать современную теорию нестационарной аэродинамики машущего полета и изучить такие важные нестационарные эффекты, как отложенный срыв вихря передней кромки (Dickinson et al., 1999), ротационная циркуляция (Sane, 2003), добавленная масса (Sane, 2003), механизм «хлопка́ и броска» (clap and fling) (Miller, Peshkin, 2005) и взаимодействие крыла с вихрями спутной струи (Sun, Tang, 2002).

Кинематика полета микронасекомых принципиально отличается от таковой крупных насекомых (Lyu et al., 2019). Для полета всех изученных к настоящему времени микронасекомых характерны высокие углы атаки при трансляционных движениях, механизм хлопкa и броска и явная асимметрия крылового цикла. Данные особенности связаны с условиями полета при низких (порядка 10) числах Рейнольдса (Re), при которых преобладают силы вязкого трения, в то время как крупные насекомые летают при Re до 10^4 , на их полет большее влияние оказывают силы инерции (Бродский, 1988; Walker, 2002; Sane, 2003).

В большинстве предельных случаев миниатюризации у крылатых насекомых разных отрядов неоднократно конвергентно возникала птилоптеригия (перокрытость): очень узкая крыловая пластинка окаймлена по периферии бахромой из длинных щетинок (Родендорф, 1949, 1951). При явном сходстве строения крыльев представителей разных групп микронасекомых между ними наблюдаются и различия, которые требуют подробного анализа в связи с особенностями экологии этих групп и свойственных им механизмов полета.

Большой объем публикаций, в том числе новейших, посвященных полету насекомых разных размеров и функциональной морфологии их крыльев (Полилов, 2015; Polilov, 2015; Sane, 2016; Polilov et al., 2019a; Sun et al., 2019; Yavorskaya et al., 2019; Farisenkov et al., 2020; Kolomenskiy et al., 2020; Song et al., 2021), требует обобщающего обзора, позволяющего систематизировать накопленные данные и наметить пути дальнейших исследований. Миниатюризация беспилотных летательных аппаратов с машущим крылом делает изучение полета микронасекомых задачей потенциально большого практического значения (Ma et al., 2013; Vu, Cheol, 2020; Song et al., 2021).

Цель нашего обзора – восполнить этот пробел, осветив историю изучения и современные данные об эволюции крыльев насекомых при миниатюризации, функциональной морфологии крыльев и особенностях полета миниатюрных насекомых.

СТРОЕНИЕ КРЫЛЬЕВ МИНИАТЮРНЫХ НАСЕКОМЫХ

Coleoptera

Среди жесткокрылых перокрытость в разной степени выражена у представителей семейств Ptiliidae (длина тела 0.3–3 мм) (Hall, 2000; Polilov et al., 2019a), Corylophidae (0.5–2.3 мм) (Polilov, 2016), Jacobsoniidae (0.7–2.1 мм) (Philips et al., 2002; Cai et al., 2016; Yamamoto et al., 2017), Sphaeriusidae (0.5–1.2 мм) и Torridincolidae (1.0–2.7 мм) (Lawrence et al., 2011; Beutel, Vanin, 2016). Среди представителей сем. Staphylinidae известны виды с длиной тела от 1 мм, но ни один из них не имеет перистых крыльев (Newton et al., 2000).

У жесткокрылых из семейств Corylophidae, Jacobsoniidae, Sphaeriusidae и Torridincolidae перокрытость выражена слабо (Bowstead, 1999; Hall, 2000; Lawrence et al., 2011; Cai et al., 2016; Yamamoto et al., 2017; Hall, 2019). Крыловая пластинка относительно широкая, окаймление из щетинок составляет не очень большую часть общей площади крыла (включая площадь, занимаемую щетинками, и промежутки между ними). Про строение и аллометрию крыльев представителей этих семейств известно немного. У мельчайших Corylophidae в крыле развиты три жилки: предположительно это *ScP*, *RA* и *RP* (Bowstead, 1999). У многих представителей сем. Torridincolidae наблюдается диморфизм по длине крыльев: в популяциях некоторых видов встречаются как длин-

нокрылая, так и короткокрылая формы (Reichardt, 1973; Hájek et al., 2011). Короткокрылая форма неспособна к полету, а длиннокрылая имеет более крупные размеры и достаточно развитый для полета крыловой аппарат (Reichardt, 1973). Крылья длиннокрылой формы окаймлены щетинками, но степень перокрылости невысока, жилкование крыльев упрощено (Hájek, Fikáček, 2008). К сем. Ptiliidae относятся самые маленькие известные жесткокрылые (Полилов, 2008), строение их крылового аппарата изучено подробнее, чем у других мельчайших насекомых.

Крылья Ptiliidae состоят из двух основных частей: округлого в сечении черешка и уплощенной пластинки. Черешок сильно склеротизован и немного уплощен дорсо-вентрально. Обычно черешок лишен щетинок, исключение составляет род *Sindosium* Johnson, 2007, у которого щетинки имеются, в том числе на заднем крае черешка. Крыловая пластинка чаще всего саблеобразно выгнута вперед и несет по периметру длинные щетинки (рис. 1а). В черешке и в основании крыловой пластинки есть небольшая заполненная гемолимфой полость, объем которой составляет несколько процентов от общего объема крыла. Жилкование редуцировано и олигомеризовано. У всех Ptiliidae жилка $ScP + RA$ сильно склеротизована и занимает значительную часть черешка крыла (Polilov et al., 2019a).

По строению крыльев Ptiliidae разделяются на два подсемейства: Nossidiinae, характеризующееся невысокой степенью перокрылости, и Ptiliinae с высокой степенью перокрылости. Разделение сем. Ptiliidae на эти два подсемейства подтверждается и молекулярными данными (Polilov et al., 2019b).

Черешок крыла представителей подсем. Nossidiinae содержит две жилки: $ScP + RA$ на переднем крае крыла и CuA на заднем крае крыла. На дистальной части черешка между этими жилками начинается складка, которая продолжается на крыловой пластинке. Пластинка содержит по меньшей мере три жилки: RA_4 , RP_2 и $MP_{1+2} (+ RP_{3+4})$. Две склеротизованные части пластинки, расположенные по обе стороны от складки, могут быть истолкованы как отдельные жилки или как дистальная часть CuA . Щетинки крепятся к краю крыла с вентральной стороны и покрыты чешуевидными кутикулярными выростами (рис. 1б).

У Ptiliinae наблюдается очень сильная редукция жилкования крыльев. Число жилок убывает по мере уменьшения размеров тела и ширины крыла, при этом жилки не ветвятся. На крыльях у видов трибы Nanosellini развиты всего две жилки: RA_2 и RP_2 . У трибы Acrotrichini жилкование крыла похожее, но $MP_{1+2} (+ RP_{3+4})$ слита с RP_2 . Щетинки крепятся к крылу с вентральной стороны, вся их поверхность, за исключением базальной части, покрыта удлинненными пирамидальными или крючковидными кутикулярными выростами. Длина и плотность расположения выростов увеличиваются к вершине щетинки (Polilov et al., 2019a).

У видов подсем. Nossidiinae щетинки распределены по периметру крыла равномерно, а у Ptiliinae веер периферических щетинок четко разделен на три зоны: проксимальную часть переднего края крыловой пластинки, дистальную часть крыловой пластинки и проксимальную часть заднего края крыла. Такое расположение щетинок важно для складывания крыльев (Polilov et al., 2019a; Petrov et al., 2020).

Основания щетинок неподвижно сочленены с крыловой пластинкой, но они гибкие благодаря внутренним полостям и высокой концентрации резилина, что позволяет жукам компактно складывать крылья под надкрыльями, сгибая щетинки при основании

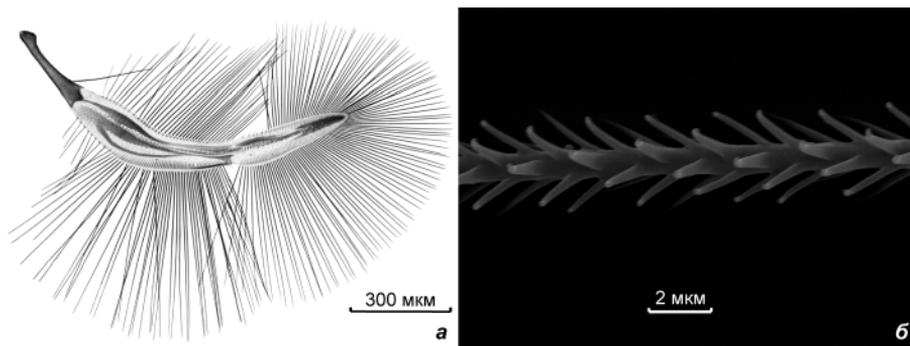


Рис. 1. Крыло *Acrotrichis sericans* Heer (Ptiliidae).

a – общий вид, *б* – кутикулярные выросты одной из периферических щетинок.

(Polilov et al., 2019a; Petrov et al., 2020). Представители сем. Ptiliidae складывают крылья, сгибая их по четырем косым линиям на участках крыловой пластинки, богатых резилином, который придает мембране крыла эластичность и поэтому ожидаемо распределен в тех ее участках, которые должны сгибаться при складывании и быстро выпрямляться при расправлении крыла (Haas et al., 2000). Сначала жуки отводят крылья назад и немного поворачивают вокруг своей оси, при этом соединяя надкрылья. После этого насекомое сгибает крыло при помощи движений брюшка. Для лучшего сцепления с крыльями поверхности, участвующие в складывании, покрыты микроскульптурой. На поверхности тергитов брюшка есть складки и щетинки, на внутренней поверхности надкрылий развиты складки. На крыловой пластинке имеются кутикулярные шипики (Polilov et al., 2019a; Petrov et al., 2020). Крылья у Ptiliinae (к которым относятся мельчайшие жесткокрылые) складываются симметрично (Polilov et al., 2019a; Petrov et al., 2020) в отличие от крыльев Nossidiinae и Staphylinidae (Hammond, 1985; Sun, Bhushan, 2012). Расправление крыльев у Ptiliidae не может происходить за счет нагнетания в крыло гемолимфы, как у многих более крупных насекомых, поскольку полость внутри крыла замкнутая. Крыло расправляется пассивно благодаря упругости кутикулы крыла с высоким содержанием резилина и упругости пластинки с продольными складками, придающими крылу дополнительную жесткость (Petrov et al., 2020).

Hymenoptera

Мельчайшие перепончатокрылые, относящиеся к семействам Mymaridae (длина тела 0.14–4.0 мм) и Trichogrammatidae (0.17–2.0 мм), весьма разнообразны по строению крыльев, на которых веер щетинок развит в разной степени (Polilov, 2016, 2017). Щетинки миниатюрных перепончатокрылых гладкие, без кутикулярных выростов. Они расположены по периметру дистальной части крыла, как и у миниатюрных жесткокрылых, в отличие от которых их крыло, как правило, не имеет обособленного черешка. Поскольку крылья не складываются, щетинки расположены по краю крыла намного равномернее, чем у Ptiliidae (Polilov, 2016, 2017).

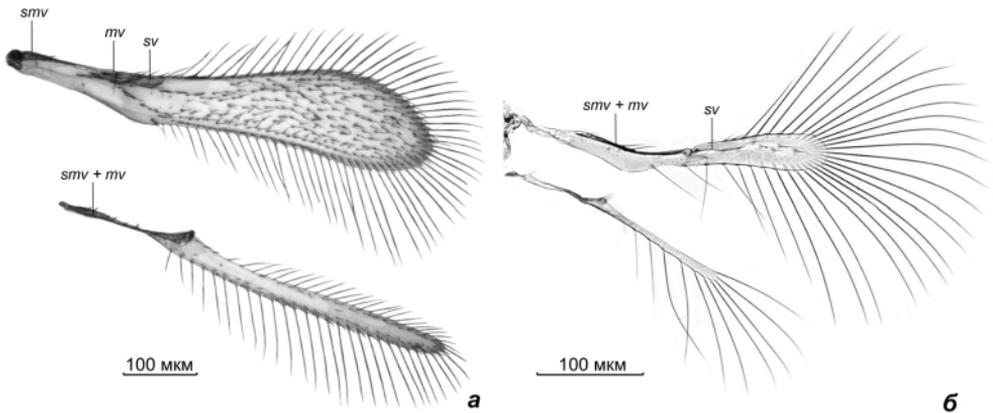


Рис. 2. Крылья миниатюрных перепончатокрылых (Hymenoptera).

а – *Anaphes flavipes* Förster (Mymaridae), *б* – *Megaphragma amalphitanum* Timberlake (Trichogrammatidae).

В переднем крыле миниатюрных Mymaridae три жилки: субмаргинальная, маргинальная и стигмальная, которые происходят от *Sc* и *R*; жилки часто сливаются в одну на переднем крае крыла (рис. 2а). В заднем крыле только одна субмаргинальная жилка. У представителей рода *Mymar* Curtis, 1828 крылья имеют длинный черешок с небольшой округлой пластинкой на конце, которая несет радиально расходящиеся щетинки. Самцы *Dicopomorpha echmepterygis* Mockford, 1997 лишены крыльев (Burks, 1938; Bradley, 1955; Polilov, 2016). В переднем крыле миниатюрных Trichogrammatidae три жилки: субмаргинальная (субкостальная и премаргинальная), маргинальная и стигмальная (радиальная). Обычно все они сливаются в одну жилку у переднего края крыла. Эти жилки происходят от *Sc* и *R*. В заднем крыле всего одна жилка неясной гомологии (рис. 2б) (Burks, 1938; Bradley, 1955; Polilov, 2016).

В обоих семействах при миниатюризации наблюдаются укорочение и сужение крыловой пластинки, смещение центра площади крыла к вершине, увеличение относительной площади крыла, которую занимают щетинки, и уменьшение их количества (Polilov, 2016, 2017).

Для перепончатокрылых, включая по меньшей мере часть миниатюрных видов, характерна функциональная двукрылость. У крупных представителей отряда переднее и заднее крылья соединены и действуют как единая аэродинамическая поверхность (Wootton, 2002). У миниатюрных перепончатокрылых крылья соединены только в проксимальной трети, дистальные части переднего и заднего крыла каждой стороны довольно далеко разделены.

Thysanoptera

Самые миниатюрные из трипсов принадлежат к сем. Thripidae, длина представителей которого составляет от 0.5 до 2 мм (Polilov, 2016). Крыловые пластинки трипсов узкие (рис. 3). Переднее крыло имеет одну или две жилки, в заднем крыле остается

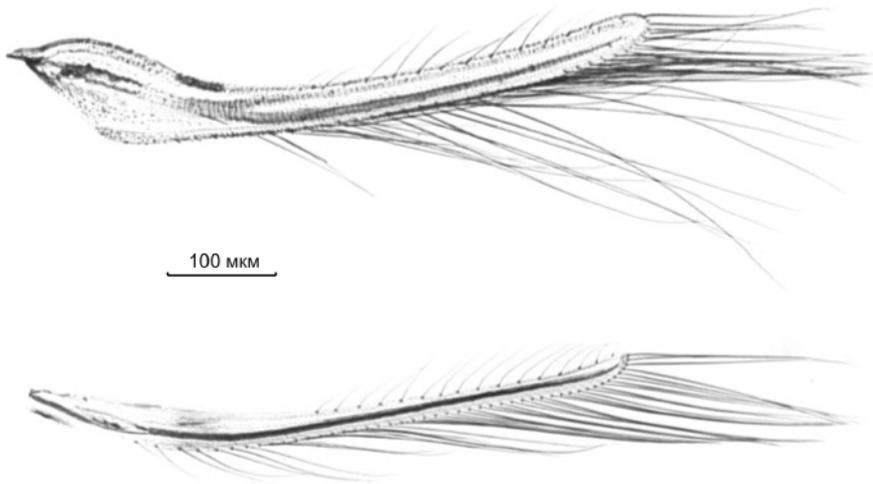


Рис. 3. Переднее (вверху) и заднее (внизу) крылья *Heliothrips haemorrhoidalis* Bouché (Thysanoptera).

одна жилка; гомология этих жилок неизвестна (Polilov, 2016). На поверхности щетинок имеются продольные ребра (Ellington, 1980). Основание каждой щетинки находится в имеющем форму цифры 8 углублении, которое позволяет зафиксировать щетинку в одном из двух положений (Sane, 2016). В полете щетинки расположены под большим углом относительно крыловой пластинки, а в покое – под углом в 15–20°. Чтобы сложить или расправить щетинки, насекомое поглаживает по ним ногами и брюшком (Ellington, 1980; Grimaldi, Engel, 2004). Щетинки расположены рядами, наклоненными под разным углом к крылу, образуя в расправленном виде сложную трехмерную структуру (Ellington, 1980; Polilov, 2016). На заднем крае крыла щетинки длиннее, чем на переднем, и расположены заметно плотнее (Polilov, 2016). Считается, что малые размеры тела – это базальный признак трипсов, сравнительно крупные формы которых возникли вторично. Перокрытость выражена у всех трипсов, даже крупных (достигающих 8–15 мм в длину). Почему даже самые крупные трипсы не утратили перокрытость, неизвестно (Grimaldi, Engel, 2004). Аллометрия крыльев трипсов пока не изучена.

Diptera

Крылатые двукрылые с длиной тела меньше 1 мм встречаются в семействах Cecidomyiidae (0.5–8 мм), Ephydriidae (0.5–10 мм), Phoridae (0.5–8 мм), Scatopsidae (0.5–4 мм), Sciaridae (0.6–10 мм) и Sphaeroceridae (0.5–4 мм) (Нарчук, 2003). Особенности морфологии, связанные с миниатюризацией, и аллометрия крыльев Diptera изучены очень слабо.

Известно, что выраженная перокрытость не наблюдается даже у самых миниатюрных двукрылых (за исключением представителей сем. Nymphomyiidae, к которому относятся далеко не мельчайшие из двукрылых), хотя у многих миниатюрных форм чешуйки на заднем крае крыла, которые гомологичны щетинкам на крае крыла других

отрядов насекомых, заметно увеличены. Жилкование миниатюрных двукрылых сильно редуцировано, иногда жилки сливаются и смещаются к переднему краю крыла (Нарчук, 2003; Перковский, Федотова, 2004; Макаrenchко и др., 2014).

Nymphomyiidae – это монотипическое реликтовое семейство. Длина тела имаго Nymphomyiidae 1.5–2.5 мм, крылья лишены жилок, крыловая пластинка сужена и имеет форму бумеранга; передний и задний края крыла окаймлены коническими щетинками (Нарчук, 2003; Макаrenchко и др., 2014).

Hemiptera

Мельчайшие летающие представители отряда Hemiptera принадлежат к надсемейству тлей Aphidoidea, длина представителей которого составляет от 0.5 до 7 мм (Eastop, 1966; Stroyan, 1979; Polilov, 2016). Морфологические особенности, связанные с малыми размерами, и аллометрия крыльев тлей почти не изучены. Перокрытость у тлей не наблюдается. Жилкование сильно редуцировано (Eastop, 1966; Stroyan, 1979). У мельчайших Aphidoidea, принадлежащих к вымершим семействам Parvaverrucosidae и Burmitaphidae, функциональными были только передние крылья, а задние были почти полностью редуцированы (Poinar, Brown, 2005; Poinar, 2017). Для жилкования крыльев характерны олигомеризация и костализация (Stroyan, 1979; Poinar, Brown, 2005; Poinar, 2017).

КИНЕМАТИКА И АЭРОДИНАМИКА ПОЛЕТА НАСЕКОМЫХ ПРИ НИЗКИХ ЧИСЛАХ РЕЙНОЛЬДСА

Фазы крылового цикла

Крыловой цикл большинства насекомых состоит из четырех фаз (Sane, 2003; Chin, Lentink, 2016). Две из них трансляционные (взмах вверх и взмах вниз), т. е. крыло проходит значительное расстояние с относительно большой скоростью и малым изменением угла атаки. Они разделены двумя ротационными фазами (пронация и супинация): крыло почти не смещается относительно тела, но разворачивается и меняет направление движения. В цикле взмаха крыло во всех фазах движется костальным краем вперед.

При активном полете скорость крыла имеет не только линейную составляющую, но и угловую, так как крыло вращается относительно своего основания. Поэтому потоки воздуха, которые возникают при работе крыльев насекомого, имеют более сложную структуру, чем при обтекании стационарного крыла (Sane, 2003; Shyy et al., 2008; Lentink, Dickinson, 2009; Nabawy, Crowther, 2017).

Влияние размеров тела на аэродинамику полета

Необычное строение крыльев микронасекомых связано с особенностями аэродинамики полета в условиях, когда силы вязкого трения сопоставимы с силами инерции или преобладают над ними. Соотношение этих сил описывается числом Рейнольдса (Re) (1):

$$Re = \frac{\text{инерционные силы}}{\text{силы трения}} = \frac{\rho R V}{\mu}, \quad (1)$$

где ρ – плотность среды; R – характерная длина; V – скорость движения среды; μ – динамическая вязкость среды.

Для описания потоков несжимаемых жидкостей и газов используют систему уравнений Навье–Стокса (2). Это система из двух дифференциальных уравнений в частных производных (Sane, 2003; Anderson et al., 2009; Lentink, Dickinson, 2009).

$$\begin{aligned} \nabla \cdot \bar{u} &= 0 \\ \rho \frac{D\bar{u}}{Dt} &= -\nabla p + \mu \Delta \bar{u} + \rho \bar{g}, \end{aligned} \quad (2)$$

где $\nabla = \frac{\partial}{\partial x} \bar{i} + \frac{\partial}{\partial y} \bar{j} + \frac{\partial}{\partial z} \bar{k}$ – оператор набла; \bar{u} – вектор скорости; ρ – плотность; t – время; p – давление; $\mu = \nu \rho$ – динамическая вязкость; ν – кинематическая вязкость; $\Delta = \nabla \cdot \nabla = \nabla^2 = \frac{\partial^2}{\partial x^2} \bar{i} + \frac{\partial^2}{\partial y^2} \bar{j} + \frac{\partial^2}{\partial z^2} \bar{k}$ – оператор Лапласа; \bar{g} – ускорение свободного падения; $\frac{D\bar{u}}{Dt} = \frac{\partial \bar{u}}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x} \bar{i} + \frac{\partial}{\partial y} \bar{j} + \frac{\partial}{\partial z} \bar{k} = \frac{\partial}{\partial t} + (\bar{u} \cdot \nabla)$ – производная Лагранжа.

Первое уравнение системы, уравнение неразрывности, напрямую следует из закона сохранения массы (Sane, 2003; Anderson et al., 2009). Второе уравнение, или уравнение движения, представляет собой второй закон Ньютона (Sane, 2003; Shyy et al., 2008; Anderson et al., 2009). В левой части уравнения движения находится произведение плотности и производной Лагранжа от скорости по времени. Производная Лагранжа – это производная, взятая в системе координат, движущейся вместе с частицами среды. Другими словами, она описывает изменение со временем некой характеристики части среды. В правой части уравнения – сумма внутренних и внешних сил, которые действуют на среду: ∇p – барический градиент, $\mu \Delta \bar{u}$ – вязкое трение (внутренние силы) и $\rho \bar{g}$ – гравитация (внешняя сила) (Sane, 2003; Anderson et al., 2009).

Число Рейнольдса – это коэффициент безразмерной формы уравнения движения. Переход к безразмерной форме позволяет корректно сравнивать поведение среды в различных системах, так как учитываются только соотношения их параметров. Чтобы получить безразмерную форму уравнения движения (3), нужно разделить его размерные компоненты на характеристические величины. Например, время нужно разделить на частоту взмахов.

$$\frac{D\bar{u}^*}{Dt^*} = -\nabla^* p^* + \frac{\mu}{\rho R V} \Delta^* \bar{u}^* + \bar{g}^* \equiv \frac{\rho R V}{\mu} \frac{D\bar{u}^*}{Dt^*} = -\nabla^* p^* + \Delta^* \bar{u}^* + \bar{g}^*, \quad (3)$$

где u^* – безразмерная скорость; V – средняя скорость за характерный период; p^* – безразмерное давление; \bar{g}^* – безразмерное ускорение свободного падения; R – характерная длина.

При вычислении Re машущего крыла в качестве характерной длины обычно используют радиус инерции плоской фигуры, описанной контуром крыла относительно оси, проходящей через основание и перпендикулярной продольной оси крыла (Cheng, Sun, 2016).

При полете крупных животных ($Re = 10^4\text{--}10^7$) инерционные силы, действующие на тело, преобладают над силами вязкого трения воздуха. При уменьшении размеров животного масса, которой пропорциональна сила инерции, уменьшается пропорционально кубу линейных размеров, а площадь поверхности, которой пропорциональна сила трения, уменьшается пропорционально квадрату линейных размеров, и отношение силы трения к силе инерции увеличивается, поэтому для миниатюрных насекомых преодоление сил вязкого трения имеет большее значение, чем для крупных.

Полет при малых Re накладывает отпечаток на кинематику крыльев, поскольку сила лобового сопротивления, действующая на крыло, становится значительно больше подъемной силы, т. е. уменьшается его аэродинамическое качество. В таких условиях гораздо эффективнее становится движение крыла с большими углами атаки, когда основной вклад в аэродинамическую силу вносит лобовое сопротивление крыла (Horridge, 1956; Ford et al., 2019).

Нестационарные механизмы генерации аэродинамических сил

Большинство крупных насекомых генерируют аэродинамические силы за счет пяти основных механизмов: прикрепленный вихрь на передней кромке крыла, добавленная масса, хлопок и бросок, ротационная циркуляция и взаимодействие крыла с ранее сброшенными вихрями (Sane, 2003; Chin, Lentink, 2016). Все эти механизмы нестационарные, т. е. потоки воздуха зависят от скорости и расположения крыла в предыдущие моменты, однако при малых Re , когда инерция воздушных потоков относительно мала, роль нестационарных эффектов может быть не так важна. Вклад некоторых нестационарных механизмов в генерацию аэродинамических сил заметно изменяется по мере уменьшения Re и увеличения выраженности перекрылости.

Прикрепленный вихрь на передней кромке крыла

Основной механизм генерации подъемной силы у большинства крупных насекомых – это прикрепленный вихрь на передней кромке крыла (leading edge vortex, далее LEV). Например, у *Drosophila melanogaster* (Drosophilidae) ($Re = 150$) он может обеспечивать до 45 % подъемной силы при зависающем полете (Vogel, 1966; Dickinson et al., 1999). Существует две теории, которые объясняют, каким образом LEV позволяет создавать аэродинамические силы (Nabawy, Crowther, 2017). Согласно одной теории, разная скорость движения над и под крылом и пониженное давление внутри вихря приводят к возникновению дополнительной подъемной силы (Sane, 2003; Chin, Lentink, 2016, Nabawy, Crowther, 2017). Согласно другой теории, LEV позволяет избежать полного срыва потока даже при движении с большими углами атаки: присоединяясь к крылу позади вихря, воздух сходит с крыла на задней кромке, создавая дополнительный импульс, направленный вниз даже при таких углах атаки, при которых в отсутствие вихря возникает заваливание (Nabawy, Crowther, 2017). Скорее всего, обе эти теории верны, но какой вклад вносит каждый из механизмов, пока неизвестно.

При малых Re вихри, которые возникают на передней кромке крыла, гораздо более диффузные и не могут обеспечить достаточной подъемной силы (Jones et al., 2016; Lee et al., 2018), поэтому для микронасекомых характерны большие углы атаки во время трансляций, а аэродинамические силы создаются преимущественно за счет лобового сопротивления, а не подъемной силы. Во время остальных фаз крыло движется с ми-

нимальными углами атаки, чтобы уменьшить его лобовое сопротивление. В связи с этим для миниатюрных насекомых LEV не имеет такого большого значения, как для крупных насекомых.

Присоединенный слой и добавленная масса воздуха

Когда тело движется в вязкой среде, за счет адгезии к поверхности тела и когезии между молекулами среды около его поверхности возникает зона, в которой среда движется вместе с телом. Так, непосредственно у поверхности тела скорость среды равна скорости тела, а при удалении от тела постепенно уменьшается вплоть до скорости свободной среды (Schlichting, Gersten, 1968; Chin, Lentink, 2016; Jones et al., 2016). Слой среды вокруг тела, который движется со скоростью, близкой к скорости тела, называется присоединенным слоем. В данном случае стандартный термин «приграничный слой» не используется, чтобы подчеркнуть, что толщина такого слоя, возникающего на крыле миниатюрного насекомого, сравнима с размерами крыла (Sane, 2003; Chin, Lentink, 2016; Kolomenskiy et al., 2020).

Толщину ламинарного присоединенного слоя δ на плоском крыле можно вычислить следующим образом (Schlichting, Gersten, 1968) (4):

$$\delta \approx 4.91 \sqrt{\frac{\nu x}{u_0}} \approx 4.91 \sqrt{\frac{\mu x}{\rho x u_0}} \approx 4.91 \frac{x}{\sqrt{Re}}, \quad (4)$$

где u_0 – скорость свободной среды; x – расстояние, пройденное средой вдоль твердого тела; ρ – плотность; $\nu = \mu/\rho$ – кинематическая вязкость; μ – динамическая вязкость; Re – число Рейнольдса.

Толщина присоединенного слоя тем больше, чем меньше Re . Поэтому она значительно влияет на аэродинамику полета микронасекомых (Cheer, Koehl, 1987; Jones et al., 2016; Lee, Kim, 2017; Lee et al., 2018).

При движении крыло увлекает за собой массу воздуха, которая ускоряется и затормаживается вместе с крылом и имеет собственную инерцию. Эффект добавленной массы увеличивает нагрузку на крыловую аппарат, при этом создавая дополнительную аэродинамическую силу (Chin, Lentink, 2016).

Аэродинамика перистого крыла

Относительная толщина присоединенного слоя, возникающего на щетинках, настолько велика, что становится сравнимой с расстоянием между щетинками, в результате промежутки между ними в значительной степени перекрыты присоединенным слоем (Jones et al., 2016; Lee, Kim, 2017; Lee et al., 2018). Это позволяет перистому крылу действовать практически так же, как мембранозное.

Силу трения, действующую на машущее крыло, можно разделить на две составляющие: нормальное напряжение и напряжение сдвига. Они направлены соответственно перпендикулярно и параллельно поверхности крыла. За счет сложной формы крыла и увеличения толщины присоединенного слоя по мере уменьшения Re вклад напряжения сдвига в общую силу трения, действующую на крыло, увеличивается, а вклад нор-

мального напряжения уменьшается. Это приводит к уменьшению проницаемости перистого крыла при уменьшении Re (Kolomenskiy et al., 2020).

Значительное число работ посвящено изучению формирования и динамики присоединенного слоя с использованием двумерных математических моделей, что позволяет сделать только очень общие выводы относительно поведения приграничного слоя на настоящем перистом крыле, так как в моделях не учитывается нестационарность потоков среды (Loudon et al., 1994; Santhanakrishnan et al., 2014; Jones et al., 2016; Lee et al., 2018).

В диапазоне Re и углов атаки, характерных для полета миниатюрных насекомых, перистое крыло может действовать почти так же, как мембранозное. Благодаря малым Re и сложной форме перистого крыла особое значение приобретают силы вязкого трения воздуха.

Для описания проницаемости крыла для воздуха используется коэффициент протекания (5). Коэффициент протекания между щетинками – это отношение объема среды, которая протекла между щетинками за единицу времени, к объему среды, который протек через мнимую рамку той же ширины (Hansen, Tiselius, 1992; Jones et al., 2016).

$$K_l = \frac{V_{leak}}{V_{sweep}} \quad (5)$$

где K_l – коэффициент протекания, V_{leak} – объем среды, протекающей между щетинками, а V_{sweep} – объем среды, протекающей через мнимую рамку.

Если требуется более точное описание, используют закон Дарси (6).

$$Q = \frac{-kS\Delta p}{\mu a}, \quad (6)$$

где Q – скорость среды, проходящей через крыло; k – коэффициент проницаемости; S – площадь крыла; Δp – разница давлений на поверхностях крыла; μ – динамическая вязкость среды; a – толщина крыла.

Для мембранозного крыла k и K_l равны нулю, а для перистого – больше нуля (вплоть до единицы). Проницаемость крыла зависит от расстояния между щетинками, их диаметра, угла атаки крыла и Re (Cheer, Koehl, 1987; Pal et al., 2006; Stockie, 2009; Santhanakrishnan et al., 2014).

В диапазоне Re и углов атаки, характерных для полета миниатюрных насекомых, за счет проницаемости перистое крыло имеет несколько меньшее лобовое сопротивление, чем мембранозное. При $Re = 35$ разница составляет 40 %, однако при $Re = 2$ – всего 10 %, вследствие чего при малых Re перистое крыло создает практически такую же аэродинамическую силу, как мембранозное (Kolomenskiy et al., 2020).

Стадия хлопкá и броска

Для многих насекомых характерно наличие особого паттерна хлопкá и броска (clap and fling) в крыловом цикле: после взмаха вверх крылья схлопываются над телом, начиная с костальных краев, а затем снова расходятся, тоже начиная с костальных краев

(Sane, 2003; Lehmann, Pick, 2007; Chin, Lentink, 2016; Jones et al., 2016). Схлопывая крылья, насекомое сбрасывает с них вихри передних кромок и выбрасывает назад струю воздуха (Chin, Lentink, 2016). По иной версии хлопок и бросок используются, чтобы максимально увеличить амплитуду взмаха, хотя одно не противоречит другому. Когда крылья начинают расходиться перед взмахом вниз, воздух устремляется в образовавшееся пространство, что ускоряет развитие прикрепленных вихрей на передних кромках.

Жуки сем. Ptiliidae схлопывают крылья не только после взмаха вверх, но и после взмаха вниз. Паттерны хлопкa и броска преобразованы в возвратные движения: соединенные крылья продолжительное время движутся над и под телом с малой скоростью и околонулевыми углами атаки. Это позволяет снизить их лобовое сопротивление и значительно увеличить амплитуду взмаха по сравнению с насекомыми с одним хлопком в крыловом цикле. В результате трансляции почти перпендикулярны друг другу (Yavorskaya et al., 2019).

Вклад силы лобового сопротивления и подъемной силы в полную аэродинамическую силу крыла

При Re порядка 10, характерных для полета микронасекомых, вязкое трение оказывает значительное воздействие на движущиеся объекты. Полет в таких условиях имеет большие отличия от полета при больших Re (Бродский, 1988; Walker, 2002).

Траектория движения вершины крыла в боковой проекции у крупных насекомых имеет вид сильно вытянутой восьмерки. Крылья движутся с малыми углами атаки, а трансляции практически параллельны траектории движения. Аэродинамические силы генерируются на обеих трансляционных фазах, причем преобладает компонент, перпендикулярный направлению движения крыла, т. е. подъемная сила. Такой тип полета называется машущим.

По мере уменьшения размеров насекомого и, как следствие, уменьшения Re траектория вершины крыла на трансляционных фазах приобретает U-образную форму, а крылья движутся с большими углами атаки. Основная часть аэродинамической силы генерируется во время трансляционных фаз, при этом преобладает компонент аэродинамической силы, параллельный направлению движения крыла, т. е. лобовое сопротивление. Для полета миниатюрных насекомых характерно также наличие стадии хлопкa и броска в кинематическом цикле (Walker, 2002; Lyu et al., 2019). Такой тип полета называется гребным.

ЭВОЛЮЦИЯ КРЫЛЬЕВ НАСЕКОМЫХ ПРИ МИНИАТЮРИЗАЦИИ И ИХ ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Крылья большинства мельчайших насекомых имеют бедное жилкование вследствие редукции и олигомеризации жилок, которые зачастую слабо склеротизованы, у некоторых видов на крыле имеется всего одна жилка (Polilov, 2015). Данная эволюционная тенденция, по-видимому, связана с аллометрией скелетных структур, которая присуща всем наземным животным и растениям: механическая прочность является функцией квадрата линейных размеров (площадь поперечного сечения), в то время как нагрузка при уменьшении размеров снижается в общем виде пропорционально массе тела, т. е. кубу линейных размеров (Schmidt-Nielsen, 1984).

Геометрия контура крыла также претерпевает аллометрические изменения, которые возможно анализировать при помощи морфометрии на уровне семейств и, реже, подотрядов, но трудно выявить на уровне высших таксонов из-за большого числа физиологических и морфологических факторов, влияющих на геометрию крыла.

Было показано, что уменьшение удлинения крыла (отношение квадрата длины к площади) сопутствует миниатюризации у представителей Hymenoptera, Coleoptera Aderphaga и Diptera Nematocera; у представителей Diptera Brachycera и, в меньшей степени, у Hymenoptera наблюдается тенденция к смещению центра площади крыла в сторону вершины, т. е. происходит относительное расширение его дистальной части (рис. 4) (Danforth, 1989; Oertli, 1991; Беляев, Фарисенков, 2018, 2019). Такая аллометрия геометрии крыла отвечает особенностям развития LEV при различных Re : чем ниже Re , тем дальше от костального края происходит срыв LEV, особенно в дистальной части (Harbig et al., 2013). При Re порядка 10 в условиях гребного полета расширение дистальной части крыла также оказывается адаптивным, так как приводит к смещению центра аэродинамического давления к вершине крыла, которая имеет большую линейную скорость и, следовательно, большее лобовое сопротивление. Кроме того, А. К. Бродский отмечает, что у миниатюрных насекомых зачастую вершина крыла имеет округлую и симметричную относительно продольной оси форму в связи с тем, что при больших углах атаки центр аэродинамического давления смещен ближе к середине хорды (Бродский, 1988). У крупных насекомых центр давления находится ближе к костальному краю, где находится зона LEV, поэтому их крылья имеют несимметричную треугольную форму (рис. 4а).

В результате миниатюризации представители отрядов Hymenoptera, Thysanoptera и Coleoptera конвергентно приобрели перистое строение крыльев. Среди мельчайших Diptera (Нарчук, 2003) (за исключением Nymphomyiidae) и Hemiptera (Eastop, 1966; Stroyan, 1979) птилоптеригия не встречается. Поскольку аэродинамика полета мельчайших насекомых в целом базируется на общих принципах, причины сохранения мембранозных крыльев у миниатюрных Diptera и Hemiptera остаются важным нерешенным вопросом их эволюции.

Становление перокрылости у трипсов можно проследить благодаря данным об ископаемых видах. У раннемезозойских трипсов (триас) с изначально небольшими размерами тела (1–2 мм) крыловая пластинка широкая с тонкой мембраной и выраженными элементами жилкования, которые несут относительно короткие щетинки. Уже у позднемезозойских трипсов (мел) крыловая пластинка узкая, элементы жил-

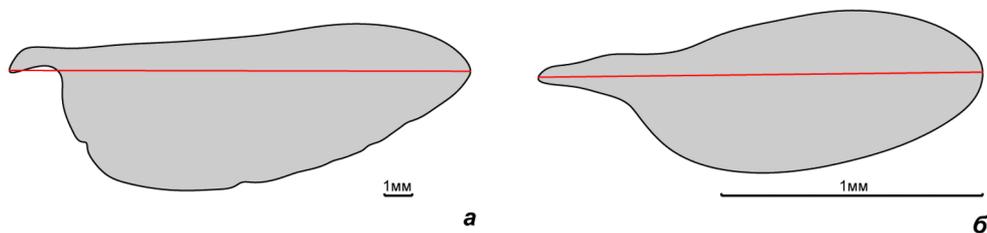


Рис. 4. Различия в геометрии контура крыла у крупных и миниатюрных насекомых.

а – *Tabanus bovinus* L., *б* – *Hydrellia albilabris* (Meigen).

Красной линией обозначена продольная ось крыла.

кования выражены слабо на фоне склеротизованной мембраны и есть длинные щетинки на периферии крыла (Grimaldi et al., 2004).

Наиболее полный предполагаемый эволюционный ряд, отражающий изменения крыльев при уменьшении размеров насекомых, реконструирован на примере надсем. Staphyloinoidea (Polilov et al., 2019a). У жуков сем. Hydraenidae с длиной тела 2 мм жилкование редуцированное (рис. 5б) по сравнению с крупными стафилиноидами (например Silphidae) (рис. 5а), *Sc* сливается с радиальным стволом; кроме того, в крыле есть лишь медиальная и кубитоанальная жилки. Периферийные щетинки относительно короткие и отсутствуют на костальном крае, индекс перокрылости (отношение площади, занимаемой щетинками, к совокупной площади крыла) всего около 10 %. У видов подсем. Nossidiinae (Ptiliidae), длина тела которых не достигает минимальных в этом семействе значений, набор жилок сходный с Hydraenidae, но крыловая пластинка уже и несет многочисленные (более 250) длинные щетинки, индекс перокрылости составляет 60–80 % (рис. 5в). У Ptiliinae крылья с еще более узкой пластинкой, черешок полностью склеротизован и удлиннен, составляя до 1/3 общей длины крыла. Индекс перокрылости у них 90–95 %, а число щетинок у самых мелких видов уменьшено до 30 (рис. 5г). Жилкование претерпевает дальнейшую редукцию: у миниатюрных видов трибы Nanosellini остаются только две жилки.

Индекс перокрылости аллометрически зависит от размеров тела, что было показано не только для Ptiliidae (Coleoptera) (Polilov et al., 2019a), но и для Мумариде (Hymenoptera) (Jones et al., 2016): кроме того, увеличивается отношение расстояния между щетинками к их диаметру (Jones et al., 2016; Polilov et al., 2019a). Данные закономерности согласуются с аэродинамической теорией перистого крыла. При уменьшении размеров тела и *Re* для обеспечения достаточно низкой проницаемости крыла для воздуха достаточно меньшего числа тонких щетинок. С другой стороны, перокры-

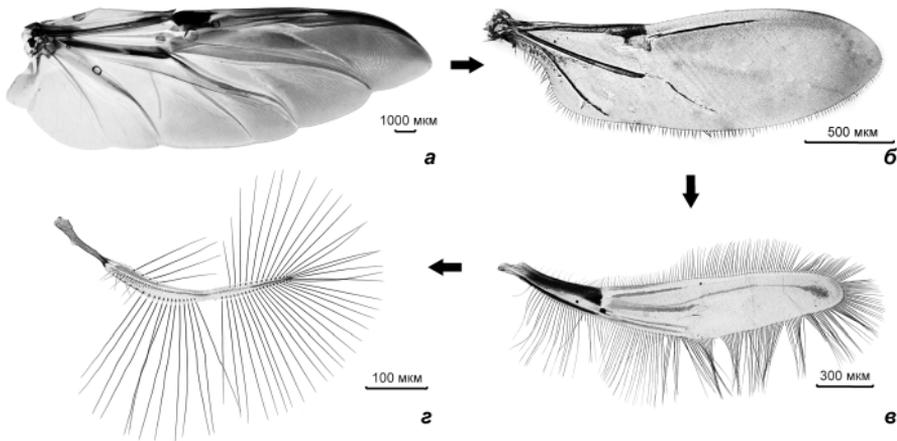


Рис. 5. Гипотетический ряд, отображающий эволюционные изменения крыла Staphyloinoidea в процессе миниатюризации.

а – *Nicrophorus vespillo* L. (Silphidae), *б* – *Hydraena riparia* Kugelann (Hydraenidae), *в* – *Motschulskium simatocolle* Matthews (Ptiliidae: Nossidiinae), *г* – *Primorskiella anodonta* Polilov (Ptiliidae: Ptiliinae).

лость, вероятно, ограничивает максимальные размеры тела насекомого при сохранении способности к полету, так как количество щетинок на одном крыле ограничено длиной периметра крыловой пластинки, к которому они прикреплены, а их минимальный диаметр – необходимой жесткостью. Щетинки расположены, как правило, веерообразно, поэтому их основания находятся ближе друг к другу, чем вершины. В связи с этим длина щетинок также имеет некоторое оптимальное значение, при котором коэффициент проницаемости не слишком велик. По всей вероятности, самой важной переменной, характеризующей проницаемость перистого крыла и способность к полету, является число Рейнольдса, рассчитанное по зазору между щетинками. Для изученных Ptiliinae оно находится в достаточно узком диапазоне 0.4–0.6, и есть основания предполагать, что оно принимает сходные значения у других летающих перокрылых насекомых.

В условиях гребного полета с использованием механизма хлопкá и броска перистое крыло имеет преимущества перед мембранозным. Проницаемость, незначительно уменьшающая лобовое сопротивление, компенсируется снижением массы и момента инерции (Farisenkov et al., 2021). Было показано, что крыло *Paratuposa placentis* (Ptiliidae) в 5–7 раз легче мембранозного крыла такой же формы. С учетом добавленной массы воздуха разница составляет 3–4 раза. Вторичные выросты щетинок вносят существенный вклад в облегчение крыла: гипотетическое перистое крыло с голыми цилиндрическими щетинками, имеющими аналогичное лобовое сопротивление, в 1.75 раза тяжелее, но все еще в 3–4 раза легче мембранозного. Таким образом, перистые крылья Hymenoptera и Thysanoptera, лишенные вторичных выростов, также должны быть в несколько раз легче своих гипотетических мембранозных аналогов. Поскольку перистое крыло обладает значительной проницаемостью для воздуха при больших углах атаки, насекомому требуется приложить значительно меньшие силы, чтобы разделить их перед взмахом вниз, чем насекомому с мембранозными крыльями (Jones et al., 2016).

Уменьшение инерции и усилия для разведения схлопнутых крыльев снижает необходимую для полета мощность, развиваемую летательной мускулатурой, как среднюю по кинематическому циклу, так и пиковую, что увеличивает энергоэффективность. Соответственно снижается масса летательной мускулатуры, что дополнительно облегчает тело насекомого и должно уменьшать энергозатраты на полет. Масса летательных мышц *Paratuposa placentis* прямого и непрямого действия составляет 6.9 % массы тела (Farisenkov et al., 2021), в то время как у крупных насекомых доля ее составляет десятки процентов и у стрекоз достигает 60 % (Ellington, 1985; Marden, 1989). Вероятно, эти различия связаны не только с эффективностью перистых крыльев, но и с аллометрией мощности мышц. Масса и объем мышцы пропорциональны кубу линейных размеров, а мощность – площади сечения и частоте сокращений (Hettinger, 1961; Ellington, 1985), поэтому удельная мощность летательных мышц насекомых предположительно растет при миниатюризации, однако подтверждений этого пока нет. На эффективность перистых крыльев безотносительно к влиянию размеров тела на удельную мощность мускулатуры указывает тот факт, что объем летательной мускулатуры *Paratuposa placentis* в 5 раз меньше, чем у миниатюрных двукрылых *Corynoneura scutellata* (Winnertz, 1846) из сем. Chironomidae (Веко, Полилов, 2020).

Миниатюризация почти не влияет на число мышц, которое соответствует минимальному числу мышц у крупных представителей родственных групп; у большинства ми-

ниатюрных насекомых уменьшается число склеритов и упрощается строение эндоскелета, к которому крепятся мышцы (Polilov, 2016).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мельчайшие крылатые насекомые способны к активному машущему полету. Миниатюризация сопровождается изменением геометрии крыльев, отвечающим особенностям аэродинамики полета при низких значениях числа Re (когда силы вязкого трения сравнимы с инерционными силами, что неизбежно при очень малых размерах тела): уменьшается удлинение, происходит дистальное смещение центра площади и округление вершины крыла.

Представители отрядов Thysanoptera, Coleoptera и Hymenoptera конвергентно приобрели перистые крылья, которые имеют малую проницаемость для воздуха и при этом в несколько раз легче мембранозных и требуют меньших усилий для разведения после хлопка.

При полете в условиях малых Re велико значение сил вязкого трения воздуха, поэтому кинематика полета миниатюрных насекомых значительно отличается от таковой у более крупных насекомых. Для микронасекомых характерны хлопок и бросок и гребной тип полета, при котором аэродинамические силы генерируются преимущественно за счет лобового сопротивления крыла на трансляционных фазах, во время которых крылья движутся с большими углами атаки. Траектория вершины крыла мельчайших Diptera, Hymenoptera и Thysanoptera имеет U-образную форму. Мельчайшие жесткокрылые сем. Ptiliidae демонстрируют уникальную кинематику крыльев: трансляции практически перпендикулярные, между трансляционными фазами крылья схлопываются над и под телом и совершают возвратные движения с околонулевыми углами атаки.

Исследования полета микронасекомых это междисциплинарное направление, которое в последние несколько лет интенсивно расширяется с развитием новых методов, таких как трехмерная морфология, скоростная видеосъемка и вычислительная аэродинамика. Тем не менее, многие аспекты полета и морфологии крылового аппарата микронасекомых изучены лишь поверхностно и на небольшом круге объектов из-за многочисленных технических сложностей, сопровождающих сбор микронасекомых, трехмерную реконструкцию их строения, скоростную видеосъемку полета и ресурсоемкие вычисления аэродинамики. До сих пор остаются неизученными полет самых миниатюрных Diptera и Hymenoptera, аллометрия геометрии крыльев большинства микронасекомых, физиология мускулатуры и механические свойства крыльев.

Дальнейшее изучение функциональной морфологии крылового аппарата и механики полета микронасекомых имеет фундаментальное значение для понимания общей биологии и локомоции миниатюрных животных, а также для развития нестационарной аэродинамической теории при низких числах Рейнольдса, которая в перспективе может иметь практическое применение.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 20-14-50397).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляев О. А., Фарисенков С. Э. 2018. Исследование аллометрии формы и жилкования крыльев насекомых. Часть 1. Hymenoptera. Вестник Московского университета. Серия 16: Биология **73** (4): 277–284.
- Беляев О. А., Фарисенков С. Э. 2019. Исследование аллометрии формы и жилкования крыльев насекомых. Часть 2. Diptera. Вестник Московского университета. Серия 16: Биология **74** (1): 10–18.
- Бродский А. К. 1988. Механика полета насекомых. Л.: Издательство Ленинградского университета, 207 с.
- Веко Е. Н., Полилов А. А. 2020. Влияние миниатюризации на анатомию *Corynoneura scutellata* Winnertz, 1846 (Diptera: Chironomidae) – одного из мельчайших двукрылых. Зоологический журнал **99** (12): 1398–1410. doi: 10.31857/S0044513420090184
- Городков К. Б. 1984. Олигомеризация и эволюция систем морфологических структур: 2. Олигомеризация и уменьшение размеров тела. Зоологический журнал **63** (12): 1765–1778.
- Макарченко Е. А., Гундерина Е. И., Саго С. 2014. Морфологическое и молекулярно-генетическое описание *Nymphomyia kannasatoi* sp. n. (Diptera, Nymphomyiidae) из Японии и Южного Сахалина, с данными по биологии вида. Евразийский энтомологический журнал **13** (6): 535–544.
- Нарчук Э. П. 2003. Определитель семейств двукрылых насекомых (Insecta: Diptera) фауны России и сопредельных стран (с кратким обзором семейств мировой фауны). СПб.: Зоологический институт РАН, 250 с. (Труды Зоологического института РАН, т. 294).
- Перковский Е. Э., Федотова З. А. 2004. Новые виды галлиц (Diptera, Cecidomyiidae) из ровенского янтара. Подсемейство Lestremiinae, трибы Micromyiini и Peromyiini. Палеонтологический журнал **38** (4): 44–54.
- Полилов А. А. 2008. Анатомия мельчайших жесткокрылых жуков-перистокрылок трибы Nanosellini (Coleoptera, Ptiliidae) и пределы миниатюризации насекомых. Зоологический журнал **87** (2): 181–188.
- Полилов А. А. 2015. Морфологические особенности насекомых, связанные с миниатюризацией. Вестник Московского университета. Серия 16: Биология **3**: 37–43.
- Родендорф Б. Б. 1949. Эволюция и классификация летательного аппарата насекомых. М.; Л.: Палеонтологический институт АН СССР, 176 с. (Труды Палеонтологического института АН СССР, т. 16).
- Родендорф Б. Б. 1951. Органы движения двукрылых насекомых и их происхождение. М.; Л.: Палеонтологический институт АН СССР, 179 с. (Труды Палеонтологического института АН СССР, т. 35).
- Anderson J. D., Degrez G., Degroote J., Dick E., Grundmann R., Vierendeels J. 2009. Computational Fluid Dynamics: An Introduction. 3rd edn. Berlin, Germany: Springer, 332 p.
- Beutel R. G., Vanin S. A. 2016. Torridincolidae Steffan, 1964. In: Handbook of Zoology. Vol. 1. Morphology and Systematics. 2nd ed. Berlin; Boston: De Gruyter, p. 67–70. doi: 10.1515/9783110373929-009
- Bowstead S. 1999. A Revision of the Corylophidae (Coleoptera) of the West Palaearctic Region. Geneve: Museum d'Histoire Naturelle, 203 p.
- Bradley J. C. 1955. The wing-venation of Chalcidoidea and of some allied Hymenoptera. Mémoires de la Société Entomologique de Belgique **27**: 127–137.
- Burks B. D. 1938. A study of chalcidoid wings (Hymenoptera). Annals of the Entomological Society of America **31** (2): 157–161. doi: 10.1093/aesa/31.2.157
- Cai C., Leschen R. A. B., Liu Y., Huang D. 2016. First fossil jacobsoniid beetle (Coleoptera): *Derolathrus groehni* n. sp. from Eocene Baltic amber. Journal of Paleontology **89** (5): 762–767. doi: 10.1017/jpa.2015.65
- Cheer A. Y. L., Koehl M. A. R. 1987. Paddles and rakes: fluid flow through bristled appendages of small organisms. Journal of Theoretical Biology **129** (1): 17–39. doi: 10.1016/S0022-5193(87)80201-1
- Cheng X., Sun M. 2016. Wing-kinematics measurement and aerodynamics in a small insect in hovering flight. Scientific Reports **6** (25706): 1–12. doi: 10.1038/srep25706
- Chin D. D., Lentink D. 2016. Flapping wing aerodynamics: from insects to vertebrates. Journal of Experimental Biology **219** (7): 920–932. doi: 10.1242/jeb.042317
- Danforth N. 1989. The evolution of hymenopteran wings: the importance of size. Journal of Zoology **218**: 247–276. doi: 10.1111/j.1469-7998.1989.tb02536.x
- Dickinson M. H., Lehmann F.-O., Sane S. P. 1999. Wing rotation and the aerodynamic basis of insect flight. Science **284** (5422): 1954–1960. doi: 10.1126/science.284.5422.1954
- Eastop V. F. 1966. A taxonomic study of Australian Aphidoidea (Homoptera). Australian Journal of Zoology **14** (3): 399–592. doi: 10.1071/ZO9660399
- Ellington C. P. 1980. Wing mechanics and take-off preparation of thrips (Thysanoptera). Journal of Experimental Biology **85**: 129–136. doi: 10.1242/jeb.85.1.129
- Ellington C. P. 1984a. The aerodynamics of hovering insect flight. III. Kinematics. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B **305**: 41–78. doi: 10.1098/rstb.1984.0051
- Ellington C. P. 1984b. The aerodynamics of hovering insect flight. IV. Aerodynamic mechanisms. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B **305**: 79–113. doi: 10.1098/rstb.1984.0052

- Ellington C. P. 1984c. The aerodynamics of hovering insect flight. V. A vortex theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* **305**: 115–144. doi: 10.1098/rstb.1984.00523
- Ellington C. P. 1985. Power and efficiency of insect flight muscle. *Journal of Experimental Biology* **115** (1): 293–304. doi: 10.1242/jeb.115.1.293
- Farisenkov S., Lapina N., Petrov P., Polilov A. 2020. Extraordinary flight performance of the smallest beetles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **117** (40): 24643–24645. doi: 10.1073/pnas.2012404117
- Farisenkov S. E., Kolomenskiy D., Petrov P. N., Lapina N. A., Engels T., Lehmann F.-O., Onishi R., Liu H., Polilov A. A. [Интернет документ] 2021. A novel flight style allowing the smallest featherwing beetles to excel. [URL: <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2021.06.24.449497v1>]
- Ford M. P., Kasoju V. T., Gaddam M. G., Santhanakrishnan A. 2019. Aerodynamic effects of varying solid surface area of bristled wings performing clap and fling. *Bioinspiration & Biomimetics* **14** (4): 046003. doi: 10.1088/1748-3190/ab1a00
- Grimaldi D., Engel M. S. 2004. *Evolution of the Insects*. Cambridge; New York; Melbourne; Madrid; Cape Town; Singapore; São Paulo: Cambridge University Press, 755 p.
- Grimaldi D., Shmakov A., Fraser R. 2004. Mesozoic thrips and early evolution of the order Thysanoptera (Insecta). *Journal of Paleontology* **78** (5): 941–952. doi: 10.1666/0022-3360(2004)078<0941:mtaeo>2.0.co;2
- Haas F., Gorb S., Blickhan R. 2000. The function of resilin in beetle wings. *Proceedings of the Royal Society, B: Biological Sciences* **267**: 1375–1381. doi: 10.1098/rspb.2000.1153
- Hájek J., Fikáček M. 2008. A review of the genus *Satonius* (Coleoptera: Myxophaga: Torridincolidae): taxonomic revision, larval morphology, notes on wing polymorphism, and phylogenetic implications. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae* **42** (2): 655–676.
- Hájek J., Yoshitomi H., Fikáček M., Hayashi M., Jia F.-L. 2011. Two new species of *Satonius* Endrödy-Younga from China and notes on the wing polymorphism of *S. kurosawai* Satô (Coleoptera: Myxophaga: Torridincolidae). *Zootaxa* **3016** (1): 51–62. doi: 10.11646/zootaxa.3016.1.4
- Hall W. E. 2000. Ptiliidae Erichson, 1845. In: R. H. Arnett Jr., M. C. Thomas (eds). *American Beetles*. Vol. 1. Archostemata, Myxophaga, Adephaga, Polyphaga: Staphyliniformia. Boca Raton; London; New York; Washington, D. C.: CRC Press, p. 233–246.
- Hall W. E. 2019. Sphaerulidae Erichson, 1845. In: A. Slipinski, J. Lawrence (eds). *Australian Beetles*. Vol. 2. Archostemata, Myxophaga, Adephaga, Polyphaga (part). Clayton South: CSIRO Publishing, p. 15–17.
- Hammond P. M. 1985. Dimorphism of wings, wing-folding and wing-toiletry devices in the ladybird, *Rhyzobius litura* (F.) (Coleoptera: Coccinellidae), with a discussion of inter-population variation in this and other wing-dimorphic beetle species. *Biological Journal of the Linnean Society* **24** (1): 15–33. doi: 10.1111/j.1095-8312.1985.tb00157.x
- Hansen B., Tiselius P. 1992. Flow through the feeding structures of suspension feeding zooplankton: a physical model approach. *Journal of Plankton Research* **14** (6): 821–834. doi: 10.1093/plankt/14.6.821
- Harbig R. R., Sheridan J., Thompson M. C. 2013. Reynolds number and aspect ratio effects on the leading-edge vortex for rotating insect wing planforms. *Journal of Fluid Mechanics* **717**: 166–192. doi: 10.1017/jfm.2012.565
- Hettinger T. 1961. *Physiology of Strength*. Springfield: Bannerstone House, 83 p.
- Horridge G. A. 1956. The flight of very small insects. *Nature* **178**: 1334–1335. doi: 10.1038/1781334a0
- Huber J. T., Noyes J. S. 2013. A new genus and species of fairyfly, *Tinkerbella nana* (Hymenoptera, Mymaridae), with comments on its sister genus *Kikiki*, and discussion on small size limits in arthropods. *Journal of Hymenoptera Research* **32**: 17–44. doi: 10.3897/jhr.32.4663
- Jones S. K., Yun Y. J. J., Hedrick T. L., Griffith L. A., Miller B. E. 2016. Bristles reduce the force required to ‘fling’ wings apart in the smallest insects. *Journal of Experimental Biology* **219** (23): 3759–3772. doi: 10.1242/jeb.143362
- Kolomenskiy D., Farisenkov S., Engels T., Lapina N., Petrov P., Lehmann F.-O., Onishi R., Liu H., Polilov A. 2020. Aerodynamic performance of a bristled wing of a very small insect. *Experiments in Fluids* **61**: 194. doi: 10.1007/s00348-020-03027-0
- Lawrence J. F., Ślipiński A., Seago A. E., Thayer M. K., Newton A. F., Marvaldi A. E. 2011. Phylogeny of the Coleoptera based on morphological characters of adults and larvae. *Annales Zoologici* **61** (1): 1–217. doi: 10.3161/000345411X576725
- Lee S. H., Kim D. 2017. Aerodynamics of a translating comb-like plate inspired by a fairyfly wing. *Physics of Fluids* **29** (8): 081902. doi: 10.1063/1.4998434
- Lee S. H., Lahooti M., Kim D. 2018. Aerodynamic characteristics of unsteady gap flow in a bristled wing. *Physics of Fluids* **30** (7): 071901. doi: 10.1063/1.5030693
- Lehmann F.-O., Pick S. 2007. The aerodynamic benefit of wing–wing interaction depends on stroke trajectory in flapping insect wings. *Journal of Experimental Biology* **210** (8): 1362–1377. doi: 10.1242/jeb.02746

- Lentink D., Dickinson M. H. 2009. Rotational accelerations stabilize leading edge vortices on revolving fly wings. *Journal of Experimental Biology* **212** (16): 2705–2719. doi: 10.1242/jeb.022269
- Loudon C., Best B. A., Koehl M. A. R. 1994. When does motion relative to neighboring surfaces alter the flow through arrays of hairs? *Journal of Experimental Biology* **193**: 233–254. doi: 10.1242/jeb.193.1.233
- Lyu Y. Z., Zhu H. J., Sun M. 2019. Flapping-mode changes and aerodynamic mechanisms in miniature insects. *Physical Review* **99** (1): 012419. doi: 10.1103/PhysRevE.99.012419
- Ma K. Y., Chirarattananon P., Fuller S. B., Wood R. J. 2013. Controlled flight of a biologically inspired, insect-scale robot. *Science* **340** (6132): 603–607. doi: 10.1126/science.1231806
- Marden J. H. 1989. Bodybuilding dragonflies: Costs and benefits of maximizing flight muscle. *Physiological and Biochemical Zoology* **62** (2): 505–521. doi: 10.1086/physzool.62.2.30156182
- Mayhew P. J. 2018. Explaining global insect species richness: lessons from a decade of macroevolutionary entomology. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **166** (4): 225–250. doi: 10.1111/eea.12673
- Miller L. A., Peshkin C. S. 2005. A computational fluid dynamics of ‘clap and fling’ in the smallest insects. *Journal of Experimental Biology* **208** (2): 195–212. doi: 10.1242/jeb.01376
- Mockford E. L. 1997. A new species of *Dicopomorpha* (Hymenoptera: Mymaridae) with diminutive, apterous males. *Annals of the Entomological Society of America* **90** (2): 115–120. doi: 10.1093/aesa/90.2.115
- Nabawy M. R. A., Crowther W. J. 2017. The role of the leading edge vortex in lift augmentation of steadily revolving wings: a change in perspective. *Journal of the Royal Society* **14** (132): 20170159. doi: 10.1098/rsif.2017.0159
- Newton A. F., Thayer M. K., Ashe J. S., Chandler D. S. 2000. Staphylinidae Latreille, 1802. In: R. H. Arnett Jr., M. C. Thomas (eds). *American Beetles*. Vol. 1. Archostemata, Myxophaga, Adephaga, Polyphaga: Staphyliniformia. Boca Raton; London; New York; Washington, D. C.: CRC Press, p. 272–290.
- Oertli J. 1991. Interspecific scaling (relative size change) of wing beat frequency and morphometrics in flying beetles (Coleoptera). *Journal of the Swiss Entomological Society* **64**: 139–154. <https://doi.org/10.5169/seals-402439>
- Pal L., Joyce M. C., Fleming P. D. 2006. A simple method for calculation of the permeability coefficient of porous media. *TAPPI Journal* **5** (9): 10–16.
- Petrov P. N., Farisenkov S. E., Polilov A. A. 2020. Miniaturization re-establishes symmetry in the wing folding patterns of featherwing beetles. *Scientific Reports* **10**: 16458. doi: 10.1038/s41598-020-73481-7
- Philips T. K., Ive M. A., Giersch J. J. 2002. Jacobsoniidae Heller 1926. In: R. Arnett, M. C. Thomas, P. Skelley, J. H. Frank (eds). *American Beetles*. Vol. 2. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. Boca Raton; London; New York; Washington, D. C.: CRC Press, p. 219–220. doi: 10.1201/9781420041231
- Poinar G. Jr. 2017. A new family of aphids (Hemiptera: Aphidoidea) in mid-Cretaceous Myanmar amber. *Cretaceous Research* **75**: 7–10. doi: 10.1016/j.cretres.2017.03.013
- Poinar G. Jr., Brown A. E. 2005. New Aphidoidea (Hemiptera: Sternorrhyncha) in Burmese amber. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **107** (4): 835–845.
- Polilov A. A. 2015. Small is beautiful: Features of the smallest insects and limits to miniaturization. *Annual Review of Entomology* **60**: 103–121. doi: 10.1146/annurev-ento-010814-020924
- Polilov A. A. 2016. *At the Size Limit – Effects of Miniaturization in Insects*. Berlin; Heidelberg: Springer, 325 p. doi: 10.1007/978-3-319-39499-2
- Polilov A. A. 2017. Anatomy of adult *Megaphragma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), one of the smallest insects, and new insight into insect miniaturization. *PLoS ONE* **12** (12): 0175566. doi: 10.1371/journal.pone.0175566
- Polilov A. A., Reshetnikova N. I., Petrov P. N., Farisenkov S. E. 2019a. Wing morphology in featherwing beetles (Coleoptera: Ptiliidae): Features associated with miniaturization and functional scaling analysis. *Arthropod Structure & Development* **48**: 56–70. doi: 10.1016/j.asd.2019.01.003
- Polilov A. A., Ribera I., Yavorskaya M. I., Cardoso A., Grebennikov V. V., Beutel R. G. 2019b. The phylogeny of Ptiliidae (Coleoptera: Staphylinioidae) – the smallest beetles and their evolutionary transformations. *Arthropod Systematics & Phylogeny* **77** (3): 433–455. doi: 10.26049/ASP77-3-2019-4
- Reichardt H. 1973. A critical study of the suborder Myxophaga, with a taxonomic revision of the Brazilian Torridincolidae and Hydroscaphidae (Coleoptera). *Arquivos de Zoologia* **24** (2): 73–162.
- Sane S. P. 2003. The aerodynamics of insect flight. *Journal of Experimental Biology* **206** (23): 4191–4208. doi: 10.1242/jeb.00663
- Sane S. P. 2016. Neurobiology and biomechanics of flight in miniature insects. *Current Opinion in Neurobiology* **41**: 158–166. doi: 10.1016/j.conb.2016.09.008
- Santhanakrishnan A., Robinson A. K., Jones S., Low A. A., Gadi S., Hedrick T. L., Miller L. A. 2014. Clap and fling mechanism with interacting porous wings in tiny insect flight. *Journal of Experimental Biology* **217** (21): 3898–3909. doi: 10.1242/jeb.084897
- Sarig A., Ribak G. 2021. To what extent can the tiny parasitoid wasps, *Eretmocerus mundus*, fly upwind? *Journal of Applied Entomology* **145** (7): 660–674. doi: 10.1111/jen.12890

- Schlichting H., Gersten K. 1968. *Boundary-Layer Theory*. Berlin; Heidelberg: Springer, 817 p. doi: 10.1007/978-3-662-52919-5
- Schmidt-Nielsen K. 1984. *Scaling: Why Is Animal Size So Important?* Cambridge; New York: Cambridge University Press, Xi + 241 p.
- Shyy W., Lian Y., Tang J., Viieru D., Liu H. 2008. *Aerodynamics of Low Reynolds Number Flyers*. Cambridge: Cambridge University Press, 193 p. doi: 10.1017/S0001924000005376
- Song Z., Tong J., Pflieger W., Sun J. 2021. A review: Learning from the flight of beetles. *Computers in Biology and Medicine* **133**: 104397. doi: 10.1016/j.combiomed.2021.104397
- Stroyan H. L. G. 1979. Additions to the British aphid fauna (Homoptera: Aphidoidea). *Zoological Journal of the Linnean Society* **65** (1): 1–54. doi: 10.1111/j.1096-3642.1979.tb01079.x
- Stockie J. M. 2009. Modelling and simulation of porous immersed boundaries. *Computers and Structures* **87**: 701–709. doi: 10.1016/j.compstruc.2008.11.001
- Sun J., Bhushan B. 2012. Structure and mechanical properties of beetle wings: A review. *RSC Advances* **2** (33): 12606–12623. doi: 10.1039/C2RA21276E
- Sun J., Liu C., Bhushan B. 2019. A review of beetle hindwings: Structure, mechanical properties, mechanism and bioinspiration. *Journal of the Mechanical Behavior of Biomedical Materials* **94**: 63–73. doi: 10.1016/j.jmbbm.2019.02.031
- Sun M., Tang J. 2002. Unsteady aerodynamic force generation by a model fruit fly wing in flapping motion. *Journal of Experimental Biology* **205** (1): 55–70. doi: 10.1242/jeb.205.1.55
- Vogel S. 1966. Flight in *Drosophila* I. Flight performance of tethered flies. *Journal of Experimental Biology* **44**: 567–578. doi: 10.1242/jeb.44.3.567
- Vu H. P., Cheol H. P. 2020 Mimicking nature's flyers: a review of insect-inspired flying robots. *Current Opinion in Insect Science* **42**: 70–75. doi: 10.1016/j.cois.2020.09.008
- Walker J. A. 2002. Functional morphology and virtual models: physical constraints on the design of oscillating wings, fins, legs, and feet at intermediate Reynolds numbers. *Integrative and Comparative Biology* **42** (2): 232–242. doi: 10.1093/icb/42.2.232
- Weis-Fogh T. 1973. Quick estimates of flight fitness in hovering animals, including novel mechanisms for lift production. *Journal of Experimental Biology* **59** (1): 169–230. doi: 10.1242/jeb.59.1.169
- Wootton R. J. 2002. Design, function and evolution in the wings of holometabolous insects. *Zoologica Scripta* **31** (1): 31–40. doi: 10.1046/j.0300-3256.2001.00076.x
- Yamamoto S., Takahashi Y., Parker J. 2017. Evolutionary stasis in enigmatic jacobsoniid beetles. *Gondwana Research* **45**: 275–281. doi: 10.1016/j.gr.2016.12.008
- Yavorskaya M. I., Beutel R. G., Farisenkov S. E., Polilov A. A. 2019. The locomotor apparatus of one of the smallest beetles – The thoracic skeletomuscular system of *Nephanes titan* (Coleoptera, Ptiliidae). *Arthropod Structure & Development* **48**: 71–82. doi: 10.1016/j.asd.2019.01.002
- Zhang Z.-Q. 2013. Phylum Arthropoda. In: Z.-Q. Zhang (ed.). *Animal Biodiversity: An Outline of Higher-Level Classification and Survey of Taxonomic Richness (Addenda 2013)*. *Zootaxa* **3703** (1): 17–26. doi: 10.11646/zootaxa.3703.1.6

THE EFFECTS OF MINIATURIZATION ON WING STRUCTURE AND FLIGHT MECHANICS IN INSECTS

N. A. Lapina, S. E. Farisenkov, P. N. Petrov, A. A. Polilov

Key words: flight, insects, miniaturization, kinematics, aerodynamics, ptiloptery, functional morphology.

SUMMARY

Miniaturization is one of the principal trends in the evolution of winged insects (Pterygota), in many groups of which miniature forms with body sizes comparable to those of unicellular protists evolved independently. It has been shown that microinsects are capable of active flight, the mechanics of which differ considerably from those of larger representatives of related groups. It has been found that many miniature insects convergently acquired peculiar features of the structure of the wing apparatus, called ptiloptery. Miniature insects display a rowing type of flight, since non-stationary mechanisms

that provide lift during flapping flight typical of large insects, birds, and bats are inefficient or poorly efficient when the forces of friction are comparable to inertial forces. During rowing flight, the wing cycle is asymmetric: during the power stroke, in some phases of the cycle, the wings move with high angles of attack and velocities, providing the generation of aerodynamic forces, and during the recovery stroke, in other phases, with small angles of attack and speeds, which allows the insects to minimize the drag of the wing. The study of the locomotion of miniature insects is not only an important aspect of the research on the biology of these animals, but also poses new problems in the field of motion mechanics at ultralow Reynolds numbers. In recent years, there has been an active accumulation of data on the structural features and functional morphology of the wings of miniature insects and the mechanics of their flight. This article provides an overview of the publications available on this issue. This study was supported by the Russian Foundation for Basic Research (project no. 20-14-50397).