

Московская школа на Юго-Западе № 1543

**Исследование зависимости
изменчивости крыльев
от способности к полёту
на примере некоторых видов жуков-плавунцов
(Coleoptera, Dytiscidae)
Нижне-Свирского заповедника
Д.А. Левин**

**Москва
2018**

Введение

Жуки-плавунцы (Coleoptera, Dytiscidae) – вторичноводные насекомые, представленные на территории России примерно 300 видами (Зайцев, 1953). Они могут обитать как в придорожных лужах, так в больших водоёмах, и за свою жизнь нередко мигрируют из одной части водоёма в другую или переходят из одного водоёма в другой. В популяциях многих видов есть особи, способные к полёту (Зайцев, 1953). Среди видов плавунцов выделяют три группы: виды, неприспособленные к полету; виды, некоторые представители которых способны к полету; виды, все представители которых способны к полету (Nilsson, Holmen 1995). В подавляющем большинстве популяций *Dytiscus lapponicus* Gyllenhal, 1808 полет не отмечен (Петров и др., 2013), а особи видов: *D. marginalis* Linnaeus, 1758, *Graphoderus cinereus* Linnaeus, 1758 и *G. zonatus* Hoppe, 1795 – все способны летать (Зайцев, 1953; Jackson, 1956; Петров и др., 2013; Леонтович, 2018)

Изменчивость органов – характерная черта многих организмов. Стабилизирующий отбор, в некоторых ситуациях наблюдаемый на примере изменчивых органов, направлен на сокращение размаха значений одной или нескольких характеристик в пользу одного или нескольких оптимальных значений на каждую из них (Шмальгаузен, 1946). Чаще же всего стабилизирующий отбор направлен в природе на поиск и сохранение “золотой середины” в полилатеральной¹ системе отсчёта – пределов может быть (и почти всегда как раз так и бывает) гораздо больше, чем два, при том механизмы взаимодействия у них могут даже не иметь иерархии как таковой (под иерархией подразумевается расстановка параметров по своему влиянию – параметры, стоящие выше в иерархии, могут влиять на параметры, стоящие в иерархии ниже, в то время как параметры, стоящие ниже, на параметры, стоящие выше, влиять не могут), и объекты нашего исследования (а именно – *D. lapponicus* и *D. marginalis*) является весьма наглядной тому иллюстрацией.

Функцией изменчивого органа у них является полёт, а органом – крыло, в ходе эволюции утратившее свою функциональность у одного и сохранившее её у другого. Будучи морфометрически очень изменчивыми, у отдельных особей крылья могут быть несимметричными. Если имеется нужда в полёте (для перехода между малыми водоёмами, например) - круг жизнеспособных особей, по сравнению с популяциями, не имеющими такой нужды, многократно сужается, и выживают только те, чьи крылья к полёту аэродинамически пригодны, т.к. в условиях, не требующих способности к полёту, выживает гораздо больше особей, чьи крылья к нему не приспособлены. Все особи, имеющие асимметрию крыльев, несоответствие средней аэродинамической хорды крыльев центру тяжести туловища или хотя бы немного недостаточную подъёмную силу крыльев (Ефимов, 2003) (ввиду способности насекомых к планирующему полёту) и/или летательной мускулатуры, проигрывают в конкуренции. Выживают и оставляют потомство только те, чьи крылья лучше всех приспособлены к полёту.

¹Имеющий две и более оси измерения. Числовая прямая, например, монолатеральна. Декартовы координаты – дилатеральны. Трёхмерное пространство – трилатерально (тавтология). Осей измерения может быть бесконечное множество.

Крылья жуков являются, пожалуй, наименее изученной структурой в их организме. Результаты исследования Амбарцумян и Опариной (2017), исследовавших виды *D. lapponicus*, *A. sulcatus*, *A. canaliculatus* и изучавших площадь и длину крыльев на предмет связи с длиной тела, показали, что зависимости формы крыльев от способности к полёту у *D. lapponicus* нет, результат же Ребрикова и др. (2016), исследовавших изменчивость крыльев *D. lapponicus*, *D. marginalis* и *D. circumcinctus*, а также частоту их всплывания, говорит об обратном. Что касается исследований Леонтович (2018), то среди её материалов были не только *D. lapponicus* и *D. marginalis*, имевшиеся у её предшественников, но также *G. cinereus* и *G. zonatus*. Исследовала же она изменчивость крыльев (а также некоторые другие морфометрические характеристики) преимущественно как систематические признаки. Из её выводов наиболее ценной информацией для нас стал вывод о том, что у *D. lapponicus* статистически значимой зависимости морфометрических параметров крыльев от таковых у тела нет, а у *D. marginalis*, напротив, есть.

Мы решили остановиться на трёх доступных и легко исследуемых видах – на *D. marginalis*, *D. circumcinctus* и *D. lapponicus*, при этом наша перспектива состоит в расширении и уточнении уже добытых данных и уже сделанных выводов.

Цель:

Продолжить исследование морфометрии представителей некоторых видов жуков-плавунцов на примере популяций севера европейской части России.

Задачи:

- Выявить зависимость морфометрических параметров крыльев от морфометрических параметров тела жука.
- Выявить связь изменчивости или, наоборот, стабилизации значений морфометрических параметров крыльев (см. выше) с распространённостью способности представителей вида к полёту.

Материалы и методы

В ходе обработки экземпляров был задействован пенополиуретан и полиэтилен для сушки крыльев, булавки, скреплявшие конструкцию, маникюрные ножницы для их отделения от птероторакса, пинцет для безопасного перемещения экземпляров и матрасики для их хранения.

Мы поднимали надкрылья с помощью пинцета. Далее, мы отрезали крылья маникюрными ножницами под самое основание.

Предварительно полностью их расправив, мы помещали их на пенополиуретановую поверхность, после чего блокировали их кусочками полиэтилена, приколотого к пенополиуретану булавками. Крылья

нумеровали следующим образом: А1 – левое крыло, А2 – правое крыло и т.д. В случае, если экземпляр был несвежепойманный, его следовало размягчить. Для этого его перед отделением крыльев на 1,5–2 мин клали в кипяток. В течение обработки из-под брюшка экземпляра выходили пузырьки воздуха. По прошествии вышеуказанного срока пузырьки выходить прекращали. Экземпляры старались не передерживать в горячей воде, так как крыло становилось очень непрочным и рвалось при малейшем усилии.

После помещения крыльев на пенополиуретан, их оставляли сушиться на одни сутки. По прошествии данного времени их изымали с «подушки» и с помощью тонкого слоя клея ПВА ровно приклеивали на лист бумаги и незамедлительно маркировали (см. выше). Для достижения нужной площади и тонкости прослойки клея мы делали из него на бумаге кружочек диаметром в районе 1–1,5 см, после чего размазывали его кусочком бумажки. В результате мы получали достаточно тонкую для нас прослойку площадью $1,5 \times 4$ см.

Всего было изучено 20 экземпляров, из которых: 12 *D. marginalis*; пять *D. lapponicus*; три *D. circumcinctus*. Они были собраны в Нижне-Свирском заповеднике Неверовым и др. с 30 июня 2017 г. по 30 мая 2018 г. У каждого из них был определён пол и тип надкрыльев (у самок), а также измерены с помощью штангенциркуля длина и ширина тела, длина (два способа измерения) и ширина каждого из крыльев. Далее, отдельно для каждого вида были созданы диаграммы рассеяния, обозначавшие зависимость:

- Ширины тела от длины (Рис.2);
- Длины ведущей кромки² (LWf) и ширины крыла (WW ; ширина у крыльев была измерена только одним способом) от длины замыкающей кромки³ (LWt), отдельно у каждого из крыльев (Рис.3,4);
- Взаимоотношение длин замыкающих кромок (LWt) левого и правого крыльев (Рис.5).

Длина тела была измерена от кончика головы до кончика брюшка. Ширина тела непостоянна, а потому мерили её максимальное значение. Длина замыкающей кромки крыла была измерена в тех же точках, что и у Леонтович, но мы её мерили как отрезок, а не как x -проекцию. Иными словами, за длину замыкающей кромки были взяты наиболее удалённые друг от друга точки крыла (рис.1). Ширину мерили аналогично: в тех же точках, что и у Леонтович, но как отрезок, а не как y -проекцию. Мы брали точку начала костальной жилки и мерили от неё отрезок, перпендикулярный длине замыкающей кромки (рис.1). А вот длина ведущей кромки была измерена точно так же, как и у Леонтович, то есть от начала костальной жилки до кончика крыла (рис. 1).

^{2, 3}Замеренные величины неправильно расположены (не точно вдоль самих кромок, а напрямую из конца в конец) и весьма приблизительны ввиду неправильной формы границ крыла, которые было сложно точно измерить.

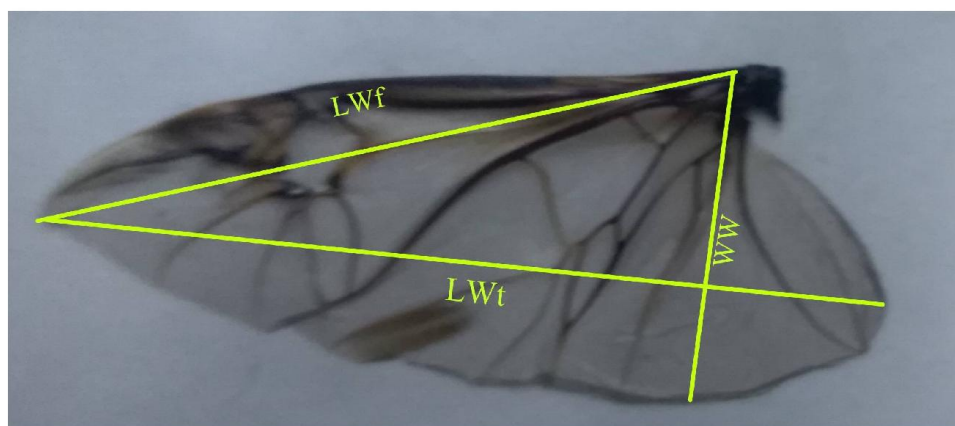


Рис.1
Схема измерения понадобившихся величин.

После создания диаграмм с помощью теста Пирсона был определён коэффициент корреляции значений сопоставляемых величин, наблюдавшихся в нашей выборке (опять же, для каждого вида всё отдельно). Учитывая особенности расположения крыльев под надкрыльями (в сложенном втрое состоянии), мы рассматривали не зависимость длины крыльев от длины тела, а зависимость суммы площадей крыльев от площади тела⁴. Площади тела мы рассчитывали по формуле площади эллипса:

$$S_b = R\pi r = \frac{L}{2} \times \frac{W}{2} \times \pi$$

Площадь крыла рассматривали как площадь треугольника, где сторонами являются длины обеих кромок и ширина, совмещённые концами (это позволяет, с учётом неправильной формы крыла, наиболее близко к истине произвести расчёты, т.к. в махе разные точки крыла участвуют в разной степени, а также потому, что расположение замеренных величин не позволяет рассчитать площадь крыла как эллипса), и рассчитывали по формуле Герона:

$$S_w = \sqrt{\frac{P}{2} \times \left(\frac{P}{2} - LWt\right) \times \left(\frac{P}{2} - LWf\right) \times \left(\frac{P}{2} - WW\right)}$$

Такая неординарная методика измерения площади крыльев была выбрана с той целью, чтобы вычислить значение, близкое к рабочей площади крыла при взмахе настолько, насколько это возможно из наших данных. Участвует во взмахе не вся площадь крыла – над крылом создаётся зона пониженного давления, и воздух из-под краёв крыла (часть из которых, в основном по причине слишком редкого жилкования, сгибается под сопротивлением воздуха) засасывается в неё. Похожую (но не идентичную) природу имеет индуктивное сопротивление, также создаваемое потоками воздуха, направленными из-под крыла в зону пониженного давления над ним (Ефимов, 2003). Так как рабочая площадь меньше общей площади крыла,

⁴Именно длина крыльев (неважно, какой именно кромки) благодаря складыванию телом не ограничивается. Это утверждение было доказано измерениями – длина замыкающей (а иногда и ведущей) кромки одного или обоих крыльев почти всегда превосходит длину тела у *D. marginalis*, и иногда у *D. lapponicus* (а длину брюшка, как следствие – тем более). Более того – подъёмная сила крыльев зависит не только от длины.

площадь эллипса даёт представления о площади крыла с меньшей точностью (рис. 2, 3, 4).

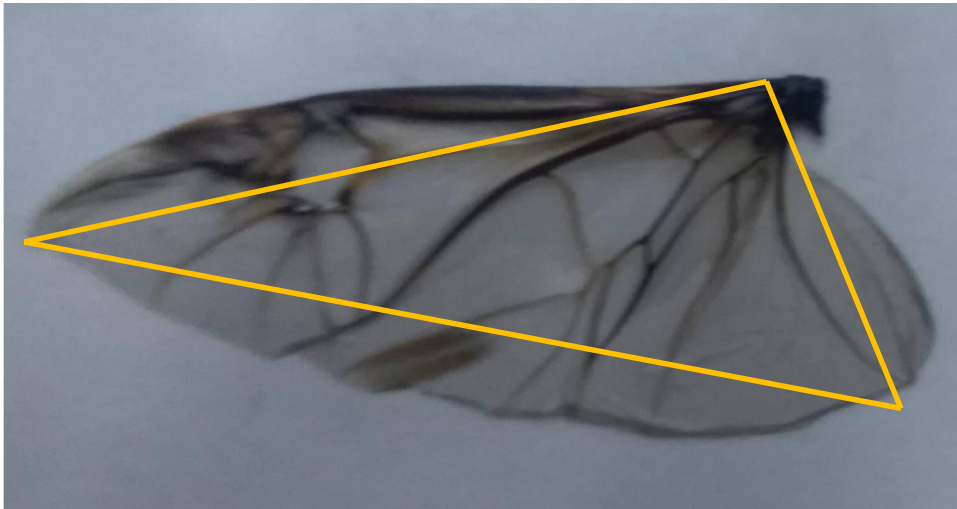


Рис.2
Наложение треугольника с искомой площадью.

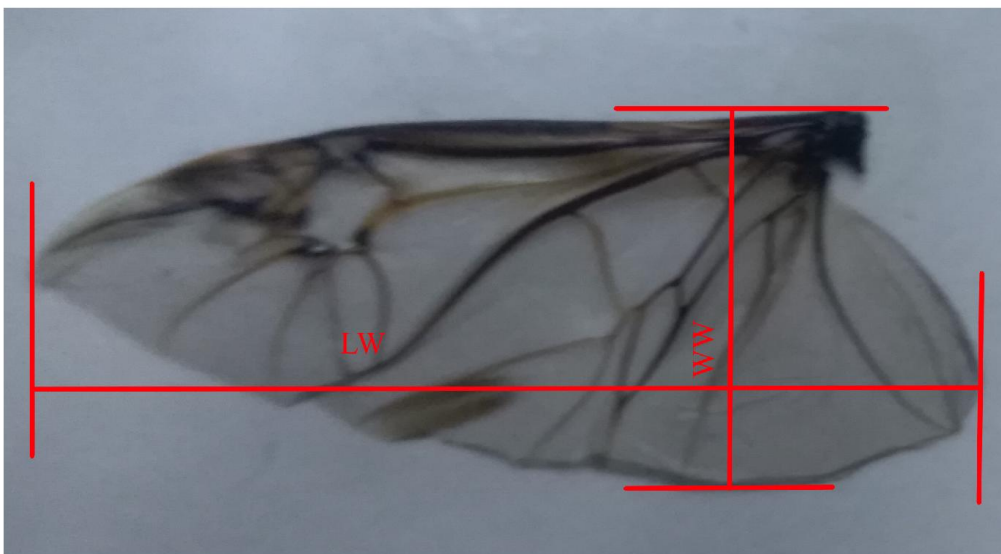


Рис.3
Измеренные по «проекционной» методике величины

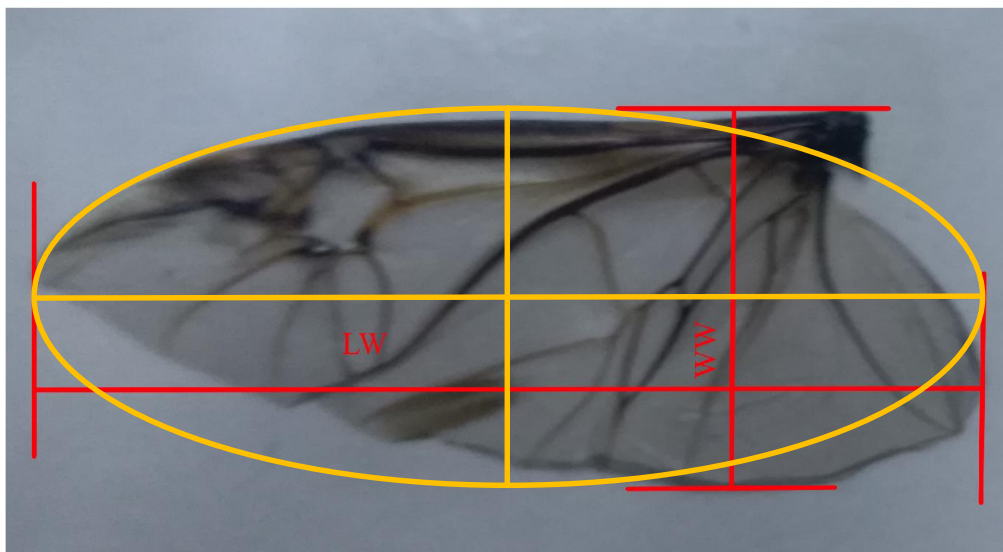


Рис.4а
Эллипс, построенный из «проекционных» величин

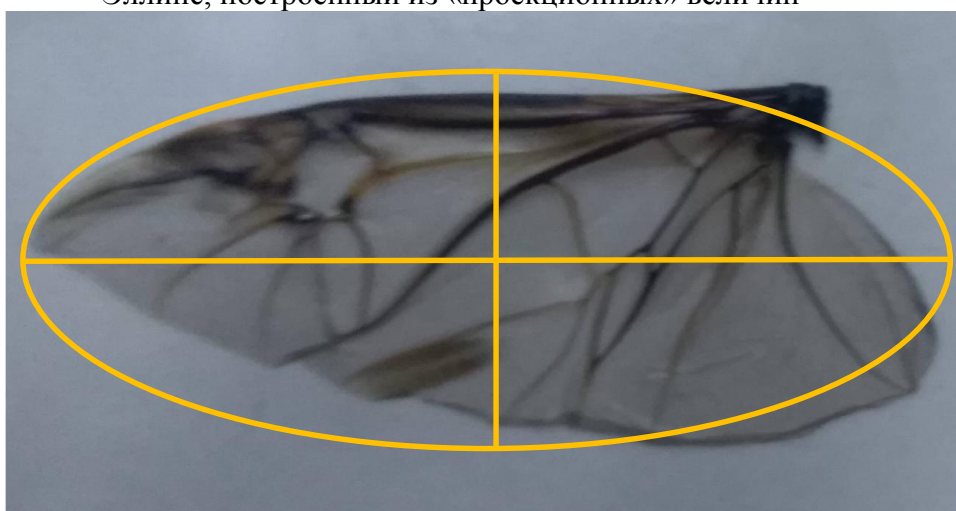


Рис.4б
Наложение эллипса с искомой площадью

Из приведённых выше схем становится очевидно, что площадь треугольника несколько меньше общей площади крыла (что допустимо, т.к. рабочая площадь крыла также меньше общей), а вот площадь эллипса, наоборот, превосходит её почти в 1,5 раза.

Данные заносили в таблицу Microsoft Excel, а статистическую обработку проводили в программе R.

Результаты

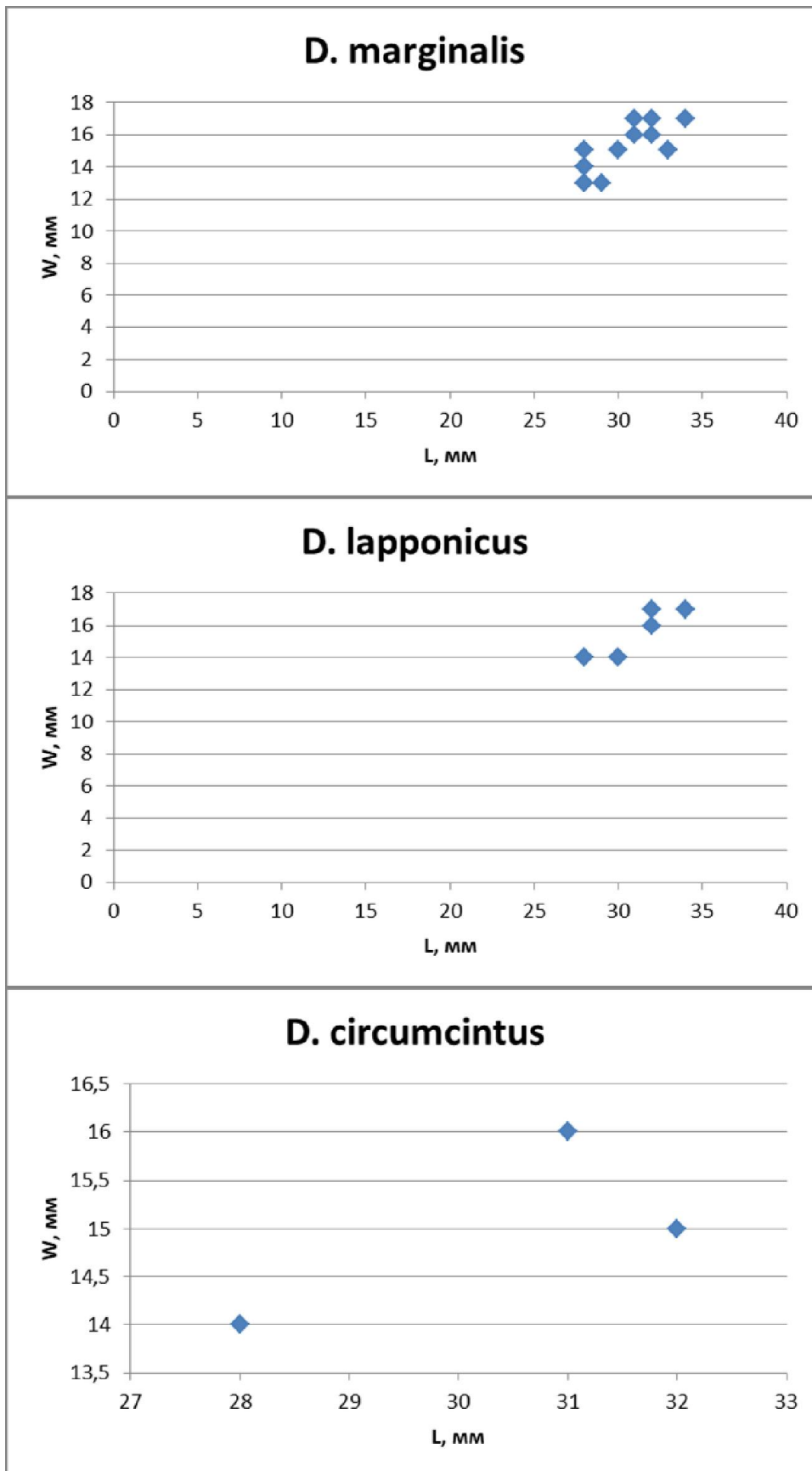
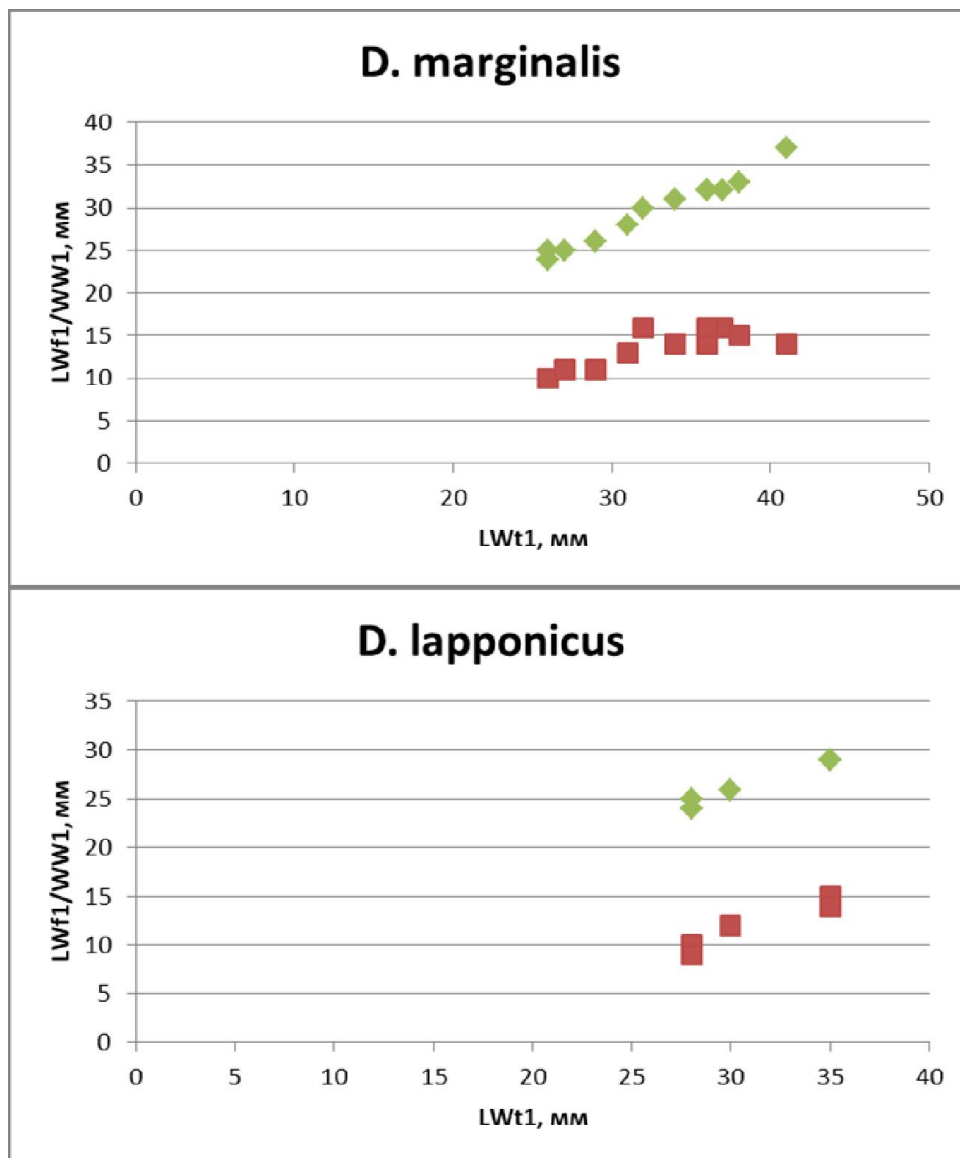


Рис.5

Соотношение длины L и ширины W тела у *D. marginalis*, *D. lapponicus* и *D. circumcinctus* соответственно (здесь и далее: C_{cor} – коэффициент корреляции, P – значение p , большие буквы в индексах соответствуют первым буквам видовых названий жуков, к графику зависимости морфометрических параметров которых принадлежат соответствующие значения).

$C_{corM} = 0,776$, $C_{corL} = 0,896$, $C_{corC} = 0,721$, $P_M = 0,003$, $P_L = 0,039$, $P_C = 0,488$



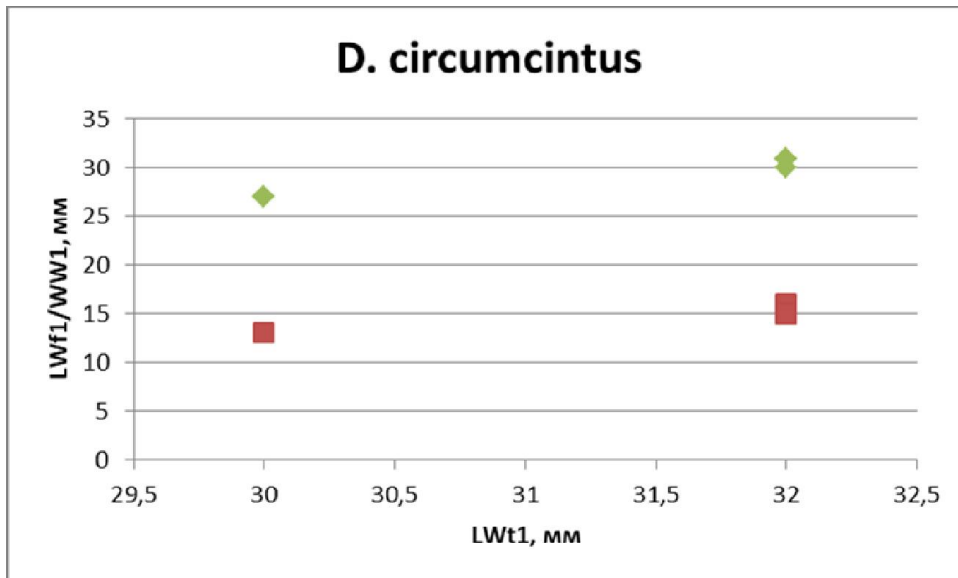


Рис.6

Соотношение длины замыкающей кромки крыла LWt1, длины ведущей кромки LWf1 и ширины крыла WW1 у *D. marginalis*, *D. lapponicus* и *D. circumcintus* соответственно. (ромбики и 1 в индексе – для LWt1/LWf1, квадратки и 2 – для LWt1/WW1). Крыло правое.
 $C_{corM1} = 0,987$, $C_{corL1} = 0,987$, $C_{corC1} = 0,971$, $P_{M1} = 2,841 \times 10^{-9}$, $P_{L1} = 0,002$, $P_{C1} = 0,155$,
 $C_{corM2} = 0,806$, $C_{corL2} = 0,963$, $C_{corC2} = 0,945$, $P_{M2} = 0,00154$, $P_{L2} = 0,00848$, $P_{C2} = 0,212$

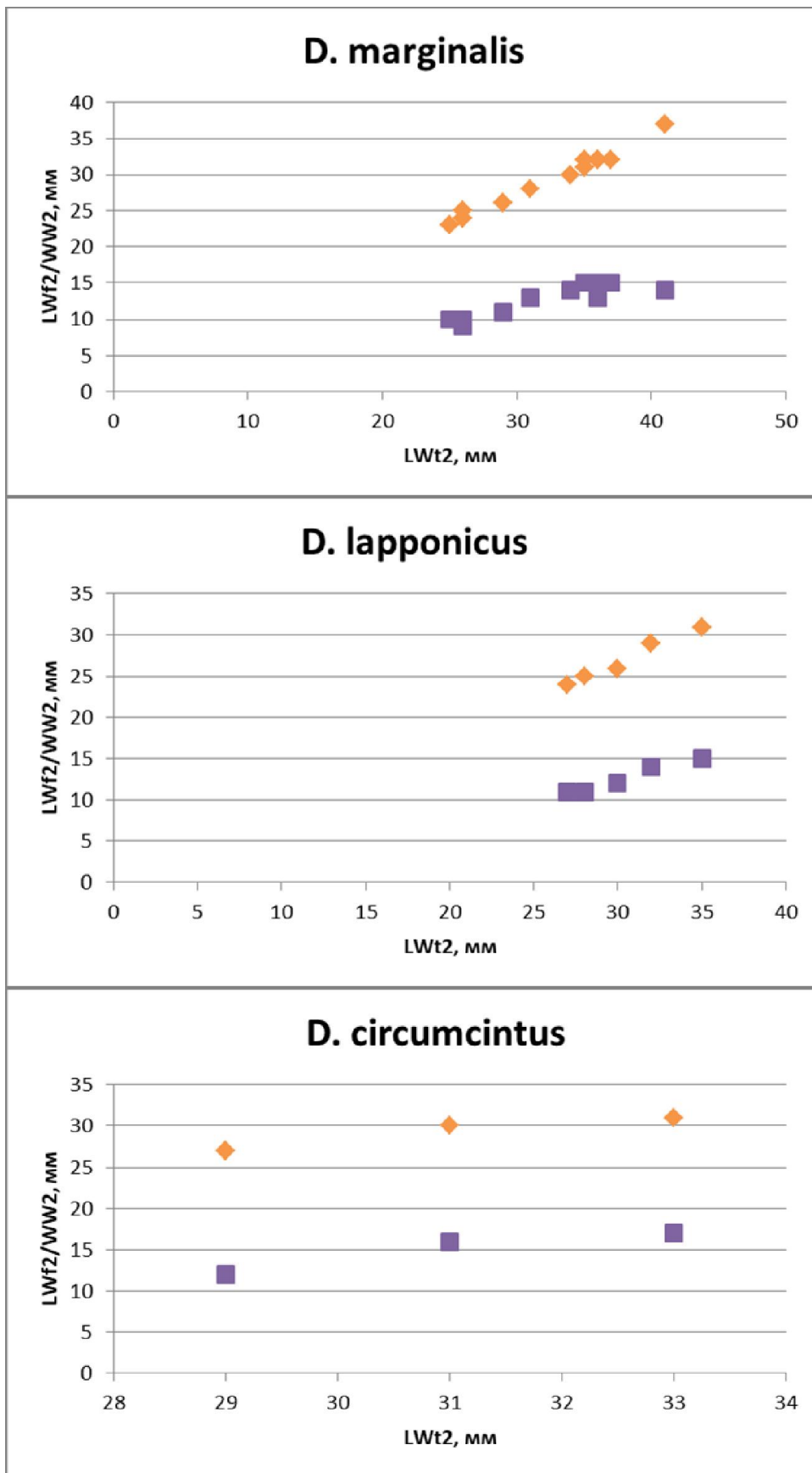


Рис.7

Соотношение длины замыкающей кромки крыла LWt2, длины ведущей кромки LWf2 и ширины крыла WW2 у *D. marginalis*, *D. lapponicus* и *D. circumcinctus* соответственно. (ромбики и 1 в индексе – для LWt2/LWf2, квадратики 2 – для LWt2/WW2). Крыло левое. $C_{corM1} = 0,9905$, $C_{corL1} = 0,989$, $C_{corC1} = 0,961$, $P_{M1} = 6,042 \times 10^{-10}$, $P_{L1} = 0,00146$, $P_{C1} = 0,9$, $C_{corM2} = 0,8795$, $C_{corL2} = 0,978$, $C_{corC2} = 0,945$, $P_M = 0,000162$, $P_L = 0,0399$, $P_C = 0,212$

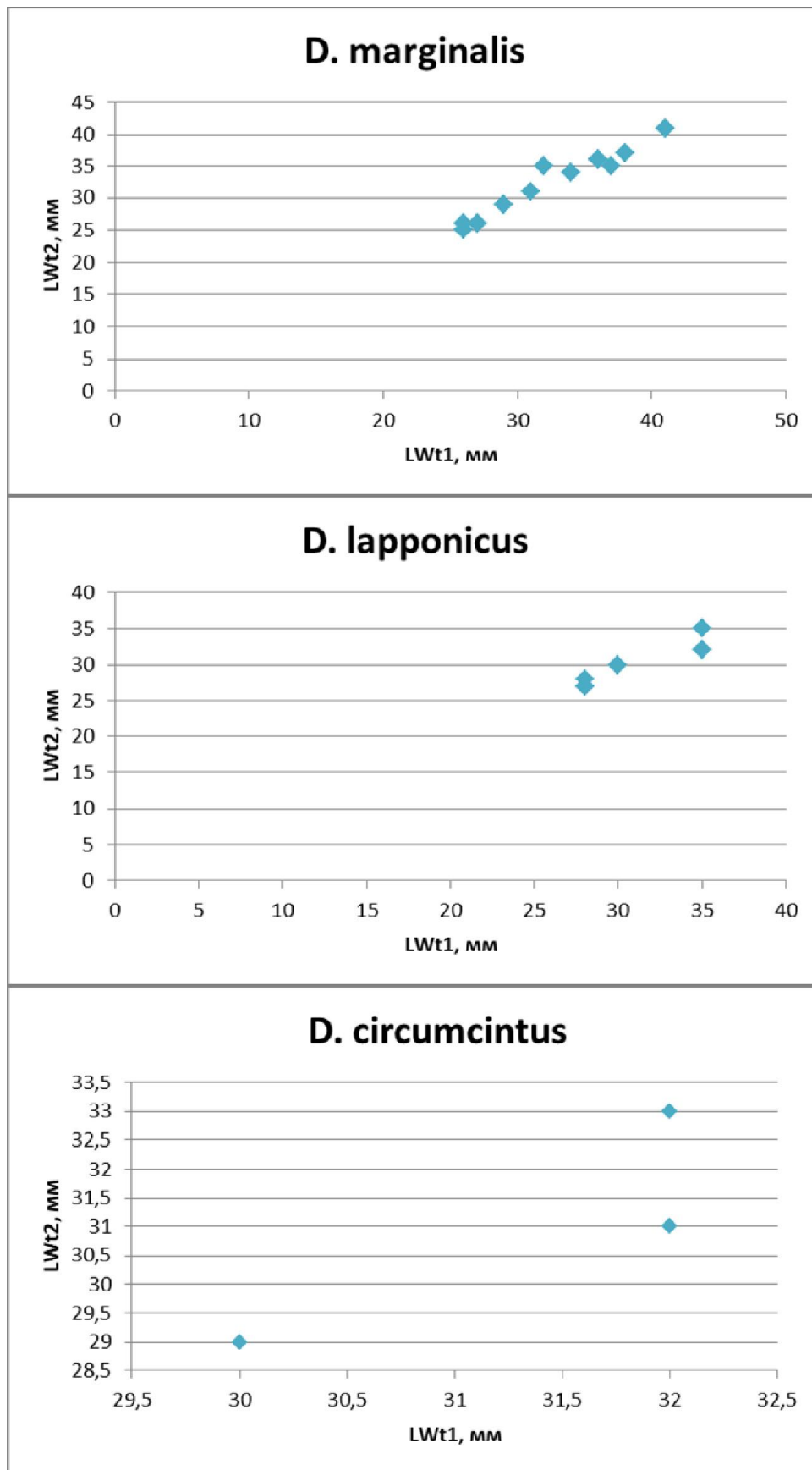


Рис.8

Соотношение длин замыкающих кромок левого (LWt2) и правого (LWt1) крыльев *D. marginalis*, *D. lapponicus* и *D. circumcintus* соответственно.

$C_{\text{corM}} = 0,972$, $C_{\text{corL}} = 0,931$, $C_{\text{corC}} = 0,866$, $P_M = 1,2056 \times 10^{-6}$, $P_L = 0,002145$, $P_C = 0,333$

Тест Пирсона показал, что корреляция длин кромок правого крыла у *D. lapponicus* и *D. marginalis* одинакова, а p в обоих случаях ничтожно мало. Аналогично и с левым крылом. Длина замыкающей кромки крыла связана с шириной сильнее у *D. lapponicus*, p снова ничтожно мало. Длина тела связана с шириной у всех жуков одинаково – в отношении 2:1 соответственно, p близко к нулю. Ширина крыла к длине крыла относится как 1 : 2.5, замыкающая кромка на 2 – 5мм (в зависимости от масштаба – 2мм при LWt = 25 – 27мм и 5мм при 37 – 41мм) больше ведущей.

Что касается выборки *D. circumcinctus*, мы не смогли выявить зависимостей морфометрических характеристик тела и крыльев друг от друга ввиду её недостаточного объёма.

Обсуждение

Несмотря на то, что выборка имеет весьма небольшой объём, некоторые выводы нам извлечь из неё всё же удалось.

Первое, что стоит отметить – это меньшая корреляция замыкающих кромок левого и правого крыльев и на 4,2 порядка большее p у *D. lapponicus* по сравнению с таковыми у *D. marginalis*. Связь двух кромок крыльев у исследуемых видов равна, но p у *D. lapponicus* при этом на 6–7 порядков выше. Исследование же морфометрии тела дало неожиданные результаты: связь ширины тела с длиной *D. lapponicus* наблюдалась несколько сильнее, чем у *D. marginalis*. Это может быть связано с тем, что *D. lapponicus* приспособлены не совершать перелёты между маленькими водоёмами, а мигрировать из одной части большого водоёма в другую, и чем быстрее – тем лучше, следовательно и зависимость морфометрических характеристик тела будет чётче.

Произведя расчёты согласно формулам, мы получили, что коэффициент корреляции площадей тела (BA) и крыльев (WA) у *D. lapponicus* меньше нуля, а p , как у *D. lapponicus*, так и у *D. marginalis*, превышает 0,5. Разумеется, это означает, что никакой статистически значимой связи непосредственно между площадью крыльев нет, а такие странные значения коэффициента корреляции и p связаны, скорее всего, с тем, что мы не измеряли высоту тела и не взвешивали наши экземпляры, и, как следствие, точной формулы аэродинамической нагрузки на крылья получено не было. Но данный анализ информацию в себе всё же несёт: если в условиях высокой вероятности статистической ошибки первого рода и низкого коэффициента корреляции последний в одном случае больше нуля, а в другом меньше (хотя должен быть больше, т.к. площадь крыльев прямо пропорциональна площади тела), то это, предположительно, значит, что связь во втором случае будет гораздо слабее вне зависимости от её статистической значимости (и это ещё без учёта неизмеренных значений).

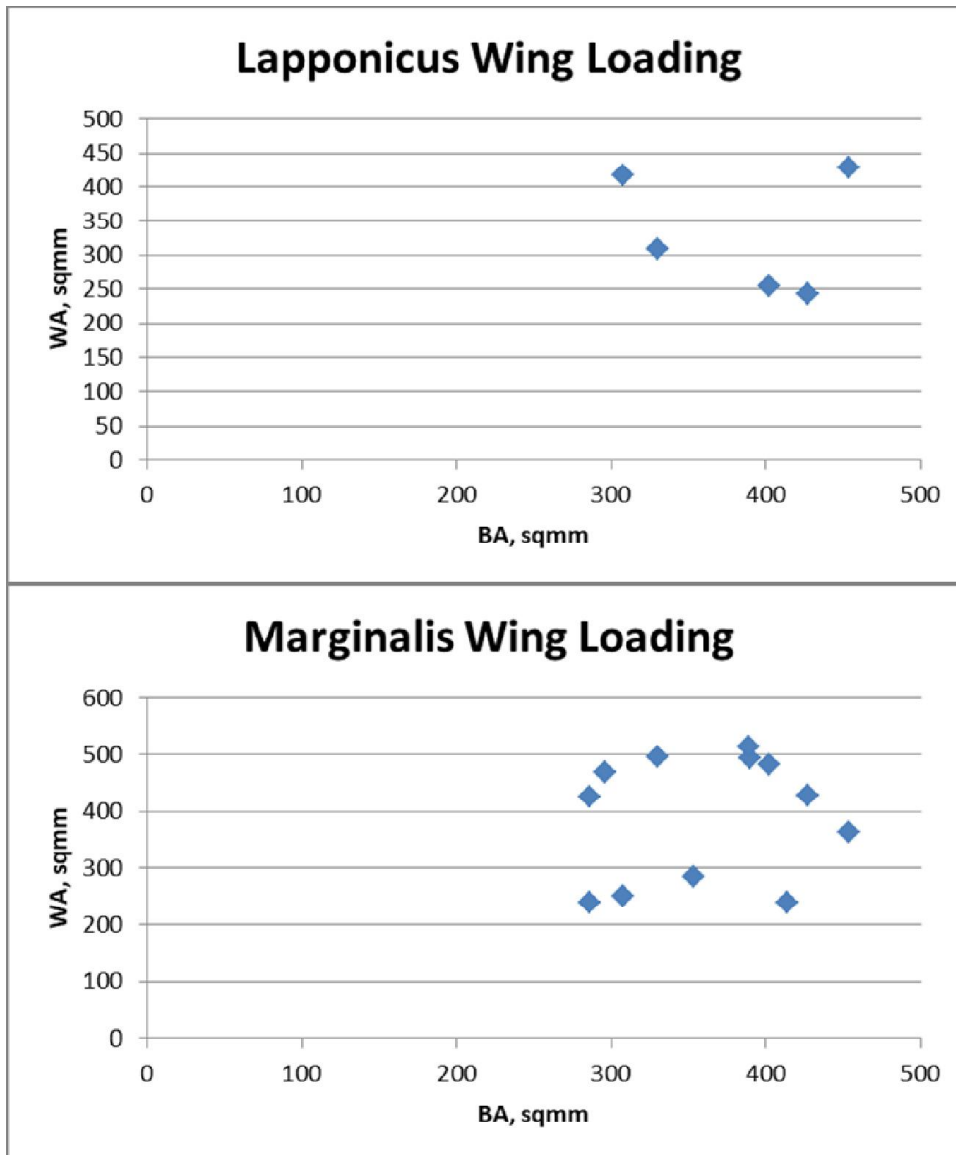


Рис.9

Соотношение площади тела (BA) и суммы площадей крыльев (WA) у *D.lapponicus* и *D.marginalis* соответственно.

$C_{corM} = 0,153$, $C_{corL} = -0,165$, $P_M = 0,635$, $P_L = 0,79$

Схожие результаты были получены нашими предшественниками – Леонтович (2018), а также Амбарцумян и Опариной (2017). Обоими исследованиями не была выявлена зависимость морфометрических параметров крыльев от морфометрических параметров тела у *D. lapponicus*, а у *D. marginalis*, которых исследовала только Леонтович, напротив, была.

Выводы

- Разумеется, никаких статистически значимых связей из наших данных о *D. lapponicus* выявить нельзя, но всё же у них имеется некоторая склонность к большей изменчивости;
- Тускло просматривается более сильная зависимость ширины тела от длины у *D. lapponicus*, хотя никаких статистически значимых связей

снова не наблюдается. Эта деталь может быть связана с их лучшей приспособленностью к заплывам на большие дистанции;

- Гидродинамическая обтекаемость и плавательная эффективность туловищ может быть предметом для очередного исследования представителей семейства Dytiscidae;
- Скорее всего, в силу недостаточного количества измеренных величин, зависимость морфометрических параметров крыльев непосредственно от морфометрических параметров туловища выявить не удалось, равно как и разработать точную формулу аэродинамической загруженности крыльев.

Благодарности

Мы благодарим С.М. Глаголева за организацию практики, Е.А. Бахтееву и Е.М. Жиркова за предоставленные экземпляры и разрешение на их обработку, П.Н. Петрова за помощь в разработке методики исследования и в проведении статистического анализа полученных данных, а также администрацию Нижне-Свирского заповедника и в особенности В.А. Ковалёва за предоставленную возможность сбора и обработки материала.

Приложения

g	L	W	LWt1	LWf1	WW1	LWt2	LWf2	WW2
1	32	16	28	24	10	28	25	11
1	28	14	35	29	15	32	29	14
1	32	17	28	25	9	27	24	11
1	34	17	35	29	14	35	31	15
1	30	14	30	26	12	30	26	12

Рис.10

Таблица с данными о *D. lapponicus*.

Здесь и далее: g – пол: 1 – самцы, 2 – самки; L – длина тела; W – ширина тела; LWt1 – длина замыкающей кромки правого крыла; LWf1 – длина ведущей кромки правого крыла; WW1 – ширина правого крыла; LWt2 – длина замыкающей кромки левого крыла; LWf2 – длина ведущей кромки левого крыла; WW2 – ширина левого крыла.

g	L	W	LWs1	LWi1	WW1	LWs2	LWi2	WW2
2	31	17	26	24	10	26	24	10
1	31	16	37	32	16	35	32	15
1	32	17	36	32	14	36	32	13
1	32	16	38	33	15	37	32	15
2	33	15	41	37	14	41	37	14
2	28	13	34	31	14	34	30	14
1	28	13	26	25	10	25	23	10
1	30	15	29	26	11	29	26	11
1	28	14	27	25	11	26	25	9
2	28	15	36	32	16	36	32	15
1	34	17	31	28	13	31	28	13
2	29	13	32	30	16	35	31	15

Рис.11

Таблица с данными по *D. marginalis*.

g	L	W	LWs1	LWi1	WW1	LWs2	LWi2	WW2
2	31	16	30	27	13	29	27	12
1	32	15	32	31	16	31	30	16
2	28	14	32	30	15	33	31	17

Рис.12

Таблица с данными по *D. circumcintus*.

№	<i>D. circumcinctus</i>	<i>D. lapponicus</i>	<i>D. marginalis</i>	
1	Водный стадион 02–04.07.17	1 км от оз. Сегежское 24–27.05.18	Водный стадион 02–04.07.17	
2				
3				
4	Оз. Карасёво 02–04.07.17		Водный стадион 30.06– 04.07.17	
5			Д. Глогаево 11.09.18	
6			1 км от оз. Сегежское 24–27.05.18	Водный стадион 28–30.05.18
7				
8				
9				
10	—			
11				
12				

Рис. 13

Таблица с данными о месте и времени сбора экземпляров. Крайняя левая колонка – номера экземпляров. Прочерк означает отсутствие экземпляра этого вида под этим номером в выборке.

Литература

Амбарцумян Е. Опарина Ю., 2017. Изучение изменчивости размеров крыльев трех видов жуков-плавунцов (Coleoptera, Dytiscidae). 16 с. Режим доступа: <http://www.bioclass.ru/files/konf17/ambars.pdf>

Ефимов В., 2003. Основы авиации. Часть 1: Основы аэродинамики и динамики полёта летательных аппаратов. Москва, 2003. 63 с.

- Зайцев Ф.А.*, 1953. Семейство – Dytiscidae. Плавунцы // Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые. Т. 4. Плавунцовые и вертячки. М. – Л.: Издательство Академии наук СССР. 376 с.
- Леонтович Ю.*, 2018 Морфология некоторых видов жуков-плавунцов подсемейства Dytiscidae на примере популяций из Нижне-Свирского заповедника (север Ленинградской обл.) Режим доступа: <http://www.bioclass.ru/files/konf18/parts.pdf>
- Петров П.Н., Федоров И.В., Хасина М.А., Волкова П.А.*, 2013. Географическая изменчивость окраски и способности к полету у Имаго *Dytiscus lapponicus* (Coleoptera, Dytiscidae) по материалам из трех удаленных друг от друга регионов России. // Гидроэнтомология в России и сопредельных странах. Ярославль: Филигрань. С. 122–125.
- Ребриков Д., Привалова А., Троицкая А.*, 2016. Изучение частоты всплывания и изменчивости признаков, связанных с полетом, у жуков-плавунцов. 17 с. Режим доступа: <http://www.bioclass.ru/files/konf16/vspliv.pdf>
- Шмальгаузен И. И.* Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.-Л., Изд-во АН СССР, 1946. 396 с.
- Nilsson A.N., Holmen M.*, 1995. The aquatic Adephaga (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. V. II. Dytiscidae. Leiden; New York; Köln: E.J. Brill. 192 p. (Fauna Entomologica Scandinavica. V. 32.)
- Jackson D.J.*, 1956. The capacity for flight in certain water beetles and its bearing on their orig in the western Scottish Isles // Proceeding of the Linnean Society of London. Session 167, 1954–55. Pt. 1. P. 76–96.