

Московская школа на Юго-Западе №1543

Изменчивость размеров задних крыльев двух видов рода *Dytiscus*

(исследовательская работа)

Выполнили ученицы 9 «Б» класса:

Мария Баринова

Алена Коробкова

Татьяна Арефьева

Научный руководитель:

П.Н. Петров

Москва

2020

Введение

Жуки-плавунцы (семейство Dytiscidae) относятся к отряду жесткокрылые, или жуки (Coleoptera), одному из крупнейших отрядов насекомых, в котором обитатели пресных вод составляют сравнительно небольшую группу видов (Горностаев и Левушкин, 1973). На территории России они представлены примерно 300 видами, а в целом семейство включает в себя около 4000 видов (Nilsson, Hájek, 2019). Несмотря на то, что семейство изучено сравнительно неплохо, многие аспекты строения и биологии остаются недостаточно исследованными, в частности это касается и изменчивости крыльев.

Жуки-плавунцы – вторично водные организмы, хорошо приспособленные к водной среде обитания: обтекаемая форма тела, сравнительно малое число щетинок на теле, довольно сильно развитые и сросшиеся с задней грудью тазики – все это обеспечивает им быстрое перемещение в толще воды (Зайцев, 1953).

Крыло – это комплексная многоуровневая система, состоящая из отдельных частей, каждая из которых вносит свой вклад в способность к полету (Fedorenko, 2006). У подавляющего большинства жесткокрылых имеется две пары крыльев: передние и задние. Первые в ходе эволюции превратились в жесткие надкрылья, выполняющие защитную функцию. Задние же крылья, перетерпевшие сильные морфологические изменения, используются для полета, а в покое сворачиваются под надкрыльями.

По способности к полету виды плавунцов можно разделить на три группы: виды, имаго которых неспособны к полету (у таких редуцированы летательные мышцы, а иногда и крылья), виды, способные к полету, но при этом их летательные мышцы и крылья хоть и не редуцированы полностью, но зачастую недоразвиты, и виды, которые всегда имеют хорошо развитый летательный аппарат (Nilsson, Holmen, 1995).

Сегментирование заднего крыла жуков на части позволяет сгруппировать его на два функциональных аппарата – полетный и складывания крыла в покое. Каждый из аппаратов имеет свои опорную систему и линии изменения. Для полетного аппарата это жилкование и бороздки, для системы складывания – жилкование ремигиума¹ и система складок. Части одного в разной степени задействованы в работе другого. Так же часть опорных структур ремигиума ответственна за выполнение полетной функции и функции складывания крыла (Fedorenko, 2006).

¹ Ремигиум – участок крыла,двигаемый грудными мышцами, содержащий костальную – самую мощную и сильную жилку, находящуюся вдоль переднего края крыла; субкостальную – короткую и тонкую, сливающуюся с костальной сразу у вершины крыла; радиальную – следует за субкостальной и обычно делится на две ветви; медиальную – находящуюся в середине крыла, сливающуюся с ветвями радиальной жилки и кубитальную – находящуюся в задней части крыла, ближе к югальной лопасти и делящуюся на две-три ветки жилки.

Среди главных факторов, влияющих на строение задних крыльев жуков рассматривали увеличение полетной нагрузки и формирование схемы их складывания. Части крыльев, выполняющих опорную и полетную функции, стали развиваться независимо друг от друга. Первые: суставчик и жилки – приобрели более жесткий состав и стали многократно увеличивать свою силу из-за увеличения частоты взмахов и подъемной нагрузки. А вторые: поверхность крыльев стала более гибкой и плотной, а также увеличилась длина самого крыла (Fedorenko, 2015).

С 2015 года в нашей школе проводятся исследования на тему изучения жуков-плавунцов. До 2019 года изучение строения и изменчивости крыльев *Dytiscus* не всегда были основной целью этих работ, однако многие аспекты рассматривались с использованием сходной методики. В 2015 г. Д. Ребриков, А. Привалова, А. Троицкая совершенствовали методику содержания плавунцов в неволе, оценивали активность жуков-плавунцов в зависимости от температуры воды, устанавливали, как размеры крыльев жука соотносятся с размерами тела (Ребриков и др., 2015). Задачей работы Е. Амбарцумян и Ю. Опариной, проведенной в 2016 г., являлось сравнение относительных и абсолютных параметров тела жуков *D. lapponicus* Gyllenhal 1808, *Acilius sulcatus* Linnaeus 1758 и *A. canaliculatus* (Nicolai 1822) (Амбарцумян, Опарина, 2016). В работе Ю. Леонтович 2018 г. было проанализировано соотношение разных частей тела у видов *D. marginalis* и *D. lapponicus* (Леонтович, 2018). Изучением зависимости морфометрических параметров крыльев от параметров тела, выявлением связи значений параметров крыльев со способностью видов к полету занимался Д. Левин в 2018 г. (Левин, 2018). В. Усман в 2019 г. изучала зависимость между линейными размерами крыла и линейными размерами тела жука (Усман, 2019). Но во всех работах наших предшественников методика была отработана не полностью. В основном были проигнорированы или неверно учтены размеры югальной лопасти (рис. 1), что снижало точность и воспроизводимость полученных результатов. Кроме того, в ранее проведенных исследованиях площадь оценивали по различным моделям, а не при непосредственном измерении.

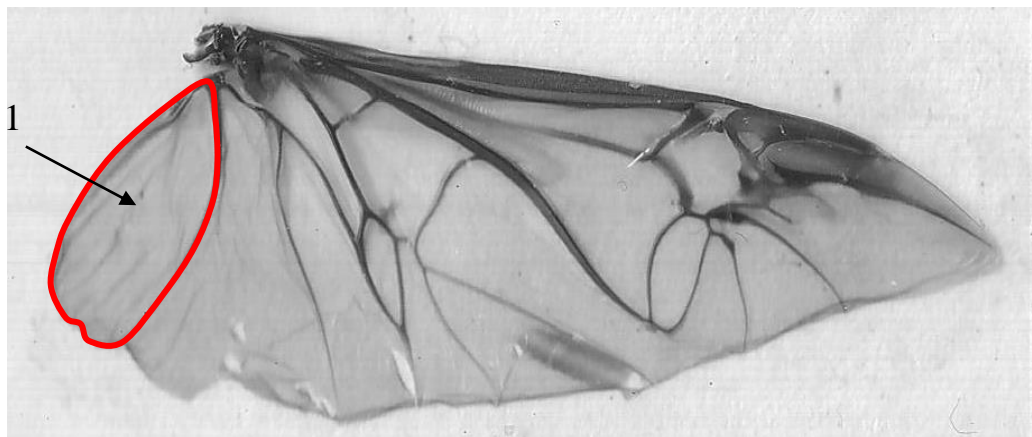


Рис. 1. Правое крыло *D. marginalis*. Цифрой 1 обозначена югальная лопасть

Целью нашей работы стало изучение размеров крыльев двух видов жуков-плавунцов *Dytiscus marginalis* Linnaeus 1758 и *Dytiscus lapponicus* Gyllenhal 1808.

Задачи:

- Измерить различные параметры крыльев (длину, ширину, квадрат длины, площадь) и тела (длину и ширину) у видов *Dytiscus marginalis* и *D. lapponicus*.
- Сравнить изученные параметры для левых и правых крыльев у вида *Dytiscus marginalis* и *D. lapponicus*.
- Сравнить изученные параметры крыльев и тела между видами *Dytiscus marginalis* и *D. lapponicus*.
- Исследовать зависимость размеров задних крыльев от размеров тела у вида *Dytiscus marginalis* и *D. lapponicus*.

Материалы и методы

Работу по изучению изменчивости крыльев летающих и нелетающих жуков-плавунцов проводили в Московской школе на Юго-Западе № 1543. Жуки были пойманы на территории Ленинградской области (таблица 1). Так же были предоставлены материалы прошлых лет, сделанные в 2019 и 2014 годах, большая часть измерений произведена на уже готовых препаратах крыльев. Были измерены жуки двух видов: *Dytiscus marginalis* (30 экземпляров) и *D. lapponicus* (17 экземпляров). *D. lapponicus* относится к факультативно летающим видам, причём способность к полёту встречается с разной частотой в популяциях, обитающих на трех разных участках ареала (Федоров и др., 2005).

Табл. 1. Характеристика изучаемых насекомых: число исследованных экземпляров, место их сбора, дата их сбора

	<i>D. marginalis</i>	<i>D. lapponicus</i>		
Число исследованных экземпляров, n	30	2	8	7
Место сбора	Ленинградская область, Лодейнопольский район, Нижне-Свирский заповедник, окраины устья реки Гумбарка	Ленинградская область, Лодейнопольский район, Нижне-Свирский заповедник	1 км к югу от озера Сегежского, Ленинградская область	Ленинградская область, Лодейнопольский район, Нижне-Свирский заповедник, оз. Малое Каргозеро
Дата сбора	26.06.2019	01.07.2019	24–27.06.18	24–27.06.2018 (3 экз.) 02–27.06.2019 (3 экз.)

Сухие экземпляры жуков помещали в большие чашки Петри, где размачивали и проводили работу с каждым жуком отдельно.

Для подготовки крыльев были использованы: маникюрные ножницы, мягкий пинцет, плотный кусок пенополиуретана приблизительно 15×15 см в качестве расправилки, бумага для черчения формата А4, файл, клей ПВА, кисточка для клея ПВА.

Через 2–3 минуты размачивания заспиртованного и размоченного жука брали в руки, ногтем аккуратно поддевали надкрылье так, чтобы оно открылось до небольшого щелчка. Затем аккуратно отводили его в сторону, заводя над головой жука. После аккуратно подцепляли крыло жука мягким пинцетом и слегка отводили его в сторону. Двумя пальцами фиксировали крыло в руках в отогнутом положении, открывая доступ к креплению крыла.

Маникюрными ножницами аккуратно отрезали крыло вместе с небольшим суставчиком в основании.

Пользуясь мягким пинцетом и смоченными в воде пальцами, аккуратно расправляли крыло сначала на самом пальце, чтобы не оставалось никаких складок или загнутых краев, а затем перекладывали его на расправилку. После прикалывали сверху на крыло заранее нарезанные полосочки файла длиной 5 см и шириной 1,5 см. Булавки вставлялись в распорку так, чтобы полосочка плотно прилежала к поверхности крыла. Затем оставляли их на сутки так, как показано на рис. 2.

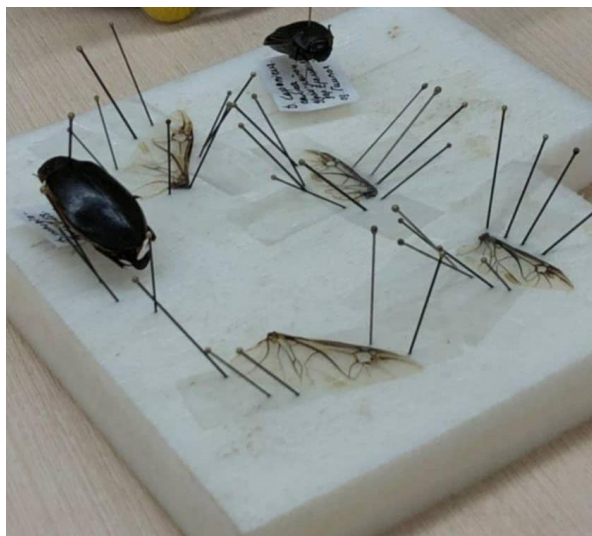


Рис. 2. Крылья, сохнувшие на расправилке под заранее нарезанными полосками файла и закреплённые булавками в распорку

Пока сохли крылья, рядом накалывали тело жука в правое верхнее надкрылье, этикетировали его и присваивали порядковый номер.

Высохшие крылья снимали с расправилки и аккуратно, при помощи кисточки и клея ПВА, приклеивали на сложенный пополам лист А4. Приклеенные крылья также подписывали (вид, номер экземпляра, место сбора, дата сбора, пол особи).

Все измерения проводились при помощи штангенциркуля, что позволяло определить длину параметра с точностью до 0,1 мм.

Замеры левого и правого задних крыльев проводили по четырем параметрам так, как показано на рис. 3: 1 – длина крыла без учета длины югальной лопасти, 2 – длина крыла с учетом длины югальной лопасти, 3 – максимальная ширина крыла, 4 – площадь крыла (пунктирная линия).

Площадь крыльев измеряли в программе ImageJ.

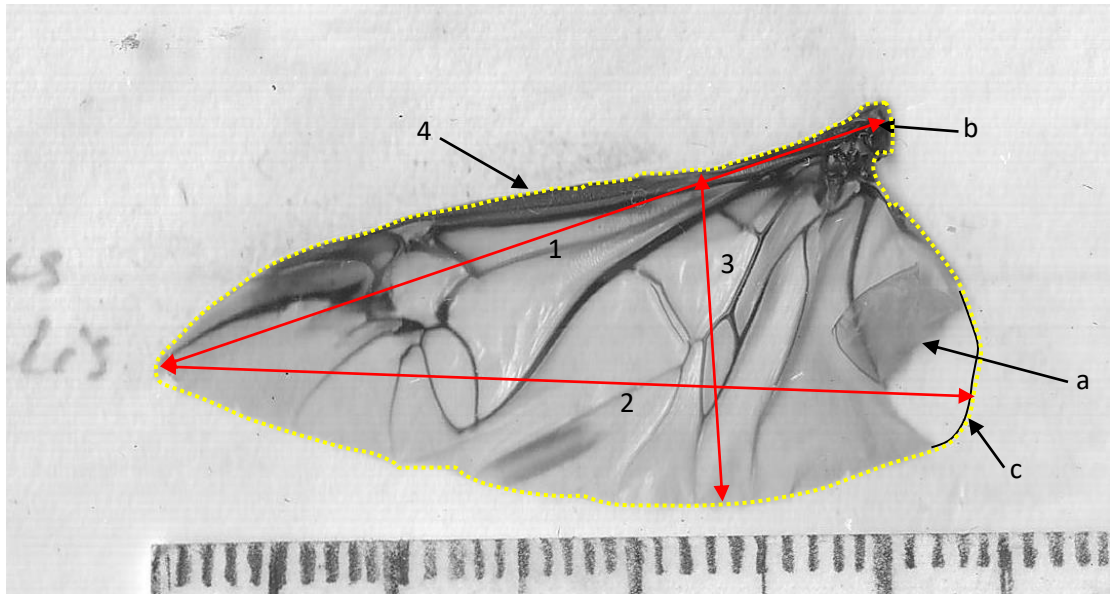


Рис. 3. Левое крыло жука-плавунца *Dytiscus marginalis*. Параметры замера (правое крыло измерялось по аналогии с левым): 1 – длина без учета длины югальной лопасти (измерялась от внешнего края аксиллярных пластинок), 2 – длина с учетом длины югальной лопасти, 3 – максимальная ширина крыла, 4 – площадь крыла (пунктирная линия).
Обозначения: a – югальная лопасть, b – аксиллярные пластинки, c – реконструированная часть крыла, пострадавшая при расправлении

Статистическую обработку данных проводили в среде R.

Результаты

Предоставленную выборку (30 экземпляров *D. marginalis* и 17 экземпляров *D. lapponicus*) можно считать достаточно большой. На рис. А1–В6 (см. Приложение) показано распределение жуков двух видов *D. marginalis* и *D. lapponicus* по длине левого и правого крыльев с учетом и без учета длины югальной лопасти, а также по максимальной ширине крыльев.

Для количественных показателей определялись характер распределения (с помощью теста Шапиро — Уилка), среднее значение, стандартное отклонение, коэффициент вариации. Сравнительный анализ для нормально распределенных количественных признаков проводился на основании параметрического теста Стьюдента, для ненормально распределенных количественных признаков — с помощью непараметрического теста Вилкоксона. Для оценки взаимосвязи между параметрическими переменными рассчитывался коэффициент корреляции Пирсона, между непараметрическими — коэффициент корреляции Спирмана. Уровень значимости при проведении сравнительного анализа соответствует 0,05.

Среднее значение длины левого крыла *D. marginalis* с учетом длины югальной лопасти составило $33,85 \pm 1,71$ мм, правого крыла — $33,80 \pm 1,86$ мм, максимальная ширина левого крыла составила $12,53 \pm 0,80$ мм, правого крыла — $12,19 \pm 0,76$ мм (табл. 2; рис. 4). Изучаемые параметры *D. marginalis* имели нормальное распределение. Длины с учетом югальной лопасти левого и правого крыльев *D. marginalis* статистически значимо не отличались ($p = 0,91$). При измерении у вида *D. lapponicus* из расчетов не исключали выброс (2 особи, у которых значения всех параметров на более чем полтора межквартильных размаха отличались от остальных, но, судя по другим признакам, эти особи относились к тому же виду). Среднее значение длины левого крыла *D. lapponicus* с учетом длины югальной лопасти составило $25,48 \pm 2,37$ мм, правого крыла — $25,51 \pm 1,86$ мм, максимальная ширина левого крыла $9,00 \pm 1,09$ мм, правого крыла — $8,96 \pm 1,01$ мм (табл. 2; рис. 4). Изучаемые параметры *D. lapponicus* имели ненормальное распределение. Длины с учетом югальной лопасти левого и правого крыльев статистически значимо не отличались ($p = 1,00$).

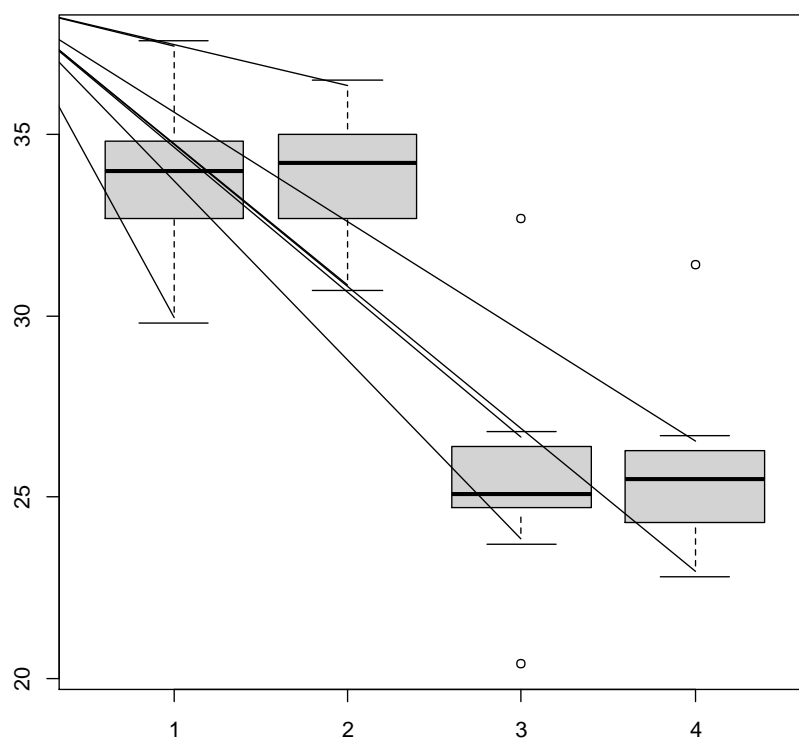


Рис. 4. Длины левого и правого крыльев *D. marginalis* (1 и 2, соответственно) и *D. lapponicus* (3 и 4, соответственно) с учетом длины югальной лопасти

Максимальная ширина правого крыла *D. marginalis* была несколько меньше, чем левого, однако разница не достигла статистической значимости ($p = 0,09$). Максимальная ширина левого и правого крыльев *D. lapponicus* статистически значимо не отличалась. Так же не было выявлено статистически значимых различий площади левого и правого крыльев как у *D. marginalis*, так и у *D. lapponicus* (все $p > 0,05$). Сравнительный анализ закономерно показал, что все изучаемые параметры крыльев и тела статистически значимо больше у вида *D. marginalis* по сравнению с *D. lapponicus* (все $p < 0,05$).

Табл. 2. Средние показатели длины, ширины и коэффициенты вариаций крыльев *D. marginalis* и *D. lapponicus*

Параметр	<i>D. marginalis</i>		<i>D. lapponicus</i>	
	М ± SD	Коэфф. вариации	М ± SD	Коэфф. вариации
Длина левого крыла без югальной лопасти, мм	29,38 ± 1,28*	0,04	23,34 ± 1,62	0,07
Длина правого крыла без югальной лопасти, мм	29,28 ± 1,25*	0,04	22,94 ± 1,86	0,08
Длина левого крыла с югальной лопастью, мм	33,85 ± 1,71*	0,05	25,48 ± 2,37	0,09
Длина правого крыла с югальной лопастью, мм	33,80 ± 1,86*	0,05	25,51 ± 1,86	0,07
Квадрат длины левого крыла с югальной лопастью, мм ²	1148,9 ± 114,4*	0,10	654,7 ± 127,9	0,20
Квадрат длины правого крыла с югальной лопастью, мм ²	1145,8 ± 124,4*	0,10	653,8 ± 100,8	0,15

Площадь левого крыла, мм ²	383,5 ± 44,6*	0,12	235,5 ± 40,8	0,17
Площадь правого крыла, мм ²	378,4 ± 42,9*	0,11	230,8 ± 36,3	0,16
Максимальная ширина левого крыла, мм	12,53 ± 0,80*	0,06	9,00 ± 1,09	0,12
Максимальная ширина правого крыла, мм	12,19 ± 0,76*	0,06	8,96 ± 1,01	0,11
Длина тела с головой, мм ²	30,23 ± 1,29*	0,04	24,13 ± 1,63	0,07
Ширина тела, мм ²	15,09 ± 0,76*	0,05	12,23 ± 0,92	0,07

В таблице М – среднее значение, SD – стандартное отклонение, * – p менее 0,05 по сравнению с аналогичным параметром у вида *D. lapponicus*

Для анализа факторов, влияющих на размер крыльев двух видов жуков, был проведен корреляционный анализ. У жуков вида *D. marginalis* длина крыльев с учетом югальной лопасти, их ширина и площадь были статистически значимо взаимосвязаны с максимальной шириной тела жуков (все $p < 0,05$). Значимая связь данных параметров с длиной тела жука (с головой) не выявлена, кроме площади правого крыла, которая показала прямую взаимосвязь с длиной тела жука ($r = 0,37$, $p = 0,04$). Взаимосвязь максимальной ширины правого крыла с длиной тела жука (с головой) не достигла статистической значимости, $p = 0,06$.

Табл. 3. Корреляции между изучаемыми параметрами крыльев, длиной тела с головой и шириной тела жука у вида *D. marginalis* (по тесту Пирсона).

	Длина тела с головой, г	p	Максимальная ширина тела, г	p
Длина левого крыла с югальной лопастью	0,23	0,21	0,50	0,004
Максимальная ширина левого крыла	0,14	0,44	0,45	0,01
Площадь левого крыла	0,20	0,27	0,39	0,02
Длина правого крыла с югальной лопастью	0,22	0,24	0,52	0,002
Максимальная ширина правого крыла	0,34	0,06	0,52	0,002
Площадь правого крыла	0,37	0,04	0,50	0,001

Примечание. Здесь и далее **полужирным** шрифтом отмечены случаи, в которых значения p менее 0,05.

На рисунке 4 показана взаимосвязь между максимальной шириной тела жука и максимальной шириной левого и правого крыльев *D. marginalis*.

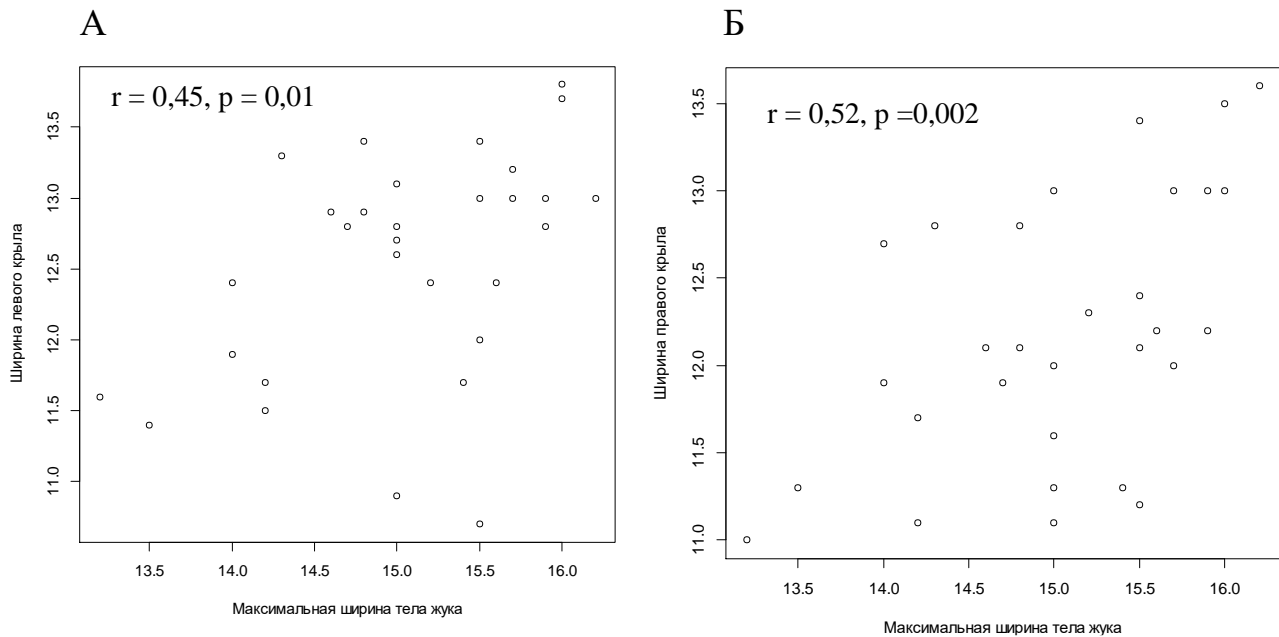


Рис. 5. Взаимосвязь между максимальной шириной тела жука и максимальной шириной левого (А) и правого (Б) крыльев *D. marginalis*

В отличие от *D. marginalis* у вида *D. lapponicus* длина крыльев с учетом длины югальной лопасти, максимальная ширина крыльев слева и справа статистически значимо коррелируют как с длиной, так и с шириной тела жуков. Так же с длиной тела жука была взаимосвязана площадь левого крыла, а взаимосвязь с площадью правого крыла не достигла статистической значимости. Площадь левого и правого крыльев не показала значимой корреляции с шириной тела жуков.

Табл. 4. Корреляции между изучаемыми параметрами крыльев, длиной тела с головой и шириной тела у вида *D. lapponicus* (по тесту Спирмена)

	Длина тела с головой, г	р	Максимальная ширина тела, г	р
Длина левого крыла с югальной лопастью	0,64	0,005	0,53	0,02
Максимальная ширина левого крыла	0,75	0,0004	0,69	0,001
Площадь левого крыла	0,59	0,01	0,35	0,16
Длина правого крыла с югальной лопастью	0,78	0,0002	0,76	0,0003
Максимальная ширина правого крыла	0,85	0,001	0,74	0,0005
Площадь правого крыла	0,43	0,07	0,29	0,25

На рисунке 6 показана взаимосвязь максимальной ширины левого крыла с длиной и шириной тела жука у вида *D. lapponicus*.

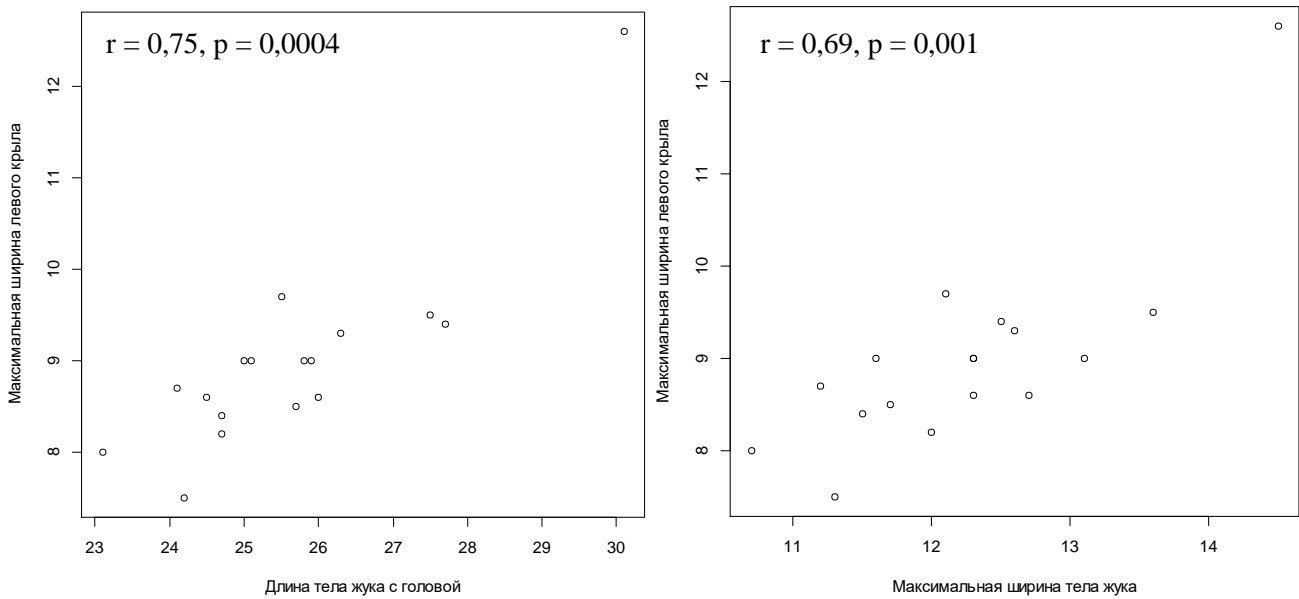


Рисунок 6. Взаимосвязь максимальной ширины левого крыла с длиной и шириной тела жука у вида *D. lapponicus*

Для проверки гипотезы о том, что квадрат длины крыла с учетом длины югальной лопасти может отражать его площадь, был проведен корреляционный анализ между данными параметрами, который выявил статистически значимую взаимосвязь (показано для *D. marginalis*, рис. Е3).

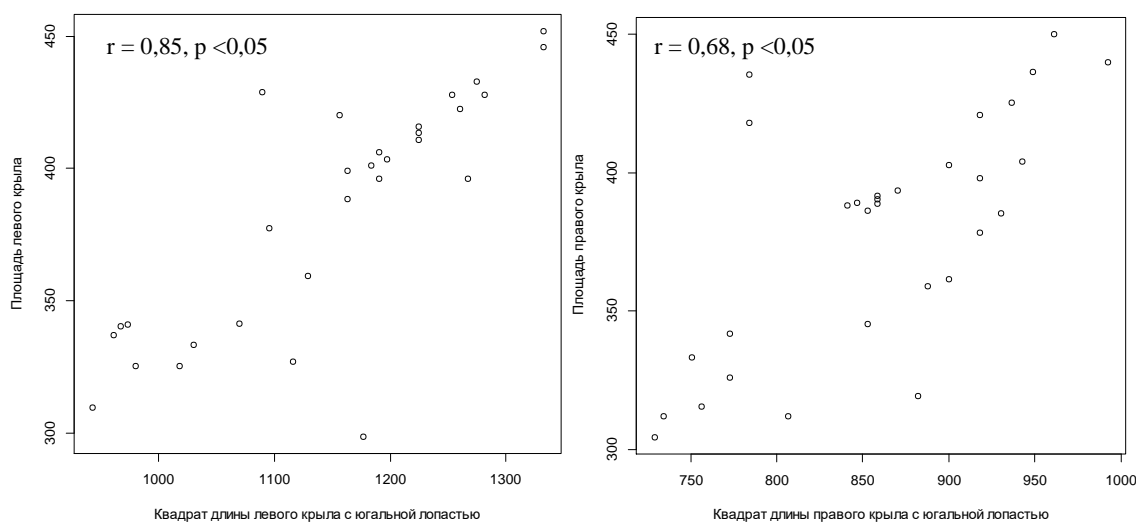


Рис. 7. Соотношения квадрата длины левого крыла (слева) и правого крыла (справа) с площадью соответствующих крыльев вида *D. marginalis*

Обсуждение

Из проведенных тестов и экспериментов можно сделать ряд предварительных выводов.

Работа была посвящена изучению строения и изменчивости крыльев двух видов жуков плавунцов *D. marginalis* и *D. lapponicus*. Как и ожидалось, было показано, что размеры тела (длина тела с головой и ширина тела) и крыльев (длина с учетом длины югальной лопасти, ширина крыла и площадь) жуков вида *D. marginalis* больше по сравнению с размерами тела и крыльев жуков вида *D. lapponicus*. Это обусловлено более развитой способностью жуков *D. marginalis* к полету (Nillson, Holmen).

В данной работе впервые было проведено измерение площади отсканированных крыльев жуков *D. marginalis* и *D. lapponicus* в программе ImageJ, выраженной в мм². Необходимо отметить, что при использовании такого способа измерения коэффициент вариации выше, что отражает большую неоднородность исследуемых групп. Ранее в работе Е. Амбарцумян и Ю. Опариной (2016) использовался иной метод измерения площади крыла: высушенные крылья обводили по контуру на листе формата А4, сканировали лист и вычисляли площадь крыльев с помощью программы AutoCAD. В работе Д. Левина (2018) площадь крыла рассматривали как площадь треугольника и рассчитывали по формуле Герона.

В нашей работе показано, что длина крыльев с учетом длины югальной лопасти, их максимальная ширина и площадь у жуков вида *D. marginalis* прямо пропорциональны максимальной ширине тела жуков, что может быть связано с увеличением нагрузки на крыло при полете, а также необходимостью складывания больших задних крыльев под надкрылья. Слабая взаимосвязь с длиной тела жука выявлена только для площади правого крыла. Для вида *D. lapponicus* длина крыльев с учетом длины югальной лопасти и ширина были взаимосвязаны как с шириной, так и с длиной тела жуков. Однако площадь левого и правого крыльев была прямо взаимосвязана с длиной тела жуков (для правого крыла на уровне тенденций), а с шириной тела жуков взаимосвязи не выявлено. Это может быть обусловлено несколькими причинами: небольшим размером выборки, а также неоднородностью группы. Кроме того, можно предположить, что у данного вида жуков с учетом факультативности полета слабее развиты задние крылья.

Крылья демонстрировали тенденцию к пропорциональному изменению размеров. С учетом сильной линейной взаимосвязи между квадратом длины крыла и его площадью можно сказать, что квадрат длины может являться неплохим показателем для измерения площади. Так же жуков двух данных видов можно отличать по длине крыльев с учетом длины югальной лопасти.

В последующих работах на эту тему нужно изучить большее количество экземпляров особенно из одной популяции, например *D. lapponicus* и изучить жилкование крыльев.

Выводы

1. Средние показатели длины (с учетом длины югальной лопасти), ширины и площади левого и правого крыльев в исследованных выборках статистически значимо не отличаются как у *D. marginalis*, так и у *D. lapponicus*.
2. Средние показатели длины (с учетом длины югальной лопасти), ширины и площади левого и правого крыльев, а также длины и ширины тела статистически значимо выше у *D. marginalis* по сравнению с *D. lapponicus*.
3. Выявлена взаимосвязь между изучаемыми параметрами левого и правого крыльев с шириной тела у *D. marginalis*; взаимосвязи с длиной тела не выявлено. У *D. lapponicus* длина (с учетом длины югальной лопасти) и ширина крыльев были взаимосвязаны как с шириной, так и с длиной тела жуков. Однако площадь левого и правого крыльев была прямо взаимосвязана с длиной тела жуков (для правого крыла на уровне тенденций), а с шириной тела жуков взаимосвязи не выявлено.
4. Вид *D. lapponicus* имеет бóльшую вариабельность изученных нами параметров.
5. Квадрат длины крыла (с учетом югальной лопасти) можно сравнительно успешно использовать для оценки его площади.

Благодарности

Мы благодарим П.Н. Петрова за руководство нашей работой, С.М. Глаголева, Н.С. Глаголеву и Е.В. Елисееву за организацию летних практик, в ходе которых были собраны исследованные нами материалы, а также Варвару Усман за предоставленные материалы для обработки, помощь в расправлении крыльев и С.Н. Лысенкова за консультации по математическим методам.

Список литературы

Усман В., 2019. Сравнительное исследование морфологической изменчивости крыльев летающих и нелетающих представителей рода *Dytiscus* (Coleoptera, Dytiscidae.) [Электронный ресурс.]

Режим доступа: <https://www.bioclass.ru/files/konf20/wings.pdf>

Левин Д., 2018. Исследование зависимости изменчивости крыльев от способности к полёту на примере некоторых видов жуков-плавунцов (Coleoptera, Dytiscidae) Нижне-Свирского заповедника. [Электронный ресурс.]

Режим доступа: <https://www.bioclass.ru/files/konf19/wings.pdf>

Ребриков Д., Привалова А., Троцкая А., 2015. Изучение частоты всплывания и изменчивости признаков, связанных с полетом, у жуков-плавунцов. [Электронный ресурс.]

Режим доступа: <http://www.bioclass.ru/files/konf16/vspliv.pdf>

Леонтович Ю., 2018 Морфология некоторых видов жуков-плавунцов подсемейства Dytiscidae на примере популяций из Нижне-Свирского заповедника (север Ленинградской обл.) [Электронный ресурс.]

Режим доступа: <http://www.bioclass.ru/files/konf18/parts.pdf>

Амбарцумян Е. Опарина Ю., 2017. Изучение изменчивости размеров крыльев трех видов жуков-плавунцов (Coleoptera, Dytiscidae.) [Электронный ресурс.]

Режим доступа: <http://www.bioclass.ru/files/konf17/ambars.pdf>

Горностаев Г.Н., Левушкин С.И., 1973. Определитель пресноводных насекомых средней полосы Европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ. 186 с.

Федоров И., Беляев Е., Бурый А., Петров П., 2005, Географическая изменчивость окраски имаго и способности к полету в популяциях жука-плавунца *Dytiscus lapponicus* (Coleoptera, Dytiscidae). [Электронный ресурс.]

Режим доступа: <http://ashipunov.info/belomor/2005/zoolog/dytis.htm>

Зайцев Ф.А., 1953а. Плавунцовые и вертячки. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 377 с. (Фауна СССР: Насекомые жесткокрылые. Т. 4. Новая серия, № 58).

Fedorenko D. N., 2006. The clavus and jugum venation in the wings of beetles (Coleoptera) and its genesis // Entomological Review. Vol. 86. № 9. P. 973–986.

Fedorenko D. N., 2015. Transverse folding and evolution of the hind wings in beetles (Insecta, Coleoptera) // Biology Bulletin Reviews. Vol. 5. № 1. P. 71–84.

Nilsson A. M., Holmen M., 1995. The aquatic adepkada (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark // Fauna Entomologica Scandinavica. Vol. 32. P. 178–185.

Nilsson A.N. & Hájek J. 2019: A World Catalogue of the Family Dytiscidae, or the Diving Beetles (Coleoptera, Adepkada). Version 1.I.2019, 307 p.

Режим доступа: http://www.waterbeetles.eu/documents/W_CAT_Dytiscidae_2018.pdf