Московская школа на Юго-Западе № 1543

Изменчивость задних крыльев водных жуков семейств Dytiscidae и Hydrophilidae

(исследовательская работа)

Выполнили учащиеся 9 «Б» класса:
Софья Ковязина
Наталья Филатова
Иван Моржаков

Научный руководитель:
к. б. н. П. Н. Петров

Москва

2023

Введение

Отряд Coleotera — самый большой по числу известных видов из отрядов класса Insecta. Для этого отряда характерна заднемоторность: передние крылья в процессе эволюции преобразовались в жесткие надкрылья (элитры), утерявшие жилкование, а задние сохранили жилкование и часто служат для полета (Lawrence et al., 2021). В покое они сворачиваются под надкрыльями, что способствует их защите от механических повреждений. Передние и задние крылья жука являются органами, то есть неотъемлемыми частями летательного аппарата (Fedorenko, 2009). Они крепятся ко второму и третьему грудным сегментам и служат для полета. Жилки на крыльях служат каркасом. Они расположены в определенном рисунке, который образовывает ячейки. Эти ячейки, как и само крыло, состоят из кутикулы, которая способствует полету. В процессе эволюции жилки сместились к костальному краю крыла, где они стали толще, что облегчает локомоцию (Fedorenko, 2006). У некоторых водных жуков либо крылья, либо их мускулатура редуцированы (Nilsson, Holmen, 1995).

Ранее в нашей школе проводились исследовательские работы по изучению крыльев водных жуков. В 2015 г. Д. Ребриков, А. Привалова, А. Троицкая занимались содержанием 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). Они нашли, что размеры крыльев исследованных жуков пропорциональны размерам тела, а также, что частота всплывания *Acilius sulcatus* и *Ilybius ater* зависит от температуры воды. Они усовершенствовали методику содержания жуков-плавунцов видов *A. sulcatus*, *I. ater*, *Dytiscus marginalis*, *Graphoderus biliniatus* и предположили, что эти особи могли быть способны к полету.

В 2016 г. Е. Амбарцумян и Ю. Опарина сравнивали различия между общими размерами крыльев жуков трех изучаемых видов, значения их параметров (Амбарцумян, Опарина, 2016). Они выделили удобные для сравнения параметры крыльев жуков-плавунцов и измерили эти параметры у представителей видов *Dytiscus lapponicus*, *Acilius sulcatus* и *Acilius canaliculatus*. Они нашли, что у *D. lapponicus*, вида, у которого изменчивость способности к полету больше, больше и изменчивость размеров крыла, а у двух видов *Acilius*, хорошо приспособленных к полету, размеры крыльев варьируются меньше, что крылья *A. sulcatus* развиты больше и меньше подвержены изменчивости, чем у *A. canaliculatus*, а также, что дополнительными диагностическими признаками для *A. sulcatus* и *A. canaliculatus* могут служить площадь и длина крыла.

Д. Левин в 2018 г. занимался изучением зависимости морфометрических параметров крыльев от параметров тела и изучением связи параметров крыльев со способностью к полету (Левин, 2018). Он не смог выявить статистически значимых связей из своих данных, но заметил, что параметры *D. lapponicus* имеют большую склонность к изменчивости. В его данных присутствует более сильная зависимость ширины тела от длины у *D. lapponicus*, хотя никаких статистически значимых связей снова не наблюдается. Он предположил, что эта деталь может быть связана с их лучшей приспособленностью к заплывам на большие дистанции.

В. Усман в 2019 г. изучала зависимость между линейными размерами крыла и линейными размерами тела жука (Усман, 2019). Она нашла линейные корреляции между длиной (без головы) и шириной тела жука, длиной крыла без югальгой лопасти и длинойтела жука и шириной тела жука и его крылом для *D. marginalis* и *D. lapponicus*, причем данные по *D. marginalis* были более рассеянными, скорее всего из-за большей выборки. Также она нашла, что некоторые параметры жука не всегда точны и для их использования в дальнейших исследованиях требуется узнавать и сравнивать коэффициенты вариации, а затем использовать более надежную цифру. Крылья, собранные ею, мы также использовали и в своей работе.

М. Баринова, А. Коробкова, Т. Арефьева изучали размеры крыльев двух видов жуков-плавунцов (Баринова и др., 2020). В их работе было выявлено, что 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*. Также они нашли, что 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*. Была выявлена взаимосвязь между изучаемыми параметрами левого и правого крыльев с шириной тела у *D. marginalis*; взаимосвязи с длиной тела не найдено, но 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. Также они узнали, что вид *D. lapponicus* имеет бóльшую вариабельность изученных ими параметров.

А. Антонова и В. Филипенко в 2021 году изучали размеры крыльев (и жилкование) двух видов жуков-плавунцов (Антонова, Филипенко, 2021). Из их данных следует, что средние показатели длины (с учетом длины югальной лопасти), ширины, площади левого и правого крыльев в их выборке значимо не отличаются у *D. marginalis* и *D. circumcinctus*. У вида D. marginalis выявлена взаимосвязь между площадью правого и левого крыльев и длиной тела с головой, но значимая корреляция не была найдена между ширинами правого и левого крыльев. Однако у вида *D. circumcinctus* не было выявлено взаимосвязи и между площадями правого и левого крыльев, и длины тела с головой, и между ширинами правого и левого крыльев. У вида *D. marginalis* обнаружена взаимосвязь между площадью правого и левого крыльев и длиной тела с головой, но значимая корреляция не выявлена между ширинами правого и левого крыльев. Однако у вида *D. circumcinctus* не было выявлено взаимосвязи и между площадями правого и левого крыльев, и длины тела с головой, и между ширинами правого и левого крыльев. Они выявили, что в представленной выборке значимая корреляция параметров жилкования левого и правого была есть только у вида *D. marginalis*.

Жилкование крыльев было затронуто только в работе А. Антоновой и В. Филипенко. В нашей работе анализ длин некоторых жилок и углов между ними стал основной задачей.

Объекты нашей работы — крылья жуков из семейств Dytiscidae и Hydrophilidae. Представители семейства Dytiscidae встречаются повсеместно в пресноводных водоемах (Кирейчук, 2001). Особей некоторых видов можно встретить среди опавших листьев. На

территории России семейство Dytiscidae представлено примерно 300 видами, а в целом оно включает в себя около 4000 видов (Nilsson, Hájek, 2019). Жуки-плавунцы — вторично водные организмы. Семейство Hydrophilidae в России представлен 138 видами (Кирейчук, 2001).

Цель нашей работы: изучить размерные характеристики и жилкование крыльев разных видов водных жуков и выявить признаки жилкования (прил. 1), которые можно использовать для определения этих видов. Для выполнения данной цели мы поставили перед собой следующие задачи:

1. Изучить размерные характеристики крыльев жуков ряда видов из нескольких родов и семейств.
2. Исследовать жилкование крыльев тех же видов.
3. Выявить отличия в жилковании между представителями разных семейств, родов и видов.

Материалы и методы

Работу по изучению жилкования крыльев ряда видов из семейств Dytiscidae и Hydrophilidae (табл. 1) проводили в Ярославской области, Некоузском районе, окрестностях поселка Борок (рис. 1) на станционаре «Сунога» Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (рис. 2). Это пруды стационара «Сунога», а также заводь вблизи стационара.

Рис. 1. Посёлок Борок на карте Ярославской области. Источник изображения: https://travels.minemshop.ru/

Рис. 2. Стационар «Сунога» Института биологии внутренних вод РАН им. И. Д. Папанина (источник — Яндекс Карты). Красными точками отмечены основные места сбора жуков. Это пруды стационара «Сунога», а также заводь вблизи стационара.

Жуки (рис. 3) были пойманы водным сачком или в ловушки, сделанные из пластиковой бутылки 1,5 и 5 л с отрезанным и вставленным обратно горлышком (Голуб и др., 2012) (рис. 4). В качестве приманки использовался влажный кошачий корм Whiskas «Лосось».

Таблица 1. Виды водных жуков, препарированных нами, и места их сбора. Условные обозначения: ♂ — число самцов в сборах, ♀ — число самок в сборах, ? — число жуков в сборах, у которых мы не определили пол, N — общее число жуков в сборах.

Вид	♂	♀	?	N	Место сбора
Colymbetes striatus Linnaeus, 1758	1	1	0	2	Липецкая область, озеро близ реки Трещевка бассейна реки Воронеж, 52°16’56” N, 39°26’07” E. Сборы А. А. Прокина.
Cybister lateralimarginalis (De Geer, 1774)	8	10	0	18	
Dytiscus circumcinctus Ahrens, 1811	7	3	0	10	
Dytiscus dimidiatus Bergsträsser, 1778	1	0	0	1	
Acilius canaliculatus (Nicolai, 1822)	1	0	1	2	Ярославская область, Некоузский район, окрестности поселка Борок и станционара «Сунога» Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. 58°02’28” N, 38°14’38” E.
Acilius sulcatus (Linnaeus, 1758)	3	1	1	5	
Grabhoderus zonatus, (Hoppe, 1795)	1	0	0	1	
Hydrochara caraboides (Linnaeus, 1758)	0	0	6	6	
Hydrophilus aterrimus (Eschscholtz, 1822)	0	0	1	1	
Ilybius ater (De Geer, 1774)	1	0	9	10	
Rhantus exsoletus (Forster, 1771)	1	0	0	1	

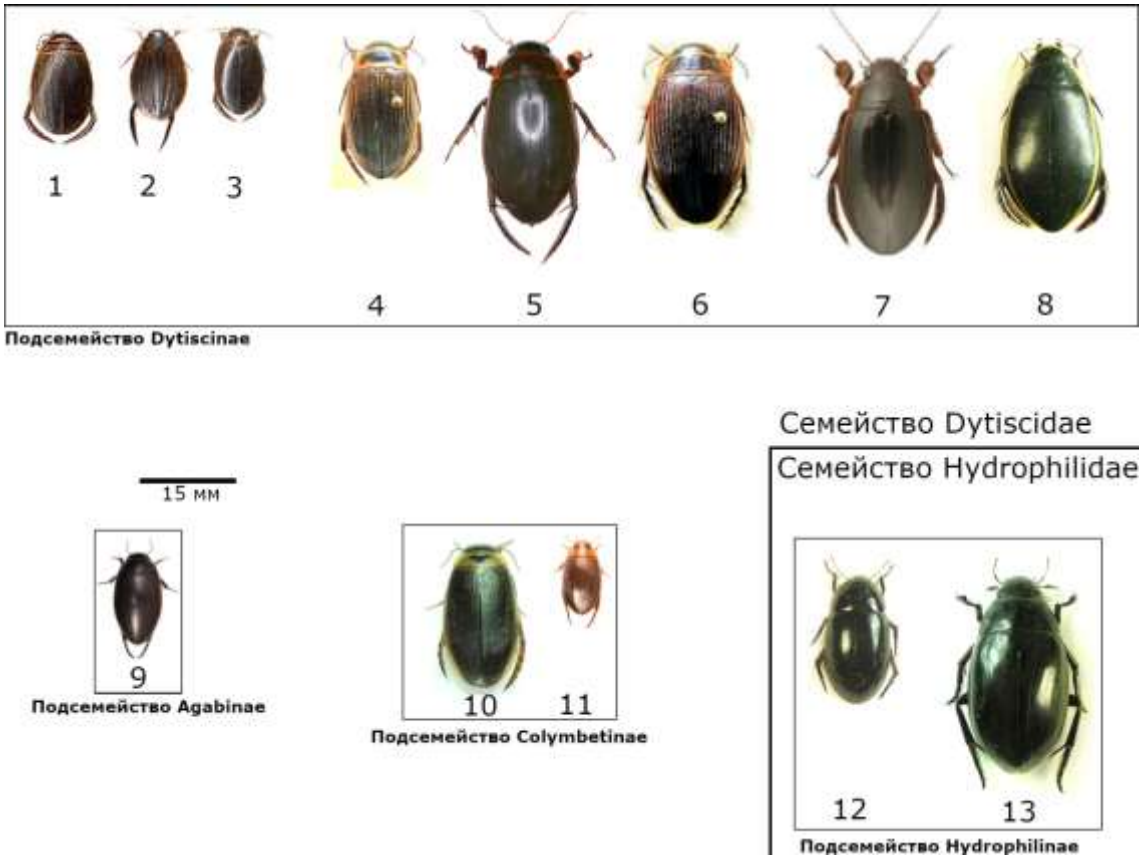


Рис. 3. Все виды жуков, исследованных нами. Приведены в одном масштабе. 1 — *Acilius canaliculatus,* 2 — *Acilius sulcatus,* 3 — *Graphoderus zonatus,* 4 — *Dytiscus lapponicus,* 5 — *Dytiscus marginalis,* 6 — *Dytiscus circumcinctus,* 7 — *Dytiscus dimidiatus,* 8 — *Cybister lateralimarginalis,* 9 — *Ilybius ater,* 10 — *Colymbetes striatus,* 11 — *Rhantus exsoletus,* 12 — *Hydrochara caraboides,* 13 — *Hydrophilus aterrimus.* Источники изображений: 1–4, 6 — zin.ru; 5, 9, 11 — ukbeetles.co.uk; 7 — coleoptera.org.uk; 8, 10 — insectamo.ru; 12 — sungaya.narod.ru.

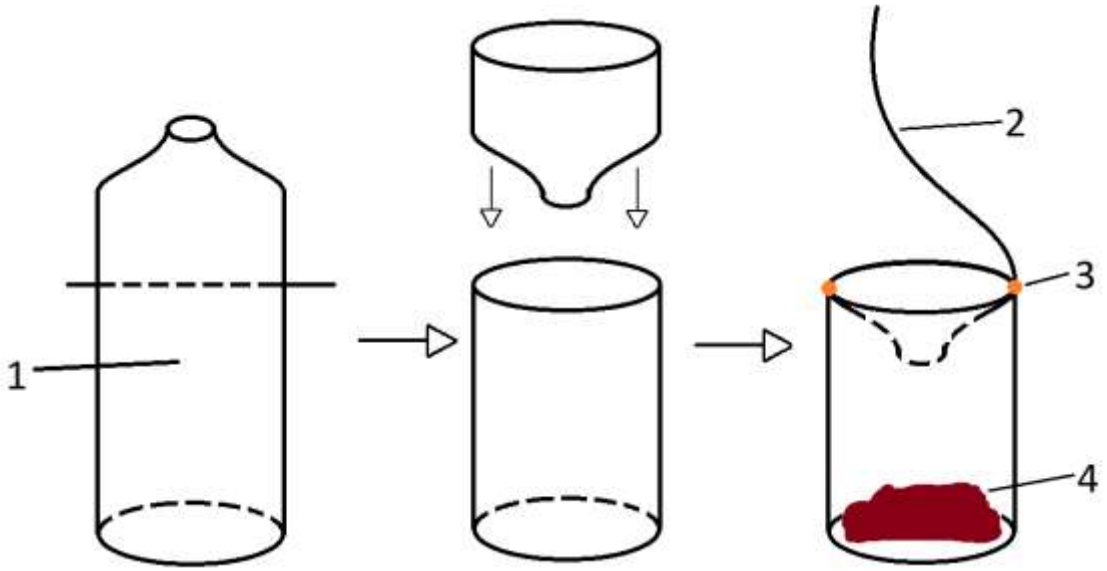


Рис. 4. Схема сборки ловушек для водных жуков. По Голубу с соавт. (Голуб и др., 2012), с изменениями. 1 — бутылка. 2 — веревка (бечевка), 3 — зажимы для бумаги, 4 — приманка Whiskas.

Сухие экземпляры жуков, полученных из коллекций, ранее собранных в стационаре и его окрестностях, а также в Липецкой области А. А. Прокиным (табл. 1), размачивали в кипятке для облегчения процесса препарирования.

Для подготовки крыльев использованы: маникюрные ножницы, расправилка для бабочек, полоски кальки, булавки для расправления, лист плотной бумаги А4, клей ПВА с кисточкой, ватный матрасик.

Через 2–4 минуты размачивания в кипятке жука брали в руки, поддевали его надкрылья ногтем, отгибали их, затем маникюрными ножницами отрезали крылья у самого основания (часто вместе со склеритом, к которому они прикреплены). Эти крылья расправляли с помощью булавок для расправления на расправилке для бабочек, чтобы не оставалась складок и загибов, закрепляя их на расправилке с помощью полосок кальки, наколотых на булавки для расправления (рис. 5). В таком положении крылья оставляли на 5 часов, чтобы они высохли и приняли нужную форму.

Рис. 5. Крылья жуков на расправилке для бабочек, прикрепленные с помощью булавок и полосок кальки. Все экземпляры подписаны своим номером на кальке.

Пока крылья сохли, жуков клали на ватный матрасик в том же порядке или монтировали (сборы А. А. Прокина), присваивая им порядковый номер. Информацию о том, где и когда был пойман жук, а также длину и максимальную ширину его тела записывали в бланк.

После 5 часов сушки крылья аккуратно снимали с расправилки, открепляя куски кальки, которыми они были прижаты. После этого высохшие крылья с помощью клея ПВА и кисточки для него приклеивали на листы плотной бумаги А4, согнутый пополам, таким образом, что соответствующие крылья (правые или левые) находились друг под другом в «столбик» (рис. 6). Приклеенные крылья тоже подписывали (вид, номер экземпляра, место сбора, максимальные длину и ширину крыльев).

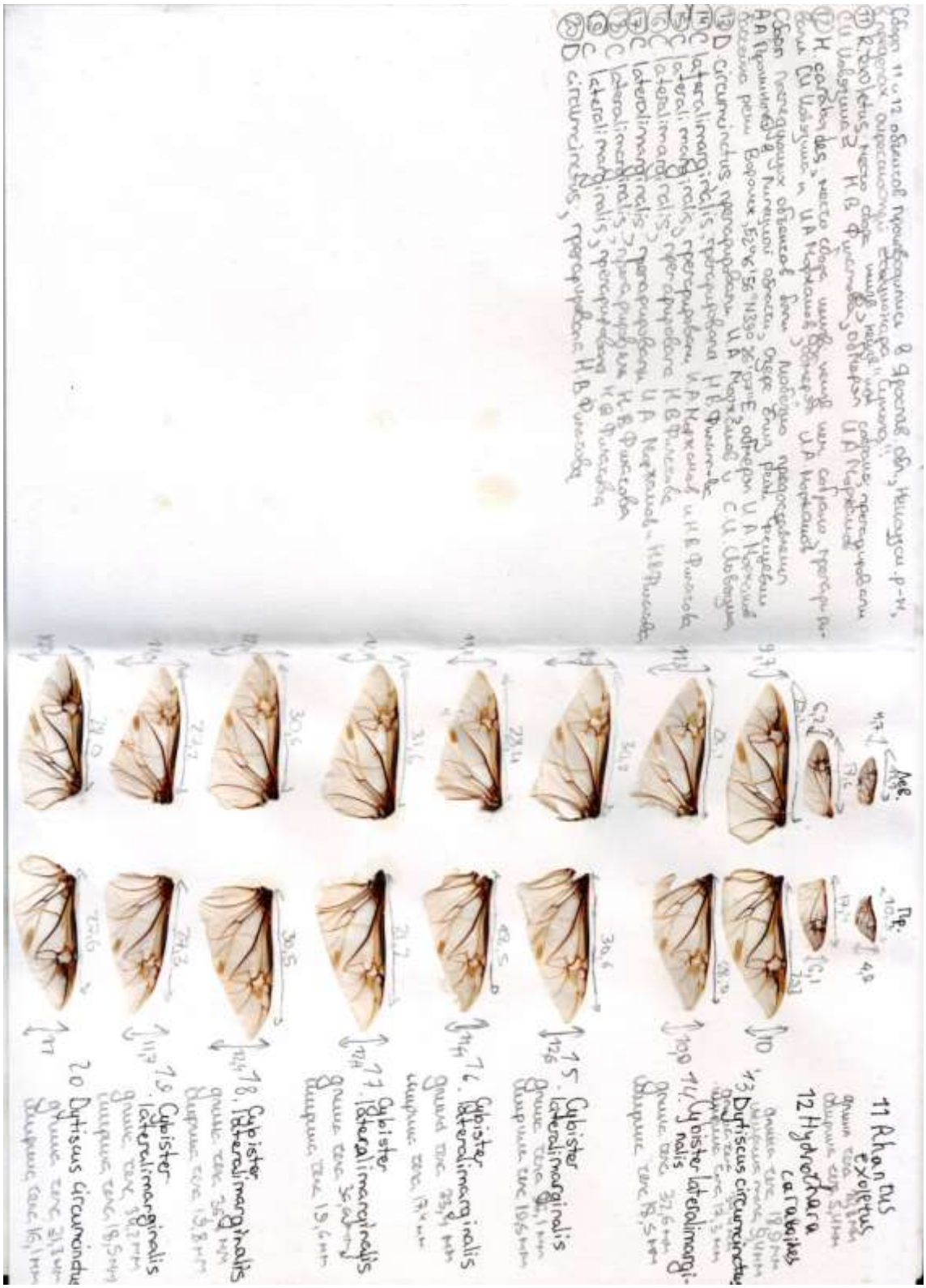


Рис. 7. Скан расправленные крыльев жуков, наклеенные на лист формата А4.

После этого измеряли длину крыльев, а также их максимальную ширину. Эту информацию также заносили в бланк.

Все измерения на биостанции были произведены с помощью электронного штангенциркуля, который позволил нам определять длину параметра с точностью до 0,1 мм.

В Москве мы сканировали эти листы. В целях получения более точных данных мы повторно измеряли сканы крыльев по тем же параметрам в программе ImageJ и заносили результаты в таблицу. Мы измеряли:

- длину от кончика крыла до точки, построенной при продолжении проксимального края крыла (1 на рис. 7). Её мы измеряли так из-за того, что многие крылья отрезаны не с корнем, поэтому понять, где начинается костальная жилка, во многих случаях невозможно;
- Ширину самого толстого участка крыла (2 на рис. 7);
- Расстояние от верхнего края медиальной складки (MF) до кромки крыла, параллельно длине этого пятна (3 на рис. 7), далее в работе называемое длиной медиальной складки;
- Длину апикального поля (расстояние от жилки r4 до кончика крыла) (4 на рис. 7);
- Угол проксимальной жилки ячейки O (5 на рис. 6) — его мы измеряли в месте изгиба этой проксимальной жилки от места пересечения жилок RP до места пересечения жилки MH и жилки MP_{1+2}.

Мы также использовали сканы крыльев, полученные в более ранней работе (Усман, 2019).

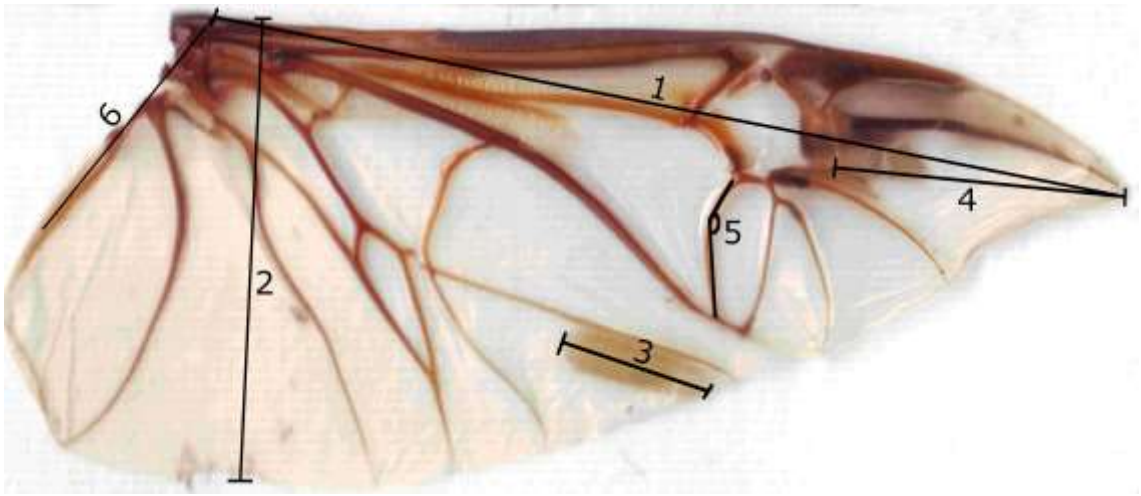


Рис. 7. Основные измеренные параметры крыла жука на примере крыла *Dytiscus circumcinctus* (1 —длина крыла, 2 — ширина крыла, 3 — длина медиальной складки (MF), 4 — длина апикального поля, 5 — угол проксимальной жилки ячейки O, 6 — мысленно достроенное продолжение проксимального края крыла).

Мы обрабатывали результаты статистически и строили графики в языке программирования R (R Core Team, 2023).

Для атласа (прил. 1) мы сканировали крылья в различных разрешениях (в зависимости от размера крыла: более мелкие крылья в более высоком разрешении). Для обработки сканов и создания атласа мы использовали программу GIMP.

Результаты

На рис. 8 мы видим, что размеры тела и крыльев *D. circumcinctus, C. lateralimarginalis, D. dimidiatus* и *H. aterrimus* (у последних двух видов выборка не репрезентативная) значительно больше, чем у остальных рассмотренных видов, так что мы можем считать этот параметр отличительным в случае сравнения двух групп этих видов.

На рис. 9 мы видим явные отличия в значениях длины крыльев *D. lapponicus* от других видов родов *Dytiscus* и *Cybister*, они нигде не пересекаются. Из этого мы можем сделать выводы, что, исходя из нашей выборки, мы можем отличить крылья этого вида по размерам от других видов тех же родов.

Так же мы можем отличить крылья *A. canaliculatus, A. sulcatus, I. ater, C. striatus, H. caraboides, R. exsoletus, G. zonatus* от крыльев *D. marginalis, D. circumcinctus, D. dimidiatus, D. lapponicus, C. lateralimarginalis, H. aterrimus* по размерам.

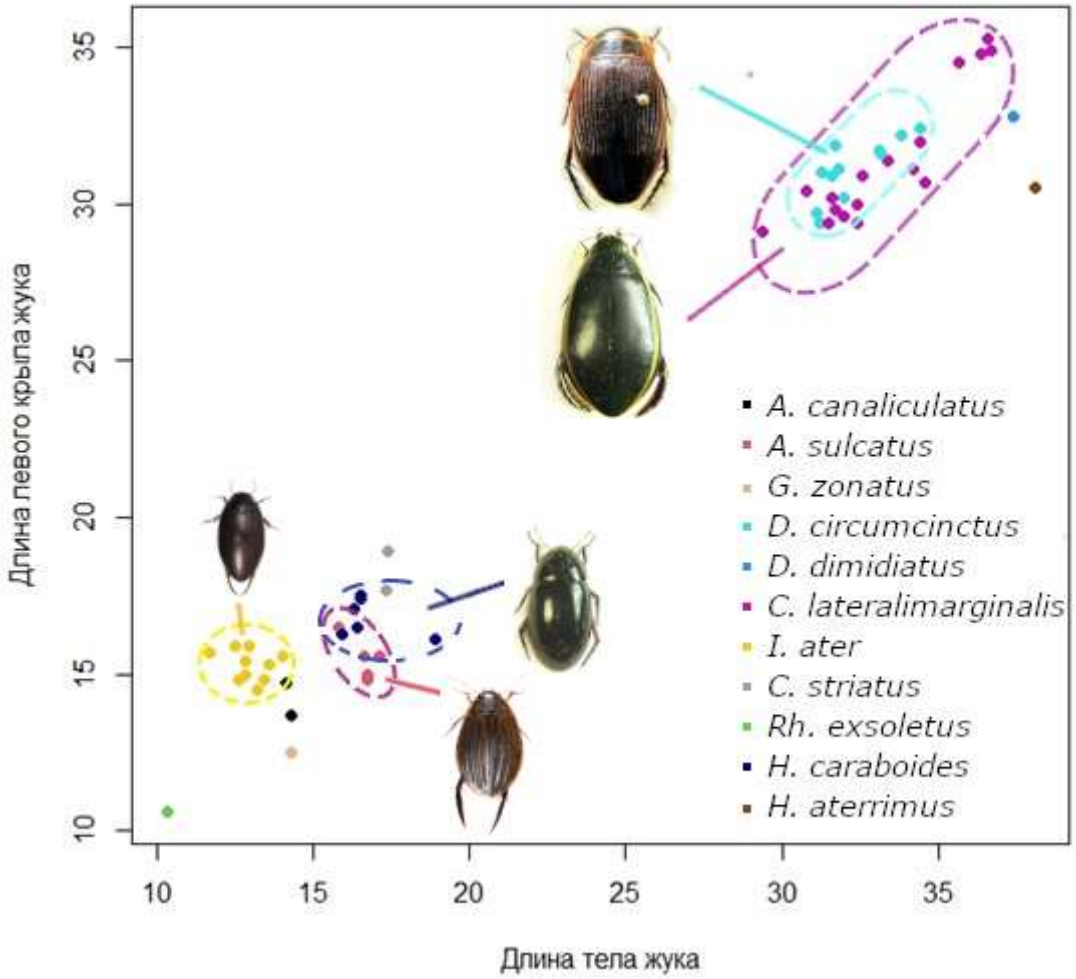


Рис. 8. Соотношении длины левого крыла и длины тела жуков, препарированных нами. Источники изображений жуков те же, что и на рис. 3.

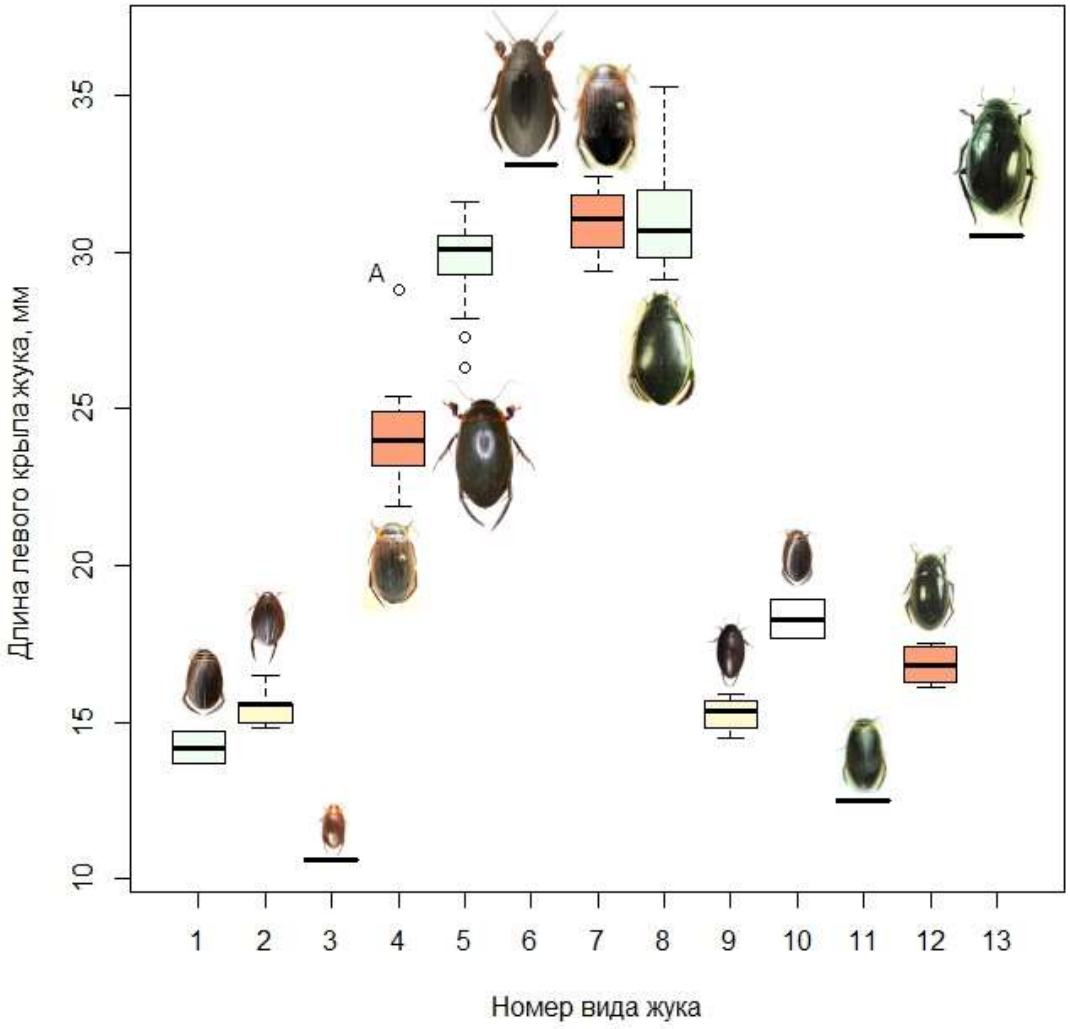


Рис. 9. Длины левых крыльев жуков-плавунцов. Условные обозначения:
1 — *A. canaliculatus,* 2 — *A. sulcatus,* 3 — *R. exsoletus,* 4 — *D. lapponicus,* 5 — *D. marginalis,* 6 — *D. dimidiatus,* 7 — *D. circumcinctus,* 8 — *C. lateralimarginalis,* 9 — *I. ater,* 10 — *C. striatus,* 11 — *G. zonatus,* 12 — *H. caraboides,* 13 — *H. aterrimus*. Источники изображений жуков те же, что и на рис. 3.

На рис. 10 мы видим, что значения медиальной складки пересекаются у всех 5 видов крупных представителей семейства Dytiscidae, кроме *D. dimidiatus*, но так как у нас был всего один экземпляр, ничего с уверенностью сказать нельзя. Изначально у нас была гипотеза, что *C. lateralimarginalis* можно отличить по этому признаку, но как видно на рис. 10, значение этого признака пересекается у жуков рода *Dytiscus* и *C. lateralimarginalis*.

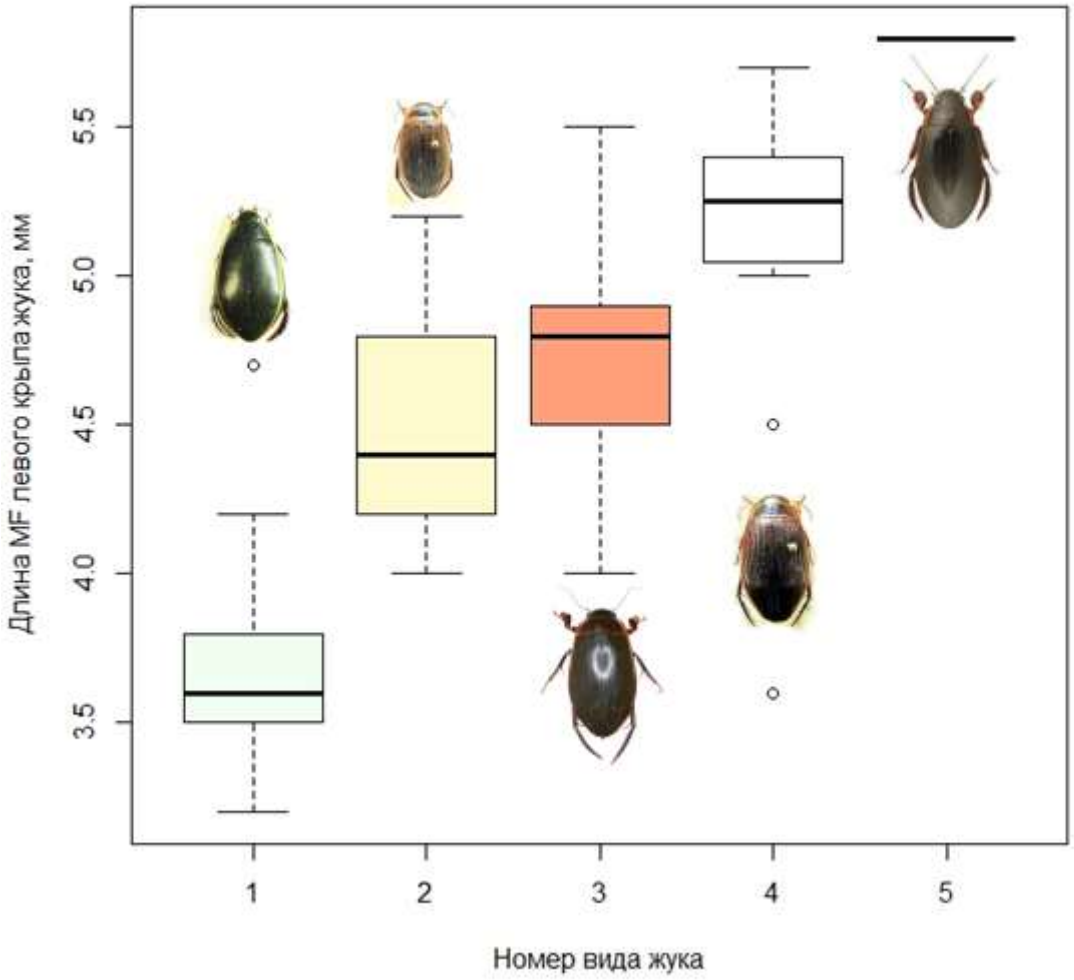


Рис. 10. Длина медиальной складки (MF) (см. прил. 1) у некоторых видов жуков:
1 — *C. lateralimarginalis* (18 экз.), 2 — *D. lapponicus* (13 экз.), 3 — *D. marginalis* (28 экз.), 4 — *D. circumcinctus* (10 экз.), 5 — *D. dimidiatus* (1 экз.). Источники изображений жуков те же, что и на рис. 3.

На рис. 11. Мы видим, что *C. lateralimarginalis* отличается от жуков рода *Dytiscus* по углу проксимальной жилки ячейки O (прил. 1). Есть видимый хиатус. Следовательно, по этому признаку мы можем отличить *C. lateralimarginalis* от жуков рода *Dytiscus*.

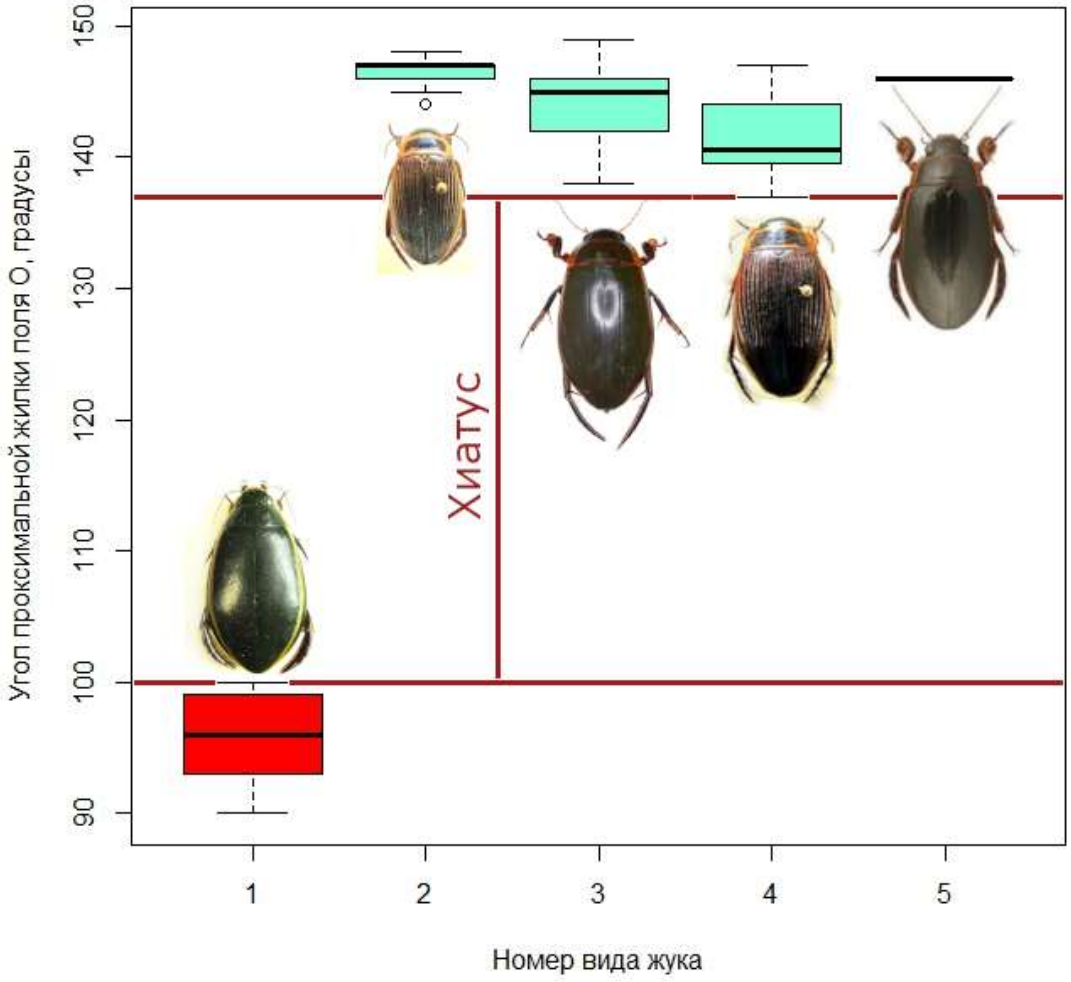


Рис. 11. Угол проксимальной жилки ячейки О в градусах у некоторых видов жуков: 1 — *C. lateralimarginalis*, 2 — *D. lapponicus*, 3 — *D. marginalis*, 4 — *D. circumcinctus*, 5 — *D. dimidiatus*. Источники изображений жуков те же, что на рис. 3.

Обсуждение

Между некоторыми из исследованных таксонов выявлены различия в длине крыльев, позволяющие отличать эти таксоны друг от друга по крыльям. Например, длина левого крыла *D. lapponicus* варьируется от 21,9 мм до 25,4 мм, такие размеры не встречаются ни у одного из анализируемых видов. Выброс, который обозначен буквой А на рис. 9, мы можем считать ошибкой при определении жука в работе А. Антоновой и В. Филипенко (Антонова, Филипенко, 2021), так как его длина составляет 28,5 мм, по-видимому, это не характерно для жуков данного вида, максимальная длина левого крыла которых составляет 25,4 мм. Также его ширина составляет 14,1 мм, тогда как максимальная ширина у данного вида — 11,4 мм. И в заключение, длина апикального поля этого экземпляра составляет 9,2 мм, а максимальная длина для других жуков —

7,3 мм. Из этого понятно, что размер левого крыла вполне можно считать определительным признаком у данного вида, среди видов, исследованных нами.

Ранее в работе М. Бариновой и соавт. (Баринова и др., 2020) было показано, что размеры крыльев жуков вида *D. marginalis* больше по сравнению с крыльями *D. lapponicus*. Кроме того, наши данные сошлись с работой А. Антоновой и соавт. (Антонова и др., 2021), где было выявлено, что размеры крыльев жуков вида *D. marginalis* не больше, чем размеры крыльев *D. circumcinctus*.

Также левые крылья *A. canaliculatus*, *A. sulcatus*, *I. ater*, *C. striatus* (их длина варьируется от 13,7 мм до 18,9 мм) значительно меньше крыльев *D. marginalis*, *D. circumcinctus*, *D. lapponicus*, *D. dimidiatus*, *C. Lateralimarginalis* (от 21,9 мм до 35,3 мм) по своей длине. Поэтому эти две группы видов можно отличить по этому параметру, по крайней мере, друг от друга. Вторая из них относится либо к подсемейству Cybistrinae, либо к подсемейству Dytiscinae. Мы не можем сделать вывод, что, если длина крыла у жука из семейства Dytiscidae меньше 19 мм, то его нельзя отнести к подсемейству Dytiscinae, т.к. среди более мелких жуков есть его представители (*A. sulcatus*, *A. canaliculatus*, *G. zonatus*), у которых длина может составлять 12,5 мм. Если длина крыла у жука из семейства Dytiscidae меньше 19 мм, то его нельзя отнести к подсемейству Cybistrinae. Подсемейства же Agabinae (*I. ater*), Colymbetinae (*C. striatus и Rh. exoletus*) практически полностью пересекаются, поэтому различий только по длине крыла, которая варьируется от 10,6 мм до 18,9 мм, найти не удалось.

Измерив у *C. lateralimarginalis*, *D. lapponicus*, *D. marginalis*, *D. circumcinctus* и *D. dimidiatus* длину медиальной складки, мы предполагаем, что ее длина является отличительным признаком у *D. dimidiatus*, представленным 1 экземпляром, так как ее значение не пересекается со значениями других видов и составляет 5,8 мм.

Также мы нашли отличие между жуками родов *Dytiscus* и *Cybister* по углу в проксимальной жилке ячейки O. Между значениями этого параметра у этих двух групп наблюдается хиатус (минимальное значение в 137 градусов у *D. marginalis* и максимальное у *C. lateralimarginalis* в 101 градус).

По семейству Hydrophilidae можно сказать, что если крылья жука меньше 20 мм, то это род Hydrochara, а если больше — род *Hydrophilus*. Но мы не можем делать вывод о генеральной совокупности, т. к. *H. aterrimus* у нас представлен одним экземпляром.

В работе Лоуренса и соавторов (Lawrence et al., 2021) представлено крыло *D. marginalis*, которое мы сравнили с нашими измерениями (прил. 1). Мы выявили незначительные различия в длине крыла (TL): у нас среднее значение составило 29.78 мм, а в этой работе — 28.67 мм, в отношении длины крыла к его ширине (TL/GW): 2.07 и 2.26, в отношении апикального поля крыла к его длине (APF/TL): 0.3 и 0.29, в отношении апикального поля крыла к его длине (APF/GW): 0.62 и 0.66.

Если эта работа получит продолжение в следующем году, хотелось бы:

- исследовать ряд других видов жуков тех же родов;
- более аккуратно отрезать крылья и измерять их длину не от воображаемой точки, а от начала костальной жилки;
- увеличить выборку и найти больше отличительных признаков среди уже исследованных видов.

Выводы

1. Крылья *Dytiscus lapponicus,* по-видимому, всегда короче, чем крылья других исследованных видов того же рода.
2. *Acilius canaliculatus, A. sulcatus, Ilybius ater* и *Colymbetes striatus* можно отличить по размеру крыльев от *Dytiscus marginalis, D. circumcinctus, D. lapponicus, D. dimidiatus* и *Cybister lateralimarginalis.*
3. Значения длин крыльев и длин медиальных складок подсемейств Cybistrinae и Dytiscinae пересекаются, но у *C. lateralimarginalis* угол проксимальной жилки сильно меньше, чем у всех исследованных жуков рода *Dytiscus*.

Благодарности

Мы благодарим П.Н. Петрова за руководство нашей работой, В. Г. Дядичко за рецензию, С.М. Глаголева, Н.С. Глаголеву, Е.В. Елисееву, Л.А. Абрамову, П.А. Волкову за организацию летней биологической практики, А.А. Прокина за предоставленные для исследования экземпляры, А.М. Ровинского и В.А. Нецветаева за помощь в сборе материала, Г.К. Руденко общую помощь в работе, а также администрацию Института внутренних вод РАН им. И.Д. Папанина за возможность проведения практики.

Список литературы

Амбарцумян Е., Опарина Ю. [Интернет документ] 2016. Изучение изменчивости размеров крыльев трех видов жуков-плавунцов (Coleoptera, Dytiscidae). [URL: https://bioclass.ru/wp-content/uploads/2022/01/ambars.pdf]

Антонова А., Филипенко В. [Интернет документ] 2021. Изменчивость размеров задних крыльев двух видов рода *Dytiscus*. [URL: https://bioclass.ru/wp-content/uploads/2022/02/Антонова_Филлипенко_2022.pdf]

Баринова М. Коробкова А. Арефьева Т. [Интернет документ] 2020. Изменчивость размеров задних крыльев двух видов рода *Dytiscus*. [URL: https://bioclass.ru/wp-content/uploads/2022/02/Wings2020.pdf]

Голуб В. Б., Цуриков М. Н., Прокин А. А. 2012. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 333 с.

Кирейчук А. Г. 2001. Отряд Coleoptera — жуки. В кн.: С. Я. Цалолихин (ред.). Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий в 6 томах. Т. 5. Санкт-Петербург: Наука. 79–368

Левин Д. [Интернет документ] 2018. Исследование зависимости изменчивости крыльев от способности к полёту на примере некоторых видов жуков-плавунцов (Coleoptera,

Dytiscidae) Нижне-Свирского заповедника.
[URL: https://bioclass.ru/wp-content/uploads/2022/01/wings.pdf]

Ребриков Д., Привалова А., Троицкая А. [Интернет документ] 2015. Изучение частоты всплывания и изменчивости признаков, связанных с полетом, у жуков-плавунцов.
[URL: https://bioclass.ru/wp-content/uploads/2022/01/vspliv.pdf]

Усман В. [Интернет документ] 2019. Сравнительное исследование морфологической изменчивости крыльев летающих и нелетающих представителей рода *Dytiscus* (Coleoptera, Dytiscidae).
[URL: https://bioclass.ru/wp-content/uploads/2022/01/wings-1.pdf]

Fedorenko D. N. 2006. The clavus and jugum venation in the wings of beetles (Coleoptera) and its genesis. Entomological Review. 86 (9): 973–986.

Fedorenko D. N. 2009. Evolution of beetle hind wing, with special reference to folding (Insecta, Coleoptera). Bulgaria: Pensoft publishers. 336 p.

Lawrence, J.F., Zhou, Y.-L., Lemann, C., Sinclair, B., Ślipiński, A. The hind wing of Coleoptera (Insecta): morphology, nomenclature and phylogenetic significance. Part 1. General discussion and Archostemata–Elateroidea, 2021. Annales Zoologici. 71(3): 421–606.

Nilsson A. N., Hájek J. [Интернет документ]. A World Catalogue of the Family Dytiscidae, or the Diving Beetles (Coleoptera, Adephaga). Version 1.I.2019, 307 p.
[URL: https://waterbeetles.eu/documents/W_CAT_Dytiscidae_2019.pdf]

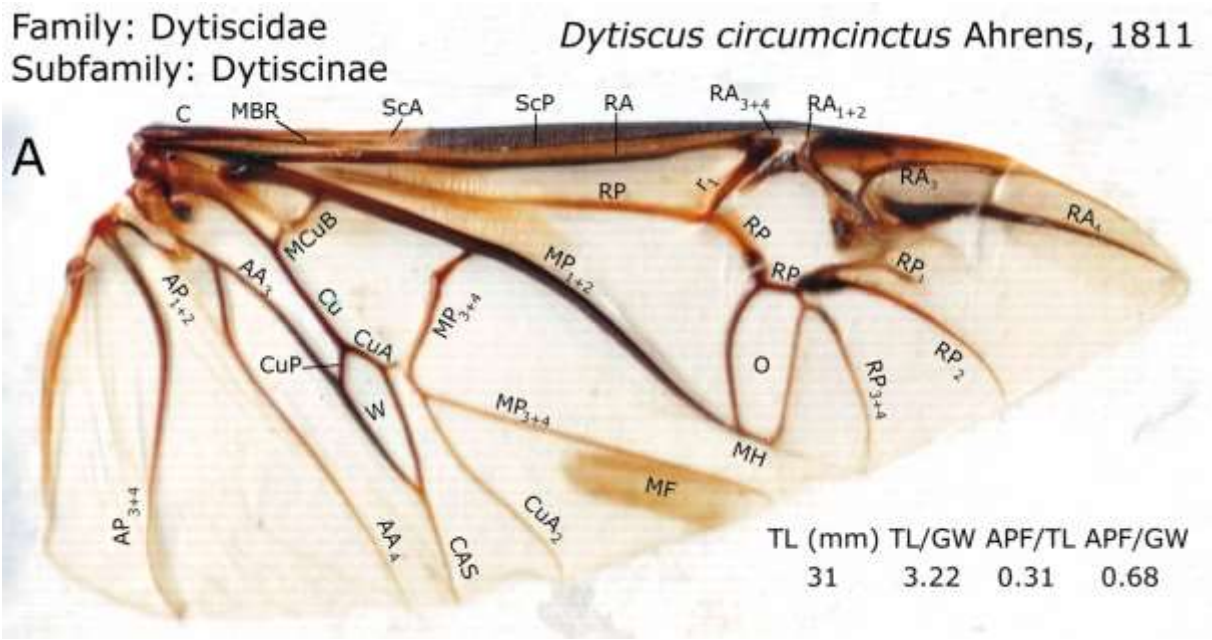
Nilsson A. N., Holmen M. 1995. The aquatic Adephaga (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. Fauna Entomologica Scandinavica. 32 (2): 1–192.

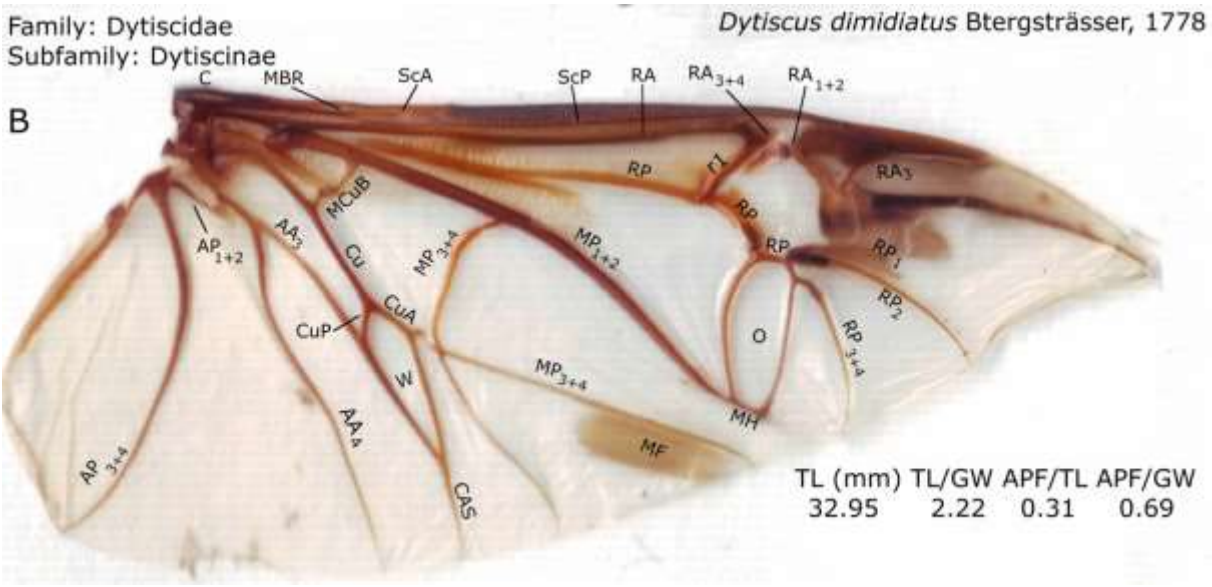
R Core Team (2023). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [URL: https://www.r-project.org/]

Приложение

Приложение 1. **Атлас задних крыльев водных жуков.**
Значения под рисунками приведены средние по всем экземплярам данного вида.
TL — длина крыла (рис. 7 отрезок 1), GW— наибольшая ширина крыла (рис. 7 отрезок 2), APF — апикальное поле (рис. 7 отрезок 4). В правом верхнем углу каждого скана подписано семейство жука (Family), а также, для удобства чтения атлас разбит на группы по подсемействам (Subfamily).

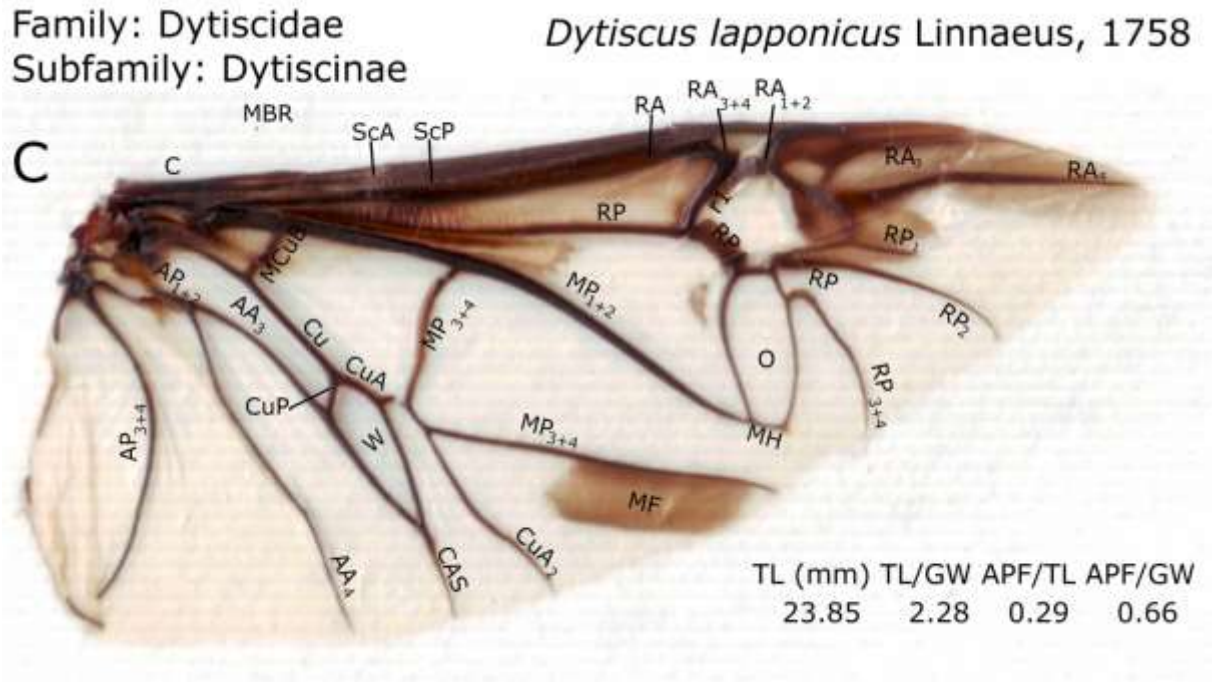
Семейство Dytiscidae, подсемейство Dytiscinae
A — *Dytiscus circumcinctus* (оригинальное разрешение 6000 dpi)
B — *Dytiscus dimidiatus* (оригинальное разрешение 9000 dpi)

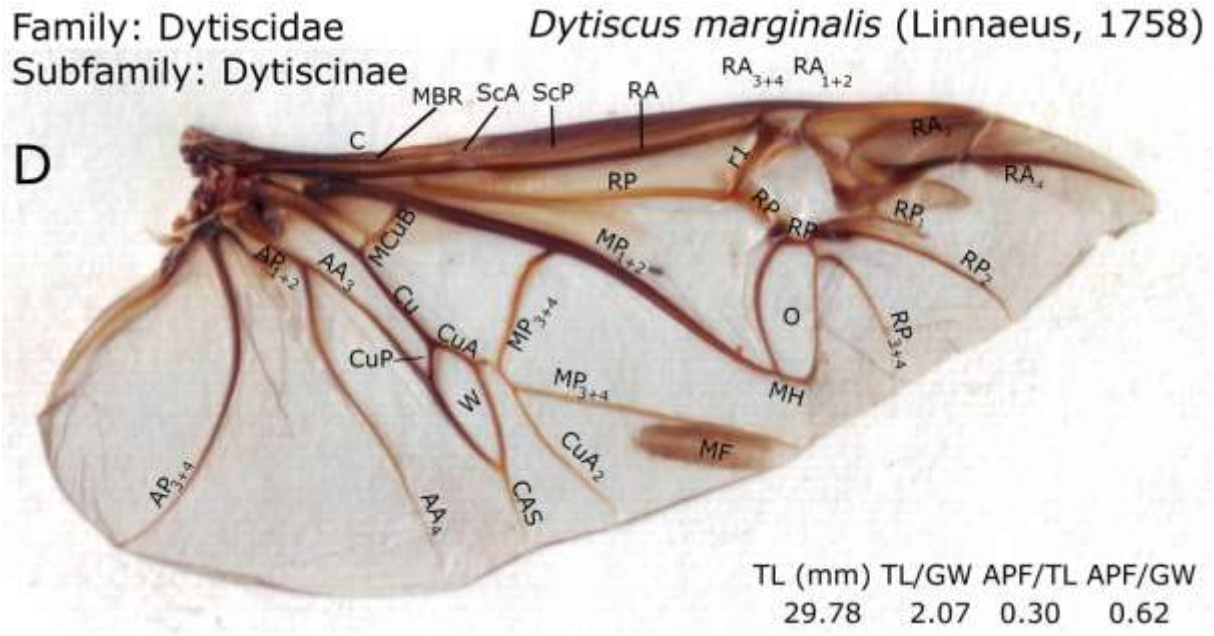




C — *Dytiscus lapponicus* (оригинальное разрешение 6000 dpi)

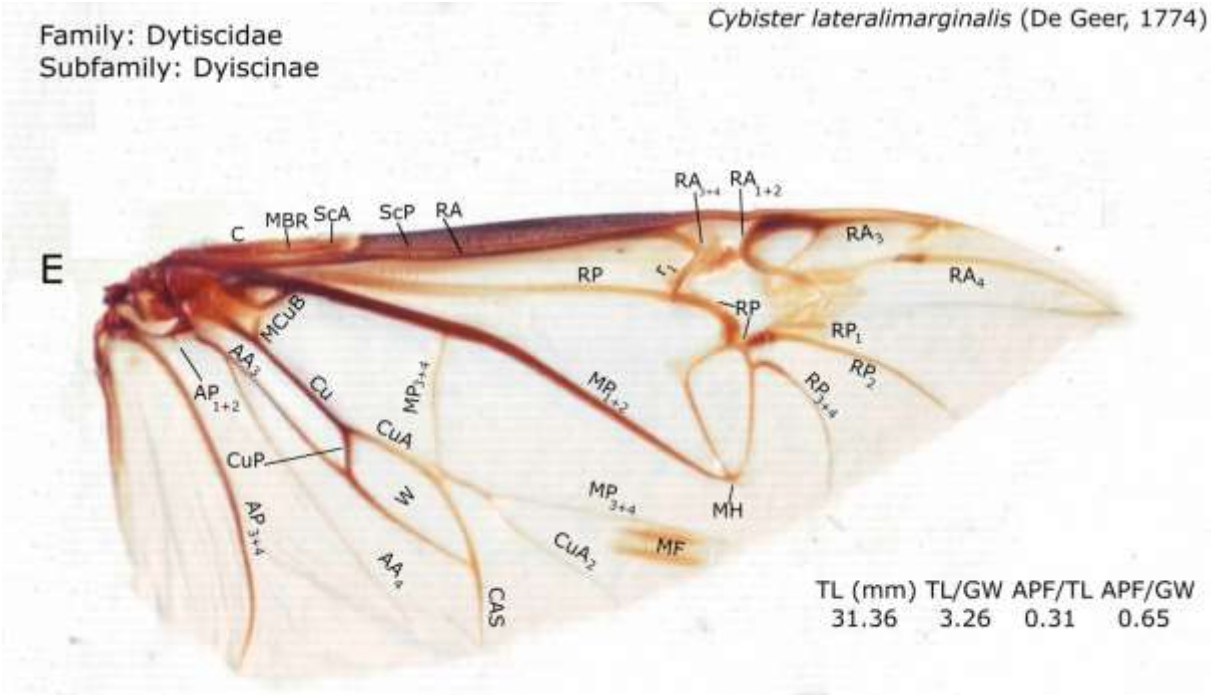
D — *Dytiscus marginalis* (оригинальное разрешение 6000 dpi)

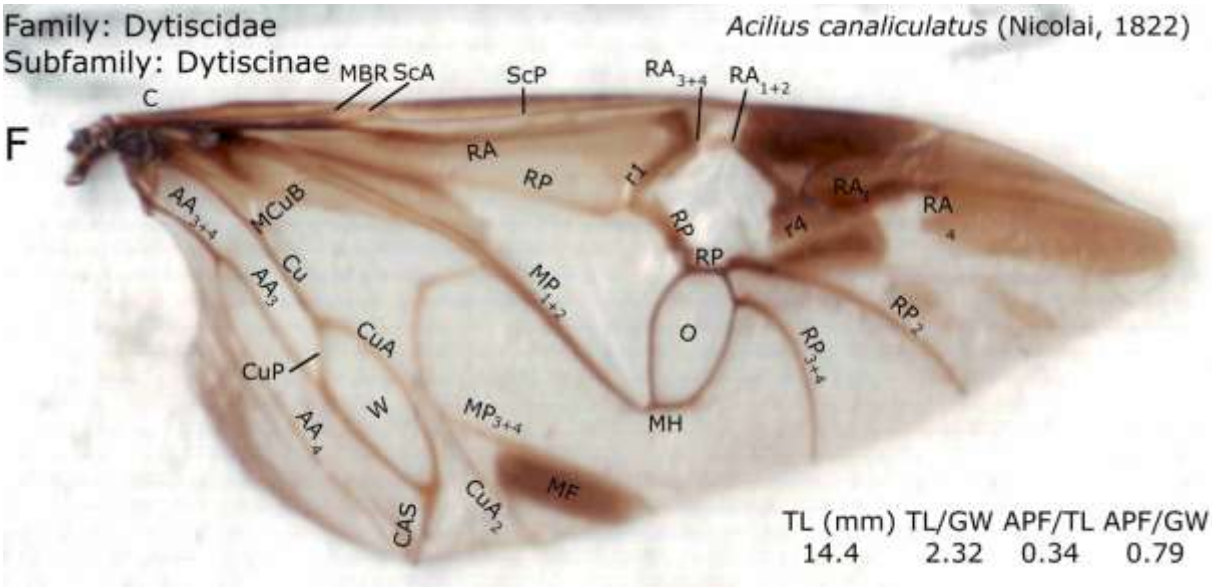




E — *Cybister lateralimarginalis* (оригинальное разрешение 6000 dpi)

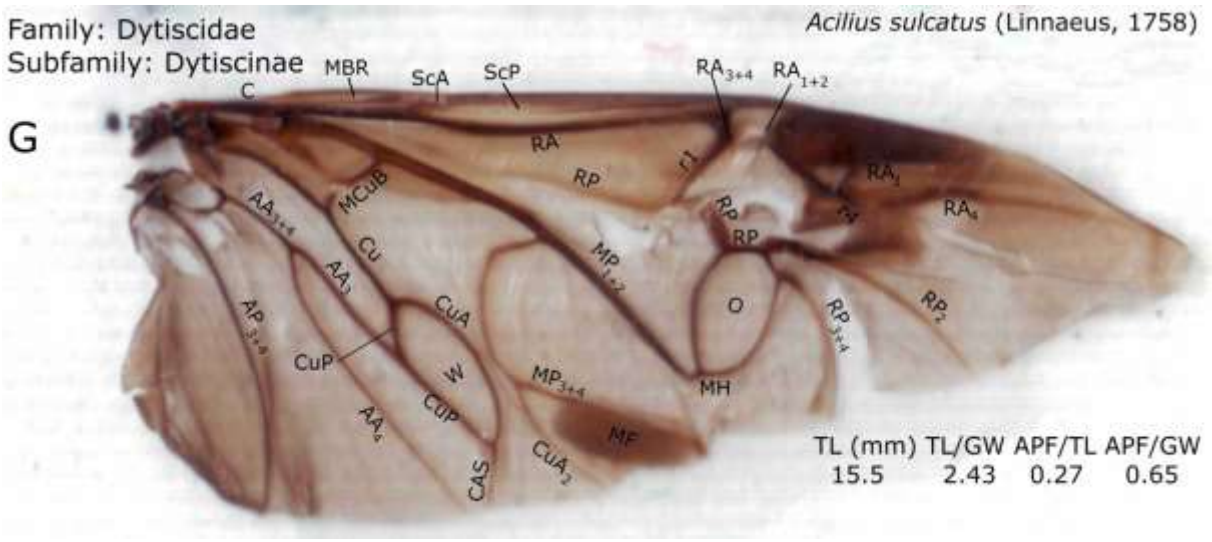
F — *Acilius canaliculatus* (оригинальное разрешение 12000 dpi)

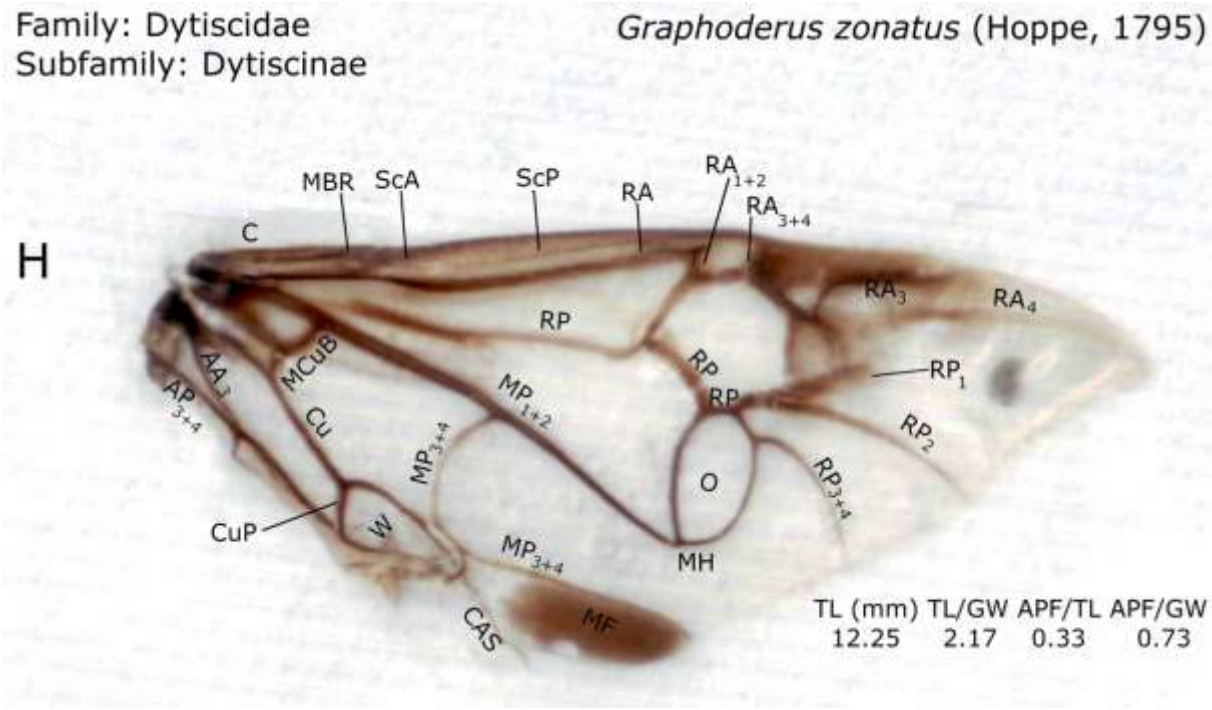




G — *Acilius sulcatus* (оригинальное разрешение 12000 dpi)

H — *Graphoderus zonatus* (оригинальное разрешение 12000 dpi)

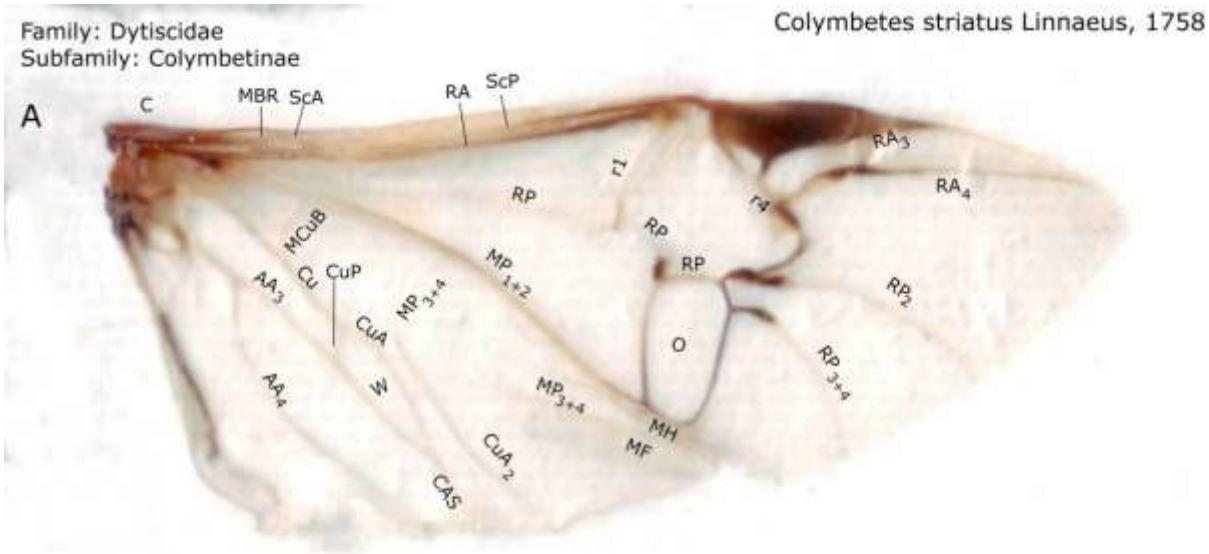


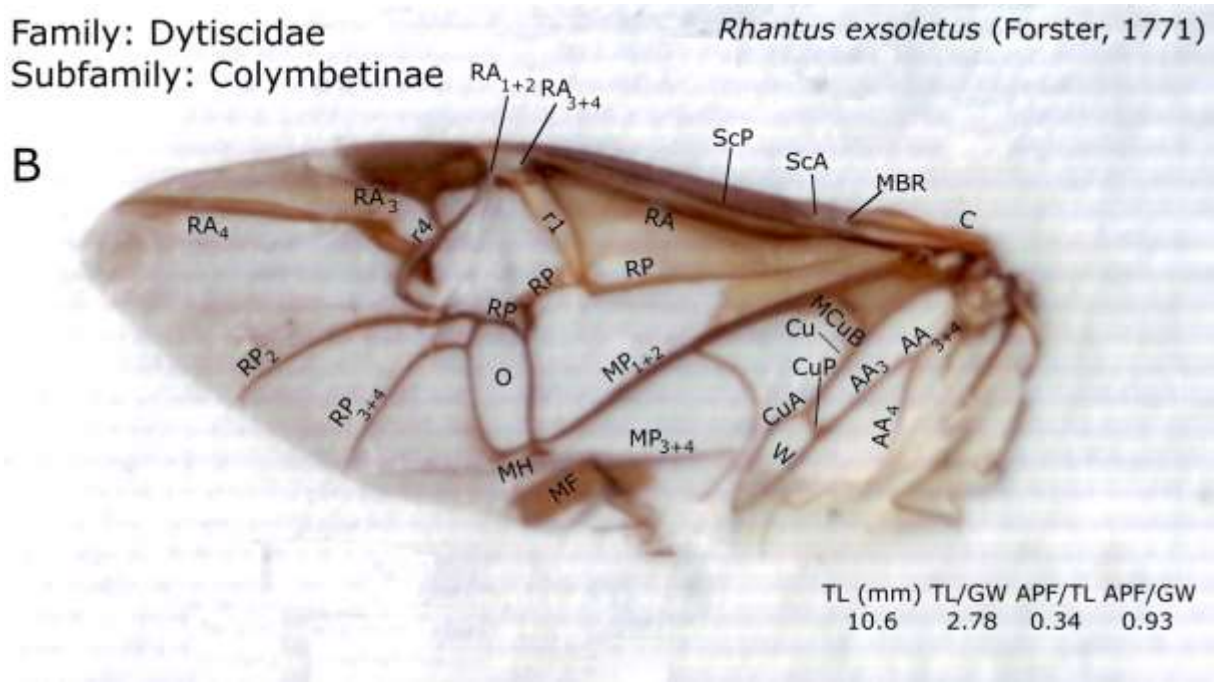


Семейство Dytiscidae, подсемейство Colymbetinae

A — *Colymbetes striatus* (оригинальное разрешение 18000 dpi)

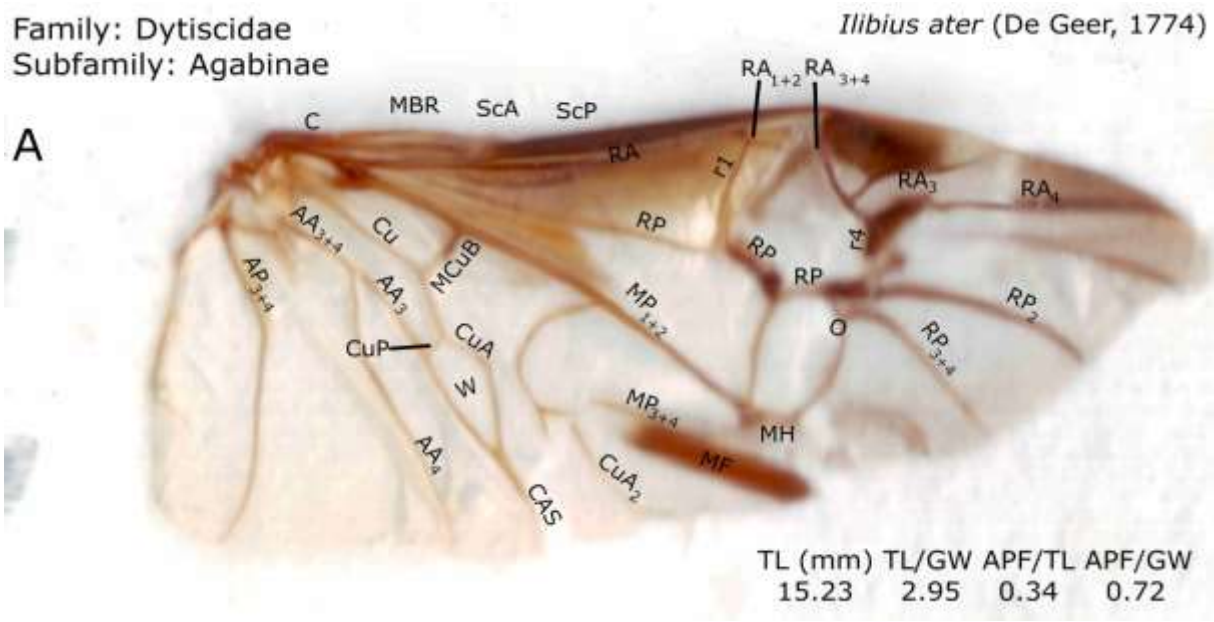
B — *Rhantus exsoletus* (оригинальное разрешение 19200 dpi)





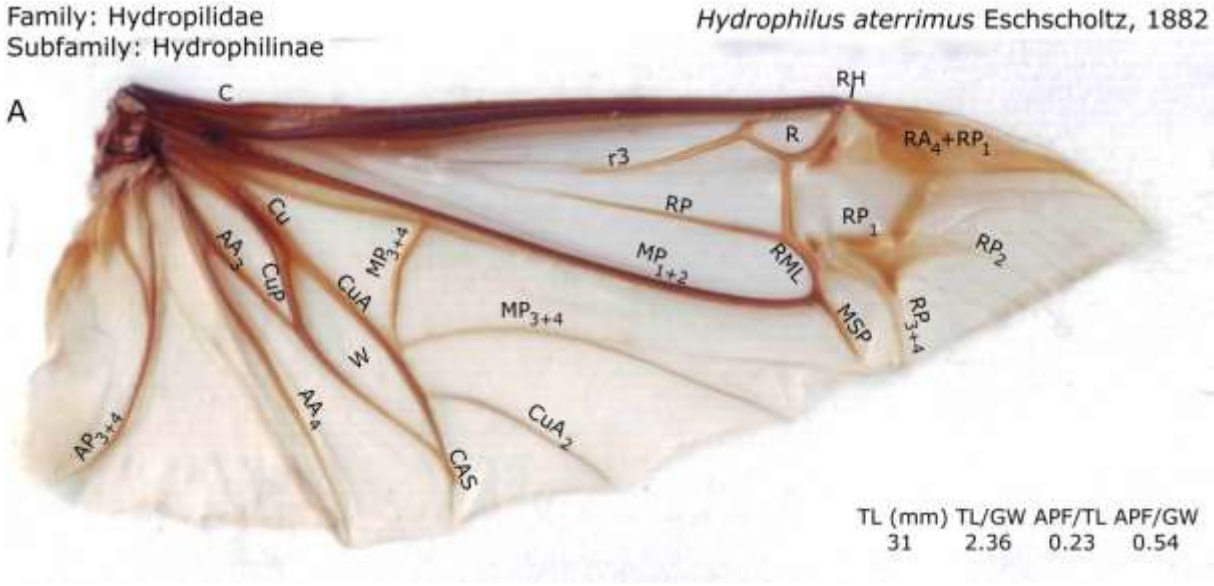
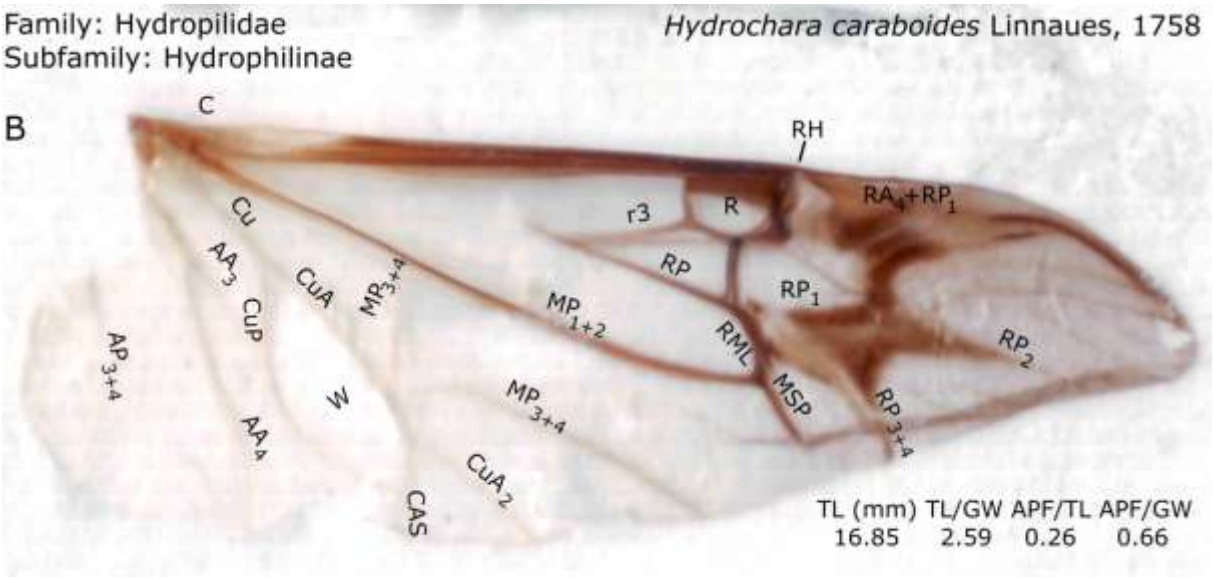
Семейство Dytiscidae, подсемейство Agabinae

А — *Ilibius ater* (оригинальное разрешение 12000 dpi)



Семейство Hydrophilidae, подсемейство Hydrophilinae

А — *Hydrophilus aterrimus* (оригинальное разрешение 10000 dpi)



B — *Hydrochara caraboides* (оригинальное разрешение 10000 dpi)