

Московская гимназия на Юго-Западе № 1543 им. народного учителя
Российской Федерации Ю.В. Завельского

**Способность водных жуков некоторых семейств
(Coleoptera: Dytiscidae, Noteridae, Haliplidae)
к перевороту из лежачего положения на спине**

Выполняли ученики 9-го «Б» класса:

Алексей Васильевич Флока

Фёдор Сергеевич Фалин

Антон Дмитриевич Екенин

Научный руководитель:

к. б. н. Петр Николаевич Петров

Москва

2025

Введение

Многие жуки тесно связаны с водой как средой обитания. Известны только морские жуки, но зато в пресных и солоноватых водоёмах жуки являются неотъемлемыми компонентами фауны. Жуки встречаются в пресных водоёмах всех типов (в том числе и подземных), однако большинство предпочитает небольшие, неглубокие или слабо проточные водоёмы с обильной растительностью, среди которой чаще всего и сосредотачиваются обитающие в воде как взрослые особи, так и личинки (или только личинки) (Ribera, Foster, 1997). В нескольких семействах жуков (в первую очередь это Dytiscidae, Noteridae, Haliplidae, Gyrinidae, Amphizoidae, Hygrobiidae, Torridincolidae, Hydroscaphidae, Spercheidae) все виды почти во всех активных стадиях развития обитают в воде; в других семействах в воде или в грунте у воды обитают лишь некоторые виды, и нередко лишь в одной из активных фаз жизненного цикла (Microsporidae, Hydrochidae, Helophoridae, Hydraenidae, Hydrophilidae, Georissidae, Heteroceridae, Scirtidae, Psephenidae, Ptilodactylidae, Elmidae, Dryopidae, Limnichidae, Lampyridae, Chrysomelidae, Brentidae, Curculionidae). И, наконец, представители некоторых семейств приурочены к увлажнённым берегам водоёмов и лишь случайно могут оказаться в воде: Jurodidae, Carabidae, Trachypachidae, Staphylinidae, Decliniidae и др (Jäch, Balke, 2008). В России и на сопредельных территориях встречается около 700 видов жесткокрылых, так или иначе связанных с пресными водоёмами (Кирейчук, 2001). Большинство представителей — хищники. Личинки и имаго активно охотятся на других водных беспозвоночных, мальков рыб, головастиков. Среди этих семейств встречаются детритофаги, которые питаются разлагающимися растительными остатками (Ribera, Foster, 1997).

Полёт играет важную роль в жизни большинства водных жуков, позволяя им активно расселяться, колонизировать новые водоёмы, покидать пересыхающие места обитания и быстро реагировать на неблагоприятные условия среды (Nilsson, Holmen, 1995). Большинство видов действительно обладает хорошо развитыми крыльями и летательной мускулатурой, которая обеспечивает эффективную миграцию между водоёмами (Ribera, Foster, 1997). Особенно выражены эти адаптации у видов *Dytiscus marginalis* (Linnaeus, 1758) и *Acilius sulcatus* (Linnaeus, 1758). Жуки активно летают в тёплый сезон — как днём, так и ночью (Jackson, 1952). Однако внутри одного семейства или даже рода присутствует изменчивость степени развития крылового аппарата: некоторые имаго имеют крупные, развитые крылья и активны в полёте, а у других (обычно в стабильных, крупных и долговечных водоёмах) наблюдается

редукция крыльев и мускулатуры, что фактически исключает возможность активного перелёта (Nilsson, Holmen, 1995). Это явление отмечено, к примеру, у видов *Agabus*, *Deronectes*, *Graphoderus* и др. В стабильных водных экосистемах потребность в полёте уменьшается, что способствует редукции крыльев. Напротив же, в популяциях, обитающих во временных или часто пересыхающих водоёмах, полностью развитые крылья и высокая летательная активность сохраняются как важнейшая адаптация к нестабильности среды (Ribera, Foster, 1997).

Жуки-плавунцы (Dytiscidae) — это хищные насекомые, ведущие преимущественно водный образ жизни, однако, известно и несколько наземных видов плавунцов, встречающихся в Индии и Австралии, обитающих в лесной подстилке (Nilsson, Hájek, 2018). На сегодняшний день выявлено более 4000 видов плавунцов, из них 300 видов встречаются в России (Nilsson, Hájek, 2018). Все стадии развития (и личинки, и имаго) являются хищниками. Ведут хищный образ жизни, нападают на личинок насекомых, мальков и других мелких водных животных (Зайцев, 1953), (рис. 1). Половой диморфизм проявляется в наличии у самцов особых присосок на первых трёх члениках передних и средних лапок, которые служат для прикрепления к самке в процессе спаривания (рис. 2). Но самка во время спаривания не может всплывать, а как следствие, и дышать, из-за этого она не может пережить 2–3 спаривания подряд, поэтому ей приходится сбрасывать самцов, пытающихся с ней спариться (Bergsten et al., 2001).



Рис. 1. *Dytiscus marginalis* ест малька (фото с сайта www.vokrugsveta.ru/vs/article/7099/)



Рис. 2. Присоски у самца жука-плавунца (фото с сайта uk.wikipedia.org/wiki/Файл:Присоска_на_лапі_жука_плавунця.jpg)

Обтекаемое тело плавунцов с гладкими покровами приспособлено для движения в воде. Для плавания жуки используют задние ноги, преобразованные в своеобразные вёсла, тогда как средняя пара конечностей служит для маневрирования (Ribera, Foster, 1997). Несмотря на тесную связь с водной средой, плавунцов нередко можно обнаружить на суше, где происходит их окукливание и зимовка отдельных видов. Совершая перелёты или перемещаясь по земле, эти жуки способны преодолевать значительные расстояния. Летательные способности у разных видов развиты неодинаково: например, у *Dytiscus marginalis* и *Acilius sulcatus* мускулатура, отвечающая за полёт, мощная, а у вида *Hyphydrus ovatus* (Linnaeus, 1761) она редуцирована (Jackson, 1952). Также летательные способности зависят от географического положения популяций. Наибольшую лётную активность жуки плавунцы проявляют в тёплый сезон — летом и в начале осени, хотя перелёты могут происходить и ранней весной. При этом наличие или отсутствие солнечного света не оказывает существенного влияния на их поведение: в тёплую погоду жуки поднимаются в воздух как днём, так и ночью (Jackson, 1952). Это позволяет предположить, что одним из факторов, определяющим частоту и продолжительность полёта, является температура воздуха.

Толстоусы (Noteridae) — семейство водных жуков, достигающих в длину около 1,2–5 мм с выпуклой верхней и плоской нижней поверхностями тела, которое имеет жёлтовато – бурый или красновато – бурый окрас. Обитают в непроточных, слабо заболоченных водоёмах (Иванов и др., 2001). Передние и средние лапки 5-члениковые, задний край члеников на задних лапках прямой, имеются 2 тонких загнутых коготка на последнем членике (Иванов и др., 2001). У этого семейства, как и у Dytiscidae присутствует выраженный половой диморфизм. Он заключается в том, что у самцов первые 3 членика на передних лапках более или менее расширены и снизу снабжены несколькими присосками. У встреченного нами вида *Noterus crassicornis* (De Geer, 1774) у самок короткие и менее толстые усики в отличие от самцов. У самцов голени посередине с расширенным тупым зубцом, на их вершине имеются две шпоры, которые также по ширине намного больше, чем у самок. Переднегрудь у самцов приплюснута или даже слегка вогнута, у самок она слабо выпуклая (Зайцев, 1953).

Плавунчики (Haliplidae) — небольшие по размеру водные жуки, длиной от 2 до 5 мм, с овальным, слегка уплощённым телом, окрашенным в жёлтовато – бурые тона с характерными тёмными пятнами на надкрыльях. Голова частично погружена в переднегрудь, глаза крупные. Надкрылья плотные, с выраженными пунктирными рядами, под которыми у основания брюшка находятся крупные воздухоносные камеры, используемые для дыхания под водой (Зайцев, 1953).

Плавунчики обитают преимущественно в стоячих или слабопроточных пресных водоёмах, среди водной растительности, часто встречаясь на мелководьях и у берегов (Иванов и др., 2001). Личинки дышат атмосферным воздухом с поверхности воды, имеют вытянутое тело и длинные тонкие ноги. Взрослые особи хорошо плавают, однако передвигаются в воде медленно, чаще ползая по растениям — отсюда и их название (Жуков, 1988).

Передние и средние лапки жуков состоят из пяти члеников, задние — из четырёх. Бёдра задних ног массивные, приспособленные для плавания, но не столь развиты, как у Dytiscidae. На вершине задних голеней располагаются тонкие шпоры. Как и у представителей других водных семейств, у Haliplidae наблюдается выраженный половой диморфизм: самцы отличаются более длинными усиками и утолщёнными члениками передних лапок, служащими для удержания самок во время копуляции.

Имаго многих видов водных жуков довольно хорошо умеют летать из-за развитых перепончатых крыльев, спрятанных под надкрыльями и летательной мускулатуры (Боголюбов, Кравченко, 2018). Это имеет ряд полезных возможностей, однако данная адаптация сопряжена с рисками. В результате, когда оптические ориентиры приводят к ошибкам в идентификации водной

поверхности, жуки могут совершать посадку на гладкие субстраты, не пригодные для приземления (например, стекло, пластик), путая эту поверхность с водой. Кроме того, некоординированный взлёт или падение также могут привести к принятию жуком перевёрнутого положения. В этом случае они имеют два способа переворота из состояния, когда жук направлен брюшной стороной вверх. Первый способ — с помощью надкрыльев, используя их отталкивающую силу, второй способ — с помощью задних ног, цепляясь ими за субстрат и используя также отталкивающую силу, образующуюся от их воздействия.

Взлететь плавунец прямо из воды не может. Он предварительно выползает на торчащие из воды камень, кочку или растение и начинает облегчать вес тела. Для этого он выбрасывает из слепой кишки находящиеся в ней непереваренные остатки в воду. Этого, однако, бывает недостаточно и плавунец энергично накачивает воздух в трахейную систему. Накачивание воздуха длится минут-две и сопровождается постепенно повышающимся в тоне звуком. Затем звук прекращается, жук поднимается на средних ногах, раскрывает надкрылья, расправляет крылья, машет ими и взлетает в воздух.

У других насекомых тоже есть механизмы, которые помогают перевернуться, такие приспособления позволяют избежать хищников или выбраться из опасного положения на суше или в воде.

К примеру, если мы рассматриваем жуков из семейства Elateridae, то в свою очередь у них есть интересная особенность — способность прыгать из положения на спине без использования ног. На переднегруди у них находится отросток, который в покое находится в ямке на среднегруди. При выгибании жук выдвигает отросток, а затем сгибается, накапливая напряжение в мышцах. Когда это напряжение преодолевает силу трения покоя, отросток быстро входит в ямку по гладкой поверхности, поднимая переднюю и заднюю части тела. Центр масс смещается вверх, и жук подбрасывается в воздух, переворачиваясь в полёте (Белова и др., 2024).

Цель работы:

Сравнить и изучить способы переворота с положения на спине и их эффективность у водных жуков разных видов.

Задачи:

1. Проанализировать способность разных видов водных жуков к перевороту.
2. Изучить поведенческие стратегии, обеспечивающие жукам восстановление нормального положения тела из положения спинной стороной вниз на суше.
3. Изучить влияние субстрата (стекла и бумаги) на успешность переворота.
4. Изучить влияние размера тела жука на эффективность его переворота в исходное положение.
5. Оценить способы переворота и проанализировать их последовательность у водных жуков.

Материалы и методы

Сбор и хранение материалов

Все материалы были собраны на территории стационара «Сунога» Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок). Все жуки были пойманы водными сачками методом кошения в водной растительности прудов №6, №8, №9 и в ближайших к энтомологической и ботанической лаборатории, а также в р. Шумаровка (пруды и место сбора в р. Шумаровка отмечены красным цветом на рис. 4; общий вид на карте на рис. 3). Собранные материалы помещались в цилиндрические флаконы или в морильную ёмкость объёмами 50 мл для временного хранения.



Рис. 3. Спутниковый снимок стационара «Сунога» (фото с сайта <https://yandex.ru/maps>)



Рис. 4. Рыбозаводные пруды «Сунога» (Ровинский, Рудых, 2022)

Ход эксперимента

Из флакона по одному в небольшую стеклянную чашку Петри помещают жука спинной стороной вниз. Резким переворотом его выбрасывают либо на стеклянную поверхность чашки Петри, либо на поверхность вложенной туда бумаги брюшной стороной вверх. Затем жука специально переворачивают и наблюдают: если он совершает переворот, особь снова помещают в чашку спинной стороной вниз и вновь наблюдают за переворотом. Так жук переворачивается 15 раз сначала на бумаге, затем 15 раз на стекле. В начале экспериментов включали видеосъемку (в стандартном или, при необходимости более точного анализа движений, в замедленном

режиме); запись велась до окончания конкретного опыта и использовалась для последующего иллюстративного примера, а не во всех сериях испытаний. По завершении работы видеокамеру выключают, жука из чашки Петри помещают в пластиковую пробирку с несколькими каплями этилацетата или 96% спирта и маркируют согласно его порядковому номеру. Через примерно 6 часов берут из пробирки и закрепляют на булавке или на плашке, если размер менее 5 мм; затем экземпляр маркируют. Если экземпляр в течение 15 минут до или после первого прыжка отказывается прыгать (притворяется мёртвым или по какой-либо причине не способен к этому), в бланке отмечают «-», потом экземпляр помещают в стандартное положение брюшком вниз и дают ему минуту “отдохнуть” — это повторяют до трёх раз, пока жук не начнёт совершать переворот. Если после трёх попыток особь не приступает к перевороту за положенное время, экземпляр признают негодным и в бланке фиксируют отказ. Если жук совершал перевороты, их количество записывают в бланк, жука отлавливают, помещают в пластмассовую пробирку с маркировкой его порядкового номера, наполненную 96% спиртом или этилацетатом, и маркируют. После обработки экземпляр закрепляют на булавке, помещают в картонную коробку размерами $16 \times 11.5 \times 4.5$ см и маркируют. Если экземпляр потерян после или во время эксперимента, его результаты исключают из общей статистики.

Для проведения этих экспериментов жуков нумеруют согласно их порядковому номеру вида.

В коллекции есть и не пронумерованные особи — это жуки, над которыми не проводился эксперимент, так как экземпляр был мёртв или утрачен. Эти жуки включены в коллекцию для подробного изучения видовых особенностей.

Все расчеты проводили в среде R (версия 4.3.1, R Core Team, 2025).

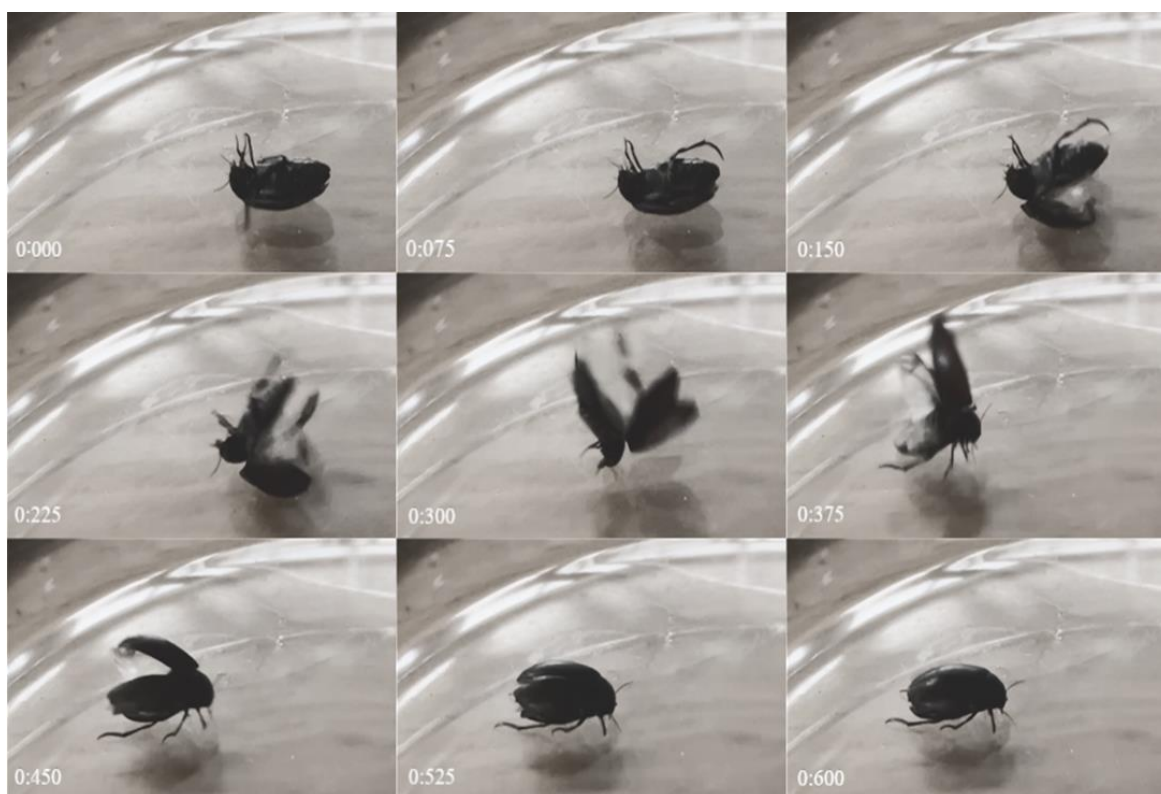


Рис. 5. Представлены фотографии переворота жука вида *Ilybius erichsoni* Gemminger et Harold, 1868, переворот которого осуществлялся с помощью надкрылий с интервалом 0.075 с.

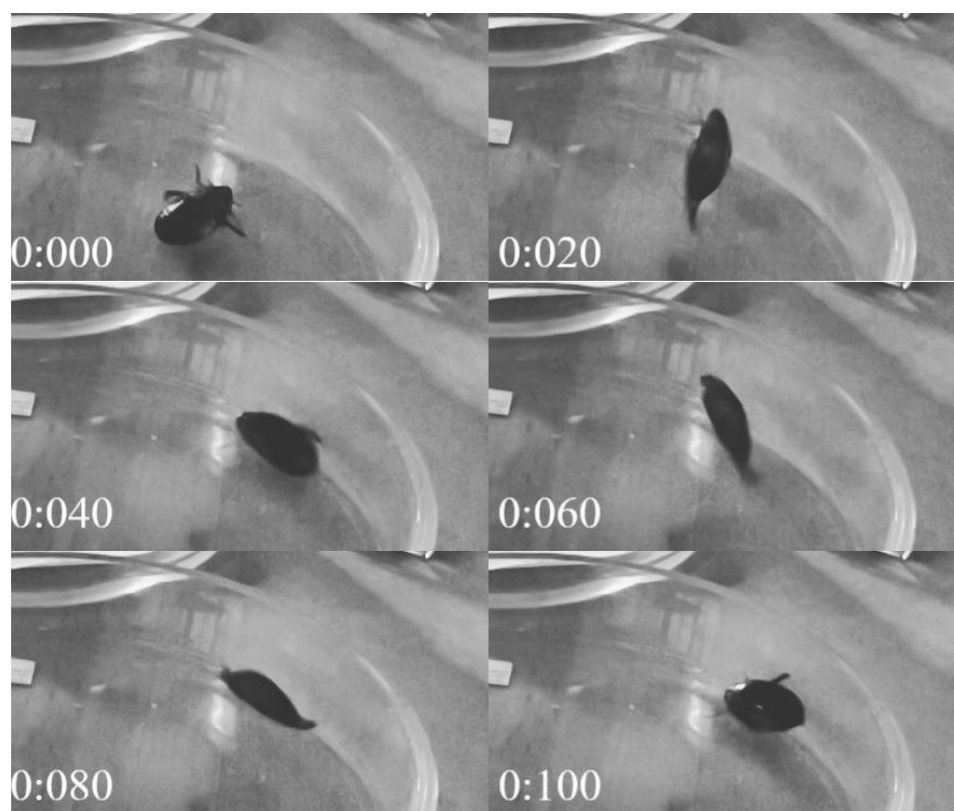


Рис. 6. Представлены фотографии переворота жука вида *Graphoderus cinereus* (Linnaeus, 1758), переворот которого осуществлялся с помощью ног с интервалом 0.020 с.

Таблица 1. Список протестированных видов водных жуков семейств Dytiscidae, Haliplidae и Noteridae, собранных в прудах пруд №6, №8, №9 и в ближайших к энтомологической и ботанической лаборатории, а также в р. Шумаровка

Семейство	Подсемейство	Вид	Число экз.
Dytiscidae	Agabinae	<i>Ilybius erichsoni</i>	1
Dytiscidae	Colymbetinae	<i>Graphoderus cinereus</i>	2
Dytiscidae	Colymbetinae	<i>Rhantus exsoletus</i>	2
Dytiscidae	Dytiscinae	<i>Acilius sulcatus</i>	1
Dytiscidae	Dytiscinae	<i>Cybister lateralimarginalis</i>	2
Dytiscidae	Hydroporinae	<i>Hydroporus dorsalis</i>	7
Dytiscidae	Hydroporinae	<i>Hydroporus erythrocephalus</i>	6
Dytiscidae	Hydroporinae	<i>Hydroporus palustris</i>	1
Dytiscidae	Hydroporinae	<i>Hyphydrus ovatus</i>	10
Dytiscidae	Hydroporinae	<i>Hygrotus quinquelineatus</i>	1
Dytiscidae	Hydroporinae	<i>Porhydrus lineatus</i>	1
Dytiscidae	Laccophilinae	<i>Laccophilus minutus</i>	2
Noteridae	Noterinae	<i>Noterus crassicornis</i>	2
Haliplidae	Haliplinae	<i>Haliplus flavicollis</i>	1

Результаты

В результате наших сборов в течение 6 дней: с 29.06.2025 по 04.06.2025 на стационаре «Сунога» суммарно было поймано 39 экземпляров водных жуков, относящихся к 14 видам: *Ilybius erichsoni*, *Laccophilus minutus* (Linnaeus, 1758), *Graphoderus cinereus*, *Cybister lateralimarginalis* (De Geer, 1774), *Hyphydrus ovatus*, *Hydroporus dorsalis* (Fabricius, 1787), *Rhantus exsoletus*, *Hydroporus erythrocephalus* (Linnaeus, 1758), *Noterus crassicornis*, *Porhydrus lineatus* (Fabricius, 1787), *Hygrotus quinquelineatus* (Zetterstedt, 1828), *Hydroporus palustris* (Linnaeus, 1761), *Haliplus flavicollis* (Sturm, 1834), *Acilius sulcatus*.



Рис. 7. Представители сем. Dytiscidae и Haliplidae: (А) *Hygrotus quinquelineatus* (фото с сайта www.coleoptera.org.uk), (Б) *Hydroporus palustris* (www.zin.ru), (В) *Noterus crassicornis* (www.zin.ru), (Г) *Halipus flavicollis* (www.coleoptera.org.uk), (Д) *Laccophilus minutus* (www.zin.ru), (Е) *Pohrydrus lineatus* (www.coleoptera.org.uk), (Ё) *Hydroporus erythrocephalus* (www.coleoptera.org.uk), (Ж) *Hyphydrus ovatus* (www.zin.ru), (З) *Hydroporus dorsalis* (www.zin.ru), (И) *Rhantus exsoletus* (www.coleoptera.org.uk), (Й) *Ilybius erichsoni* (www.zin.ru), (К) *Graphoderus cinereus* (www.zin.ru), (Л) *Acilius sulcatus* (www.flickr.com), (М) *Cybister lateralimarginalis* (www.zin.ru).

Мы построили график, на котором видно отношение успешных попыток и неудачных в зависимости от типа поверхности, а также показано количество успешных и неудачных переворотов по видам (Рис. 8). Для бумажной поверхности зафиксировано 513 успешных попыток (87,7%) и 72 неудачных (12,3%) из 585 общих попыток. Для стеклянной поверхности - 501 успешных попыток (85,6%) и 84 неудачных (14,4%) из 585 общих попыток. Бумажная поверхность демонстрирует на 2,1 процентных пункта более высокую успешность переворота по сравнению со стеклянной поверхностью. Общая успешность по всем попыткам составила 86,6% (1014/1170 попыток).

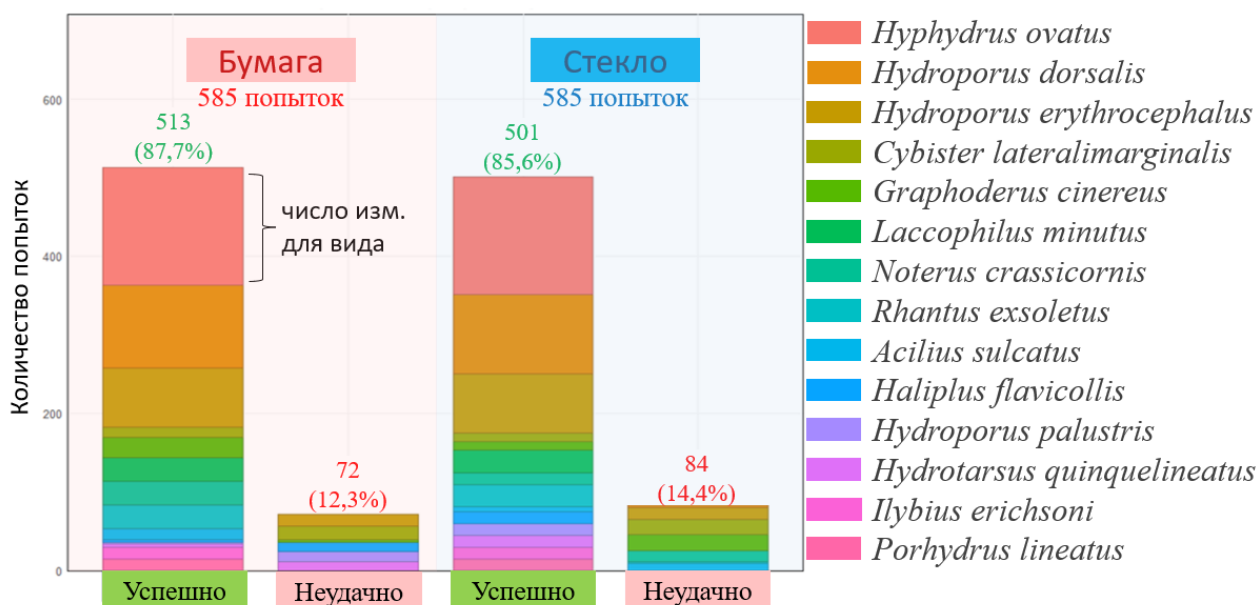


Рис. 8. Столбчатая диаграмма сравнения успешных и неудачных попыток переворота на разных поверхностях. На диаграмме представлено распределение успешных и неудачных попыток переворота водных жуков на бумажной (первые два левых столбца) и стеклянной (первые 2 правых столбца) поверхностях. Ось Y показывает количество попыток. Над каждым столбцом указано общее количество попыток для данной поверхности. Столбцы разделены на сегменты, показывающие число измерений для конкретного вида. За цвет сегмента отвечает вид (см. легенду). Ширина сегмента пропорциональна количеству переворотов.

Мы построили график, на котором представлено время переворота для 15 последовательных попыток на бумаге у 39 особей жуков (Рис. 9.). Среднее время переворота практически не изменилось: с 3,6 с в первой попытке до 3,5 с в 15-й попытке, что составляет незначительное улучшение на 0,2 с (4,6%). Кумулятивное среднее увеличилось с 3,6 до 9,6 с, что указывает на накопление более медленных попыток в последующих испытаниях. Линейная регрессия выявила незначительный тренд увеличения времени переворота: в среднем на 0,4 с с каждой последующей попыткой ($p = 0,340$). Корреляционный анализ Спирмена для всех значений показал очень слабую отрицательную корреляцию, статистически незначимую ($r = -0,015$, $p = 0,727$). Интересно отметить, что максимальное время переворота в первой попытке составляло 20 с, в то время как в 15-й попытке оно увеличилось до 27 с (увеличение на 7 с или 35%), что указывает на отсутствие выраженной стабилизации навыка переворота на бумажной поверхности.

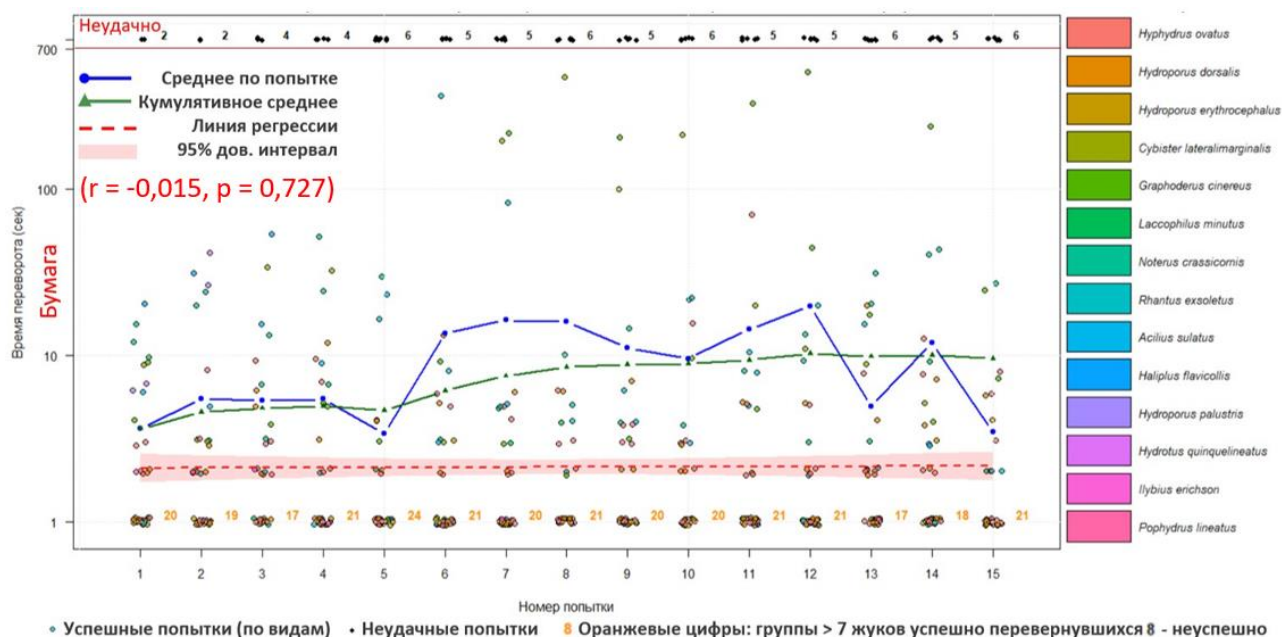


Рис. 9. Динамика времени переворота по 15 последовательным попыткам на бумаге. На графике представлено время переворота (в секундах, логарифмическая шкала) для 15 последовательных попыток у 39 особей жуков. Цветные точки показывают индивидуальные значения времени переворота для каждого жука, сгруппированные по видовой принадлежности (цветовая легенда справа). Красная линия отображает среднее арифметическое время переворота для каждой попытки по всем особям. Фиолетовая линия представляет кумулятивное среднее (среднее арифметическое всех предыдущих переворотов). Зелёная линия показывает линейную регрессию времени переворота от номера попытки. Красные цифры под осью X указывают количество неудачных попыток на каждой из 15 попыток.

Мы построили график, котором представлено время переворота для 15 последовательных попыток на стекле у 39 особей жуков (Рис. 10). Среднее время переворота значительно сократилось с 30 секунд в первой попытке до 5,9 с в 15-й попытке, что составляет улучшение на 24,1 с (80,4%). Кумулятивное среднее уменьшилось с 30 до 13,1 с. Линейная регрессия выявила статистически значимый тренд уменьшения времени переворота: в среднем на 1,1 с с каждой последующей попыткой ($p = 0,026$). Корреляционный анализ показал слабую отрицательную корреляцию ($r = -0,074$, $p = 0,098$). Наибольшая вариабельность времени наблюдается в первых попытках, где максимальное время переворота в первой попытке составляло 621 с, в то время как в 15-й попытке максимальное время сократилось до 36 с, что составляет уменьшение на 585 с (94,2%), что указывает на значительную стабилизацию навыка переворота и уменьшение индивидуальных различий между особями по мере обучения.

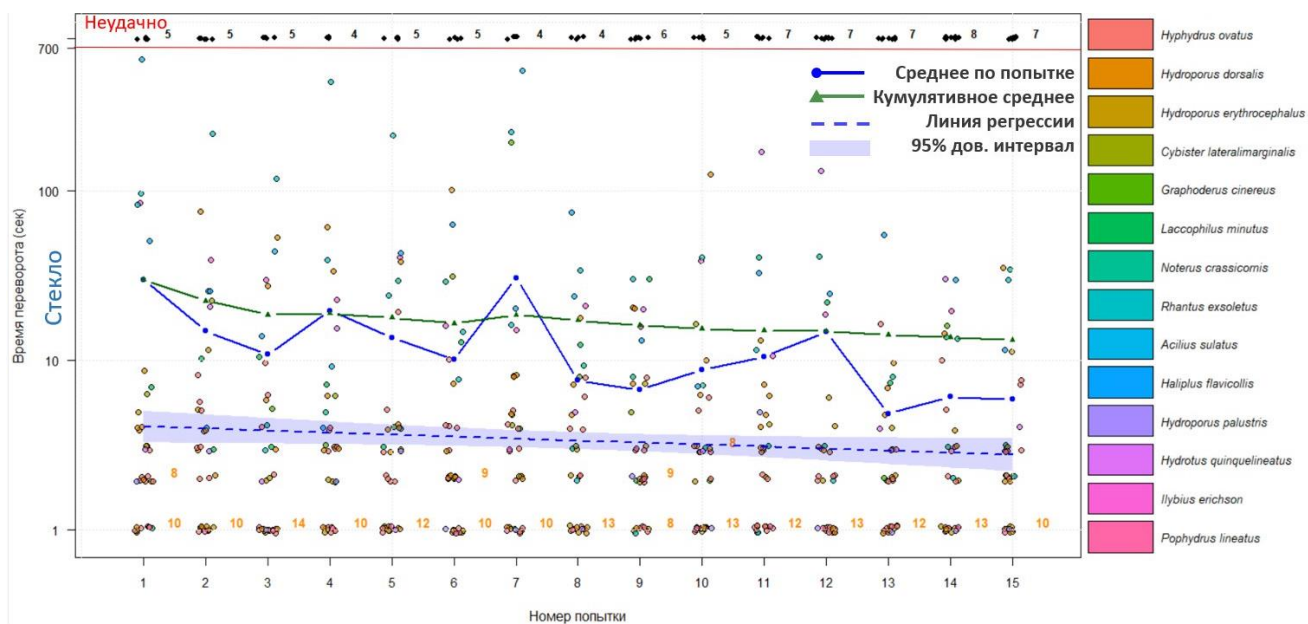


Рис. 10. Динамика времени переворота по 15 последовательным попыткам на стекле. На графике представлено время переворота (в секундах, логарифмическая шкала) для 15 последовательных попыток у 39 особей жуков. Цветные точки показывают индивидуальные значения времени переворота для каждого жука, сгруппированные по видовой принадлежности (цветовая легенда справа). Красная линия отображает среднее арифметическое время переворота для каждой попытки по всем особям. Фиолетовая линия представляет кумулятивное среднее (среднее арифметическое всех предыдущих переворотов). Зелёная линия показывает линейную регрессию времени переворота от номера попытки. Красные цифры под осью X указывают количество неудачных попыток на каждой из 15 попыток.

Подавляющее большинство видов (11 из 14, или 78,6%) продемонстрировали меньшее время переворота на бумаге (Рис. 11).

Была обнаружена умеренная статистически значимая положительная корреляция между временем переворота жуков на стеклянной и бумажной поверхностях ($r = 0,6$, $p < 0,05$) (Рис. 12.). Это свидетельствует о том, что виды, которые медленно переворачивались на одной поверхности, с высокой вероятностью также медленно переворачивались на другой поверхности, и наоборот — виды, демонстрирующие высокую скорость на одной поверхности, как правило, показывают хорошие результаты и на другой. Наибольшие различия отмечены у вида *Acilius sulcatus* (бумага быстрее в 32 раза) и *Cybister lateralimarginalis* (стекло быстрее в 9,1 раза).

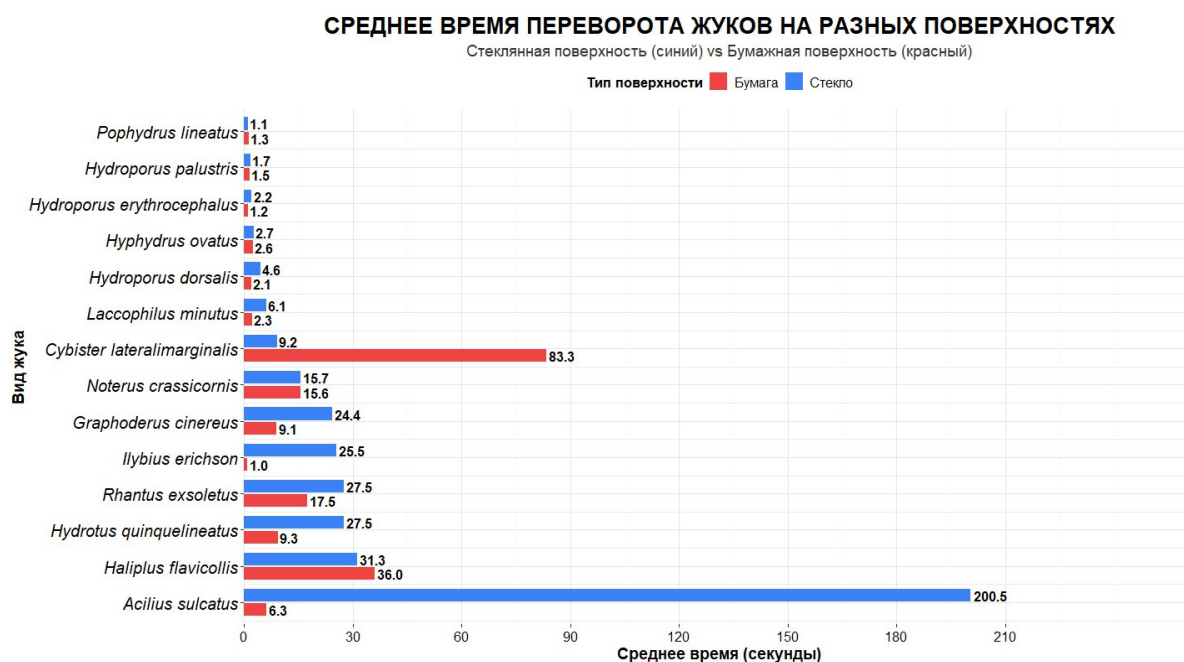


Рис. 11. Сравнение среднего времени переворота для каждого вида на стеклянной и бумажной поверхностях. Наглядно видно, что для большинства видов столбцы, соответствующие бумаге (оранжевый), короче, чем столбцы для стекла (синий). Подавляющее большинство видов (11 из 14, или 78,6%) продемонстрировали меньшее время переворота на бумаге.

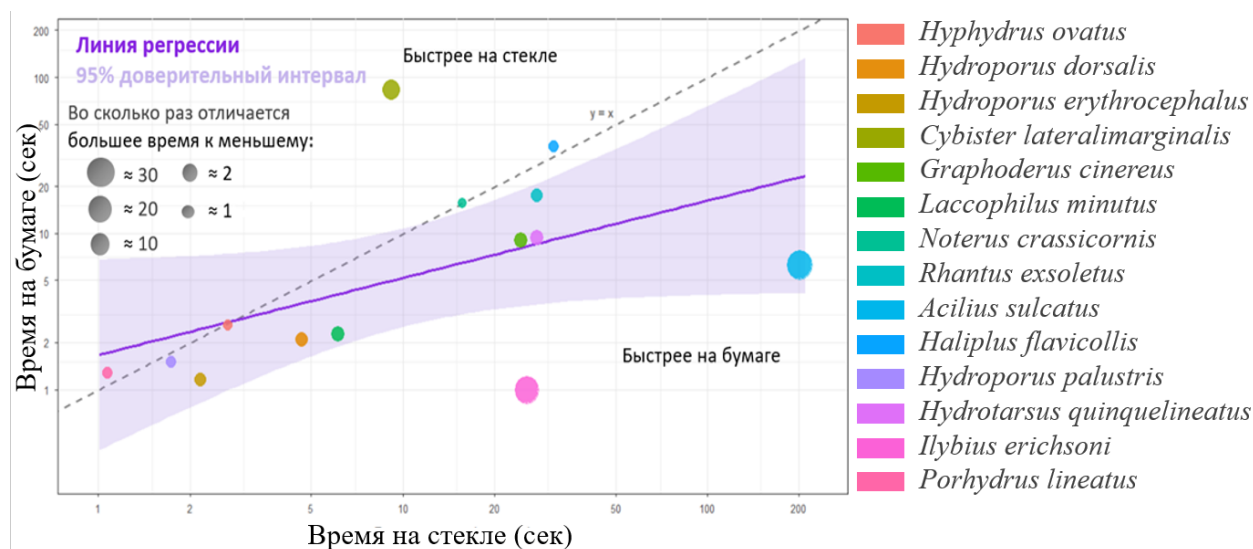


Рис. 12. Сравнение времени переворота видов жуков на стеклянной и бумажной поверхностях в виде диаграммы рассеяния. Каждая точка на диаграмме рассеяния представляет собой один вид жуков. Положение точки показывает среднее время переворота на бумаге (вертикальная ось) и на стекле (горизонтальная ось). Фиолетовая сплошная линия на графике представляет линейную регрессию, затененная часть – 95% доверительный интервал. Серая пунктирная линия соответствует равенству времен на обеих поверхностях ($y = x$). Чем дальше точка находится от пунктирной диагонали вниз (линия равенства), тем значительнее преимущество бумажной поверхности для данного вида. Точки, расположенные выше диагонали, принадлежат видам, которые быстрее справлялись с переворотом на стекле. Размер точек показывает, во сколько раз отличаются времена переворота на разных поверхностях для каждого вида (отношение большего времени к меньшему).

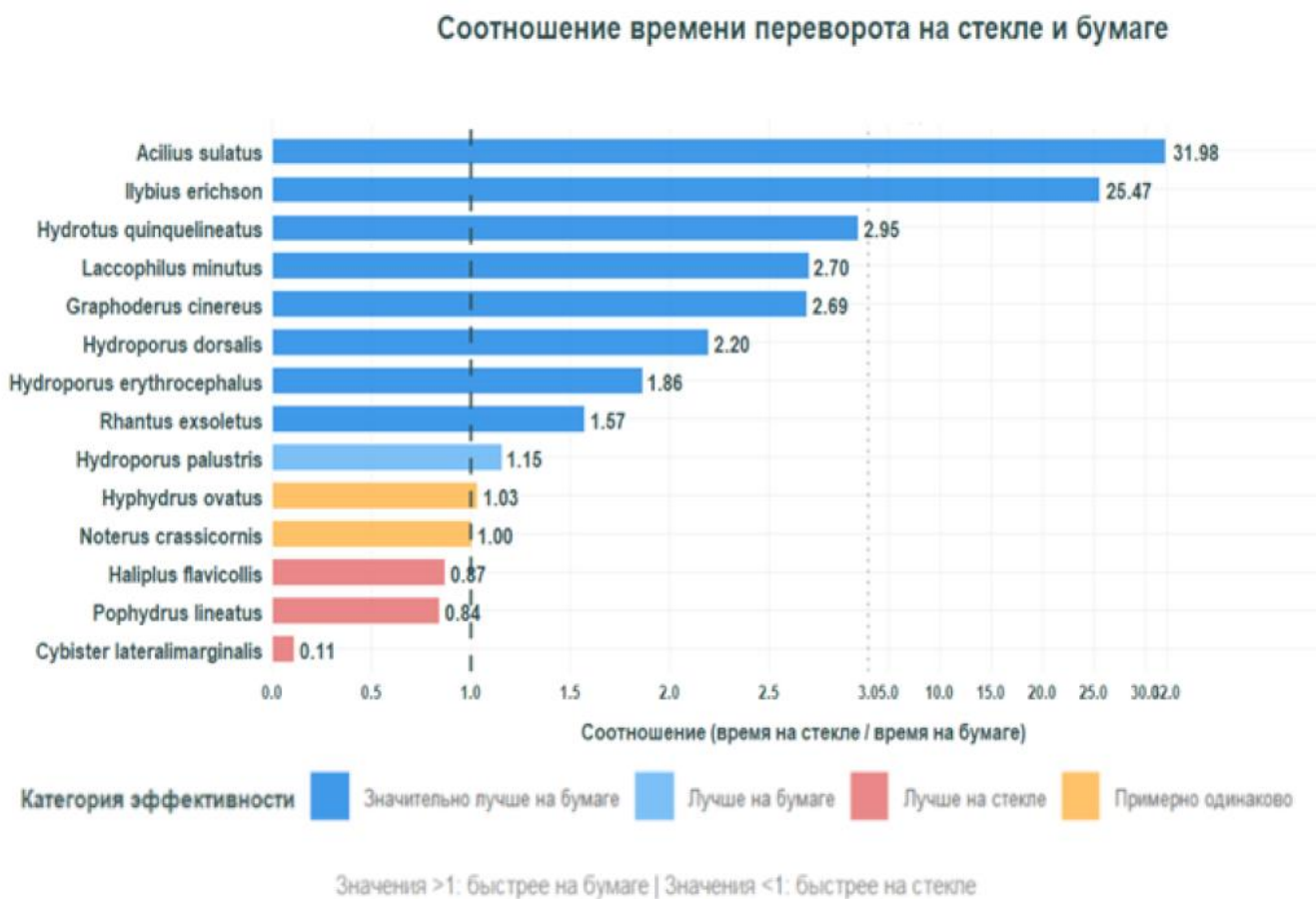


Рис. 13. Сравнительная эффективность переворота у разных видов водных жуков на стеклянной и бумажной поверхности. На графике показано, во сколько раз время переворота на стекле больше, чем на бумаге (отношение «время на стекле / время на бумаге»). значения больше 1 (область справа от вертикальной линии) означают, что вид переворачивался быстрее на бумаге. Значения меньше 1 (область слева) — быстрее на стекле. Чем дальше точка от единицы, тем сильнее влияние типа поверхности. Подавляющее большинство видов сконцентрированы в правой части графика, что демонстрирует их явное преимущество на шероховатой бумажной поверхности. График наглядно подтверждает, что шероховатая бумажная поверхность в большинстве случаев облегчает задачу переворота для водных жуков, вероятно, благодаря улучшенному сцеплению с субстратом.

Мы проанализировали зависимость времени переворота от длины тела на бумажной поверхности для 14 видов водных жуков (Рис. 14.). Обнаружена сильная положительная корреляция: $r = 0,780$ ($p < 0,005$). Однако эта корреляция оказалась неустойчивой и сильно зависящей от выбросов. При исключении вида *Cybister lateralimarginalis* (35,5 мм, 83,3 с) корреляция становится отрицательной ($r = -0,119$, $p = 0,7$), а при исключении *Haliphus flavicollis* (4 мм, 36 с) — чрезвычайно сильной ($r = 0,875$, $p < 0,001$). Без обоих выбросов корреляция практически отсутствует ($r = 0,093$, $p = 0,78$).

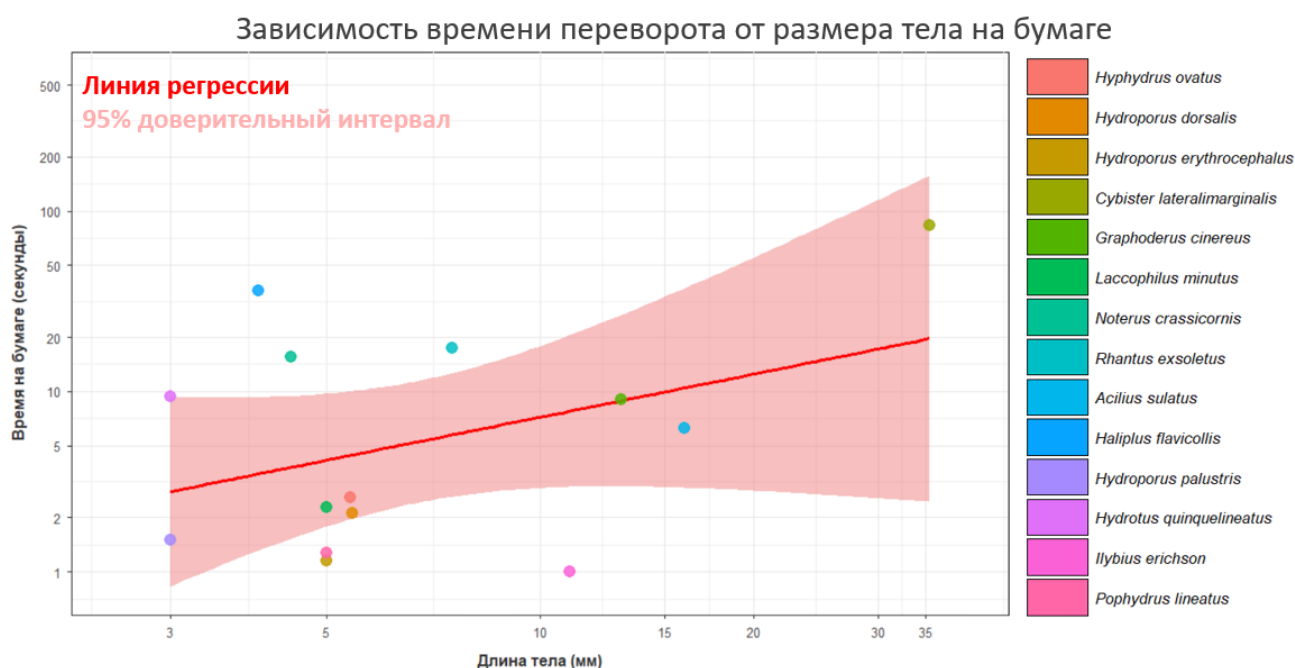


Рис. 14. Зависимость времени переворота от длины тела у водных жуков на бумажной поверхности. На диаграмме рассеяния представлены данные для 14 видов водных жуков. Ось X показывает длину тела в миллиметрах, ось Y — время переворота в секундах. Каждая цветная точка соответствует одному виду. Красная сплошная линия представляет линейную регрессию, затененная часть — 95% доверительный интервал.

Мы проанализировали зависимость времени переворота от длины тела на стеклянной поверхности для 14 видов водных жуков (Рис. 15.). Обнаружена слабая положительная корреляция: $r = 0,24$ ($p = 0,4$). Однако эта корреляция оказалась неустойчивой и сильно зависящей от выбросов. При исключении вида *Acilius sulcatus* (16 мм, 200,5 с) — наибольшего выброса по времени — корреляция практически исчезает ($r = 0,014$, $p = 0,97$). При исключении *Cybister lateralimarginalis* (35,5 мм, 9,18 с) — наибольшего выброса по длине — корреляция становится сильной и статистически значимой ($r = 0,73$, $p < 0,005$).

Без обоих выбросов (*Acilius sulcatus* и *Cybister lateralimarginalis*) корреляция слабая и незначимая ($r = 0,37$, $p = 0,23$).

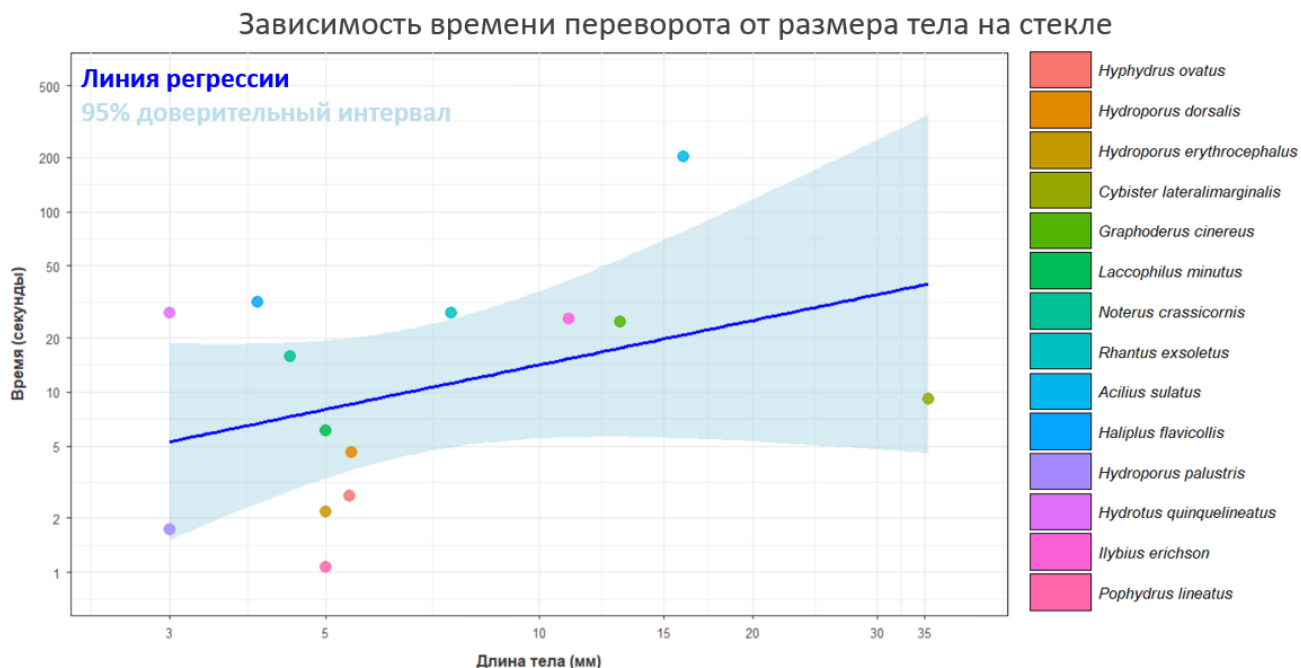


Рис. 15. Зависимость времени переворота от длины тела у водных жуков на стеклянной поверхности. На диаграмме рассеяния представлены данные для 14 видов водных жуков. Ось X показывает длину тела в миллиметрах, ось Y — время переворота в секундах. Каждая цветная точка соответствует одному виду. Синяя сплошная линия представляет линейную регрессию, затененная часть — 95% доверительный интервал.

Мы построили график, на котором представлено распределение времени переворота водных жуков по временным классам на бумажной и стеклянной поверхностях (Рис. 16.). На бумаге было проведено 513 измерений, на стекле — 501 измерение. На бумаге наблюдается выраженный пик в классе ≤ 1 с, тогда как на стекле распределение более равномерное с максимумом в классе 1–5 с (39,7%). На бумажной поверхности наблюдается значительное преобладание быстрых переворотов (≤ 1 с) — 58,5% против 33,9% на стекле. Разница составляет 2,6 процентных пункта, что означает, что на бумаге в 1,7 раза больше быстрых переворотов. В итоге на стекле требуется больше время для большинства переворотов, что свидетельствует о влиянии поверхности на время переворота.

Мы построили диаграмму демонстрирующую индивидуальную изменчивость ко времени переворота внутри вида и различия между видами в способности к перевороту на разных поверхностях (Рис. 17).

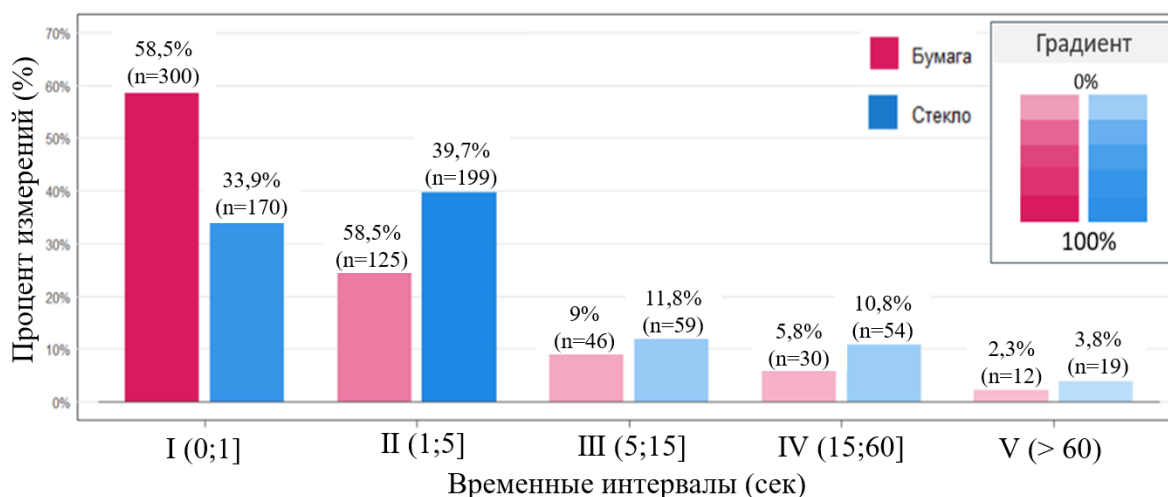


Рис. 16. Распределение времени переворота жуков на стеклянной и бумажной поверхностях. На оси X представлены временные интервалы в секундах: (0;1], (1;5], (5;15], (15;60], (>60). На оси Y – процентное соотношение наблюдений. Интенсивность окраски столбцов отражает относительную частоту встречаемости временного интервала в пределах каждого субстрата. Для двух типов поверхностей: стеклянной (синие столбцы) и бумажной (красно-фиолетовые столбцы).

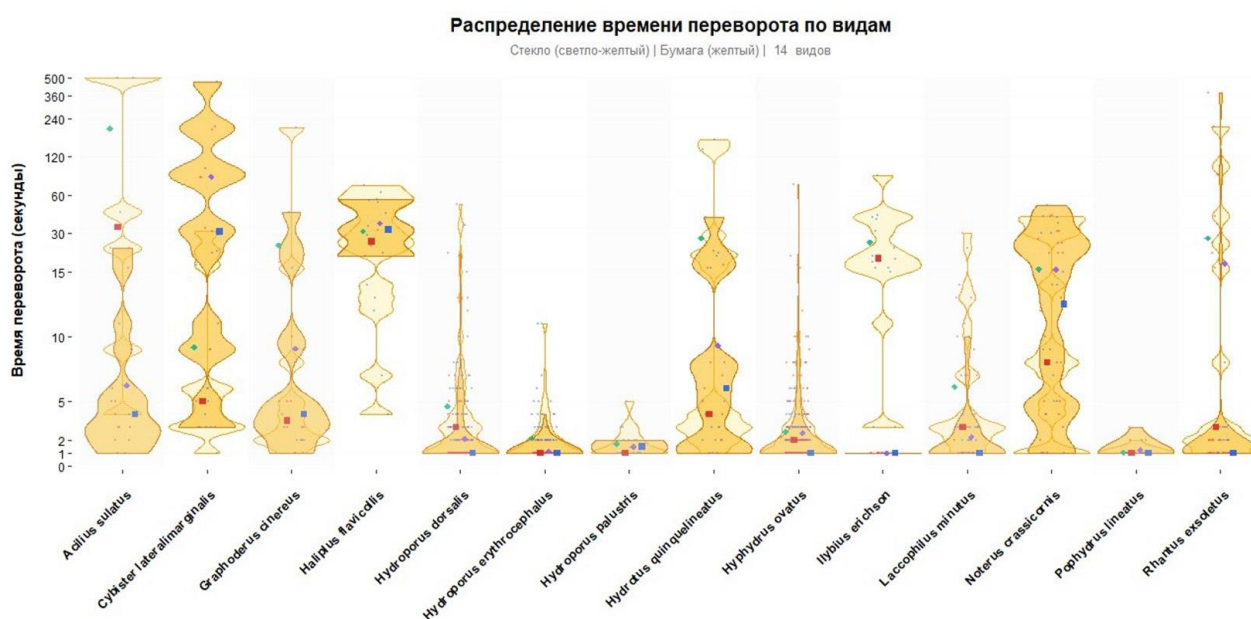


Рис. 17. Время переворота жуков на стеклянной и бумажной поверхностях для разных видов. Распределение времени переворота на стеклянной (светло-жёлтый) и бумажной (жёлтый) поверхностях показано с помощью violin plot. Ширина каждого графика отражает плотность распределения данных (чем шире участок, тем больше измерений приходится на соответствующий диапазон времени). Зелёные и фиолетовые ромбы указывают на среднее время переворота для стекла и бумаги соответственно, а красные и синие квадраты - на медианы. Так же набор данных представлен в виде диаграммы рассеяния. Каждая точка соответствует одному измерению: синие точки - стекло, красные точки - бумага.

Мы выяснили средние значения времени переворота (13 сек для стекла, 10 сек для бумаги), медианы (2 с для стекла, 1 с для бумаги) (Рис. 18.). Бумажная поверхность обеспечивает статистически значимое ускорение переворота (тест Манна-Уитни, $p < 0,000001$).

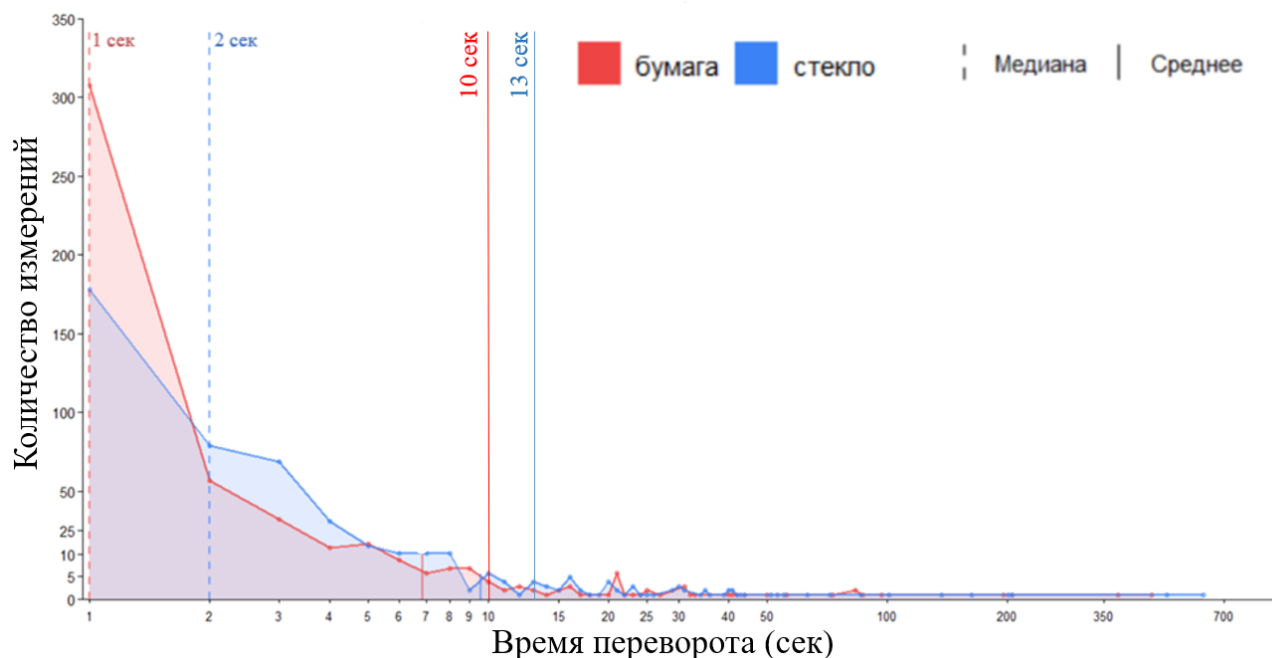


Рис. 18. Распределение времени переворота жуков на стеклянной и бумажной поверхностях. На графике показано распределение времени переворота на стеклянной (синяя область) и бумажной (красная область) поверхностях. Синие точки соответствуют измерениям на стекле, красные — на бумаге. Ось y показывает количество переворотов, а ось x их время. Сплошные вертикальные линии обозначают средние значения времени переворота, пунктирные линии — медианы

Нами было замечено что 13 видов, используют для переворота ноги — стандартный механизм, характерный для большинства исследованных видов насекомых (Рис. 19.). Альтернативный способ переворота с помощью надкрылий был зафиксирован только у одного вида — *Ilybius erichsoni*, что представляет собой исключительный случай.

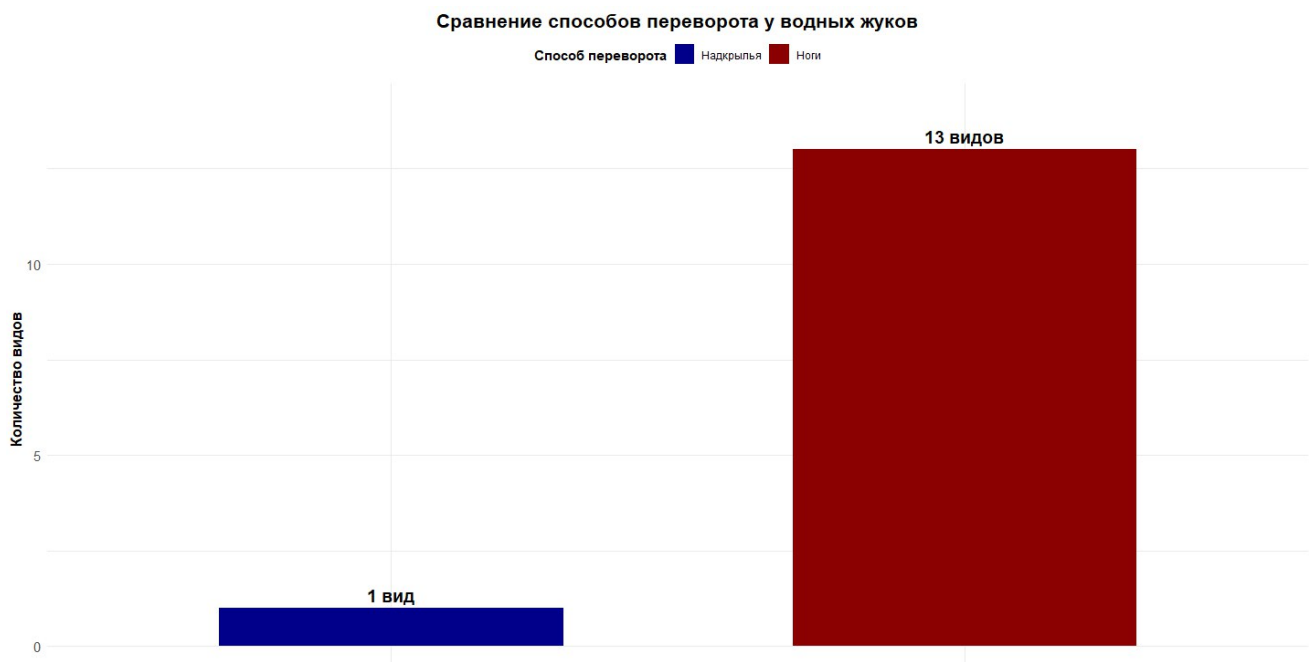


Рис. 19. Распределение способов переворота у исследуемых водных видов жуков. На горизонтальной столбчатой диаграмме представлено количественное распределение времени переворота жуков. Синий столбец показывает число видов, использующих для переворота ноги — стандартный механизм, альтернативный способ переворота с помощью надкрылий (красный столбец).

На бумажной поверхности обнаружена сильная статистически значимая положительная корреляция между временем первой и последней попыток ($r = 0,67$, $p < 0,001$) (Рис. 20.). Это указывает что особи, которые изначально демонстрировали высокую скорость переворота, сохраняли это преимущество и в 15-й попытке, тогда как изначально медленные особи оставались относительно медленными. Наиболее выраженная концентрация наблюдается в точке (1 с, 1 с), где сгруппированы 15 особей (45,5% от всех на бумаге), демонстрирующих стабильно быстрое выполнение задачи. Среднее время переворота на бумаге практически не изменилось: с 2,8 с в первой попытке до 3,5 с в 15-й попытке, при этом медианное значение осталось на уровне 1 с. Из 33 особей (не 39 так как 6 особей не смогли перевернуться либо в первый раз либо в 15 или вовсе не смогли) лишь у 8 (24,2%) время переворота сократилось к 15-й попытке по сравнению с первой. У 10 особей (30,3%) время переворота увеличилось, а у 15 особей (45,5%) осталось практически неизменным. Среднее изменение времени составило +0,67 с, что указывает на незначительное общее увеличение времени переворота. Для особей, у которых время сократилось, среднее улучшение составило 3,62 с или 64,2% от исходного времени. Наибольшее улучшение показал вид *Noterus crassicornis*, сокративший время переворота с 12 до 2 с (улучшение на 10 с или 83,3%).

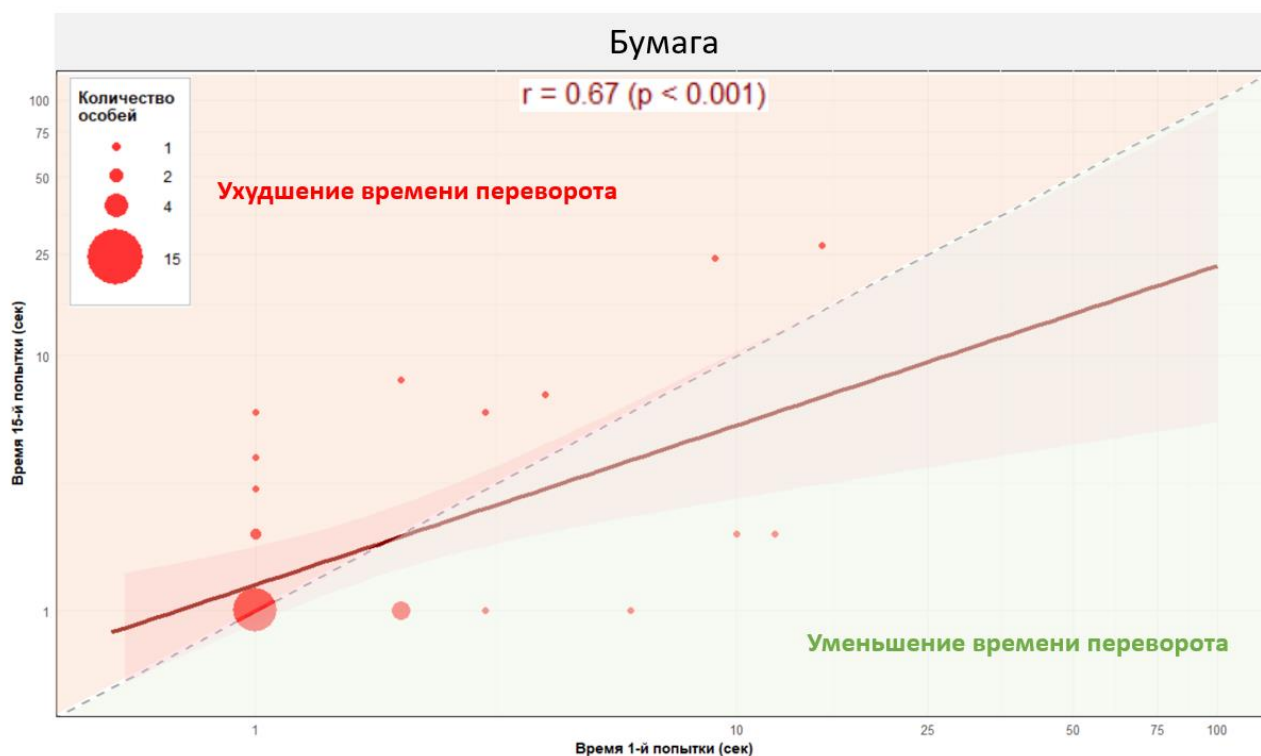


Рис. 20. На диаграмме рассеяния представлена зависимость времени первой попытки переворота (вертикальная ось) от времени последней (15-й) попытки (горизонтальная ось) для бумажной поверхности. Каждая точка представляет группу жуков с идентичными значениями времени в 1-й и 15-й попытках. Размер точки пропорционален количеству особей в группе (легенда справа). Сплошная цветная линия отображает линию линейной регрессии с 95% доверительным интервалом (затененная область). Пунктирная диагональная линия ($y = x$) обозначает равенство времени первой и последней попыток. График разделен на 2 части, представленные зелёным и красным треугольниками. В красном треугольнике находятся жуки (точки), которые проявили тенденцию к ухудшению времени переворота на 15 попытке по отношению к первой. Чем дальше от линии равенства, тем в большей степени. Зелёный треугольник включает жуков (точки), которые проявляют тенденцию к уменьшению времени переворота в 15 попытке по отношению к первой.

На стеклянной поверхности из 32 особей у 14 (43,8%) время переворота сократилось к 15-й попытке по сравнению с первой, что почти в два раза больше, чем на бумаге (на 19,6 процентных пунктов) (Рис. 21.). У 10 особей (31,2%) время увеличилось, а у 8 (25%) осталось практически неизменным. Среднее изменение времени составило $-6,28$ с, что свидетельствует об общем значительном улучшении. Для особей, у которых время сократилось, среднее улучшение составило $20,93$ с или 60,6% от исходного времени. Наибольшее улучшение показал вид *Rhantus exoletus*, сокративший время переворота со 101 до 2 с (улучшение на 99 с или 98%). Второе место занимает *Ilybius erichsoni*, улучшивший результат с 86 до 3 с (улучшение на 83 с или 96,5%).

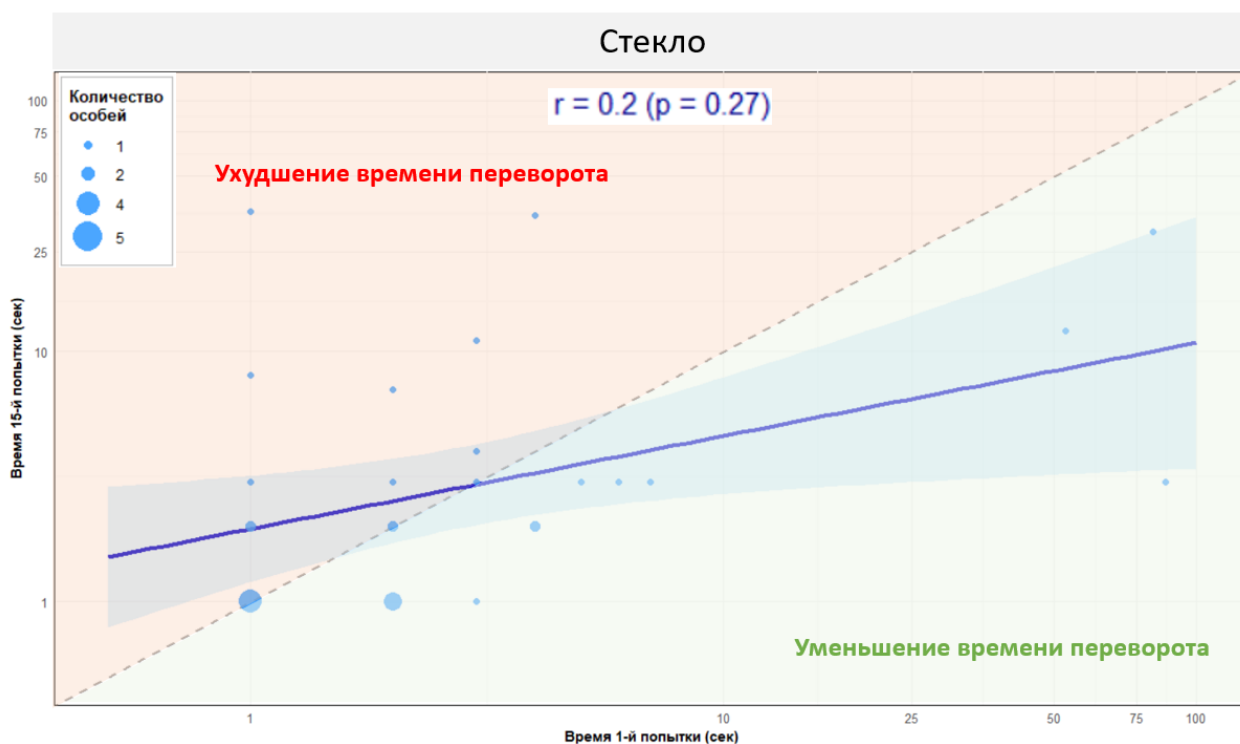


Рис. 21. На диаграмме рассеяния представлена зависимость времени первой попытки переворота (вертикальная ось) от времени последней (15-й) попытки (горизонтальная ось) для стеклянной поверхности. Каждая точка представляет группу жуков с идентичными значениями времени в 1-й и 15-й попытках. Размер точки пропорционален количеству особей в группе (легенда справа). Сплошная цветная линия отображает линию линейной регрессии с 95% доверительным интервалом (затененная область). Пунктирная диагональная линия ($y = x$) обозначает равенство времени первой и последней попыток. График разделен на 2 части представлены зелёным и красным треугольниками. В красном треугольнике находятся жуки (точки), которые проявили тенденцию к ухудшению времени переворота на 15 попытке по отношению к первой. Чем дальше от линии равенства, тем в больше степени. Зелёный график включает жуков (точки), которые проявляют тенденцию к уменьшению времени переворота в 15 попытке по отношению к первой.

У *Ilybius erichsoni* наблюдается выраженное уменьшение времени от 86 до 3 с, что свидетельствует об обучении (Рис. 22.). Статистический анализ подтверждает значимый тренд: отрицательная корреляция $\rho = -0,72$ ($p = 0,002$), каждая следующая попытка сокращает время на 3,26 с ($p = 0,003$). Кумулятивное среднее уменьшилось с 86 до 25,5 с, разница между первой и второй половиной попыток статистически значима ($p = 0,032$). Время переворота сократилось на 96,5% за 15 последовательных попыток.

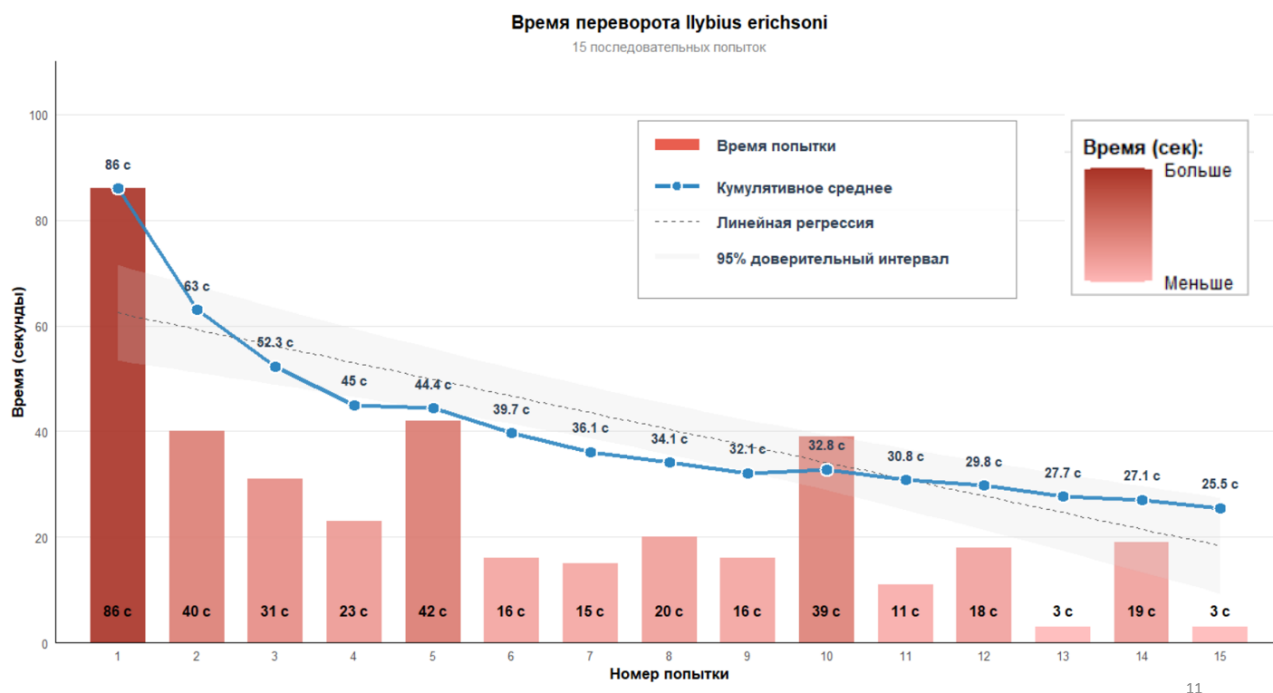


Рис. 22. Динамика времени переворота особи *Ilybius erichsoni* в последовательных попытках. Красные столбцы показывают время каждой попытки, синяя линия — кумулятивное среднее, пунктирная линия — линейная регрессия.

Обсуждение

В нашем эксперименте мы сравнивали и изучали эффективность и способы переворотов водных жуков разных видов из положения на спине. За время проведения работы было протестировано 39 экземпляров, относящихся к 14 видам из трех семейств: Dytiscidae, Noteridae, Haliplidae. Нами было выявлено, что у всех изученных видов есть способность переворачиваться с разной эффективностью.

Для подавляющего большинства изученных видов (13 из 14, или 93%) основным механизмом переворота является использование задних ног. Это наблюдение согласуется с данными литературы по биомеханике насекомых: так, в работе Ли и соавторов (Li et al., 2019) показано, что американский таракан (*Periplaneta americana*) также преимущественно использует ноги для переворачивания. Исключение в нашей выборке составил вид *Ilybius erichsoni*, который использовал для переворота надкрылья. Это редкая и, по нашим данным, уникальная стратегия для водных жуков. Подобное использование крыльев и надкрылий для преодоления потенциального барьера переворота описано для тараканов вида *Blaberus discoidalis* (Li et al., 2019) и некоторых

других жесткокрылых, где оно служит вспомогательным механизмом при невозможности использования ног.

Структура субстрата оказала значимое влияние на скорость процесса: большинство видов (11 из 14, или 78,6%) продемонстрировали меньшее время переворота на шероховатой поверхности (бумага) по сравнению с гладкой (стекло). Это подтверждает важность сцепления (трения) для успешного отталкивания конечностями, которым на гладких поверхностях сложнее найти точку опоры. Однако у некоторых видов (*Haliphus flavicollis*, *Porhydrus lineatus*, *Cybister lateralimarginalis*) преимущество бумажной поверхности было выражено слабо или отсутствовало.

Семейство Dytiscidae (жуки-плавунцы) включало большинство исследованных нами видов (12 из 14). Внутри семейства существует значительная вариабельность летательных способностей: большинство родов обладают активной способностью к полету, тогда как виды *Agabus*, *Deronectes* и *Graphoderus* демонстрируют редуцированную или отсутствующую летательную мускулатуру (Nilsson, Holmen, 1995). Важно подчеркнуть, что активный полёт служит для этих жуков основным средством расселения между водоёмами, поэтому у летающих видов выше вероятность оказаться на суше в перевёрнутом состоянии, когда быстрый переворот с помощью ног жизненно необходим (Nilsson, Holmen, 1995). Виды *Hydroporus*, которые были хорошо представлены в нашей выборке (*H. dorsalis*, *H. erythrocephalus*, *H. palustris*), характеризуются хорошо развитыми крыльями и активны в полете, особенно в теплый сезон. Вид *H. dorsalis* показал среднее время переворота на бумаге 2,1 сек, что является одним из лучших результатов среди исследованных видов. Виды *Hydroporus* относятся к активным мигрантам и могут преодолевать значительные расстояния в поисках подходящих водоёмов. Крупные виды плавунцов, такие как *Cybister lateralimarginalis* и *Acilius sulcatus*, также обладают мощной летательной мускулатурой и являются активными летунами (Nilsson, Holmen, 1995). У *Acilius sulcatus* наблюдается особенно хорошо развитая летательная мускулатура и высокая летная активность в теплый сезон (Jackson, 1952). Однако в наших экспериментах *Cybister lateralimarginalis* показал самое длительное время переворота на бумаге среди всех видов (83,3 сек). Это может быть объяснено тем, что крупный размер тела этого вида значительно затрудняет выполнение координированных движений при перевороте. Этот результат согласуется с выводами Рибак и соавторами (Ribak et al., 2012), которые на примере жуков-щелкунов показали, что с увеличением массы тела насекомым механически сложнее совершать перевороты из-за ограничений мышечной мощности. Вид *Hyphydrus ovatus* представляет пример жука-плавунца с редуцированной

летательной мускулатурой, что снижает его способность к активному полету (Jackson, 1952). Редукция крыльев и мускулатуры часто наблюдается у видов, обитающих в стабильных, крупных и долговечных водоёмах, где потребность в дальних миграциях снижается (Nilsson, Holmen, 1995). Это соответствует нашим результатам: *Hyphydrus ovatus* показал средний результат среди исследованных видов (среднее время переворота на бумаге 2,6 с).

Семейство Noteridae (толстоусы). В нашем исследовании это семейство было представлено видом *Noterus crassicornis*. В отличие от Dytiscidae, толстоусы являются исключительно водными насекомыми и практически никогда не выходят на сушу в естественных условиях (Holmen, 1987). Это означает, что переворот из положения на спине — не типичная поведенческая ситуация для этих жуков в природе. Несмотря на это, *Noterus crassicornis* продемонстрировал хорошую способность переворачиваться с помощью ног, показав среднее время переворота на бумаге 15,6 с. Вероятно, способность к быстрому перевороту может быть адаптивным признаком, полезным в опасных ситуациях.

Семейство Haliplidae (плавунчики). Представленный в нашем исследовании вид *Haliplus flavicollis* показал относительно медленный переворот (среднее время на стекле составило 36 с, на бумаге — 31,3 с). Плавунчики передвигаются в воде медленнее, чем плавунцы, часто ползая по растениям. Летательные способности у Haliplidae развиты слабее, чем у Dytiscidae, и эти жуки в целом менее мобильны (Nilsson, Holmen, 1995). Это может объяснить относительно медленный переворот вида *Haliplus flavicollis*.

Нами были зафиксированы интересные поведенческие особенности у вида *Ilybius erichsoni*, которые предполагают наличие гибкости в стратегии переворота и возможность обучения. Этот вид, единственный из исследованных использующий надкрылья для переворота, демонстрировал улучшение эффективности выполнения манёвра на протяжении серии экспериментальных попыток. Начальные перевороты занимали значительно больше времени, но по мере повторения процедуры жук выполнял это действие всё более быстро и координированно. Эти наблюдения предполагают, что водные жуки могут учиться, адаптируя свои двигательные навыки к повторяющимся стрессовым ситуациям.

Были зафиксированы видоспецифичные стратегии побега из чашки Петри, что указывает на разнообразие поведенческих адаптаций. *Ilybius erichsoni* демонстрировал уникальную стратегию побега, основанную на раскачке тела: жук энергично раскачивался вперёд и назад, а затем совершал мощный толчок надкрыльями в направлении края чашки. Это показывает, что даже такие водные

жуки, как *Ilybius erichsoni*, способны к самообучению, что может помочь при выходе из высыхающих водоёмов и при неудачном приземлении во время миграционных полётов.

Выводы

1. Медленнее всех на бумаге оказался *Cybister lateralimarginalis*, на стекле — *Acilius sulcatus*; быстрее всех на бумаге — *Ilybius erichsoni*, а на стекле — *Porhydrus lineatus*.
2. Основным механизмом переворота у всех исследованных видов, кроме *Ilybius erichsoni*, является использование ног. Только *Ilybius erichsoni* применял для переворота надкрылья.
3. Для большинства видов (78,6%) среднее время переворота на шероховатой поверхности (бумаге: 10 с) было меньше, чем на гладкой (стекле: 13 с)
4. Размер тела влияет на переворот только на бумаге ($\rho = 0,8$): более крупные жуки переворачиваются дольше (*Cybister lateralimarginalis*). На стекле корреляции нет ($\rho = 0,3$).
5. Особи, быстро переворачивающиеся на одном субстрате, сохраняли высокую скорость и на другом, а медленные — оставались медленными (коэффициент корреляции Спирмена $\rho = 0,6$).

Благодарности

Мы благодарим Сергея Менделевича Глагольева, Полину Андреевну Волкову и Екатерину Викторовну Елисееву за организацию практики в Ярославской области. Особую признательность также выражаем Петру Николаевичу Петрову за профессиональные советы, помощь в обработке данных и непосредственное участие в проведении работы. А также, мы благодарим Александра Сергеевича Просвинова за рецензирование нашей работы и признательны руководству Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН и стационара «Сунога», а также директору института Александру Витальевичу Крылову за возможность проведения работы на территории стационара.

Литература

1. Белова О. А., Силкина П. А., Щукова В. В., Шевченко Ф. В., Храмова Д. С. 2024. Высота прыжка у жуков-щелкунов разных видов (Coleoptera: Elateridae). [Интернет документ]. URL: https://bioclass.ru/wp-content/uploads/2025/06/Белова_Силкина_Щукова_2024.pdf
2. Боголюбов А. С., Кравченко М. В. 2018. Семейство плавунцы — Dytiscidae. [Интернет документ]. URL: <https://ecosystema.ru/08nature/w-invert/136s.htm>
3. Жуков Б. М. 1988. Водные жесткокрылые фауны СССР (Coleoptera: Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae). 112 с.
4. Зайцев Ф. А. 1953. Насекомые жесткокрылые. Плавунцовые и вертячки (Dytiscidae, Gyrinidae). Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые. Т. 4. 376 с.
5. Иванов В. Д., Григоренко В. Г., Арефина Т. И., Львовский А. Л. 2001. Определитель насекомых Европейской части России. Т. 1. 250 с.
6. Кирейчук А. Г. 2001. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Высшие насекомые. Т. 5. 792 с.
7. Ровинский А. М., Рудых И. Д. 2023. Новые данные по фауне водных жесткокрылых окрестностей посёлка Борок, Некоузского р-на Ярославской обл. [Интернет документ]. URL: <https://bioclass.ru/wp-content/uploads/2023/09/Waterbeetles2022.pdf>
8. Bergsten J., Töyrä A., Nilsson A. N. 2001. Intraspecific variation and intersexual correlation in secondary sexual characters of three diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 73: 221–232.
9. Holmen M. 1987. The aquatic Adephaga (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. I. Gyrinidae, Haliplidae, Hygrobiidae and Noteridae. *Fauna Entomologica Scandinavica*. Vol. 20. 168 p.
10. Jäch M. A., Balke M. 2008. Global diversity of water beetles (Coleoptera) in freshwater. *Hydrobiologia*. 595(1): 419–442.
11. Jackson D. J. 1952. Observations on the capacity for flight of water beetles. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London*. 27: 57–70.

- 12.Li C., Wöhrl T., Lam H. K., Full R. J. 2019. Cockroaches use diverse strategies to self-right on the ground. *Journal of Experimental Biology*. 222(15): jeb186080.
- 13.Nilsson A. N., Hájek J. 2018. A world catalogue of the family Dytiscidae (Coleoptera, Adephaga). Version 1.I.2018. 304 p. [Интернет документ]. URL: http://www.waterbeetles.eu/documents/W_CAT_Dytiscidae_2018.pdf
- 14.Nilsson A. N., Holmen M. 1995. The aquatic Adephaga (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. II. Dytiscidae. *Fauna Entomologica Scandinavica*. Vol. 32. 188 p.
- 15.R Core Team. 2025. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria [Интернет-документ]. URL: <https://www.R-project.org/>
- 16.Ribak G., Reingold S., Weihs D. 2012. The effect of natural substrates on jump height in click-beetles. *Functional Ecology*. 26(2): 493–499.
- 17.Ribera I., Foster G. N. 1997. Functional types of diving beetles as identified by comparative swimming behavior (Coleoptera: Hygrobiidae and Dytiscidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 61(3): 537–558.