

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени М. В. Ломоносова

*На правах рукописи*

**Фарисенков Сергей Эдуардович**

**Механика полета жуков-перокрылок (Coleoptera: Ptiliidae)**

Специальность 03.02.05 – энтомология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва – 2021

Работа выполнена на кафедре энтомологии биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова.

Научный руководитель: **Полилов Алексей Алексеевич**  
доктор биологических наук, профессор РАН

Официальные оппоненты: **Макаров Кирилл Владимирович,**  
**доктор биологических наук,**  
**профессор,** Институт биологии и химии  
Московского Педагогического Государственного  
Университета, каф. зоологии и экологии,  
профессор

**Цатурян Андрей Кимович,**  
**доктор физико-математических наук,**  
**доцент.** НИИ механики МГУ им. М.В. Ломоносова,  
лаборатория биомеханики, ведущий научный  
сотрудник.

МГУ имени М.В.Ломоносова, Механико-  
математический ф-т, отд. механики, каф.  
гидромеханики, старший научный сотрудник

**Мосейко Алексей Григорьевич,**  
**кандидат биологических наук,**  
Зоологический Институт РАН, лаборатория  
систематики насекомых, старший научный  
сотрудник.

Защита диссертации состоится 27 декабря 2021 г. в 15.30 на заседании диссертационного совета МГУ.03.07 Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по адресу: 119234, Москва, Ленинские горы, д.1, стр.12, МГУ, биологический факультет, ауд. М-1.

E-mail: [ksenperf@mail.ru](mailto:ksenperf@mail.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на сайте ИАС «ИСТИНА»: <https://istina.msu.ru/dissertations/405611213/>

Автореферат разослан \_\_\_\_\_ 2021 года.

Ученый секретарь  
диссертационного совета МГУ.03.07,  
канд. биол. наук



К.С. Перфильева

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### Актуальность исследования

Физические условия полета строго зависят от размера тела. Особенности аэродинамики, несущественные при больших размерах, становятся значительными при малых, и наоборот (Fukuda et al., 2018). При малых размерах силы вязкого трения воздуха сопоставимы или преобладают над силами инерции. Значительное внимание уделено нестационарной аэродинамике полета насекомых, которая была исследована на модельных объектах (Dickinson et al., 1999; Dickinson, Muijres, 2016; Bomphrey et al., 2017), в то время как из-за технических сложностей активное изучение полета микронасекомых началось лишь в последние годы. За это время накоплен значительный объем данных об их кинематике и аэродинамике (Sane, 2016), но большинство исследований выполнено на далеко не самых миниатюрных видах (Santhanakrishnan et al., 2014; Cheng, Sun, 2018; Lyu et al., 2019), а полет мельчайших жесткокрылых остается вовсе неизученным.

Большинство мельчайших насекомых разных отрядов конвергентно приобрели перистое строение крыльев: узкая крыловая пластинка несет веер длинных щетинок, эта морфологическая особенность получила название птилоптеригия (Rohdendorf, 1949). С помощью численного двумерного и масштабного моделирования была исследована квазистационарная аэродинамика перистых крыльев и особенности аэродинамики хлопка крыльями (Kasoju et al., 2018; Ford et al., 2019; Lee et al., 2020; Kasoju, Santhanakrishnan, 2021). С помощью современной высокоскоростной видеосъемки стало ясно, что кинематика крыльев миниатюрных насекомых отличается от таковой у более крупных, но роль перокрылости в этом цикле не рассматривалась (Cheng, Sun, 2018; Lyu et al., 2019). Морфология крыльев, кинематика и аэродинамика полета микронасекомых, как правило, исследованы по отдельности и на различных объектах, что приводит к неточностям в результатах моделирования и затрудняет общий анализ механики полета. Существенный пробел представляет практическое отсутствие данных о скоростях и ускорениях полета микронасекомых, которые позволили бы сравнить полет насекомых, имеющих перистые и мембранозные крылья, и выяснить адаптивное значение птилоптеригии.

В данной работе мы изучили влияние размеров тела на строение крыльев широкого круга видов жуков-перокрылок (Ptiliidae) и представителей родственных семейств и сравнили их летные характеристики. На одном из мельчайших представителей Ptiliidae *Paratuposa placentis*, выбранном в качестве модельного объекта, были детально изучены аэродинамика перистого

крыла, кинематика полета и выполнено моделирование аэродинамики с учетом особенностей геометрии крыльев.

### **Цели работы:**

Исследовать аэродинамические свойства крыльев, кинематику, аэродинамику и летные характеристики жуков-перокрылок (Coleoptera: Ptiliidae).

### **Задачи:**

1. Изучить влияние размеров тела на геометрию крыльев Ptiliidae.
  - Выполнить морфометрию крыльев представителей Ptiliidae и родственных групп стафилиноидных жесткокрылых.
  - Измерить основные кинематические параметры различных представителей Ptiliidae.
  - Провести сравнительный аллометрический анализ морфометрических характеристик крыла.
2. Изучить летные характеристики Ptiliidae.
  - Измерить скорости и ускорения, развиваемые в полете представителями Ptiliidae и родственных групп стафилиноидных жесткокрылых
  - Провести сравнительный аллометрический анализ с привлечением ранее опубликованных данных.
3. Изучить аэродинамические свойства крыла Ptiliidae на модельном объекте.
  - Измерить аэродинамические силы, создаваемые перистым крылом и его мембранозным аналогом в режиме стационарного вращения.
  - Вычислить проницаемость перистого крыла для воздуха.
4. Изучить кинематику и аэродинамику полета Ptiliidae на модельном объекте.
  - Выполнить трехмерную реконструкцию полета Ptiliidae и математическое описание кинематического цикла.
  - Измерить аэродинамические силы, рассчитать механическую мощность, вычислить моменты инерции частей тела.
  - Сравнить результаты, полученные для модели с перистыми крыльями, с аэродинамическими и инерционными характеристиками модели жука с эквивалентными мембранозными крыльями.

## **Научная новизна**

Впервые был изучен полет жуков-перокрылок и открыт уникальный для насекомых кинематический цикл и инерционная компенсация вращения тела надкрыльями. Разработана установка для скоростной синхронной макровидеосъемки, которая позволяет получать видеозаписи полета микронасекомых размерами менее 500 мкм, пригодные для трехмерной реконструкции кинематики. Впервые изучены летные характеристики перокрылых насекомых. Впервые аэродинамика перистых крыльев изучена с привлечением моделей, морфологически идентичных крыльям насекомых, рассчитана масса крыльев и надкрылий, численное моделирование выполнено с разрешением до отдельных щетинок.

## **Фундаментальная и прикладная значимость исследования**

Исследование полета микронасекомых имеет фундаментальное значение для понимания общей биологии, экологии и эволюции миниатюрных животных, а также для развития нестационарной аэродинамической теории низких чисел Рейнольдса, которая может иметь практическое применение.

В настоящее время в связи с миниатюризацией электронных и механических компонентов стало возможным создание беспилотников с машущим крылом, во многом копирующих полет крупных насекомых (Ma et al., 2013; Jafferis et al., 2019). В отдаленной перспективе принципы полета микронасекомых могут быть применены в проектировании миниатюрных летательных аппаратов.

## **Методы исследования**

Были применены различные морфологические методы: световая, электронная и конфокальная микроскопия, трехмерная реконструкция анатомии, измерение масс и объемов, линейная морфометрия. Данные о кинематике и летных характеристиках получены с помощью скоростной видеосъемки с последующей трехмерной реконструкцией и математическим описанием движения тела и его частей. Аэродинамика полета изучена методами вычислительной аэродинамики (CFD) и масштабного моделирования. Выполнен статистический анализ данных.

## **Положения, выносимые на защиту**

- Уменьшение размеров тела жесткокрылых насекомых, особенно в предельных случаях миниатюризации, влечет за собой значительные модификации строения крылового аппарата и кинематики движения крыльев.

- Миниатюрные жуки с перистыми крыльями имеют более высокие показатели летных характеристик, чем представители родственных групп с мембранозными крыльями.
- Птилоптеригия в совокупности с уникальной кинематикой крыльев и надкрылий являются важными эволюционными адаптациями, обеспечивающими высокую эффективность полета миниатюрных жесткокрылых.

### **Апробация результатов**

Международный конгресс по морфологии беспозвоночных ICIM-4 в 2017 г.; Международный энтомологический конгресс ECE-11 в 2018 г.; IV Евроазиатский Симпозиум по перепончатокрылым насекомым в 2019 г.; Семинары «Биомеханика» в НИИ Механики МГУ в 2017, 2018 гг.

### **Публикации в рецензируемых научных изданиях**

Результаты исследований изложены в 5 статьях в журналах Web of Science, 2 тезисах конференций, 2 статьи приняты в печать.

### **Структура диссертации**

Диссертация состоит из введения, пяти глав, заключения и приложения. Полный объем 99 страниц. Работа содержит 43 рисунка, 12 таблиц, ссылки на 114 источников.

## **ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **Введение**

Во введении освещено состояние сферы исследований и обоснована актуальность работы, сформулированы цели и задачи. Обоснована новизна и значимость исследования, сформулированы положения, выносимые на защиту

### **Глава 1. Обзор литературы**

Глава включает анализ работ, посвященных морфологии крыльев Ptiliidae, эволюции крыльев насекомых при миниатюризации и их функциональной морфологии. Приведен обзор имеющихся сведений об аэродинамике и кинематике полета насекомых, с акцентом на изменения в механике полета насекомых при миниатюризации.

## Глава 2. Летные характеристики

Сравнительное исследование летных характеристик представителей Ptiliidae и родственных Staphylinoidea выполнено на 17 видах жуков: 8 видов Ptiliidae, 6 видов Staphylinidae и 3 вида Silphidae.

Свободный полет жуков был заснят на две синхронизированные скоростные камеры с частотой от 60 до 300 кадров в секунду в закрытом летном боксе, освещенном инфракрасными светодиодными прожекторами. Температура летных боксов была стабилизирована в диапазоне 24 – 26 °С.

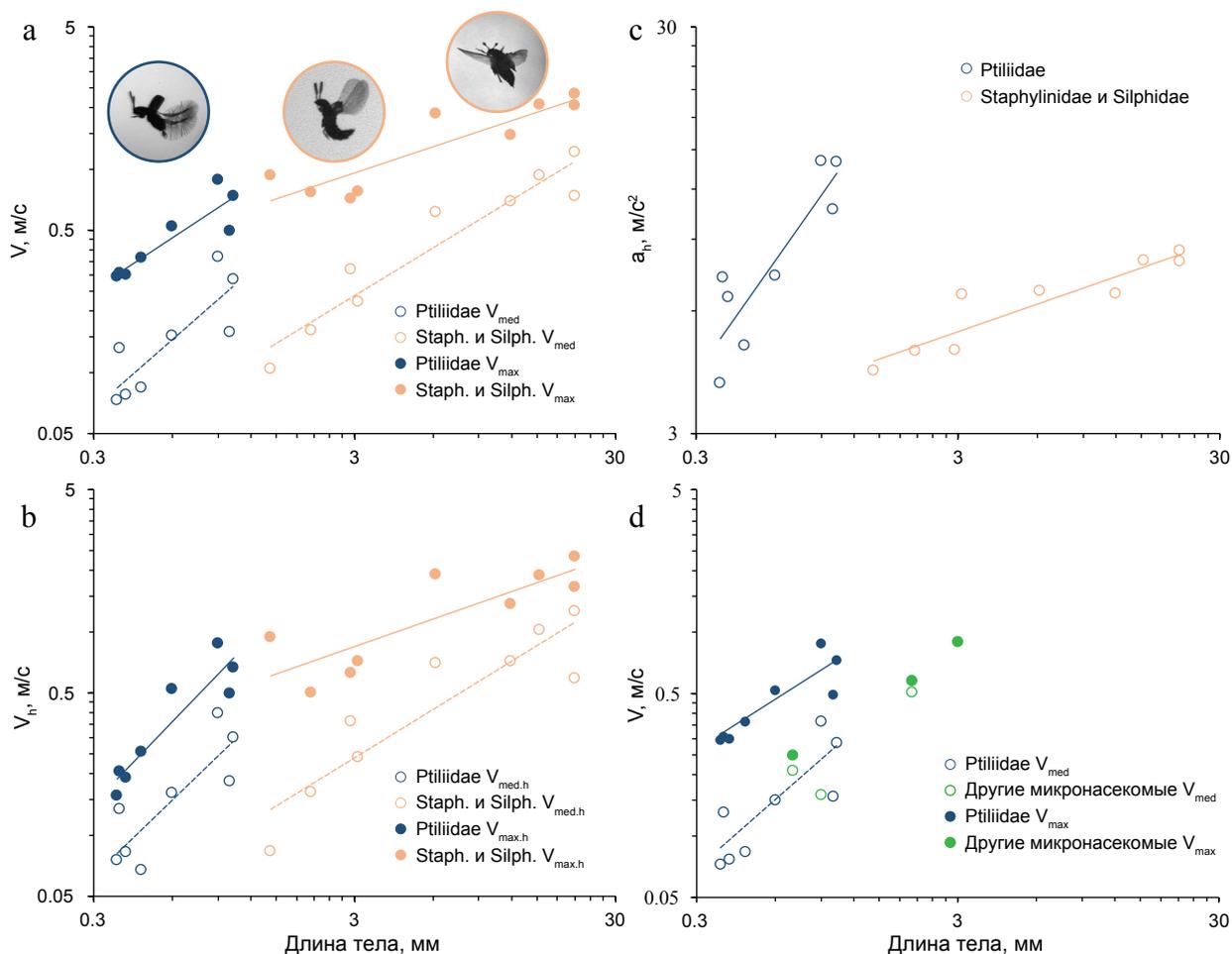
Летные боксы имеют размеры от 58\*58\*48 до 1500\*1500\*1000 мм (д\*ш\*в) и превосходят длину тела жуков минимум в 55 раз, что позволяет насекомым свободно летать длительное время. Длина тела насекомых измерена по фотографиям, либо использованы значения, имевшиеся в публикации Макаровой и соавторов (Makarova et al., 2019).

По видеозаписям получены декартовы координаты траекторий полета в двух проекциях, выполнена триангуляция и фильтрация, вычислены трехмерные физические координаты траекторий. Вычислены средние и максимальные скорости полета и максимальные ускорения для каждого вида. Отдельно проанализированы скорости и ускорения горизонтальных участков траекторий полета ( $\pm 30^\circ$  относительно горизонта). Проведен анализ аллометрических зависимостей методом главных осей в среде R (Major axis estimation, пакет SMATR) (Warton et al., 2012) отдельно для двух групп видов: Ptiliidae и остальные стафилиноиды (Silphidae и Staphylinidae).

Средние скорости и максимальные скорости и ускорения возрастают с увеличением длины тела в обеих группах (рис. 1 a,b,c). Аллометрический анализ показывает, что наклон линий регрессии средних скоростей ( $V_{med}$ ) и средних скоростей горизонтального полета ( $V_{med.h}$ ) не различается в двух группах (рис. 1 a,b), при том, что высота линий регрессии значительно выше у Ptiliidae ( $-0.52$  у Ptiliidae и  $-1.02$  у остальных стафилиноидов; Huber's M estimation  $P < 0.001$  для  $V_{med}$ ;  $-0.48$  у Ptiliidae и  $-1.05$  у остальных стафилиноидов,  $P = 0.003$  для  $V_{med.h}$ ). Это говорит о том, что скорость Ptiliidae выше, чем у стафилиноидов со сходным размером тела. Максимальные ускорения Ptiliidae в горизонтальном полете ( $a_h$ ) значительно превышают ускорения миниатюрных Staphylinidae, достигая 14.05 м/с<sup>2</sup>, и почти вдвое выше  $a_h$  крупных Silphidae, которые не превышают 8.44 м/с<sup>2</sup>, (рис. 1 c). По имеющимся немногочисленным литературным данным средняя скорость полета Ptiliidae не ниже, а максимальная скорость выше, чем у миниатюрных насекомых других отрядов (рис. 1 d), но это сравнение не имеет статистической значимости.

Крупные насекомые в полете способны развивать скорости порядка 10 м/с, (Dean, 2003; Tennekes, 2011), что позволяет им свободно перемещаться в естественной среде обитания. Скорости полета Ptiliidae значительно ниже: десятки сантиметров в секунду. Ptiliidae обитают повсеместно в лесной подстилке, гниющих растительных субстратах, на гименофорах грибов (Polilov, 2016). Скорость ветра в нижнем ярусе леса значительно меньше, чем в верхнем ярусе и на открытых пространствах, поэтому можно предположить, что Ptiliidae могут активно расселяться, летая невысоко от поверхности земли. Это не исключает возможность пассивного расселения с помощью ветра.

Полученные нами данные наглядно демонстрируют, что скорости и ускорения Ptiliidae выше, чем у более крупных представителей родственных групп стафилиноидных жесткокрылых, и, возможно, чем у миниатюрных насекомых, имеющих мембранозные крылья. Такие выдающиеся летные характеристики могут быть связаны с несколькими факторами: особенностями строения крыльев, кинематикой и аэродинамикой полета, а так же с особенностями крыловой мускулатуры. В ходе дальнейшей работы было изучено их влияние.



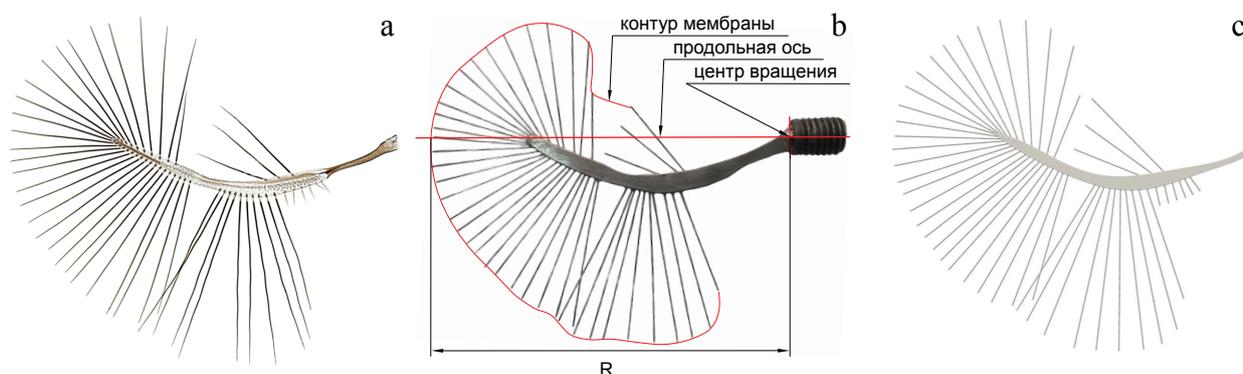
**Рисунок 1.** Зависимость летных характеристик от длины тела у исследованных жесткокрылых и миниатюрных насекомых других отрядов.

### Глава 3. Аэродинамические свойства крыла

Аэродинамические свойства крыла, а также кинематика и аэродинамика полета Ptiliidae были исследованы на модельном объекте *Paratuposa placentis*. Это самые миниатюрные Ptiliidae, для которых мы собрали достаточно материала для морфологических исследований и получили значительное количество качественных макровидеозаписей полета.

Трехмерная модель крыла для CFD (рис. 2 с) построена по фотографии препарата крыла (рис. 2 а). Масштабная модель перистого крыла длиной 93 мм (рис. 2 b) изготовлена из листовой стали и стальной струны диаметром 0.36 мм. Эквивалентное мембранозное крыло сделано из перистой модели, промежутки между щетинками были закрыты клейкой лентой (рис. 2 b).

Эксперименты и расчеты проведены в режиме стационарного вращения при частотах  $f = 0.04, 0.08, 0.12, 0.16, 0.2, 0.4, \text{ и } 0.7$  оборотов в секунду, что соответствует  $Re_{Rg} 2.0, 4.0, 5.9, 7.9, 9.9, 19.8 \text{ и } 34.6$ .

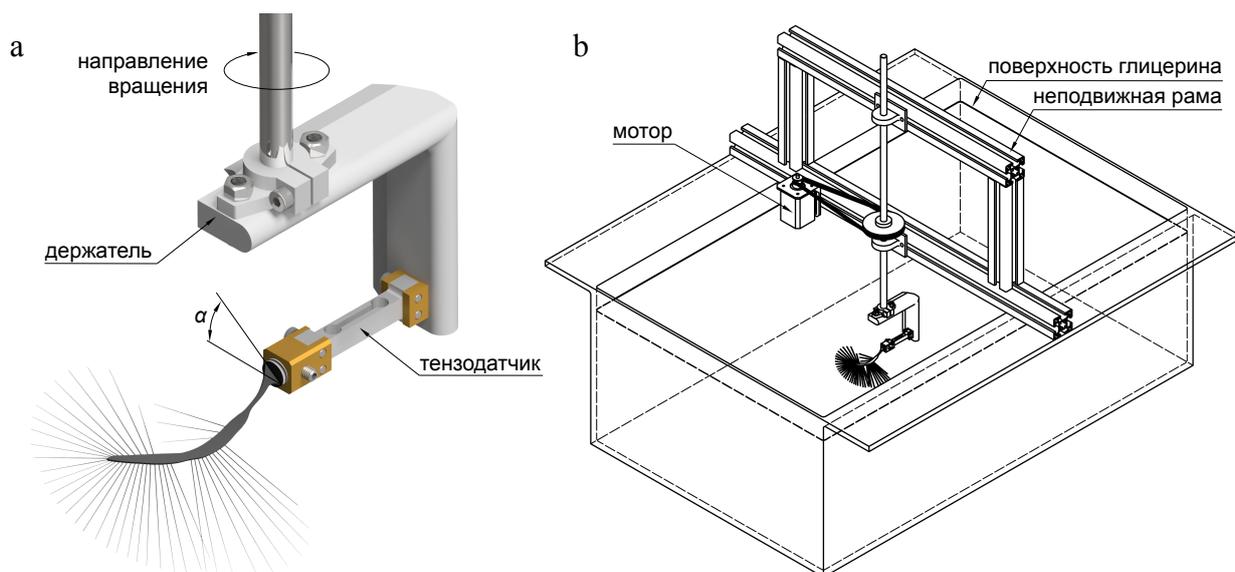


**Рисунок 2.** Крыло *Paratuposa placentis*. а – фотография крыла; б – масштабная модель; с – 3Д модель для CFD.

Подъемная сила и лобовое сопротивление моделей измерено тензорезистивным датчиком силы в интервале  $\Omega t \in [\pi/3, \pi/2]$  при углах атаки  $0, 15, 30, 45, 60, 75 \text{ и } 90^\circ$ . Сборка из модели крыла, тензодатчика и держателя зафиксирована на валу (рис. 3 а), приводимом в движение шаговым двигателем, и погружена в емкость с глицерином объемом  $50 \times 80 \times 25$  см (рис. 3 б). Кинематическая вязкость глицерина была откалибрована относительно его температуры и во всех экспериментах поддерживалась на значении  $360 \text{ мм}^2/\text{с}$ .

Усиленный и отфильтрованный сигнал тензодатчика записан с частотой 1 кГц на АЦП L-Card E20-10, обработка и цифровая фильтрация выполнена в программе PowerGraph. Подъемная сила и лобовое сопротивление измерены в разных сериях экспериментов при ориентации тензодатчика параллельно и перпендикулярно плоскости вращения. Каждый эксперимент при заданных  $\alpha$  и  $Re$  выполнен по три раза с последующим усреднением результатов. Была

выполнена калибровка без модели крыла. Значения сил, воздействующие на крыло, составляют разность сил во время эксперимента и калибровки.



**Рисунок 3.** Установка для масштабного моделирования. а – сборка из модели крыла, тензодатчика и держателя; б – сборка установки.

Для корректного моделирования механики полета Ptiliidae и анализа функциональной морфологии крыльев необходимо учитывать влияние вторичных выростов щетинок. Нами был введен эффективный диаметр щетинки ( $d_{eff}$ ) – диаметр цилиндрической щетинки, при котором она имеет лобовое сопротивление как у щетинки с выростами. Мы определили, что  $d_{eff}$  составляет 2.1 диаметра ствола щетинки для *P. placentis* с помощью тензометрии на масштабных моделях. Во всех экспериментах и расчетах щетинки с выростами были заменены цилиндрическими с эффективным диаметром. Для CFD был использован адаптивный решатель Навье-Стокса для подвижной геометрии (Engels et al., 2019).

Коэффициенты подъемной силы ( $C_L$ ) и лобового сопротивления ( $C_D$ ) вычислены как:

$$\begin{aligned} L &= 2L/\rho \cdot V_{Rg}^2 \cdot S_{membrane} \\ D &= 2D/\rho \cdot V_{Rg}^2 \cdot S_{membrane} \end{aligned} \quad (1)$$

где  $L$  и  $D$  – подъемная сила и сила лобового сопротивления;

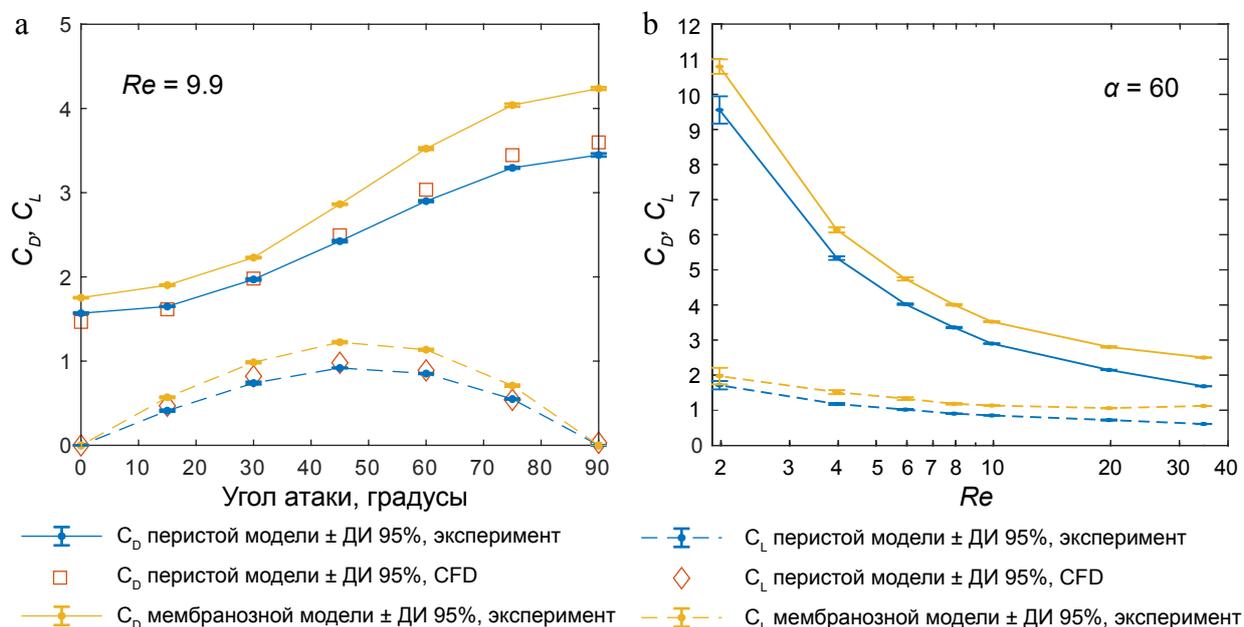
$V_{Rg}$  – скорость в точке радиуса инерции ( $0.63R$ );

$\rho$  – плотность среды;

$S_{membrane}$  – площадь мембранозной модели крыла.

Во всех случаях  $C_L$  перистого крыла существенно меньше  $C_D$  (рис. 4 а,б), это означает, что крыло *P. placentis* больше адаптировано для гребущего полета, чем для машущего, что типично для полета микронасекомых (Jones et

al., 2015; Lyu, Zhu, Sun, 2019). Низкое соотношение  $C_L/C_D$  – следствие как малого удлинения крыла, так и низких  $Re$ , при уменьшении  $Re$  соотношение  $C_L/C_D$  уменьшается. Значения сил, полученные при численном моделировании перистого крыла, сходны с экспериментальными (рис.4 а).



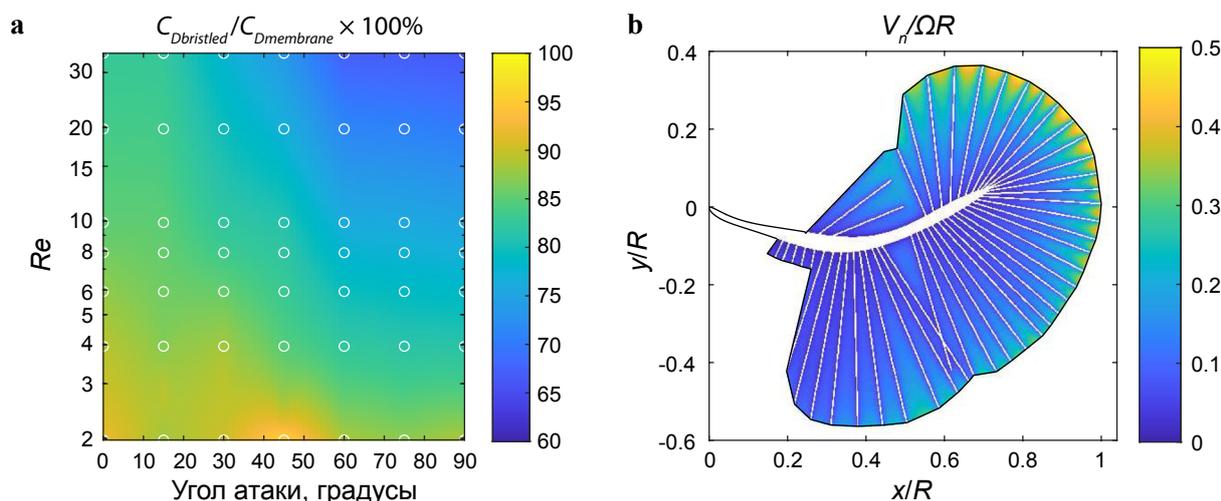
**Рисунок 4.** Коэффициенты подъемной силы и лобового сопротивления мембранозной и перистой модели крыла в эксперименте и численном моделировании. а – при различных углах атаки; б – при различных числах Рейнольдса.

$C_L$  и  $C_D$  мембранозной и перистой модели имеют небольшие различия в зависимости от  $\alpha$  и  $Re$  (рис.4).  $C_L$  мембранозного крыла начинает увеличиваться при  $Re > 20$ , поскольку в этих условиях происходит образование прикрепленного вихря на передней кромке (LEV).  $C_L$  перистого крыла продолжает снижаться при высоких  $Re$ , это означает, что на перистом крыло дополнительный градиент давления на передней кромке ниже.

Соотношение  $C_D$  перистого и мембранозного крыла составляет не менее 60% в условиях наших экспериментов. При  $Re = 10$ , характерном для полета микронасекомых, оно составляет не менее 75% (рис.5 а).

В рассматриваемом диапазоне  $Re$  крыло *P. placentis* эффективно блокирует воздушный поток. При  $\alpha = 60^\circ$  и  $Re = 9.9$  соотношение скорости нормального компонента потока ( $V_n$ ) и скорости вершины крыла ( $\Omega R$ ) не превышает 0.5 даже на вершине (рис.5 б). У основания крыла и около крыловой пластинки, где щетинки расположены плотно,  $V_n/\Omega R < 0.1$ .

Проницаемость крыла ( $A$ ), рассчитанная как соотношение объемной скорости потока, проходящего сквозь крыло и свободного потока составляет 0.24 при  $\alpha = 60^\circ$  и  $Re = 9.9$  и ожидаемо зависит от  $Re$ :  $A = 0.19$  и  $0.44$  при  $Re = 2.0$  и  $39.6$  соответственно.

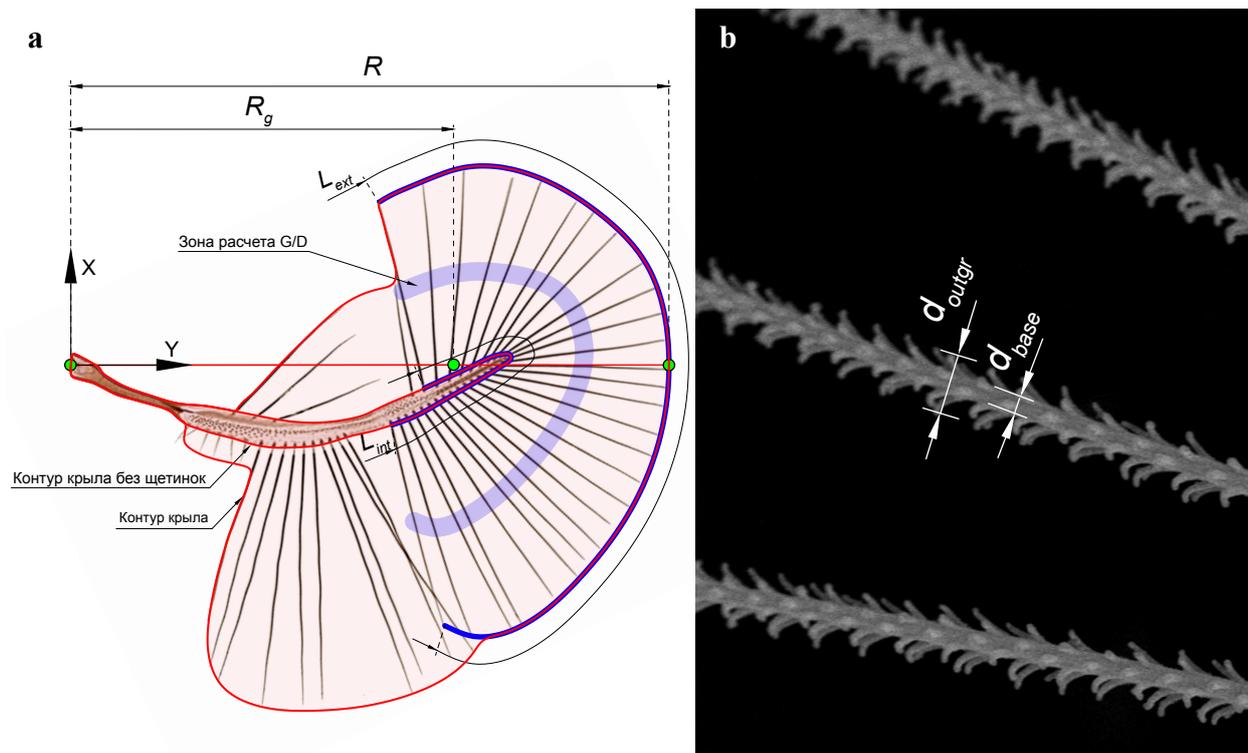


**Рисунок 5.** Характеристика проницаемости перистого крыла. а – соотношение лобового сопротивления перистого и мембранозного крыла при различных  $Re$  и углах атаки. б – Поле проницаемости перистого крыла как функция  $V_n / \Omega R$  при  $\alpha = 60^\circ$  и  $Re = 9.9$ .

#### Глава 4. Функциональная морфология крыльев

Сравнительное исследование морфологии крыльев выполнено на представителях 26 видов Ptiliidae, Hydraenidae, Staphylinidae и Silphidae. Препараты расправленных отпрепарированных крыльев были отсняты на световом микроскопе. По фотографиям препаратов крыльев в AutoCAD измерены: длина крыла ( $R$ ); площадь с учетом щетинок ( $S_{total}$ ); площадь без щетинок ( $S_{membr}$ ); количество щетинок в дистальной части крыла ( $N_{chet}$ ); длина контура, проведенного по их вершинам ( $L_{ext}$ ); длина контура по основаниям щетинок ( $L_{int}$ ); геометрический радиус момента инерции ( $Rg$ ) (рис. 6 а). Диаметры щетинок  $d_{base}$  и  $d_{outgr}$  измерены по SEM фотографиям в средней трети длины щетинок (рис. 6 б).

На основании полученных измерений вычислен ряд характеристик: индекс перокрытости ( $Pt$ ), или процент площади крыла, занимаемый щетинками; удлинение крыла ( $AR$ ); соотношение зазора и диаметра ( $G/D$ ). Число Рейнольдса зазора между щетинками ( $Re_{gap}$ ) рассчитано с учетом скорости радиуса инерции крыла во время трансляционных движений, которая была измерена по скоростным видеозаписям. Вычислены медианные значения морфометрических и кинематических характеристик для каждого вида, по ним выполнен корреляционный анализ методом главных осей в среде R (пакет SMATR). Аллометрический анализ выполнен отдельно для двух групп видов: Ptiliinae (Ptiliidae) и остальные стафилиноиды (Silphidae и Staphyliinoidea). По большинству морфометрических характеристик представители базальных родов Ptiliidae, относящиеся к подсемейству Nossidiinae отличаются от Ptiliinae, поэтому данные по ним были проанализированы отдельно.

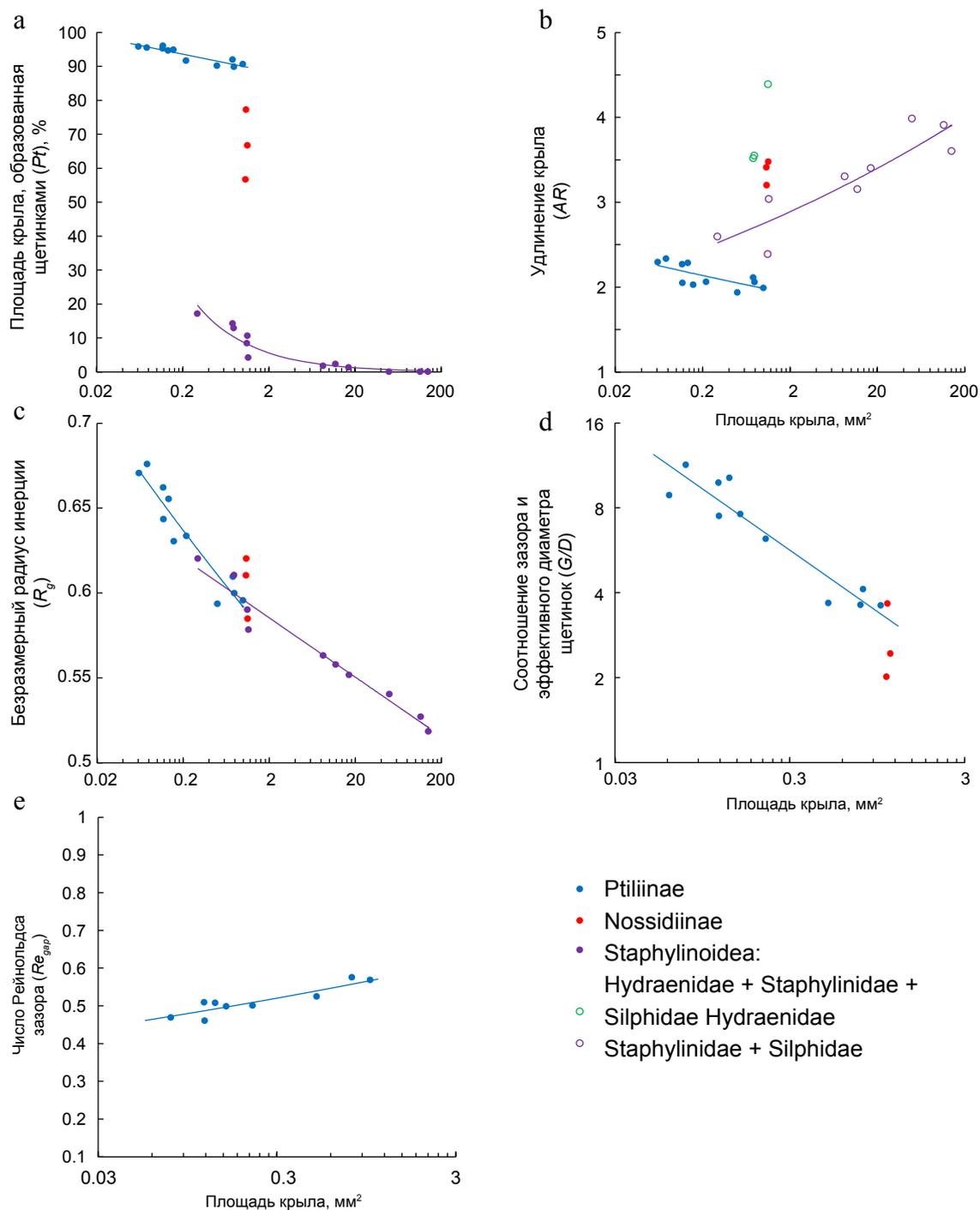


**Рисунок 6.** Схема морфометрических измерений. а – геометрические характеристики крыла; б – измерение диаметров щетинок.

Индекс перокрытости ( $Pt$ ) в группе Staphyloidea не превышает 17.1% даже у самых миниатюрных представителей (рис. 7 а).  $Pt$  отрицательно коррелирует с размерами тела в группе Ptiliinae и составляет от 89.8 до 96.0%. Разрыв между группами по  $Pt$  иллюстрирует принципиальное различие между мембранозными и перистыми крыльями и то, что перокрытость является апоморфным признаком. Представители Nossidiinae занимают промежуточное положение по данному параметру, показывая, как могли проходить эволюционные изменения крыла, приведшие к полноценной птилоптеригии.

Удлинение ( $AR$ ) по-разному зависит от размеров тела у Ptiliinae и остальных Staphyloidea (рис. 7 б). У последних  $AR$  уменьшается при миниатюризации с 4.0 до 2.4, что типично для некоторых ранее изученных жесткокрылых (Oertli, 1991). Удлинение крыла связано с особенностями формирования LEV при различных  $Re$  (Harbig et al., 2013): при низких  $Re$  порядка  $10^2$ , LEV широкий, имеет низкую завихренность, в таких условиях оптимально крыло с малым удлинением.  $AR$  миниатюрных Ptiliinae немногим меньше (2.0 – 2.3), чем у миниатюрных Staphylinidae, имеющих сходные размеры тела, но у крупных Ptiliinae оно аллометрически снижается до 1.9, что вероятно связано с высокой проницаемостью крыла на кромке веера щетинок, которая не позволяет развиваться достаточному градиенту давлений и препятствует образованию полноценного LEV. Проницаемость на кромке

дистальной части крыла особенно высока, что делает перистое крыло с большим удлинением аэродинамически неэффективным при увеличении  $Re$ .



**Рисунок 7.** Зависимость характеристик крыла от его площади у Ptiliidae и родственных стафилиноидных жесткокрылых. а – индекс перокрылости; б – удлинение; в – радиус инерции; г – соотношение зазора и эффективного диаметра; д – число Рейнольдса зазора.

Безразмерный радиус инерции ( $R_g$ ) отрицательно коррелирует с  $S_{total}$  в обеих группах, что говорит о смещении центра площади в сторону вершины при миниатюризации (рис. 7 в). Снижение аэродинамического качества крыла ( $C_L/C_D$ ) и переход к гребущему полету делает такую форму оптимальной за счет

увеличения лобового сопротивления, т.к. линейная скорость при вершине больше, чем при основании.

Число щетинок уменьшается при миниатюризации: у крупных Ptiliidae в дистальной части крыла более 120 щетинок, в то время как у миниатюрных видов их количество снижается до 25. Зазор ( $G$ ) при этом увеличивается, а  $d_{eff}$  уменьшается, что приводит к увеличению  $G/D$  в диапазоне от 3.6 до 11.4 в группе Ptiliinae (рис. 7 d). Такие изменения в конфигурации веера щетинок обусловлены необходимостью поддерживать проницаемость на достаточно низком уровне вне зависимости от размеров тела.  $Re_{gap}$  у всех исследованных видов находится в узком диапазоне 0.46 – 0.57 (рис. 7 e).

## Глава 5. Кинематика и аэродинамика полета

Для изучения механики полета *P. placentis* выполнена скоростная макровидеосъемка свободного полета жуков, трехмерная реконструкция и математическое описание кинематики их крыльев, надкрылий и тела, с последующим численным моделированием аэродинамики. Проведено сравнение механики полета жуков с перистыми и эквивалентными мембранозными моделями крыльев с толщиной мембраны 0.98, 0.73, 0.85 и 1.12 мкм, соответствующих минимальной толщине мембраны крыльев *P. placentis*; *Trichogramma telengai* (Hymenoptera: Trichogrammatidae, длина тела 0.45 мм), *Orthoperus atomus* (Coleoptera: Corylophidae, 0.8 мм) и *Limnebius atomus* (Coleoptera: Hydraenidae, 1.1 мм), которая была измерена на гистологических срезах.

Мы не имели возможности напрямую измерить массу тела *P. placentis*, поэтому она была вычислена на основе измеренного на весах среднего значения массы тела жуков родственного вида *Primorskiella* sp. (4.58 мкг). На конфокальном микроскопе получены стеки изображений 10 особей каждого вида и выполнена трехмерная реконструкция тел. Объем тела *Primorskiella* sp. составил  $5.33 \pm 0.16$  нл; расчетная плотность  $\rho = 0.86 \pm 0.02$  мкг/нл. Объем тела *P. placentis*  $2.83 \pm 0.22$  нл. Допуская, что плотность тела жуков двух видов одинакова, средняя масса тела *P. placentis*  $2.43 \pm 0.19$  мкг.

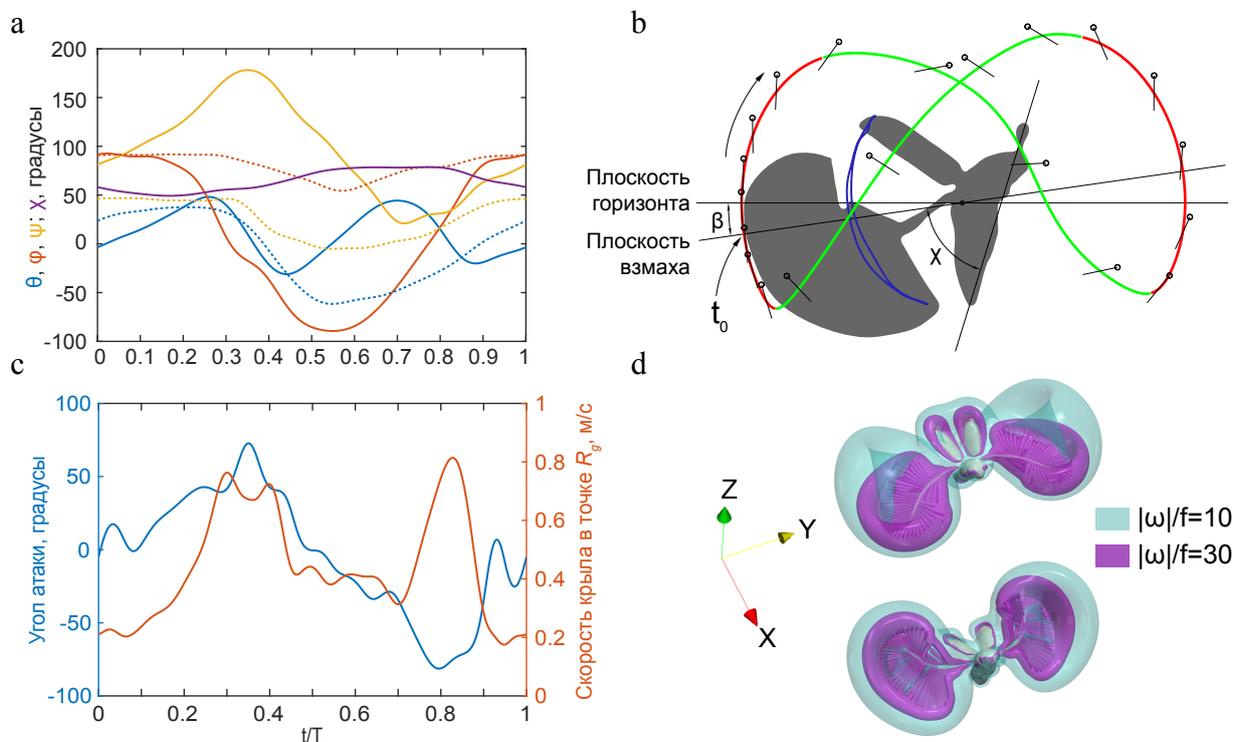
Полет *P. placentis* заснят на 2 синхронизированные скоростные камеры с частотой 3845 кадров в секунду в стеклянном летном боксе  $20 \times 20 \times 20$  мм. Температура летного бокса стабилизирована воздушным охлаждением в диапазоне 22-26 °C. Для анализа отобраны 13 видеозаписей. По 4 видеозаписям реконструирована кинематика полета по 4 кинематическим циклам в каждом и выполнено численное моделирование аэродинамики, так как полет на данных записях более всего приближен к нормальному ховерингу. Для моделирования

полета с эквивалентным мембранозным крылом выбрана кинематика жука PP2 (запись №2), у которого крылья не пересекались во время хлопков.

Для оценки поперечных деформаций крыльев по видеозаписям был измерен их изгиб крыла во время взмахов. Амплитуда деформаций дистальной части в среднем составляет  $7.6^\circ$ , черешка –  $3.5^\circ$ . По расчетам влияние деформаций на лобовое сопротивление крыла находится в пределах 1%, что позволило пренебречь ими и использовать жесткую модель крыла.

Математическое описание кинематики крыльев и надкрылий выполнено в системе углов Эйлера (Ellington, 1984b; Cheng, Sun, 2016). Также рассчитан угол тангажа тела. Координаты опорных точек на крыльях, надкрыльях и теле получены путем покадрового совмещения трехмерных моделей с ортогональными проекциями кадров в Autodesk 3Ds Max. Модели частей тела построены с помощью конфокальной и световой микроскопии.

Крыловой цикл *P. placentis* состоит из двух трансляционных движений и двух возвратных движений, во время которых крылья схлопываются над и под телом и с минимальным углом атаки движутся вперед продолжительное время (рис. 8 а, b, с). Наличие нижнего и верхнего возвратного движения уникально для Ptiliidae, и отличает их от других мельчайших насекомых, таких как наездники (Weis Fogh, 1973) и трипсы (Santhanakrishnan et al., 2014), которые имеют один clap and fling паттерн в кинематическом цикле.



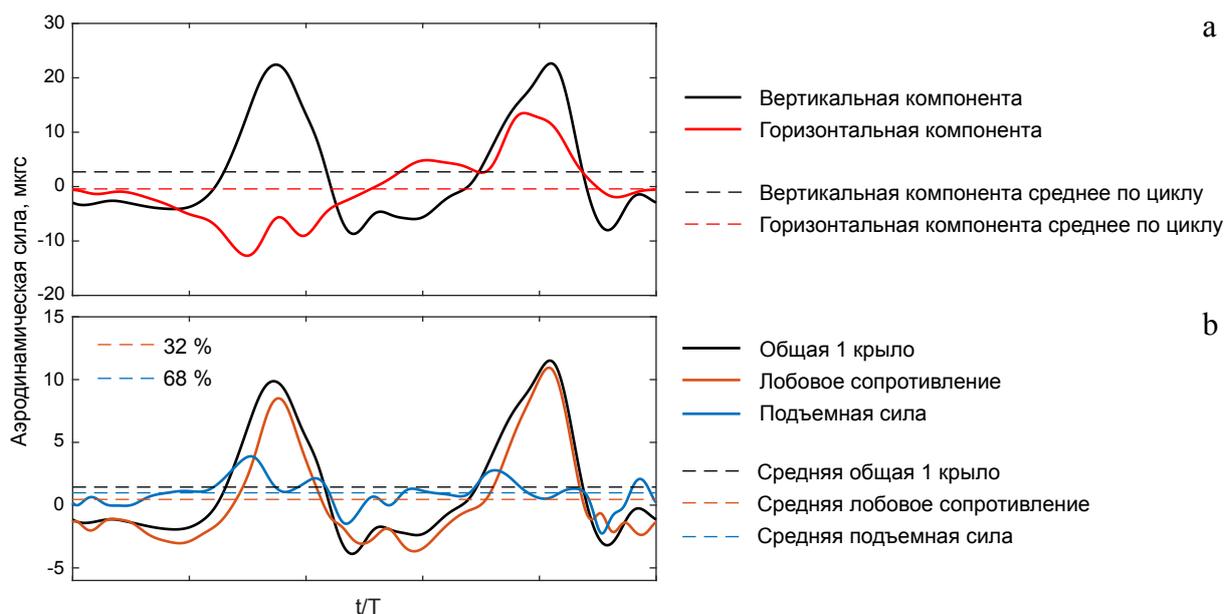
**Рисунок 8.** Кинематический цикл *Paratuposa placentis*. а – углы Эйлера крыльев и надкрылий, тангажа тела; б – усредненные траектории вершин. крыльев и надкрылий в боковой проекции; с – скорость и угол атаки крыла; д – изоповерхности завихренности.

Трансляционные движения сходны: углы атаки достигают  $73^\circ$  во время взмаха вниз и  $85^\circ$  во время взмаха вверх; скорость крыла достигает локальных максимумов  $0.8$  м/с. Во время возвратных движений скорость и модуль угла атаки, напротив, находятся в локальных минимумах (рис 8 с). Средний по циклу  $Re_{Rg}$  составляет 9, пиковые значения во время трансляций достигают 20. Высокие скорости и углы атаки во время трансляций и наличие возвратных движений в кинематическом цикле делают полет Ptiliidae сходным с плаванием миниатюрных водных ракообразных, которые движутся при сходных режимах обтекания:  $Re = 10$  у личинок *Artemia* sp. (Walker, 2002).

CFD моделирование выполнено в программном обеспечении WABBIT (Engels, Schneider, 2021). Вычислительная область представляет собой куб со стороной  $12R$ , она разбита на блоки, каждый из которых содержит 25 точек сетки. Сетка адаптивна, ее детализация максимальна вблизи границы поверхности тел. Модель насекомого состоит из 5 подвижных относительно друг друга частей: два крыла, два надкрылья и тело (без ног и антенн) (рис 8 d).

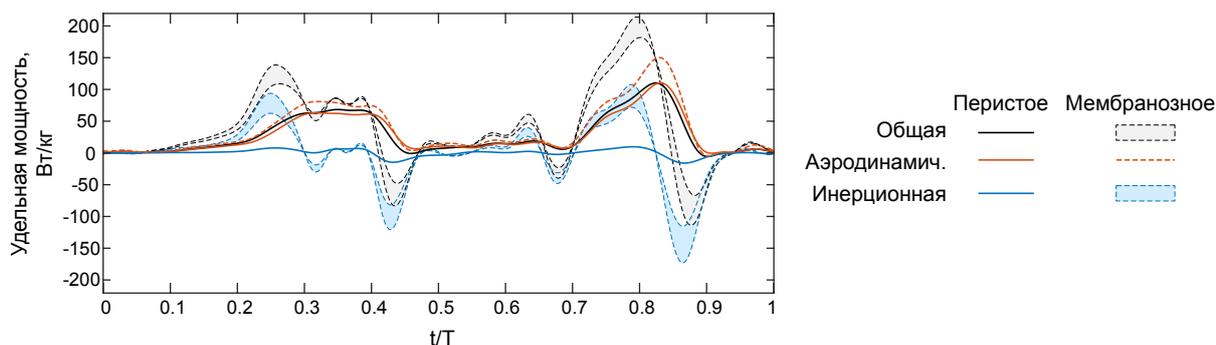
Расчетная масса крыла PP2  $0.024$  мкг, или 1% от массы тела.  $0.0073$  мкг приходится на щетинки (31%), а  $0.0162$  мкг на черешок и пластинку. Масса аналогичного перистого крыла с гладкими щетинками выше на 79% за счет вдвое более тяжелых щетинок. Эквивалентное мембранозное крыло минимум в 5 раз тяжелее перистого и имеет на порядок больший момент инерции.

Вертикальная компонента аэродинамической силы имеет два положительных пика во время трансляций и отрицательна во время возвратных движений. Горизонтальная составляющая так же имеет пики во время трансляций: отрицательный во время взмаха вниз и положительный во время взмаха вверх (рис. 9 а). В среднем по циклу вклад подъемной силы на крыле в вертикальную аэродинамическую силу выше, чем вклад лобового сопротивления (рис. 9 б). У других миниатюрных насекомых вклад лобового сопротивления крыла в вертикальную аэродинамическую силу варьирует в широком диапазоне и увеличивается по мере миниатюризации: у двукрылых *Anbremia* sp. ( $Re = 17.4$ ) и трипсов *Frankliniella occidentalis* ( $Re = 13.5$ ) он составляет менее половины вертикальной аэродинамической силы, а у *Encarsia formosa* ( $Re = 10.6$ ) лобовое сопротивление преобладает (Cheng, Sun, 2021; Lyu, Zhu, Sun, 2019). Таким образом, термин «гребущий полет» не совсем применим по отношению к *Paratuposa placentis* и ряду других миниатюрных насекомых, летающих при  $Re \geq 10$ , в таких случаях более корректно говорить о переходных формах между машущим и гребным полетом.



**Рисунок 9.** Аэродинамическая сила, действующая на *Paratuposa placentis* в полете. а – разложение на горизонтальную и вертикальную компоненты; б – разложение вертикальной силы, действующей на одно крыло.

Удельная механическая мощность на единицу массы тела достигает пика во время трансляций (рис. 10). Вклад аэродинамических сил доминирует над инерцией. Пиковая удельная мощность составляет от 90.4 до 164.2 Вт/кг у четырех жуков и остается положительной в течение всего цикла, лишь иногда принимая небольшие отрицательные значения, не достигающие -10 Вт/кг. Следовательно, при полете *P. placentis* не требуется значительного накопления упругой энергии в скелетно-мышечной системе. Средняя удельная мощность составляет от 24.4 до 34.0 Вт/кг. Для оценки удельной мощности летательной мускулатуры, объем мышц, участвующих в подъеме и опускании крыла (Larsen, 1966), был измерен у 5 образцов по конфокальным стекам, он составляет  $0.158 \pm 0.003$  нл<sup>3</sup> (5.6% от объема тела). При плотности 1060 кг/м<sup>3</sup> масса летательных мышц 6.9% от массы тела, в то время как у крупных насекомых это значение составляет десятки процентов (Ellington, 1985; Marden, 1989). На эффективность перистых крыльев, безотносительно влияния размеров тела на удельную мощность мускулатуры, указывает тот факт, что объем летательной мускулатуры *P. placentis* в 5 раз меньше, чем у миниатюрных двукрылых *Corynoneura scutellata* (Chironomidae) (Веко, Полилов, 2020). Удельная мощность мышц (на единицу мышечной массы) *P. placentis* составляет 350 Вт/кг при частоте взмахов 171 Гц, что близко к предсказанной удельной мощности асинхронных мышц (Ellington, 1985).



**Рисунок 10.** Механическая мощность *Paratuposa. placentis* с перистым и мембранозным крылом, разложение на аэродинамическую и инерционную компоненты.

По сравнению с эквивалентным мембранозным, перистое крыло создает на 32% меньшую вертикальную аэродинамическую силу, что связано с проницаемостью. Небольшой прирост аэродинамической силы у мембранозного крыла сопряжен со значительным увеличением механической мощности, необходимой для его движения: пиковая удельная мощность составляет 180-210 Вт/кг в зависимости от толщины мембраны против 110 Вт/кг для перистого крыла (рис. 10). Механическая мощность перистого крыла положительна в течение всего цикла за счет низкой собственной инерции. Напротив, для мембранозного крыла инерционная мощность сопоставима с аэродинамической. Такое крыло требует идеального накопления упругой энергии для достижения средней механической мощности 37 Вт/кг при минимальной толщине мембраны (0.73 мкм) и крупных мышц для достижения пиковой мощности 180–210 Вт/кг. В расчетах учтен аэродинамический эффект добавленной массы воздуха.

Уникальная кинематика крыльев создает необычную проблему: аэродинамический крутящий момент, приводящий к высокоамплитудным циклическим колебаниям тела по тангажу. В полете *P. placentis* машет надкрыльями с необычно большой амплитудой 112° по сравнению с другими жуками (Atkins, 1958; Sitorus et al., 2010; Oh et al., 2019). Инерционный крутящий момент надкрылий компенсирует аэродинамический момент крыльев и вдвое уменьшает амплитуду вращения тела.

### Заключение

Скорость полета подчиняется общей зависимости от размеров объектов как среди живых организмов, так и рукотворных летательных аппаратов (Tennekes, 2011), но некоторые животные в силу адаптаций к различным условиям обитания и важности полета для выживания и репродукции отклоняются от основного тренда. Жуки-перокрылки Ptiliidae демонстрируют высокие скорости полета, превышающие таковые у родственных групп

стафилиноидов, и позволяющие им активно передвигаться в естественной среде обитания, несмотря на предельно малые размеры тела. В основе высоких летных характеристик Ptiliidae лежит кинематическая стратегия, максимизирующая амплитуду взмахов крыльев за счет потенциального увеличения требований к инерционной мощности. Проблема инерционных потерь решается с помощью птилоптеригии, эффективной архитектуры крыла, которая при небольшом снижении аэродинамической эффективности по сравнению с мембранозным крылом, значительно уменьшает инерционные затраты на движение крыльев и практически убирает необходимость в накоплении упругой энергии в скелетно-мышечной системе, и, следовательно, уменьшает требования к механической мощности крыловой мускулатуры, объем которой у исследованного нами жука-перокрылки *P. placentis* крайне мал по отношению к объему тела. Эволюция архитектуры крыльев Ptiliidae в процессе миниатюризации направлена на его облегчение при сохранении низкой проницаемости для воздуха, а вторичные выросты щетинок, характерные только для Ptiliidae, позволяют дополнительно уменьшить массу и инерцию крыла.

Кинематический цикл *P. placentis* уникален для насекомых благодаря наличию медленных возвратных движений, которые чередуются с быстрыми трансляциями на высоких углах атаки. Вследствие этого, крылья создают аэродинамические крутящие моменты, приводящие к высокоамплитудным колебаниям тела по тангажу. Инерционное торможение, обеспечиваемое движущимися надкрыльями, решает эту проблему, повышая устойчивость тела. Вероятно, именно инерционная компенсация вращения тела с помощью надкрылий позволила Ptiliidae приобрести столь необычную кинематику крыльев, не встречающуюся у других насекомых, т.к. при большей амплитуде колебаний тела потребовалась бы большая степень свободы аксиллярного аппарата с закономерным снижением его конструкционной жесткости, и более строгие требования к форме крыльев и тела.

Всесветное распространение Ptiliidae говорит об их эволюционном успехе, связанным, в том числе и с высокой скоростью их полета, которая стала возможной благодаря птилоптеригии. Конвергентная эволюция перокрылости у различных представителей нескольких отрядов насекомых подтверждает ее адаптивную значимость. Дальнейшие исследования перокрылых микронасекомых помогут понять причины конвергентной эволюции птилоптеригии и выявить альтернативные стратегии адаптации к полету при низких числах Рейнольдса.

## Выводы

- Жуки-перокрылки (Coleoptera: Ptiliidae) способны к активному маневренному полету, их летные характеристики сравнимы или превосходят таковые у более крупных представителей Staphylinodea. По средним и максимальным скоростям Ptiliidae сопоставимы с Staphylinidae, имеющих втрое большую длину тела. По максимальным ускорениям Ptiliidae не уступают крупным Silphidae.
- Представители Ptiliidae демонстрируют оптимизацию архитектуры перистого крыла в зависимости от размеров тела и чисел Рейнольдса. При миниатюризации повышается индекс перокрылости. Количество и диаметр щетинок снижается, а зазор между ними растет в той степени, чтобы сохранить низкую проницаемость крыла для воздуха. Удлинение крыла возрастает, а геометрический радиус инерции смещается к вершине для увеличения аэродинамической эффективности в условиях преобладания сил вязкого трения.
- При числах Рейнольдса порядка 10 перистое крыло незначительно уступает в аэродинамической эффективности мембранозному. Лобовое сопротивление квазистационарной модели крыла *Paratuposa placentis* (Coleoptera: Ptiliidae) составляет не менее 75% от лобового сопротивления эквивалентного мембранозного крыла за счет своей низкой проницаемости.
- Кинематика полета Ptiliidae имеет уникальные особенности как по сравнению с микронасекомыми других отрядов, так и с более крупными жуками. Крыловой цикл состоит из двух перпендикулярных трансляций с высокими углами атаки, во время которых генерируется большая часть аэродинамических сил, и двух возвратных движений, во время которых крылья схлопываются над или под телом и продолжительное время движутся вперед.
- Аэродинамический крутящий момент, создаваемый крыльями *P. placentis*, скомпенсирован инерционным моментом надкрылий, работающих с необычно большой для жуков амплитудой, что вдвое уменьшает вращение тела по тангажу и позволяет реализовать необычную кинематику крыльев.
- По сравнению с эквивалентным мембранозным крылом, перистые крылья *P. placentis* создают лишь на 32% меньшую вертикальную аэродинамическую силу, но при этом, по меньшей мере, в 5 раз легче и имеют на порядок меньший момент инерции. Это практически полностью исключает потребность в аккумуляции упругой энергии в скелетно-мышечной системе и снижает необходимую механическую мощность на 30 - 60%, а пиковую – на 60 - 90%, что позволяет использовать для полета относительно небольшой объем летательной мускулатуры.

**Статьи в рецензируемых научных журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus, Web of Science и/или RSCI**

Polilov A. A., Reshetnikova N. I., Petrov P. N., **Farisenkov S. E.** Wing morphology in featherwing beetles (Coleoptera: Ptiliidae): Features associated with miniaturization and functional scaling analysis // *Arthropod Structure and Development*. – 2019. – Vol. 48. – P. 56–70.

JCR IF 2.01

Yavorskaya M. I., Beutel R. G., **Farisenkov S. E.**, Polilov A. A. The locomotor apparatus of one of the smallest beetles – the thoracic skeletomuscular system of *Nephanes titan* (Coleoptera, Ptiliidae) // *Arthropod Structure and Development*. – 2019. – Vol. 48. – P. 71–82.

JCR IF 2.01

Kolomenskiy D., **Farisenkov S.**, Engels T., Lapina N., Petrov P., Lehmann F. O., Onishi R., Liu H., Polilov A. Aerodynamic performance of a bristled wing of a very small insect // *Experiments in Fluids*. – 2020. – Vol. 61, No. 9. – P. 194.

JCR IF 2.48

**Farisenkov S. E.**, Lapina N. A., Petrov P. N., Polilov A. A. Extraordinary flight performance of the smallest beetles // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2020. – Vol. 117, No. 40. – P. 24643–24645. JCR IF 11.205

Petrov P. N., **Farisenkov S. E.**, Polilov A. A. Miniaturization re-establishes symmetry in the wing folding patterns of featherwing beetles // *Scientific reports*. – 2020. – Vol. 10. – P. 16458. JCR IF 4.379

**Тезисы и материалы конференций**

**Farisenkov S.**, Polilov A. The flight of featherwing beetles (Coleoptera, Ptiliidae) and a new mechanism of air locomotion of tiny insects // XI European Congress of Entomology, Napoli 2-6 July 2018. — 2018. — P. 105–105.

Polilov A., **Farisenkov S.**, Reshetnikova N. Morphology of the wing apparatus and flight characteristic of featherwing beetles (Coleoptera: Ptiliidae), the smallest free-living insects // The 4th International Congress on Invertebrate Morphology (ICIM4). — Издательство Перо, Москва, 2017. — P. 162–162.

## Благодарности

Выражаю благодарность своему научному руководителю А.А. Полилову и коллегам Д. С. Коломенскому, П.Н. Петрову, Н.А. Лапиной, Т. Энгельсу, Ф. Леманну, О.А. Беляеву, Н.И. Решетниковой за плодотворное сотрудничество и всестороннюю помощь при проведении исследований и написании публикаций. Благодарю Р.Д. Жантиева и В.С. Чуканова, под чьим руководством были сделаны мои первые работы по полету насекомых в рамках курсовых и дипломных проектов.

Благодарю Д.А. Лобанова, И.В. Кузьмина и А.М. Нестеренко за помощь в отладке механики, электроники и программного обеспечения установки для масштабного моделирования; А.К. Цатуряна за помощь в планировании экспериментов с масштабными моделями и консультации по вопросам аэродинамики.

Выражаю благодарность всем коллегам, которые помогали в сборе материала или предоставили его из собственных сборов, а так же всем моим друзьям и коллегам за поддержку и моральную помощь.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 18-34-20063) и РНФ (проекты №№ 19-14-00045 и 14-14-00208).

*Фарисенков Сергей Эдуардович*

Механика полета жуков-перокрылок (Coleoptera: Ptiliidae)

Автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук

Подписано в печать \_\_\_\_ . \_\_\_\_ . \_\_\_\_ . Заказ № \_\_\_\_\_

Формат 60×90/16. Усл. печ. л. 1. Тираж \_\_\_\_ экз.

Типография \_\_\_\_\_