

УДК 595.754(477)

Титар В.М.

БАГАТОРІЧНА ДИНАМІКА ПТЕРИГОМОРФІЗМУ У КЛОПІВ-ВОДОМІРОК (HETEROPTERA: GERRIDAE)

Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України, Київ,
e-mail: vtytar@gmail.com

Ключові слова: клопи-водомірки, *Gerridae*, птеригоморфізм, фауна України

За останнє століття посилюється вплив людини на природні популяції тварин і рослин, тому особливо важливим стає вивчення закономірностей мікроеволюційних реакцій, які відбуваються у природі. Це дозволить на більш високому науково-методичному рівні організувати біологічний моніторинг, точніше прогнозувати наслідки антропогенного втручання у природні процеси. Особливо велике значення має еволюційно-систематичний підхід при розробці природоохоронних концепцій на популяційно-видовому рівні, коли на перший план, поряд з проблемами збереження біоценозів та їхніх компонентів, входить збереження різноманіття гено- та фенофондів окремих популяцій з унікальною еволюційною долею, навіть тих видів, яким зараз ніщо не загрожує [4, 5]. Ця проблема не лежить цілком у площині внутрішньовидової систематики. Істотним для її вирішення є відповідь на питання про глибину та гнучкість еволюційних процесів, які привели до формування морфологічно та біологічно специфічних популяцій [4]. При цьому може бути поставлене питання, чи є популяційні системи, які нас цікавлять, генетично самостійними елементами структури виду, чи їхня своєрідність є проявом адаптивного та модифікаційного поліморфізму в рамках моделей кількісної генетики? Інший бік питання пов'язаний з різними еволюційними можливостями популяцій, особливо у зв'язку з проблемою антропогенного формоутворення [6], спричиненою, зокрема, техногенними змінами клімату, фрагментацією та знищенням відповідних біотопів, придатних для життя тих чи інших видів, вимушеним переселенням тощо.

Цілком очевидним є те, що вирішення означених проблем стикається із значними труднощами як через багатоскладність природних процесів та їхніх компонентів, так і через методичні перешкоди. Проте певною мірою вони можуть бути подолані вибором та зосередженням на вивченні модельних об'єктів (видів та окремих

популяцій) та явищ, які можуть виявитися зручними для вирішення питань мінливості, мікроеволюції, розробки низки інших проблем, пов'язаних з популяційним дослідженням видів у природі. Так, зокрема, певний інтерес у цьому контексті складає явище розселення організмів, особливо у випадку нестабільного середовища, та пов'язаних з цим явищем морфологічними перетвореннями та змінами. Яскравим прикладом останнього можна назвати редукцію крил у комах. У більшості рядів комах є види, які втратили здатність до польоту (їх немає лише у *Ephemeroptera*, *Odonata* та *Megaloptera*). При цьому варіабельні екологічні умови відіграли, напевно, ключову роль у формуванні подібної ситуації [16]. У загальному, ізоляція та стабільність середовища ведуть до скорочення здатності організмів до розселення [10, 13, 14, 15]. За цих умов виникають дискретні морфи (яких відносно легко ідентифікувати) з редукованими крилами чи криловими м'язами, а часом крила зникають зовсім (аптеризм),

Криловий поліморфізм спостерігається серед напівводних клопів-водомірок (ряд *Hemiptera*, родина *Gerridae*). Більшість з понад 400 відомих науці видів водомірок мешкають в тропіках [7], населяючи поверхневу плівку прісноводних водойм та епіпелагіаль океану. У переважній більшості видів крил немає (розвинутий аптеризм), постійно крилаті види є досить рідкісними [8]. В Палеарктичній області клопи-водомірки у видовому відношенні представлені досить обмежено. В Україні, зокрема, зареєстровано 11 видів; імовірна наявність ще двох видів, які зустрічаються біля її кордонів. Серед них криловий поліморфізм є досить помітним явищем, яке проявляється у дискретній варіації довжини крила у різних популяціях. Дослідження, які були проведені у Фінляндії [13, 14, 15], показали, що ступінь брахіптерії корелює зі стабільністю біотопів, де перебувають відповідні види клопів-водомірок.

З огляду на викладене цікавим представляється проаналізувати явище крилового поліморфізму серед клопів-водомірок української фауни через з'ясування структури птеригоморфізму окремих видів та аналізу ступеня та характеру диференціації популяцій (чи окремих видів) на фоні різних зонально-кліматичних умов головних природних зон України, а саме Полісся, Лісостепу та Степу.

Інше цікаве питання стосується того, чи надає популяції (виду) певні життєві переваги та чи інша система поліморфізму (та особливо у порівнянні з мономорфізм). Звісно, що з пересиханням водойми крилаті особини будуть мати перевагу, оскільки можуть колонізувати інші придатні для оселення та виведення нащадків місця. Але така стратегія не дається даремно, бо витрачаються ресурси організму на

формування крилового апарату та відповідних м'язів, на енергію перельоту, пошуку, подолання ризиків тощо. З іншого боку, як показав мета-аналіз 22 публікацій, де порівнювалися коротко- та повнокрилі морфи комах (з різних таксономічних груп), перші характеризуються більшою плодючістю, раніше досягають статевої зрілості [11]. Можна припустити, що в конкретній ситуації еволюційно-генетичними механізмами досягаються певні компромісні варіанти птеригоморфізму, найвдаліші з яких мають, очевидно, бути представлені домінуючими (за чисельністю) видами (популяціями) у локальній фауні.

Матеріали та методи

Матеріалом для дослідження послужили польові збори клопів-вodomірок, зібраних протягом 1982-1985 та 2001-2005 рр. в 58 пунктах Донецької, Житомирської, Київської, Миколаївської, Харківської та Херсонської областей. Комах ловили за допомогою великого ентомологічного сачка (60x80 см), який запобігає їхній втечі. Пійманих клопів усипляли в морильці, куди додавали на ватці оцтово-етилловий ефір. Для довготривалого зберігання клопів клали у 70% етиловий спирт, який наливали у пеніцилінові флакончики; туди ж клали етикетку з відомостями про місце і час збору матеріалу. Кожний флакончик отримував індивідуальний порядковий номер. Всі дані про зібрану колекцію клопів-вodomірок занесені в електронну базу даних (виконана в пакеті *Excel*), яка містить 3504 записів про наступну інформацію: порядковий номер проби; вид; дату; зауваження стосовно біотопу, інші примітки; біорегіон: Полісся, Лісостеп, Степ; стать та птеригоморфний стан: крилатий, короткокрилий, безкрилий.

Птеригоморфний стан клопів визначали за [12], який розрізняє аптерів (*A*), мікроптерів (*Mi*), брахіптерів (*Br*), та макроптерів (*Ma*). У нашій роботі ми теж розрізняли аптерів (безкрилі особини, у яких немає жодних слідів крил), особини з недорозвиненими крилами, вершина яких помітно не досягає заднього краю VII сегмента черевця ми віднесли до короткокрилих (об'єднуючи таким чином мікроптерів та брахіптерів в одній групі), крилаті (тобто, повнокрилі) особини мають добре розвинені крила, вершина яких чітко сягає заднього краю VII сегмента черевця (група макроптерів).

Відмінності у кількісних співвідношеннях різних форм, частки тих чи інших морф та їхній зв'язок зі статтю перевірялися статистичними методами, зокрема за допомогою критерію χ^2 ($\alpha=0,05$).

З фізіологічної точки зору та здатності до розселення всіх клопів-вodomірок можна розділити на літаючих та нелітаючих. В першу

групу потрапляють крилаті (макроптери), в другу – безкрилі та короткокрилі особини.

Як вже згадувалось, крилаті літаючі та нелітаючі безкрилі та короткокрилі форми можуть відрізнятися один від одного низкою морфо-фізіологічних показників. Для перевірки цього питання ми порівняли за такими інтегральними параметрами, як довжина та маса тіла, крилатих та безкрилих форм *Gerris lacustris*, найпоширенішого виду клопів-водомірок в Україні. Матеріалом для цього послужили 69 особини, зібраних в приблизно в однаковий час з групи близько розташованих водойм у державному заказнику «Лісники» на південних околицях Києва. Отримані середні значення параметрів порівнювали по *t*-критерію ($\alpha=0,05$), а співвідношення довжини та маси тіла дослідили за допомогою алометричного рівняння: $W=a \times L^b$, де W – маса тіла, L – довжина тіла, a і b – коефіцієнти алометричного рівняння; останній, за умови ізометричних співвідношень, має дорівнювати 3. Для нашої мети цікаве порівняння коефіцієнтів b , бо більші його значення вказують на те, що за умови однакової довжини тіла, тварини в групі з таким показником швидшими темпами набирають масу. Для порівняння коефіцієнтів b користувалися *t*-критерієм ($\alpha=0,05$) та визначали їхню відмінність від 3.

В цій же місцевості (державний заказник «Лісники») та приблизно з тих же водойм збирали матеріал для з'ясування інших поставлених питань, зокрема характеру домінування видів в окремій локальній фауні (населенні). Для цього в один відносно короткий проміжок часу проводили рандомізований відбір групи, яка репрезентувала б всі види локальної фауни та співвідношення поміж ними по кількості особин. Для цього у місцевості попередньо встановлювали видовий склад клопів-водомірок, а потім комах збирали доти поки найрідкісніший серед них не був би представлений хоча б одним екземпляром. Ця робота проводилася двічі – у 1984 та 2002 рр.; загалом було зібрано 334 екземплярів (230 – у 1984 р. та 104 – у 2004 р.).

Проводилося моделювання розподілу чисельностей окремих видів клопів-водомірок. Тестували чотири моделі, які засновані на різних припущеннях стосовно того, як розподіляються ресурси між видами (Мэгарран, 1992); відповідність емпіричних даних теоретично прогнозованим перевіряли за допомогою критерію χ^2 ($\alpha=0,05$). В координатах графіку ранг/чисельності розглядався характер птеригоморфізму окремих видів з метою виявлення найоптимальніших, як вже згадувалося, компромісних варіантів.

Результати та обговорення

Розподіл 8 зібраних видів клопів-водомерок по стану птеригоморфізму та біорегіонам показав, що є ми маємо дві групи видів – мономорфні та поліморфні. Перша представлена 3 видами, інша – 5.

До першої належать, насамперед, *Limnoporus rufoscutellatus*, найбільша за розмірами наша вітчизняна водомерка (довжина тіла до 17 мм), всі особини якої без винятку є крилатими. Практично крилатими є всі особини іншого виду – *Gerris thoracicus*; лише в одному випадку ми натрапили на особину з дещо недорозвиненими крилами, що складає менше 1%. Тому, за Фордом [9], цей вид можна вважати мономорфним. У третього мономорфного виду, *Aquarius najas*, всі особини, на відміну від попередніх, є безкрилими.

Співвідношення крилатих та короткокрилих особин (разом з безкрилими) серед поліморфних видів є різним, проте воно вкладається у певні схеми.

У *Aquarius palludum* та *Gerris lateralis* безкрилі та короткокрилі особини чисельно переважають над крилатими. Це співвідношення складає 3 : 1 і є незалежним від статі.

У іншого виду, *Gerris lacustris*, спостерігається зворотня картина: безкрилі та короткокрилі особини в природі чисельно поступаються крилатим і відповідне співвідношення складає 1:3; воно також, як у двох попередніх видів, є незалежним від статі.

У *Gerris argentatus* безкрилі та короткокрилі особини чисельно переважають над крилатими, проте це співвідношення, на відміну від трьох попередніх видів, є іншим: 2:1. Воно також є незалежним від статі.

Найскладнішу картину птеригоморфізму виявлено у *Gerris odontogaster*, у якого співвідношення різних морф у колі самців та самиць є різним. У цьому контексті цікаво відзначити, що саме у *Gerris odontogaster* (серед інших видів роду) у найбільшій мірі розвинутий статевий диморфізм, основна риса якого є поява на VII стерніті черевця пари зубчиків, які косо направлені вперед та мають значення при копуляції. У цього виду крилаті особини чисельно переважають над безкрилими та короткокрилими: у самців це співвідношення складає 5:1, а у самиць – 2:1.

В літературі зроблені різні припущення щодо генетичного визначення співвідношення різних варіантів птеригоморфізму у комах [11]. Одне з них базується на найпростішій генетичній моделі, яка вбачає, що птеригоморфізм визначається одним локусом з двома альтернативними алелями, причому макроптерія може бути як

домінантною ознакою, так і рецесивною. В згаданій публікації [11] показано, що у 22 випадках, коли були підстави робити генетично мотивовані висновки, можна було припустити наявність у 8 простого менделівського механізму регуляції птеригоморфізму. Можливо, що подібним чином регулюються птеригоморфізм у 3 з 5 зазначених вище поліморфних видів клопів-водомірок – *Aquarius palludum*, *Gerris lateralis* та *Gerris lacustris*.

Інша, складніша генетична модель визначення співвідношення різних варіантів птеригоморфізму передбачає полігенну регуляцію цього явища. При цьому значення мають різні порогові фактори, які зумовлюють його дискретний прояв. За цією схемою, очевидно, визначається співвідношення морф у *Gerris argentatus* та *Gerris odontogaster*, а у останнього це визначення ускладнюється ще тим, що воно пов'язане зі статтю особини.

По трьом основним біорегіонам України види клопів-водомірок поширені наступним чином: 5 видів (*Aquarius palludum*, *Gerris argentatus*, *Gerris lacustris*, *Gerris odontogaster* та *Gerris thoracicus* трапляються в усіх трьох; серед них 4 є поліморфними. 2 види трапляються тільки в двох біорегіонах: *Gerris lateralis* та *Limnoporus rufoscutellatus* відсутні у Степу; перший з них є поліморфним видом, інший – мономорфний. *Aquarius najas*, мономорфний вид, трапляється лише у Поліському біорегіоні. Навіть з формального аналізу розподілу видів клопів-водомірок по зазначеним біорегіонам (без урахування його кількісного аспекту) можна констатувати більшу поширеність поліморфних видів, порівняно з мономорфними.

Кількісний аналіз розподілу варіантів птеригоморфізму у поліморфних видів по основним біорегіонам виявив певну специфіку. У *Gerris odontogaster* частка короткокрилих особин (разом з безкрилими) всюди є майже однаковою і складає приблизно 30%. У двох інших видів, *Aquarius palludum* та *Gerris argentatus*, частка короткокрилих форм зростає у напрямку з півночі на південь. Ця тенденція в більшій мірі проявляється, якщо об'єднати всі поліморфні види. У такому разі частка короткокрилих (безкрилих) особин на Поліссі складає 26,9%, в Лісостепу – 43,1%, а в Степовому регіоні – 73,3%.

З огляду на світовий розподіл клопів-водомірок, більшість яких мешкає в тропічних районах, та на те, що аптеризм серед них переважає, можна припустити, що виявлені нами тенденції вкладаються у загальну закономірність. При цьому, очевидно, першорядне значення має температурний фактор, який на півночі та півдні України різниться (рахуючи середні температури липня) на

5°C. Разом з тим, треба зауважити, що у напрямку з півночі на південь паралельно скорочується кількість опадів – від 480-690 мм на півночі, до 370-465 мм на півдні [1]. Це, у сукупності з більш високою температурою, має на півдні скорочувати вік багатьом дрібним водоймам, що є катастрофою для нелітаючих водомірок, проте, напевно, теплі умови півдня компенсують ці втрати за рахунок швидкого росту аптерів на тих водоймах, які є перманентними чи існують досить (з точки зору життєвих циклів клопів) тривалий час.

Про певні переваги аптерів над іншими морфами свідчать морфометричні дані. Так, безкрилі особини *Gerris lacustris* мають у середньому більшу довжину тіла: безкрилі самиці мають 10,26±0,14 мм проти 9,73±0,09 мм у крилатих ($t=3,16$), а безкрилі самці – 9,29±0,07 мм проти 8,90±0,11 мм у крилатих ($t=3,01$). Виявлені і певні особливості алометричних співвідношень між масою та довжиною тіла у самців різних морф. У самиць ці особливості чітко не виявляються, очевидно, через велику частку статевих продуктів, яка у часі є дуже мінливою. У самців-аптерів алометричний показник (b) становить 2,8595±0,4154 і не відрізняється від теоретичного значення 3 ($t=0,33$). У крилатих самців цей показник становить 2,0558±0,2860 і є суттєво нижчим 3 ($t=3,29$). Це свідчить на користь аптерів, які спроможні швидшими темпами набирати масу.

Про переваги поліморфізму свідчить, на нашу думку, і результати вивчення характеру домінування видів в окремій локальній фауні. За матеріалами 1984 р. ранжований за чисельністю ряд (у нисхідному порядку) мав такий вигляд: *Gerris lacustris* → *Gerris lateralis* → *Gerris odontogaster* → *Gerris argentatus* → *Gerris thoracicus* → *Limnopus rufoscutellatus*.

У 2004 р. цей розподіл виглядав так: *Gerris lacustris* (вид зберіг свою першу позицію), *Gerris lateralis* та *Gerris odontogaster* помінялися позиціями і більш численним став останній, *Gerris argentatus* був відсутній, *Gerris thoracicus* та *Limnopus rufoscutellatus* залишилися на останніх позиціях.

Тестування різних моделей розподілу чисельностей видів показав, що у першому випадку приблизно ($\chi^2 = 14,93$, $d.f.=2$), а у другому – задовільно ($\chi^2 = 0,95$, $d.f.=2$), емпіричним даним відповідає геометрична модель, яка базується на гіпотезі максимального захоплення ніши [2]. Це означає, що поміж окремими видами клопів-водомірок відбувається у вищій мірі жорстка конкуренція. Хто ж її у цих конкретних умовах виграє?

Простий аналіз вказує на те, що *Gerris lacustris* є безперечним лідером; нагадаємо – це поліморфний вид, який реалізує стратегію «3

крилаті особини на 1 безкрилу», спираючись при цьому, напевне, на простий менделівський механізм її регуляції.

Наступний (за матеріалами 1984 р.) є *Gerris lateralis*, який реалізує стратегію, яка є абсолютно дзеркально-симетричним відображенням стратегії попереднього виду. Проте переваги такої стратегії не є безперечними. У 2004 р. позицію цього виду у домінантному ряду посів інший поліморфний вид – *Gerris odontogaster*, птеригоморфізм якого визначається більш складними генетичними механізмами.

Чисельності решти трьох видів у домінантному ряду (*Gerris argentatus*, *Gerris thoracicus* та *Limnoporus rufoscutellatus*) є помітно (практично на порядок) меншим за чисельності попередніх видів. Один з них є поліморфним (*Gerris argentatus*) і в матеріалі 2004 р. його немає. Інші два види в аспекті птеригоморфізму є мономорфними (всі особини крилаті).

Таким чином, аналізуючи характер домінування видів клопів-водомірок у локальній фауні можна припустити, що перемогу у конкурентній боротьбі отримують саме поліморфні види, а мономорфні її програють, тому є відносно рідкісними. Звичайно, такий висновок може торкатися лише конкретних умов, але, за певними застереженнями, може бути розповсюджений на всю європейську-сибірську фауну родини *Gerridae*. Так, зокрема, у всій Європі та півночі Азії *Limnoporus rufoscutellatus* вважається відносно рідкісним видом. В Ірландії, Великій Британії, Данії, Японії навіть пропонується цей вид занести до списків національних червоних книг; те саме може бути зроблено і в Україні. Інший вкрай рідкісний вид, *Gerris sphagnetorum*, відомий з Швеції, Фінляндії, Польщі, кількох місць в Росії, а в Україні лише з околиць Золотоноші [3], є мономорфний, всі особини якого, як правило, є безкрилими. З огляду на те, що цей вид тяжіє до сфагнових боліт, які у нас є реліктовими біотопами, а в Україні він перебуває на південній межі свого ареалу, його теж було б варто занести до національної Червоної книги.

З цього матеріалу можна зробити окремий висновок про багаторічну динаміку птеригоморфізму клопів-водомірок у дослідженій місцевості. Загалом кількісні характеристики крилового диморфізму за майже 20-річний період не зазнали значних змін. Єдиний виняток – *Gerris lateralis*; всі знайдені у 2004 р. особини були безкрилими, тоді як раніше тут знаходили до 22% крилатих. Не виключено, що це може бути наслідком потепління клімату і підвищення температури, що, виходячи з викладених вище міркувань, має сприяти формування популяцій, в яких переважатимуть аптери.

Висновки

Розподіл 8 зібраних в трьох основних біорегіонах України (Полісся, Лісостеп, Степ) видів клопів-водомерок по стану птеригоморфізму показує наявність двох груп – мономорфних видів (3) та поліморфних (5).

У мономорфних видів 2 представлені виключно повнокрилими формами, а 1 – безкрилими.

Співвідношення крилатих та короткокрилих особин (разом з безкрилими) серед поліморфних видів є різним, проте воно вкладається у певні схеми, одна з яких може базуватися на припущенні, що птеригоморфізм визначається одним локусом з двома альтернативними алелями, інша, складніша генетична модель визначення співвідношення різних варіантів птеригоморфізму, передбачає полігенну регуляцію цього явища.

Розподіл видів клопів-водомерок по зазначених біорегіонах виявляє більшу поширеність поліморфних видів, порівняно з мономорфними.

Кількісний аналіз розподілу варіантів птеригоморфізму у поліморфних видів по основним біорегіонах виявив, що частка короткокрилих форм зростає у напрямку з півночі на південь.

Про певні переваги аптерів над іншими морфами свідчать морфометричні дані: аптери мають більші розміри та швидшими темпами набирають масу.

Аналіз характеру домінування видів клопів-водомерок у локальній фауні дає підставу припустити, що перемогу у конкурентній боротьбі отримують поліморфні види, а мономорфні її програють, тому є відносно рідкісними.

Кількісні характеристики птеригоморфізму за майже 20-річний період не зазнали значних змін; як виняток *Gerris lateralis* – всі знайдені за останній період особини були безкрилими, тоді як раніше знаходили до 22% крилатих, що можливо є наслідком потепління клімату.

ЛІТЕРАТУРА

1. Заставний Ф.Д. Географія України. – Львів: Світ, 1994. – 472 с.
2. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. – М.: Мир, 1992. – 184 с.
3. Титар В.М. Рідкісні види комах оліготрофних болотяних ценозів // Рідкісні та зникаючі види комах і концепції Червоної книги України. Зб. наук. пр. – К., 2005. – С.110– 114.
4. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. – М.: Наука, 1980. – 278 с.

5. Яблоков А.В., Остроумов С.А. Уровни охраны живой природы.– М.: Наука, 1985. – 175 с.
6. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. – М.: Высшая школа, 2004. – 310 с.
7. Ячевский Т.Л. Hemiptera, семейство *Gerridae* // Определитель насекомых Европейской части СССР. – Москва: Наука, 1967. – Т.1.– С. 889–891.
8. Andersen N.M. Zoogeography and evolution of Pacific freshwater *Gerridae* (*Hemiptera*– *Heteroptera*) // Proc. 13th Int. Congr. Entomol. – Moscow, 1971. – Vol.1. – P. 469–470.
9. Ford E.B. Genetic polymorphism. – London: Faber & Faber, 1965. – 101 p.
10. Poisson R. L’apterisme chez les insectes // Rev. Scient. – 1946.– Vol.84.– P. 605–617.
11. Roff D.A. The evolution of wing dimorphism in insects // Evolution.– 1986.– Vol. 40, № 5. – P. 1009– 1020.
12. Vepsalainen K. The role of gradually changing daylength in determination of wing length, alary dimorphism and diapause in a *Gerris odontogaster* (Zett.) population (*Gerridae*, *Heteroptera*) in South Finland // Ann. Acad. Sci. Fennicae.– 1971.– Vol.183 (A IV). – P. 1– 25.
13. Vepsalainen K. The distribution and habitats of *Gerris* Fabr. species (*Heteroptera*, *Gerridae*) in Finland // Ann. Zool. Fenn. – 1973. – Vol. 10. – P. 419– 444.
14. Vepsalainen K. The life cycles and wing lengths of Finnish *Gerris* Fabr. species (*Heteroptera*, *Gerridae*) // Acta Zool. Fenn. – 1974. – Vol. 141.– P. 1– 73.
15. Vepsalainen K. Wing dimorphism and diapause in *Gerris*: determination and adaptive significance // Evolution of insect migration and diapause. – New York: Springer, 1978. – P. 218– 253.
16. Wagner D. L., Liebherr J. K. Flightlessness in insects // Trends in Ecology and Evolution. – 1992 – Vol. 7. – P. 216– 220.

В.М. Титар

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ПТЕРИГОМОРФИЗМА У КЛОПОВ-ВОДОМЕРОК (HETEROPTERA: GERRIDAE)

Ключевые слова: клопы-водомерки, *Gerridae*, птеригоморфизм, фауна Украины

Изучен крыловой полиморфизм (т.е. птеригоморфизм) у клопов-водомерок (*Gerridae*) основных природных зон Украины (Полесье, Лесостепь, Степь). В целом изучено 334 особей (230 в 1984 и 104 в 2004 г.). Из восьми обнаруженных видов 3 (*Limnporus rufoscutellatus*, *Gerris thoracicus*, *Aquarius najas*) являются моно-, а 5 (*Aquarius palludum*, *Gerris lateralis*, *Gerris lacustris*, *Gerris argentatus*, *Gerris odontogaster*) – полиморфными. Среди первых *Limnporus rufoscutellatus* и *Gerris thoracicus* являются полнокрылыми, тогда как особи *Aquarius najas* почти всегда бескрылые. Полиморфные виды более распространены в различных природных зонах Украины, чем мономорфные, а количество аптеров увеличивается при продвижении с севера на юг. Аптеры (вместе с брахиоперами) имеют определенные преимущества перед полнокрылыми особями своего вида: у них больший размер тела и они быстрее набирают вес. Относительно обилие водомерок в локальном местообитании удовлетворительно описывается геометрической моделью разделения ниши, что указывает на напряженную конкуренцию между сосуществующими видами за наличные ресурсы. Картина

доминирования показывает, что полиморфные виды почти всегда являются победителями в конкурентной борьбе, а мономорфные ее проигрывают, поэтому, возможно, встречаются реже. Так, например, водомерок *Limnopus rufoscutellatus* предлагают в ряде случаев (в частности, в Великобритании, Ирландии, Дании) занести в национальные списки «красных» книг. В Украине в сходном положении находится *Gerris sphagnetorum*, редкий мономорфный вид, встречающийся на сфагновых болотах. В целом, за период с 1984 по 2004 г., структура пteryгоморфизма остается стабильной. Исключение может составить популяция *Gerris lateralis* в окрестностях Киева: в последнее время все особи представлены здесь аптерами, тогда как в 1984 г. крылатые особи составляли 22% популяции. Возможно, что наблюдаемое явление является следствием потепления климата.

V.M. Tytar

MANY-YEAR DYNAMICS OF PTERYGOMORPHISM IN POND-SKATERS (HETEROPTERA: GERRIDAE)

Key words: pond-skaters, , Gerridae, pterygomorphism, Ukraine, fauna

The study focuses on wing polymorphism (i.e. pterygomorphism) of pond-skaters (*Gerridae*) in the main biozones of Ukraine (Forest, Forest-Steppe and Steppe). A total of 334 specimens have been examined (230 in 1984 and 104 in 2004). Out of 8 collected species, three (*Limnopus rufoscutellatus*, *Gerris thoracicus*, *Aquarius najas*) are monomorphic, and five (*Aquarius palludum*, *Gerris lateralis*, *Gerris lacustris*, *Gerris argentatus*, *Gerris odontogaster*) are polymorphic. Among the monomorphic species, *Limnopus rufoscutellatus* and *Gerris thoracicus* are winged, whereas *Aquarius najas* are almost totally apterous. Geographically, polymorphic species are more widely spread than monomorphic ones. A quantitative evaluation of the distribution shows that the portion of brachypters increases from north (the Forest Biozone) to south (Steppe Biozone). Apters (together with brachypters) have certain advantages over conspecific winged individuals: they are of a larger size and gain weight faster. The abundance of gerrids in a local community can be fairly well described by a geometrical model of niche sharing, implying fierce competition between species for resources. The pattern of dominance provides evidence that polymorphic species are far more often winners in this struggle, whereas monomorphic species are losers, and hence they are more scarce. It would be wise to include the latter (for instance, *Limnopus rufoscutellatus*) into The Red Data Book (as in the UK, Ireland, Denmark etc.). In Ukraine, *Gerris sphagnetorum*, a rare monomorphic species found only in peat-dominated habitats, deserves a similar approach. Throughout 1984-2004, the structure of pterygomorphism remained stable. However, *Gerris lateralis* is represented now only by apterous individuals, whereas 20 years ago there were 22% of winged pond-skaters. This phenomenon may be the consequence of climate warming.