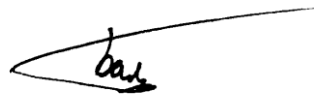


НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ІМ. І.І. ШМАЛЬГАУЗЕНА



БАЛАШОВ Ігор Олександрович

УДК 594.3

**НАЗЕМНІ МОЛЮСКИ СХІДНОЄВРОПЕЙСЬКОЇ РІВНИНИ ТА
КРИМСЬКИХ ГІР: СИСТЕМАТИКА, ЕВОЛЮЦІЯ, ФАУНОГЕНЕЗ**

03.00.08 – зоологія

Реферат
дисертації на здобуття наукового ступеня
доктора біологічних наук

Київ – 2025

Дисертацією є рукопис

Робота виконана у Відділі фауни та систематики безхребетних
Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України, м. Київ.

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор
Житова Олена Петрівна
Поліський національний університет,
професор кафедри лісівництва,
лісових культур та таксації лісу

доктор біологічних наук, професор
Капрусь Ігор Ярославович
Львівський національний університет,
професор кафедри екології

доктор біологічних наук, доцент
Уваєва Олена Іванівна
Державний університет «Житомирська політехніка»,
професор кафедри екології

Захист відбудеться 3 жовтня 2025 р. об 11⁰⁰ годині на засіданні
спеціалізованої вченої ради Д 26.153.01 Інституту зоології ім.
І.І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01030, м. Київ, вул. Богдана
Хмельницького, 15

З дисертацією можна ознайомитись у науковій бібліотеці Інституту зоології
ім. І.І. Шмальгаузена НАН України (м. Київ, вул. Б. Хмельницького, 15)

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради
кандидат біологічних наук

Ю.К. Куцоконь

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми дисертації. Наземні молюски – екологічна група тварин, яка об'єднує усіх молюсків-мешканців суходолу. Ця група включає близько 35 тисяч сучасних видів, які належать до 8 рядів класу *Gastropoda*, що переважно не є близькоспорідненими. Молюски колонізували суходіл щонайменше 6 разів незалежно в еволюційно окремих групах. При цьому найчисельнішою та найрізноманітнішою групою наземних молюсків, особливо у помірних широтах, є ряд *Stylommatophora*. Наземні молюски поширені майже всесвітньо, за виключенням Антарктиди та деяких островів, населяючи різноманітні екосистеми від напівпустель і тундри до боліт і тропічних лісів. Наземним молюскам притаманний високий ступінь ендемізму, їх низька мобільність сприяє відносно швидкому видоутворенню після ізоляції популяцій, внаслідок чого на багатьох віддалених островах частка ендеміків серед нативної наземної малакофауни наближається до 100%, так само всі гірські системи у теплих широтах мають значну кількість ендемічних видів цієї групи. У багатьох екосистемах наземні молюски є досить чисельними організмами, що відіграють значну роль у переробці органіки, а також слугують їжею для багатьох інших тварин. Наземні молюски є проміжними хазяями багатьох видів гельмінтів, зокрема паразитів людини і свійських тварин. Деякі види використовуються в їжу людиною та утримуються як домашні улюбленці. Особливості біології наземних молюсків роблять їх оптимальними модельними об'єктами в багатьох напрямках досліджень. Водночас, значною мірою через обмежені можливості до дисперсії, наземні молюски є однією з найбільш вразливих груп живих істот, щонайменше 803 види цієї групи повністю вимерли протягом останніх століть, що становить майже половину (48%) всіх зареєстрованих випадків вимирань видів з 1500 року і 2% від загальної кількості сучасних видів наземних молюсків (Cameron, 2016; Cowie et al., 2017). Зазначені особливості наземних молюсків роблять цю групу однією з пріоритетних для вивчення серед безхребетних тварин.

Наземні молюски Східноєвропейської рівнини та Кримських гір вивчалися низкою дослідників ще з першої половини XIX століття (Krynicky, 1833, 1836; Kaleniczenko, 1851; Clessin, 1875, 1880, 1881, 1883; Retowski, 1883, 1887; Bąkowski, Łomnicki, 1891; Lindholm, 1901, 1902, 1908, 1910, 1926; Rosen, 1903, 1907, 1911, 1925; Пузанов, 1925, 1926, 1927; Полянський, 1932; Гитилис, 1959; Здун, 1960, 1988; Корнюшин, 1980, 1986, 1988; Крамаренко, Попов, 1993; Крамаренко, 1997, 1998, 2006, 2009; Sysoev, Schileyko, 2009 тощо), а особливо великий внесок у загальне вивчення цієї групи тут зробили О.О. Байдашніков (Байдашников, 1985а, б, 1988, 1989, 1990а, б, 1991, 1992, 1993, 1996, 2002 та ін.) та Н.В. Гураль-Сверлова (Сверлова, 2000, 2004, 2006, 2008; Сверлова и др., 2000, 2006; Гураль-Сверлова, Гураль, 2009, 2010, 2011, 2012, 2015, 2020; Гураль-Сверлова, 2010, 2012, 2018; Гураль-Сверлова и др., 2012, 2018 та ін.). Однак, до проведення досліджень покладених в основу цієї дисертації, багато аспектів вивчення наземних молюсків Східноєвропейської рівнини та Кримських гір залишалися вкрай неповними або потребуючими узагальнень чи переглядів. Зокрема для низки областей майже не існувало ві-

домостей про видовий склад наземних молюсків, не кажучи про характер їх просторового розподілу, декілька груп видів потребували таксономічних ревізій. Детальні описи просторового і зокрема біотопічного розподілу наземних молюсків існували лише для окремих територій (Байдашников, 1985, 1988, 1992; Корнюшин, 1988) і потребували узагальнень, так само як і формування наземної малакофауни детально аналізувалося лише для окремих територій чи груп видів (Пузанов, 1927; Riedel, 1967; Байдашников, 1985, 1990б, 1991, 1992, 1996), що в деяких випадках вже застаріло зважаючи на зміни в уявленні про таксономію та філогенетику молюсків.

Зазначені білі плями у знаннях про наземних молюсків Східноєвропейської рівнини та Кримських гір, разом з важливістю цієї групи, зумовлюють значну актуальність роботи за темою даної дисертації.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Робота виконана у Відділі фауни та систематики безхребетних Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України в рамках науково-дослідних тем: «Різноманіття, систематика, та екологія основних груп безхребетних тварин фауни України», номер держреєстрації 0109U001207; «Таксономія, філогенія, стан популяцій основних груп безхребетних тварин фауни України та суміжних територій», номер держреєстрації 0114U000100; «Ключові групи безхребетних тварин України та суміжних територій: фауна, систематика, зоогеографія, стан популяцій і охорона», номер держреєстрації 0119U000007; «Безхребетні тварини України як складова світової фауни: систематика, філогенія, зоогеографія, еволюційна екологія та збереження природного різноманіття», номер держреєстрації 0124U000086.

Мета і завдання дослідження. Метою роботи було встановити особливості формування наземної малакофауни Східноєвропейської рівнини та Кримських гір. Для досягнення зазначеної мети були поставлені наступні завдання:

1. Здійснити критичний аналіз таксономічного складу наземної малакофауни Східноєвропейської рівнини та Кримських гір, впорядкувати систему цієї групи.
2. Розглянути походження та еволюцію наземних молюсків Східноєвропейської рівнини та Кримських гір.
3. Класифікувати ареали наземних молюсків Східноєвропейської рівнини та Кримських гір.
4. Реконструювати шляхи історичного формування та еволюції нативної наземної малакофауни Східноєвропейської рівнини та Кримських гір.
5. Оцінити роль сучасних інвазій наземних молюсків у формуванні малакофауни Східноєвропейської рівнини та Кримських гір.

Об'єкт дослідження – наземні молюски Східноєвропейської рівнини та Кримських гір.

Предмет дослідження – таксономічний склад, еволюційні, філогенетичні та зоогеографічні особливості наземних молюсків Східноєвропейської рівнини та Кримських гір.

Методи дослідження – стандартні методи збору, обробки та визначення наземних молюсків, методи екстракції ДНК, методи ПЛР, методи статистичної обробки даних, методи ГІС.

Наукова новизна роботи. Вперше проведено комплексний аналіз наземної малакофауни Східноєвропейської рівнини та Кримських гір та її еволюції. Запропоновано модифіковану систему ряду Stylommatophora та гіпотезу походження цієї групи в другій половині крейдового періоду на основі матеріалів з бурштинів крейдового періоду. Проведено ревізії низки груп, описані 3 нових роди, 3 підроди, 9 нових для науки видів і 2 підвиди наземних молюсків, в той же час 2 родових і 10 видових назв зведені у синоніми, декілька видів перенесені в інші роди, в одному випадку в рід іншого підкласу. Вперше проаналізовано філогеографію молюсків родів *Helicopsis* і *Helix* східної Європи із залученням молекулярно-генетичних методів. Вперше доведено, що у східній Європі є лише 3 види роду *Helicopsis* (а не до 10 як вважалося раніше), вперше встановлене їхнє окреме походження з Кримських гір, Паннонської рівнини та півночі Балкан. Вперше показано, що північнопонтійський *Helix albescens* є видом кримського походження і заселив південь Східноєвропейської рівнини та Кавказ відносно нещодавно. Вперше доведено, що *Helix lucorum* є інвазійним видом в Україні, походить з Анатолії та Закавказзя. Доведено, що популяції, які розглядалися як «*Pupilla bigranata*» в Україні належать до *P. triplicata*. Для багатьох видів наземних молюсків задокументовані численні нові випадки розширення ареалів у східній Європі. На прикладі інвазії молюска *Brephulopsis cylindrica* у заповідні степи Подільських товтр, вперше доведене витіснення інвазивним видом молюсків аборигенних видів, які мають подібні екологічні особливості.

Теоретичне і практичне значення. Отримані результати поглиблюють розуміння походження та історичного формування сучасного біорізноманіття східної Європи. Окрім академічного значення, представлені результати також є науковою основою для розробки методів боротьби зі шкідливими молюсками та проміжними хазяями гельмінтів, а також для розробки наукових засад і методів охорони наземних молюсків, зокрема для ведення Червоної книги України.

Особистий внесок здобувача. Дисертаційна робота є самостійним науковим дослідженням здобувача. В її основу покладені власні польові дослідження, а також особисте опрацювання наукових колекцій декількох установ. Дослідження основного матеріалу проводилося здобувачем самостійно у Відділі фауни та систематики безхребетних Інституту зоології НАН України. Молекулярно-генетичні лабораторні дослідження також проведені здобувачем особисто (лише для видів *Helix* ця частина роботи виконана співавтором), зокрема виділена ДНК з молюсків, проведено ПЛР (в тому числі для AFLP) і гель-електрофорез (у молекулярно-генетичній лабораторії Зоологічного музею Гамбурзького університету, Німеччина). Загальна концепція, структура, встановлення задач і пошук шляхів для їх вирішення, вибір основних методик, інтерпретація одержаних результатів, наукова новизна та одержані висновки належать автору.

Апробація роботи. Результати досліджень за темою дисертації були представлені на IV, V і VII міжнародних науково-практичних конференціях «Молюски: результати, проблеми і перспективи досліджень» (Житомир, 2012, 2016, 2024), на двох конференціях молодих вчених Інституту зоології НАН України (Київ, 2015, 2018), Всеукраїнській науково-практичній конференції «Заповідна справа у Степовій зоні України» (Урзуф, 2017), на Ukrainian Rufford Small Grants Conference “From Monitoring To Implementation” (Харків, 2018) та всеукраїнській науково-практичній конференції «Сучасні підходи до оцінки та збереження біорізноманіття в об’єктах природно-заповідного фонду» (Черкаси, 2023). Дві монографії, покладені в основу дисертації, нагороджені Премією НАН України ім. І.І. Шмальгаузена (2020).

Публікації. Загалом опубліковано близько 100 робіт, зокрема понад 80 після захисту кандидатської дисертації (2011). У списку публікацій в дисертації наведені найважливіші 40 праць, в яких викладено основні результати дисертації, зокрема 2 монографії та 38 статей, з яких 20 індексовані у Scopus. Загальні наукометричні показники: індекс Гірша 9 у Scopus (155 цитувань) і 18 у Google Scholar (1143 цитування).

Структура та обсяг дисертації. Дисертація складається із вступу, 6 розділів, висновків, списку літератури та двох додатків. Загальний об’єм дисертації 328 сторінок, з них 181 сторінку займає основний текст і 147 сторінок займають додатки та список використаних джерел. Робота проілюстрована 5 таблицями та 21 оригінальним рисунком у тексті дисертації, а також 165 оригінальними рисунками у додатку. Список літератури включає 626 джерел (346 кирилицею та 280 латиницею).

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

РОЗДІЛ 1. ІСТОРІЯ ВИВЧЕННЯ

У розділі оглянуто літературу щодо сучасних і викопних наземних молюсків Східноєвропейської рівнини та Кримських гір починаючи з початку XIX століття. Особливу увагу приділено нечисленным працям, де обговорюються питання походження та формування наземної малакофауни регіону.

Показано, що хоча загальний видовий склад наземних молюсків Східноєвропейської рівнини та Кримських гір вивчений імовірно досить повно, а деякі особливості біології наземних молюсків вивчалися тут дуже ретельно, для багатьох територій дані є вкрай неповними, а формування наземної малакофауни цієї території майже не обговорювалося. Також відсутні і узагальнення щодо формування наземної малакофауни Східноєвропейської рівнини та Кримських гір.

РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ

Територія дослідження. В якості території дослідження були обрані Східноєвропейська рівнина та Кримські гори.

Матеріал. Опрацьовані матеріали усіх 189 видів наземних молюсків території дослідження, а також ще 24 видів, що зустрічаються лише у приле-

глій частині Карпат. Опрацьовано близько 800 тисяч екземплярів у власних зборах або колекціях України, РФ (2009) та Німеччини (ІЗ, ДПМ, ННПМ, Зоомузей ОНУ, ЗІН РАН, Зоомузей МДУ, Зоомузей Гамбурзького ун-ту).

Особисто зібрані 164 види наземних молюсків з території дослідження та з прилеглої частини Карпат, близько 90 тисяч екземплярів, протягом понад 22 місяців експедиційних досліджень (2003-2024).

Методи. Виділялася ДНК, проводилася ПЛР і секвенувалися ділянки 16S рДНК, 12S рДНК, *cox1* (COI), ITS2, 5.8S рДНК і 28S рДНК для побудови філогенетичних дерев наземних молюсків родів *Helicopsis*, *Helix* і *Pupilla*.

Отримано дані поліморфізму довжини ампліфікованих фрагментів (AFLP) для молюсків роду *Helicopsis* (77 екземплярів з 47 популяцій).

Статистична обробка і візуалізація даних здійснювалася у MrBayes 3.2.6, MEGA X (10), Structure 2.3.4, SplitsTree4 4.13.1, SumTrees 3.3.1, Garli 2.1, PartitionFinder 2.1.1, DnaSP 6.12, R, Statistica 7, PAST 1.79 тощо. Обробка і візуалізація ГС-даних здійснювалася у QGIS 3.22.13.

РОЗДІЛ 3. СИСТЕМАТИКА

У розділі викладено критичний огляд системи та таксономічного складу наземних молюсків Східноєвропейської рівнини та Кримських гір. В основу дисертації покладено власні таксономічні праці, де проведено ревізію даної групи. Детальні описи кожного таксону (включаючи надвидові) опубліковані в монографії серії «Фауна України» (Балашов, 2016а).

Загалом 189 видів наземних молюсків поширені на Східноєвропейській рівнині (166 видів) та в Кримських горах (98 видів), з яких щонайменше 24 види є чужорідними для цих територій. Зазначені 189 видів належать до 96 родів із 36 родин 4 рядів класу *Gastropoda*, що представляють окремі еволюційні групи молюсків, які колонізували суходіл незалежно – ряди *Littorinimorpha* (1 вид), *Architaenioglossa* (2 види), *Ellobiida* (2 види) та *Stylommatophora* (184 види).

Запропонована (Балашов, 2016а) модифікована система підрядів та інфрарядів *Stylommatophora* і філогенетична гіпотеза походження цих груп, що у дисертації розглянуто з подальшими уточненнями враховуючи результати молекулярно-генетичних досліджень останніх років.

Ряд *Stylommatophora* – добре виокремлена група, яка була виділена ще в XIX столітті, є загальноприйнятою, її монофілетичність підтверджується молекулярно-генетичними методами (Wade et al., 2006). Різні автори розглядали і частково продовжують розглядати *Stylommatophora* в ранзі надряду, ряду, підряду або інфраряду. В монографії (Балашов, 2016а), на основі опублікованих молекулярно-генетичних даних (Wade et al., 2006 і подальші праці), було запропоновано відновити для таксону *Stylommatophora* ранг ряду і розглядати його в якості основної монофілетичної групи, що охоплює цю гілку еволюції черевоногих на суходолі. На той час в західній літературі *Stylommatophora* розглядалися здебільшого як інфраряд або просто як клад (Bouchet, Rocroi, 2005), а в радянській і пострадянській літературі в подібному значенні протягом попередніх десятиріч використовувався ряд *Geophila*. Згодом *Sty-*

lommatorphora в ранзі ряду також було прийнято в найбільш загальноприйнятій на даний час класифікації черевоногих молюсків Буше і співавторів (Bouchet et al., 2017).

На основі матеріалів з території дослідження описані новий рід, 2 підроди, новий для науки вид і два підвиди, в той же час 10 видових назв зведені у синоніми. З інших регіонів описані ще 2 нових роди і 8 нових для науки видів наземних молюсків.

Зокрема з Кримських гір описано один новий для науки вид нового мнотипного роду, *Taurinelluska babugana* Balashov, 2014 (Pristilomatidae), поширений на масивах Бабуган, Чатир-Даг і Демерджі. Це є досить непересічним, адже нових для науки родів наземних молюсків у Європі з початку ХХ століття було відкрито дуже мало. Попередні дослідники також знаходили *T. babugana* протягом щонайменше 100 років, але, оскільки анатомія не була вивчена, його приймали за кавказький вид з іншої родини, що є схожим за будовою черепашки. Статуси цих виду і роду наразі є загальновизнаними.

У результаті проведеної ревізії роду *Helicopsis* з застосуванням молекулярно-генетичних методів (Balashov et al., 2020) запропоновано нову систему роду з 8 видами замість понад 20 як приймалося до цього, при чому повністю змінено розуміння двох видів.

Проведене молекулярно-генетичне дослідження роду *Pupilla* (Balashov et al., 2019) встановило, що такого виду, як *P. bigranata*, не існує, а цю назву використовували для деяких морфологічних форм *P. triplicata* (у східній Європі) та *P. muscorum* (у центральній і західній Європі). При цьому оскільки типових екземплярів *P. bigranata* не існує, а типові місцезнаходження не було зазначене, то з'ясувати до якого саме виду належав першоопис *P. bigranata* не є можливим, тоді як встановлення неотипу тільки для створення синонімії з одним з двох видів є не виправданим (стаття 75.3 МКЗН), і, відповідно, ця назва є «nomen dubium» і в той же час *P. bigranata* auct. (у розумінні різних авторів) є суб'єктивним синонімом одночасно *P. triplicata* та *P. muscorum*.

Значна увага приділялася науковій номенклатурі наземних молюсків, зокрема щодо вирішення проблем з назвами конкретних видів молюсків було опубліковано 5 статей у «The Bulletin of Zoological Nomenclature», офіційному журналі Міжнародної комісії з зоологічної номенклатури (Balashov, Welter-Schultes, 2013, 2015; Balashov, 2013, 2014, 2018).

РОЗДІЛ 4. ПОХОДЖЕННЯ ТА ЕВОЛЮЦІЯ

У розділі розглянуто походження та еволюцію ряду Stylommatophora загалом, а також родів наземних молюсків, що поширені на території дослідження. Оскільки це різноманітна неоднорідна група, деяким родам приділено більшу увагу, зокрема з застосуванням молекулярно-філогенетичних методів.

Запропоновано гіпотезу походження ряду Stylommatophora у пізньому крейдовому періоді (Balashov, 2020), що узгоджується з існуючими молекулярно-генетичними даними (Dinapoli & Klussmann-Kolb, 2010). Існуючі пале-

онтологічні матеріали наземних молюсків, що є давнішими за пізній крейдовий період, нечисленні та переважно представлені лише ядрами черепашок, які дозволяють робити лише приблизні припущення щодо систематичної приналежності цих видів. В той же час, різним не спорідненим групам наземних молюсків, які колонізували суходіл незалежно, притаманні конвергенції в будові черепашки через незалежне пристосування до одних і тих самих ніш на суходолі, що в багатьох випадках робить їх надзвичайно подібними за загальною будовою навіть в різних підкласах черевоногих молюсків. Найбільш відомі наземні групи молюсків, особливо в Європі, належать до ряду *Stylommatophora*, тому часто палеонтологічні знахідки описувалися в цьому ряді без урахування існування інших груп наземних молюсків, що в багатьох випадках було доведено як помилкове, зокрема для деяких видів і в моїх працях (Balashov, 2021). Багаточисельні знахідки у бурштинах крейдового періоду з М'янми, починаючи з 2018 року, зокрема і мої матеріали (Balashov, 2020, 2021; Balashov et al., 2020, 2021), надали значну кількість набагато більш збережених екземплярів наземних молюсків, ніж будь-які інші, що були до того відомі з мезозою і палеозою. Стан цих молюсків дозволяє значно точніше інтерпретувати їх систематичне положення. Зокрема мною, наряду з описанням низки нових таксонів і більшою частиною на основі оригінальних матеріалів, проведено огляд усіх понад 250 відомих екземплярів молюсків знайдених у бірманських бурштинах, і показано що серед них відсутні представники *Stylommatophora*, натомість всі суто наземні молюски тут належать до надродини *Cyclophoroidea*, що представляє інший підклас черевоногих ніж *Stylommatophora* (Balashov, 2020, 2021). Велике морфологічне і таксономічне різноманіття серед представників *Cyclophoroidea* у бірманських бурштинах показує значну диверсифікацію та пристосування до різноманітних ніш в цій групі станом на початок пізнього крейдового періоду. Натомість представники ряду *Stylommatophora* домінують серед наземних молюсків у всіх покладах починаючи з палеоцену, а також у всіх сучасних екосистемах. Це свідчить про те, що принаймні диверсифікація молюсків ряду *Stylommatophora* відбулася у пізньому крейдовому періоді, тоді як притаманні для них ніші займали представники надродини *Cyclophoroidea*, що через подібність зайнятих умов існування часто мали дуже подібну черепашку до виниклих в подальшому молюсків ряду *Stylommatophora* (Balashov, 2020).

Серед розглянутих у розділі родів найбільшу увагу приділено роду *Helicopsis*. Проведений молекулярно-філогенетичний аналіз степових молюсків цього роду (рис. 1) доводить, що у східній Європі поширені не 8 видів роду, як переважно вважалося, а 3 види, причому два з них – не ті що приймалися класично. У Криму, в Східній Україні та в прилеглих частинах Росії поширений дуже мінливий *H. filimargo* кримського походження, що розглядався як 6-7 видів. Здебільшого в степах правобережної України, в Молдові, Румунії та в окремих місцезнаходженнях Східної України та прилеглих частин Росії поширений *H. lunulata*. Також одне місцезнаходження *H. lunulata* виявлене у Німеччині, де він імовірно є чужорідним. Цей вид не розглядався раніше в представленому розумінні, більшість популяцій цього виду відносили до

центральноєвропейського *H. striata*, в той час як окремі популяції з моллюсками відносно великих розмірів розглядалися як окремий вид, *H. instabilis*. Було встановлено, що форми, які в східній Європі відносили до *H. striata* та *H. instabilis* є одним видом, старшою придатною назвою для якого є *H. lunulata*, що раніше розглядалася як синонім *H. striata*. Походження *H. lunulata* імовірно пов'язане з північчю Балканського півострова. В східній Європі лише на півдні Середньоруської височини у декількох місцезнаходженнях у Білгородській області Росії поширений *H. hungarica*, чий основний ареал знаходиться в центральній Європі у степах Паннонської рівнини. Справжнього *H. striata* в східній Європі немає, в результаті проведеного дослідження встановлено, що ареал цього виду обмежений центральною Європою, що зокрема змінює глобальний природоохоронний статус цього виду.

В результаті проведеного молекулярно-генетичного дослідження (рис. 1) також уточнені філогенетичні зв'язки та склад підродини Helicellinae та триби Helicopsini. Низка видів, що розглядалися як *Helicopsis*, виявилися представниками інших окремих родів. Після проведеного дослідження лише 8 видів можуть бути віднесені до роду *Helicopsis* загалом (замість понад 20).

В межах *H. filimargo* виділяється два генетичних клади (рис. 1), які диференційовані географічно: клад А поширений у південно-західній частині Криму від західного узбережжя у м. Севастополь до гірського масиву Бабуган у центральній частині Кримських гір, тоді як клад В охоплює всю іншу частину ареалу *H. filimargo* від східної частини Кримських гір і від їх північно-західних передгір'їв до Середньоруської височини. Причому в двох популяціях в північних передгір'ях західної частини Кримських гір, на межі поширення цих кладів, були присутні представники обох кладів, що свідчить про їх вільне схрещування. Морфологічно ці два клади не диференціюються, хоча для кладу А притаманна більша міжпопуляційна мінливість черепашки, зокрема деякі форми з екстремально вираженими кілем і скульптурою поверхні, що імовірно є пристосуванням до скелястих гірських оселищ.

Для встановлення можливого таксономічного статусу кладів А і В *H. filimargo* (рис. 1), та для виявлення інших можливих таксонів, було проаналізовано поліморфізм довжини ампліфікованих фрагментів (AFLP) ДНК у *H. filimargo* та *H. lunulata* (рис. 2). Цей метод вважається особливо надійним для диференціації близьких видів і був успішно використаний в низці випадків для делімінації великих комплексів близьких видів у надродині Helicoidea, зокрема для інших родів підродини Helicellinae (Sauer, Hausdorf, 2010, 2012; Neiber, Hausdorf, 2015 тощо). Однак у випадку з дослідженими видами *Helicopsis*, мінливість виявилася незначною і такою, що не має географічних чи морфологічних патернів. Дані AFLP лише частково підтвердили розділення *H. filimargo* на клади А і В (рис. 1), що свідчить тільки про найбільш ранні етапи видоутворення, чого недостатньо для виділення окремих підвидів, особливо при відсутності морфологічних відмінностей.

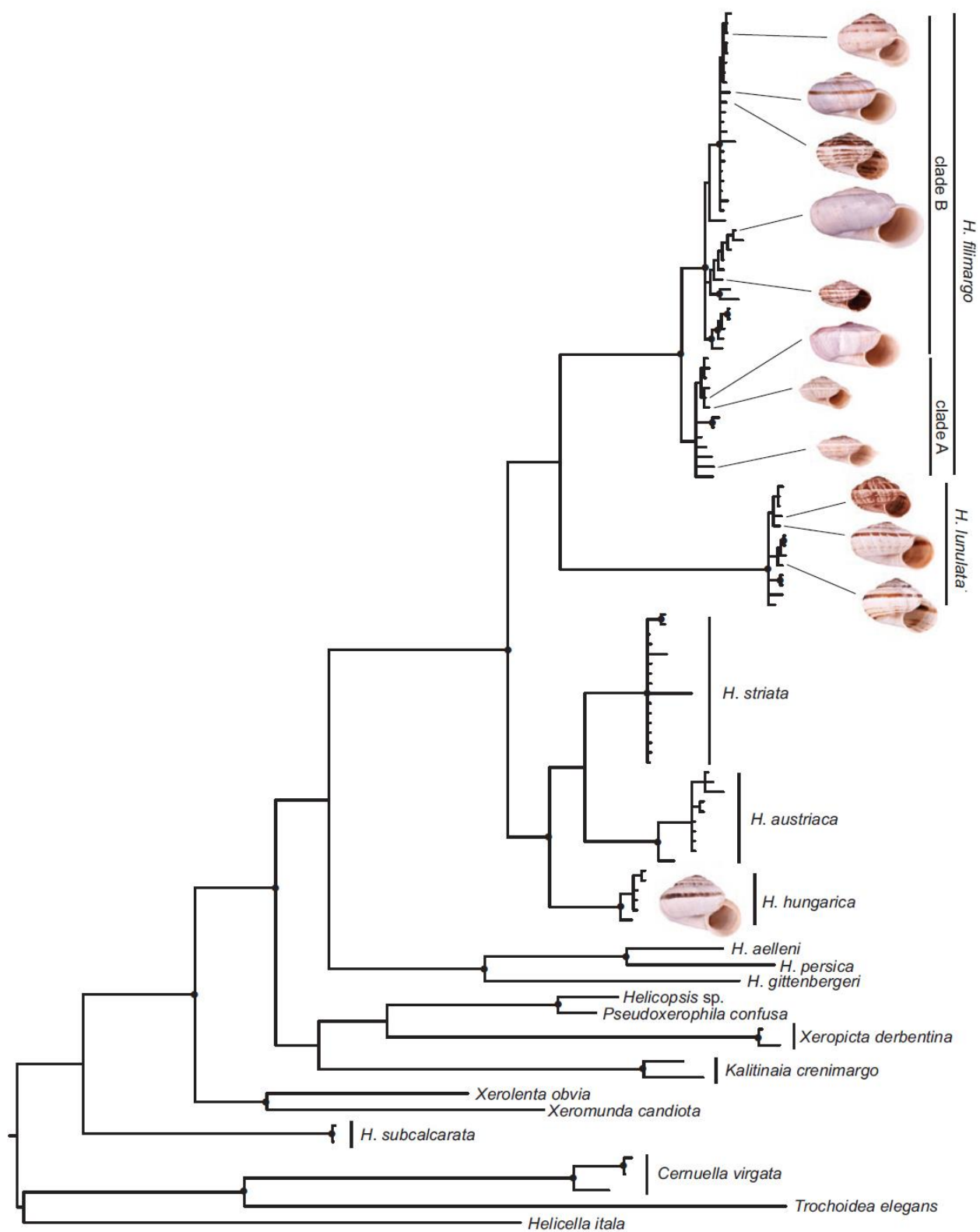


Рис. 1. Дерево подібності (50% majority-rule consensus) молюсків роду *Helicopsis* та споріднених видів на основі секвенсів мітохондріальної 16S рДНК. Крапками відмічені вузли, що мають апостеріорну ймовірність ≥ 0.95 .

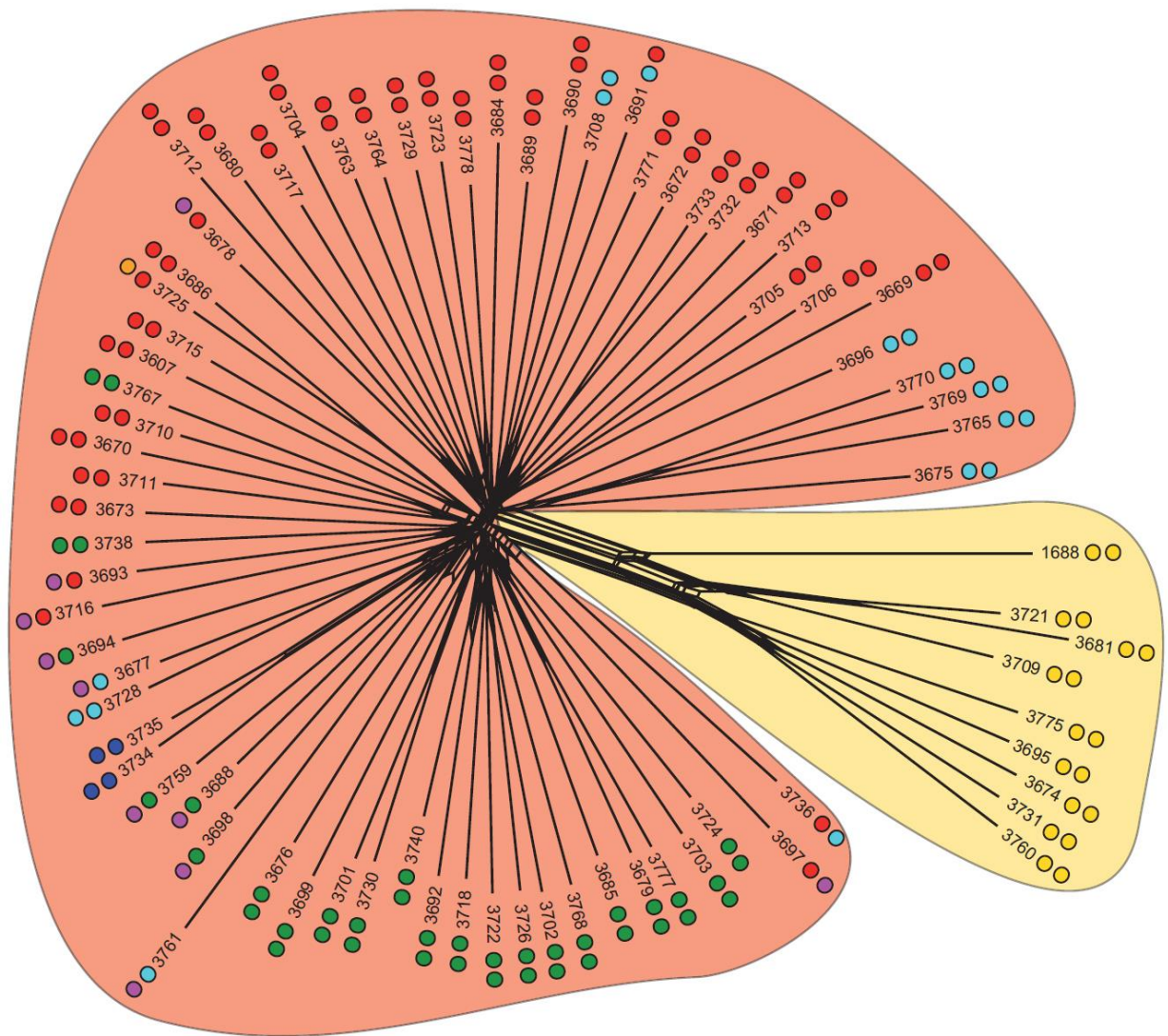


Рис. 2. Сіть на основі метода приєднання сусідів (neighbour-net network) за відстанями Жаккара для даних AFLP з молюсків роду *Helicopsis* східної Європи. Червоне – *H. filimargo*, жовте – *H. lunulata*.

Проведене молекулярно-генетичне дослідження встановило, що в центральній та східній Європі живе 5 видів роду *Helicopsis*, а їх поширення загалом відповідає поділу степів Європи на понтійські, паннонські та північні (рис. 3). У понтійських степах поширені *H. lunulata* та *H. filimargo*, у паннонських здебільшого *H. austriaca* та *H. hungarica*, а в північних степах центральної Європи знаходиться основна частина ареалу *H. striata*.

Поширення трьох видів роду *Helicopsis* у східній Європі має різне походження і є результатом трьох міграцій на Східноєвропейській рівнині з трьох різних напрямків. Молюск *H. filimargo* походить з Кримських гір, на які припадає найбільше генетичне і морфологічне різноманіття цього виду, і, вочевидь, колонізував рівнинні території до півдня Середньоруської височини відносно нещодавно у порівнянні з іншими двома видами, про що свід-

чить відносна безперервність його ареалу. В той же час, *H. lunulata* поширений здебільшого на правобережній частині Причорноморської низовини, у степах Подільської височини, у Румунії та, судячи з морфологічних даних, також на півночі Болгарії. При цьому *H. lunulata* має також ізольовану частину ареалу від півночі Донецької височини до півдня Середньоруської височини (рис. 3). Імовірно, цей вид колонізував Східну Європу з дунайського напрямку. Третій вид, *H. hungarica*, представлений у східній Європі лише кількома популяціями на відносно невеликій території на півдні Середньоруської височини, тоді як основна частина його ареалу знаходиться на Паннонській рівнині (рис. 3). Існуючі дані свідчать про те, що цей вид не є інтродуцентом в східній Європі, оскільки існують субфосільні матеріали з початку голоцену в одному з місць поширення виду, а також цей вид приурочений до малопорушених степів. Тож найбільш імовірно, що колись мало місце безперервне поширення *H. hungarica* від паннонських степів до Середньоруської височини. Зараз молюски роду *Helicopsis* відсутні в північній і центральній Україні, однак протягом деяких частин плейстоцену вони були поширені по всій території нинішньої України до її північного кордону (Куница, 2007). Території, де наразі відсутні види *Helicopsis* на півдні Східноєвропейської рівнини, зокрема їх повна відсутність на Придніпровській низовині, відповідають імовірному розміщенню льодовика протягом останнього зледеніння. Імовірно саме це зумовило зникнення *H. hungarica* у проміжку між нинішніми частинами ареалу. Це свідчить про відносно давнє походження *H. hungarica* на Східноєвропейській рівнині з центральної Європи, імовірно по напрямку вздовж північного схилу Карпат.

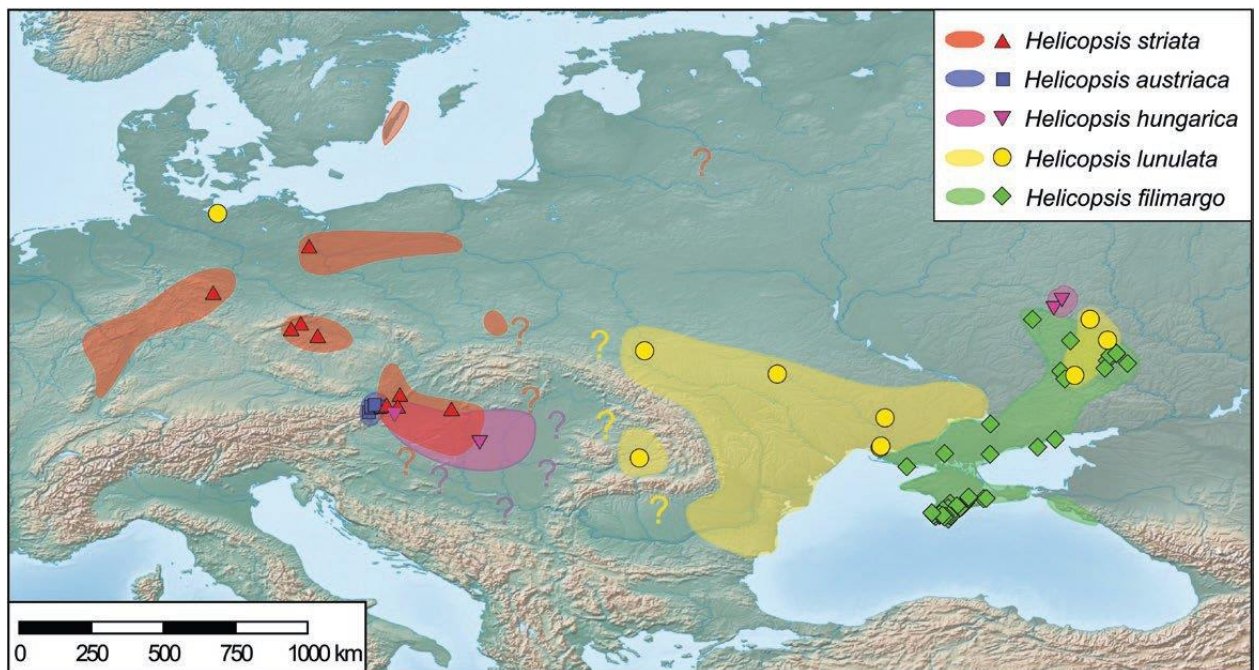


Рис. 3. Встановлене поширення видів роду *Helicopsis* у східній і центральній Європі. Символами відмічені точки з яких була проаналізована 16S рДНК.

РОЗДІЛ 5. КЛАСИФІКАЦІЯ АРЕАЛІВ

За особливостями ареалів нативні види наземних молюсків Східноєвропейської рівнини та Кримських гір (разом 165 видів) розділені на 12 основних груп. Запропоновані групи є не суто зоогеографічними, а також частково враховують походження видів, що дозволяє в подальшому продуктивніше аналізувати походження та формування малакофауни.

Голарктичні (8 видів). Ареали цих видів охоплюють більшу частину суходолу Північної півкулі, причому більшість з них є звичайними на всій протяжності ареалів, вони є найуспішнішими і найбільш широко поширеними сучасними видами наземних молюсків. Це дрібні еврибіонтні види, чий екологічні особливості імовірно дають їм підвищені шанси на розселення з птахами. Види цієї групи мають різноманітне походження, з Європи, Північної Америки та, імовірно, Азії.

Палеарктичні (17 видів). Більшість видів цієї групи є навколоводними молюсками, притаманними перш за все для заплав річок, що чітко вказує на зв'язок формування їх ареалів з розселенням водою, а також, імовірно, з водоплавними птахами. В той же час нестійкість більшості з цих видів до тривалого пересихання імовірно не дозволила їм заселити Північну Америку як видам попередньої групи. Проте два види віднесені до цієї групи присутні в Гренландії, куди імовірно потрапили через Ісландію з птахами. Види цієї групи походять з різних частин Азії та Європи. Ті ж види цієї групи, що не є навколоводними і населяють інші біотопи переважно мають сестринські види-двійники у Північній Америці.

Борео-монтанні (11 видів). Основні частини ареалів видів цієї групи знаходяться у широтах з бореальним кліматом (зокрема за полярним колом) і у верхніх поясах гірських систем південніших широт. Сюди віднесені як види, що поширені в обох півкулях, так і лише в Євразії, відповідно виділено три підгрупи: борео-монтанні голарктичні (3), палеарктичні (3) та європейські (5). Для частини видів з двох останніх підгруп існують сестринські види-двійники у Північній Америці. Один вид, *Vertigo arctica*, відомий лише з Європи та з Гренландії, має сестринський вид-двійник у Північній Америці, проте саме європейський вид потрапив до Гренландії через Ісландію. Всі види цієї групи були поширені значно ширше в кінці плейстоцену, зокрема на півдні Східноєвропейської рівнини, де наразі не збереглися. Види цієї групи є дрібними мешканцями рослинного опаду та належать до надродина Pupilloidea, зокрема 6 видів – до роду *Vertigo*.

Європейсько-центральноазійські (14 видів). Ареали видів цієї групи здебільшого займають Європу, але простягаються на схід до Тянь-Шаню або Алтаю. Причому більшість з них (8) відсутня в Сибіру, чи принаймні на його рівнинах, натомість європейські та центральноазійські частини ареалів цих видів сполучаються лише на півдні, через Анатолію, Закавказзя, південне узбережжя Каспійського моря (Ельбрус) і Копетдаг. Доцільність виділення цієї групи зумовлена тим, що принаймні значна частина видів з таким ареалом походить не з Європи, а з центральної Азії, Закавказзя або Анатолії. Серед представників цієї групи є як типові мешканці широколистяних лісів, так і

види характерні для сухих відкритих угруповань, але останні переважно пов'язані зі скелями, а не з трав'янистими угрупованнями, тож їх не можна назвати класичними степовими видами. Проте значною мірою зі степами пов'язані, або були пов'язані протягом плейстоцену, ареали *Pupilla triplicata* та *Pupilla sterrii*, віднесених до цієї групи.

Європейські широкопоширені (57 видів). Найбільш неоднорідна група з різноманітними відносно великими або розірваними ареалами в межах Європи, що в деяких випадках поширилися також на Кавказ, Анатолію, Атлаські гори. Попри присутність деяких видів за межами Європи, для всіх видів цієї групи є імовірним походження, або принаймні останні стадії видоутворення протягом плейстоцену, саме у Європі. Частковими виключеннями є *Fruticicola fruticum* та *Caucasotachea vindobonensis*, перший з яких є єдиним європейським видом центральноазійського роду, а другий – єдиним європейським видом кавказького роду. Але міграції предкових форм цих видів у Європу відбулися ще в неогені, а їх еволюція до сучасного вигляду відбувалася у європейських плейстоценових рефугіумах, звідки вони згодом повторно розселилися на північ і схід.

Різнманіття цієї групи зумовлює доцільність виділення 4 підгруп: загальноєвропейські (26 видів), південносхідно-центральноєвропейські (11 видів), суб-центральноєвропейські (10 видів) та східно-центрально-європейські (10 видів). Види першої підгрупи походять з гірських систем центральної або південної Європи, звідки вони широко розселилися. Види другої підгрупи походять з Паннонської рівнини або з півночі Балканського півострова, звідки вони розселилися центральною Європою та на південь Східноєвропейської рівнини, перш за все у степовій зоні. Види третьої підгрупи походять з Альп, Карпат або Балканських гір, звідки вони розселилися оточуючими регіонами, на сході в деяких випадках – до Придніпровської височини (*Discus perspectivus*, *Morlina glabra*, *Isognomostoma isognomostomos*). Види четвертої підгрупи походять з Карпат або Альп, але всі вони успішно і досить широко розселилися лісовими зонами Східноєвропейської рівнини та подекуди Скандинавії, де площа їх поширення наразі значно перевищує таку в гірських частинах ареалів.

Суб-карпатські (15 видів). Види цієї групи мають карпатське походження і здебільшого поширені в Карпатах, але також вони зустрічаються на прилеглих височинах, перш за все на Подільській височині, де деякі з цих видів є досить звичайними на всій її протяжності. Тому цю групу можна назвати також карпато-подільською. Найширший ареал серед видів цієї групи має *Perforatella vicina*, що окрім Подільської височини ізольовано поширений також у Біловезькій пущі та на Словечансько-Овруцькому кряжі.

Середземноморські (4 види). Ареали цих видів охоплюють Середземномор'я та деякі території довкола Чорного моря, подекуди також атлантичне узбережжя Європи. Три види цієї групи на території дослідження поширені лише ізольовано на узбережній частині Кримських гір. Ще один вид, *Monacha cartusiana*, також поширений північно-західним Причорномор'ям. Ці

види походять з центрального чи західного Середземномор'я, в басейні Чорного моря та на атлантичному узбережжі вони поширені вторинно.

Понтійські (10 видів). Види цієї групи поширені на територіях навколо Чорного моря, перш за все на чорноморському узбережжі Анатолії, Балкан, Кавказу та в Кримських горах, подекуди також на суміжних рівнинах. В окремих випадках досягають Карпат на півночі (*Pomatias rivularis*, *Serrulina serrulata*). Види цієї групи походять здебільшого з Анатолії чи з прилеглої частини Закавказзя, але подекуди можливо з Балкан. Найвужчі варіанти ареалів, віднесених до даної групи, включають лише окремі приморські регіони на півночі Анатолії, на сході Балкан та в Кримських горах (*Oxychilus deilus*, *Tandonia kaleniczenkoï*), а в одному випадку – лише північ Анатолії та Кримські гори (*Schistophallus kobelti*).

Суб-балканські (5 видів). Види цієї групи походять з Балкан і поширені здебільшого там, але їх ареали досягають на північному сході Молдовської та Подільської височин, а в окремих випадках простягаються ще далі півднем Східноєвропейської рівнини, до Донецької (*Deroceras sturanyi*) або Середньоруської (*Helix thessalica*) височин.

Східно-понтійські (суб-кавказькі, 6 видів). Види цієї групи походять з Кавказу й поширені також у Кримських горах та (або) на Донецькій височині, у деяких випадках також на проміжних низинах. У випадках з двома видами залишається імовірність їх походження з Кримських гір і вторинне заселення Кавказу, що однак представляється малоімовірним (*Krynickyllus melanopcephalus*, *Deroceras caucasicum*).

Північно-понтійські (суб-кримські, 4 види). Види цієї групи походять з Кримських гір, звідки вони розселилися на півдні Східноєвропейської рівнини. Імовірне природне поширення цих видів за межами Криму включає Причорноморську (до Дністра) та Приазовську низини, Донецьку височину та причорноморську частину Кубані. Один вид, *Helicopsis filimargo*, поширений також до півдня Середньоруської височини. Інший вид, *Helix albescens*, поширений рівниною від Кубані майже до Каспійського моря і на сході досягає Закавказзя, оминаючи основні кавказькі гірські хребти на північному сході.

Кримські (14 видів). До цієї групи віднесено види, що є ендеміками Криму. Переважна більшість з них поширена лише у Кримських горах. Більшою частиною півострова поширений лише *Brephulopsis bidens*, але на рівнині цей вид асимілюється близькоспорідненим *B. cylindrica*, віднесеним до попередньої групи. Один вид, *Deroceras tauricum*, окрім гір, виявлений також на півдні Керченського півострова.

РОЗДІЛ 6. ФАУНОГЕНЕЗ

Походження наземної малакофауни Східноєвропейської рівнини

Нативна наземна малакофауна Східноєвропейської рівнини загалом включає 140 видів 71 роду. З неогенових відкладів Східноєвропейської рівнини відомі понад 160 видів 45 родів наземних молюсків (Присяжнюк, 2020), з яких наразі тут поширені не більше 10 видів (переважна більшість видів

вимерлі). В четвертинних відкладах Східноєвропейської рівнини виявлено близько 80 видів наземних моллюсків, з яких майже половина відома лише починаючи з верхнього плейстоцену (Куниця, 2007; Балашов, 2016a). Серед цих видів з четвертинних відкладів відсутні повністю вимерлі та переважна більшість з них все ще зустрічається на Східноєвропейській рівнині. При цьому серед наземних моллюсків, що відомі для Східноєвропейській рівнині з початку четвертинного періоду до сьогодення, немає таких, що наразі вважалися би ендеміками цієї території на видовому рівні. Також і серед окремих запропонованих ендемічних підвидів немає таких, чий таксономічний статус був би доведений молекулярно-філогенетичними дослідженнями. Таким чином, сучасна наземна малакофауна Східноєвропейської рівнини майже не має спільних рис з місцевою неогеновою малакофауною, сформувалася здебільшого протягом плейстоцену й позбавлена ендемізму.

Сучасне видове різноманіття наземних моллюсків на Східноєвропейській рівнині зменшується з заходу на схід і за виключенням степової зони – з півдня на північ. Найбільше нативних видів наземних моллюсків на Східноєвропейській рівнині поширено на Подільській височині (понад 100, більше 70% від усієї природної наземної малакофауни Східноєвропейської рівнини), від якої кількість видів поступово зменшується у східному, північному, північно-східному та південно-східному напрямках. При цьому на височинах (Молдовська, Придніпровська, Середньоруська, Донецька, Валдайська, Приволзька, Словечансько-Овруцький кряж тощо) поширено дещо більше видів, ніж на проміжних низинах. В крайніх південних, східних і північних низовинах Східноєвропейської рівнини поширено лише по 10-30 нативних видів наземних моллюсків (зокрема на Кримській, Прикубанській, Прикаспійській, Заволзькій низовинах та на більшій частині зони тайги). Відповідно, у більшості видів наземних моллюсків Східноєвропейської рівнини тут проходять східні межі ареалів. Близько 10 видів є поширеними лише в північній частині Східноєвропейської рівнини (зони тайги та тундри) та є залишками холодолюбної плейстоценової фауни, що мігрувала на північ з потеплінням клімату. З іншого боку близько 15 видів зустрічається здебільшого в степовій зоні й походять з південніших територій.

Існуючі дані свідчать про те, що сучасна наземна малакофауна Східноєвропейської рівнини сформувалася значною мірою шляхом низки міграцій з центральної Європи, а також в меншій мірі – з Балкан, Кримських гір та Кавказу. Палеонтологічні дані свідчать про те, що більшість міграцій, які могли сформувати сучасну наземну малакофауну Східноєвропейської рівнини відбулася не раніше останнього міжльодовиков'я, тобто єсмського інтергліacialу (бл. 115–130 тисяч років тому). Відсутність ендемізму вказує на значну динаміку наземної малакофауни Східноєвропейської рівнини протягом плейстоцену та ймовірні повторні хвилі міграцій тих самих видів з рефугіумів в гірських системах на заході й півдні. Можна припустити, що за умов рівнини та тривалих періодів значних похолодань протягом плейстоцену низька мобільність наземних моллюсків не дозволяла їхнім популяціям виживати достатньо довго для початку видоутворення, натомість мало місце повторне засе-

лення з рефугіумів з-за меж рівнини, або принаймні з височин на її південному заході.

Міграції, що сформували наземну малакофауну Східноєвропейської рівнини відбувалися за 5 основними напрямками: (1) віслинським (через Середньоєвропейську рівнину на північ від Карпат), (2) карпатським, (3) молдовським (через Молдовську височину), (4) кримським та (5) кавказьким. Не очевидним є значення перших трьох напрямків у відношенні міграцій з центральної Європи. Поширення на Подільській височині 15 видів, що є спільними лише з Карпатами, ясно вказує на те, що велика кількість видів молюсків, перш за все мешканців лісів, мігрувала на рівнину напряду з Карпат. Однак на Східноєвропейській рівнині поширена значна кількість видів, що відсутні в Карпатах, чи принаймні на основному хребті Східних Карпат, але основні ареали яких пов'язані з центральною Європою (Паннонська рівнина, південний захід Середньоєвропейської рівнини, Судети, північ Балкан тощо). Міграції таких видів відбувалися на Східноєвропейську рівнину довкола Карпат з півдня та півночі, за віслинським та молдовським напрямками. Значення міграцій за віслинським напрямком представляється менш важливим через північніше розташування, але його своєрідність доводить поширення кількох видів, що повністю відсутні в Карпатах та південніших регіонах, перш за все *Discus rotundatus*. Індикаторами пізньоплейстоценових міграцій за молдовським напрямком в глибину Східноєвропейської рівнини є зокрема *Laciniaria plicata* та *Sphyradium doliolum*. За цим же напрямком імовірно заселили Східноєвропейську рівнину *Helix thessalica*, *Deroceras sturanyi*, *Discus perspectivus* та декілька європейських «степових» видів. В деяких випадках розселення обмежалося на сході Дніпром (*S. doliolum*, *D. perspectivus*), але інші види, що потрапили на Східноєвропейську рівнину за цим напрямком, розповсюдилися на схід щонайменше Середньоруською височиною.

У випадках окремих родів молюсків, заселення Східноєвропейської рівнини подекуди відбулося за різними напрямками, видами що утворилися шляхом ізоляції в різних регіонах. Так у випадку степових молюсків роду *Helicopsis*, як уже було показано вище, Східноєвропейську рівнину заселило 3 види – *H. filimargo* з Кримських гір, *H. lunulata* з півночі Балкан та *H. hungarica* з Паннонської рівнини. Тобто міграції видів цього роду відбулися на Східноєвропейську рівнину за кримським, молдовським та, імовірно, віслинським напрямками.

В свою чергу Східноєвропейська рівнина була проміжною ланкою для заселення щонайменше 15 видами наземних молюсків Кримських гір та Кавказу. У відношенні Кримських гір найбільш індикативним щодо таких міграцій з рівнини є присутність там лісових видів роду *Macrogastra*, що відсутні в інших причорноморських регіонах.

Також Східноєвропейська рівнина була проміжною ланкою щонайменше для одного виду у заселенні Кавказу з Кримських гір. Проведене молекулярно-філогенетичне дослідження роду *Helix* вперше встановило, що північно-понтійський *Helix albescens* походить з Кримських гір і вторинно заселив Кавказ й інші регіони (рис. 4). Хоча цей вид є синантропним і продовжує

розширювати свій ареал, імовірно він заселив північне Причорномор'я, Кубанську рівнину та Закавказзя природним шляхом.

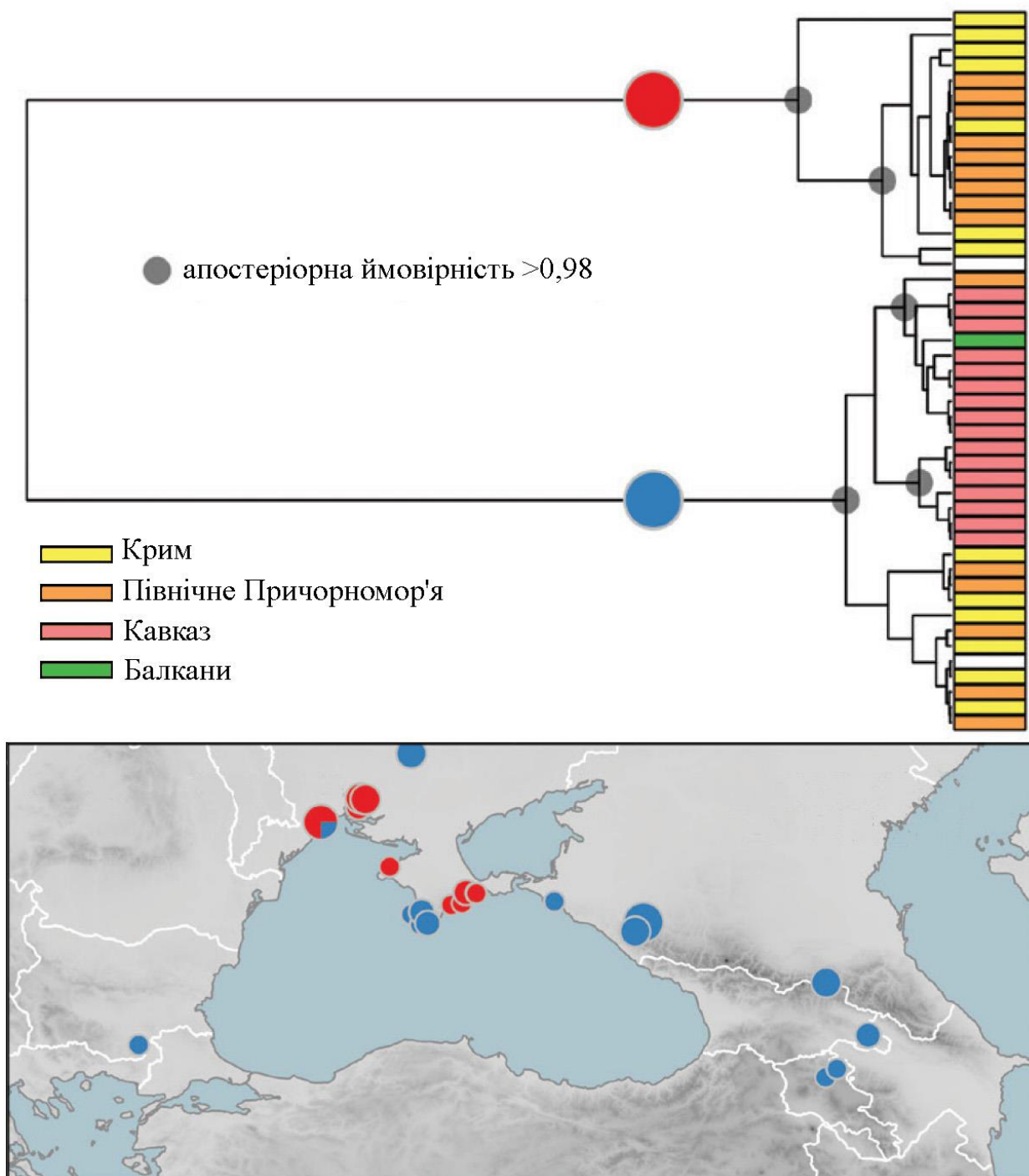


Рис. 4. Дерево подібності популяцій *Helix albescens* на основі секвенсів *cox1*, а також карта з місцями походження зразків і позначеними двома різними кольорами кластерами, відповідно двом основним кластерам дерева.

Походження наземної малакофауни Кримських гір

У Кримських горах поширені 98 видів наземних молюсків, з яких 84 є нативними, зокрема 18 – кримськими або суб-кримськими, для яких встановленим є кримське походження, але які вторинно колонізували деякі регіони на півдні Східноєвропейської рівнини. Зовнішні філогенетичні зв'язки цих 18 видів досить різноманітні, найспорідненіші до них види поширені здебільшого в Анатолії, на Кавказі та Балканах. Найпредставленішою серед кримських видів є родина Enidae, до якої відноситься 7 кримських видів 4 родів, два з яких є ендемічними: *Brephulopsis* і *Ramusculus*. Морфологічно найближчими до останніх двох родів є *Leucomastus* та *Ayna*, види яких поширені в Анатолії та на Балканах. Іншими двома родами Enidae в Криму, що містять ендемічні види, є близькоспоріднені *Peristoma* та *Thoanteus*. Рід *Peristoma*, окрім двох кримських видів, включає лише два інших види, що поширені на Кавказі, в той час як рід *Thoanteus*, окрім двох кримських видів, включає лише два вузько поширені ендеміки північної Анатолії. Ендемічний кримський рід *Mentissa* (Clausiliidae) є представником різноманітної та широко поширеної в Європі триби Baleini, філогенетичні зв'язки в межах якої не з'ясовані, однак більшість видів поширені на Кавказі, Балканах і в Анатолії. До ендемічного кримського роду підземних молюсків *Taurinellushka* (Pristilomatidae) морфологічно найближчим є троглобіонтний рід *Troglovitreia* з печер найпівденнішої частини Південних Карпат, при цьому найбільше видове та родове різноманіття цієї родини припадає на Балкани. Ендемічний кримський рід хижих напівслимаків *Bilania* (Daudebardiidae) є найспорідненішим з родом *Carpathica* (деякими дослідниками об'єднується з ним), види якого поширені здебільшого на Балканах і в Анатолії, окремі також в Карпатах і Альпах. Кримсько-рівнинний вид *Monacha fruticola* (Hygromiidae) є представником підроду *Paratheba*, інші види якого поширені на Кавказі. Ще один кримсько-рівнинний вид, який вже детально обговорювався вище, *Helicopsis filimargo* (Geomitridae), є представником роду, чиє походження загалом імовірно є балканським, а найбільш близьким видом є *Helicopsis lunulata*, що походить з півночі Балкан. Також серед ендеміків Криму є представники досить широко поширених родів *Vitreia*, *Oxychilus* і *Deroceras*, філогенетичні зв'язки в межах яких недостатньо вивчені, щоб припустити які види є найбільш спорідненими до цих ендеміків Криму.

Окрім ендеміків і субендеміків, низка видів Кримських гір імовірно також представляє найдавнішу частину малакофауни півострова, оскільки є непритаманною для оточуючих рівнин. Зокрема один підвид, *Chondrina arcadica caucasica*, є спільним лише з Кавказом. Три види є досить широко поширеними середземноморськими і при цьому в східній Європі присутні виключно в Кримських горах: *Lauria cylindracea*, *Rupestrella rhodia* та *Mediterranea hydatina*. Ще 5 таких видів є понтійськими: *Pomatias rivularis*, *Oxychilus deilus*, *Schistophallus kobelti*, *Vitreia pygmaea*, *Tandonia kaleniczenkoi*. Причому *S. kobelti* окрім Кримських гір поширений лише на півночі Анатолії, а *T. kaleniczenkoi*, окрім цих територій, також в окремих причорноморських районах Балкан.

Декілька інших видів є східно-понтійськими, спільними з Кавказом, але присутні також на деяких рівнинних територіях, і оскільки вони є синантропними, то не можна виключати імовірність того, що частина з них, або навіть всі вони, занесені в Крим людиною протягом попередніх століть.

Разом зазначені вище 26 кримських, понтійських і середземноморських видів (31% нативних видів наземних молюсків півострову) можуть бути охарактеризовані як найдавніше ядро наземної малакофауни Криму. Як видно з зазначеного вище, походження цієї групи видів є досить різномірним і суперечливим. Зв'язки, що імовірно є найдавнішими, тобто на рівні ендемічних родів, здебільшого вказують на спільне походження з малакофаунами Балкан та Анатолії, але не з Кавказом. В той же час серед зв'язків на рівні видів, окрім Анатолії та Балкан, деякі чітко вказують на спільне походження з Кавказом, зокрема з Північним Кавказом.

Все це свідчить про те, що найдавніша частина наземної малакофауни Кримських гір має неогенове походження, спільне з малакофаунами Анатолії, Балкан та Кавказу. Кримські гори мали суходільне сполучення, або ж були тоді єдиною гірською системою, разом з зазначеними регіонами. Причому те, що імовірні найдавніші філогенетичні зв'язки вказують на спорідненість наземної малакофауни Криму в першу чергу з малакофаунами Балкан і Анатолії, але не Кавказу, свідчить про найдавніше суходільне сполучення з гірськими системами саме цих регіонів, тоді як сполучення з Кавказом могло бути більш пізнім і окремим.

Обмін видів наземних молюсків з Кавказом, Балканами та Анатолією імовірно відбувався і протягом пліоцену та плейстоцену суходолами, що зараз здебільшого знаходяться на дні Чорного моря. Таке походження у Криму імовірно має низка понтійських видів, що притаманні зокрема для рівнин, це перш за все види роду *Xeropicta*. Можливо, це стосується і деяких видів спільних з Кавказом. Також не можна виключати таке походження і для деяких з видів зарахованих вище до ядра наземної малакофауни півострова.

Більш ніж половину (58%) нативної наземної малакофауни Криму складають широкопоширені та європейські види. Більшість цих видів заселили Кримські гори з рівнини, причому відносно нещодавно, імовірно в кінці плейстоцену чи навіть на початку голоцену. Шістнадцять європейських лісових та болотяних видів повністю відсутні в степовій зоні між Кримськими горами та лісостеповими височинами (у проміжку щонайменше 500 км), причому частина цих видів відсутні на Кавказі, Балканах та в Анатолії, тож в Кримських горах розташовані їх ізольовані найпівденніші частини ареалів. Найіндикативнішими при цьому є такі європейські лісові мешканці мертвої деревини, як *Macrogastra plicatula* та *M. borealis*, що поширені лише в центральній та східній Європі, повністю відсутні в степовій зоні, а їх популяції в Криму є віддаленими та ізольованими найбільш південними і південно-східними частинами ареалів. Враховуючи, що наземна малакофауна Східно-європейської рівнини має здебільшого плейстоценове походження (див. вище), можна стверджувати, що мало місце «естафетне» заселення цими видами Криму з центральної Європи через Східноєвропейську рівнину, в плейс-

тоцені чи голоцені. Відсутність ендеміків Криму серед видів, що мають центральноєвропейське походження, також свідчить про відносно недавнє походження цієї «рівнинної» малакофауни у Кримських горах.

Антропогенні зміни у наземній малакофауні Східноєвропейської рівнини та Кримських гір

У розділі оглянуті напрямки та джерела інвазій для кожного з 42 видів наземних моллюсків, що розширюють свої ареали у східній Європі за рахунок діяльності людини. Принаймні 23 з цих видів є повністю чужорідними для цієї території, тоді як для 19 інших на території східної Європи розташовано частину природного ареалу, або весь природний ареал, і при цьому відбувається його антропогенне розширення. Джерелами цих інвазій є Кавказ, західна Європа, Середземномор'я, Балкани, Анатолія, Північна Америка, а в межах східної Європи – Крим і північне Причорномор'я. Відповідно, інвазії цих видів відбуваються в північному та східному напрямках, що відповідає природним тенденціям розширення ареалів наземних моллюсків у східній Європі та певним чином продовжує їх. При цьому у порівнянні з природними тенденціями набагато збільшилася роль південних центрів видоутворення як джерел вселення видів, особливо Кавказу.

Особливий інтерес представляє інвазія кримського моллюска *Brephulopsis cylindrica* в заповідні степи Національного природного парку «Подільські товтри», де у 2014 році було виявлено колонії цього виду на 3 відносно ізольованих сусідніх товтрах. Видовий склад моллюсків на цих ділянках значно збіднений у порівнянні з іншими подібними товтрами навколо. У найбільшій мірі це стосується відсутності *Helicopsis lunulata*, що зустрічається у досить великій кількості на всіх інших товтрах навколо і подібний за розмірами до *B. cylindrica*, але повністю відсутній на ділянках з колоніями цього виду. Загалом на ділянках з колоніями відсутні більше 10 видів наземних моллюсків, що населяють інші оточуючі товтри, причому для деяких з них на ділянках з *B. cylindrica* були виявлені лише несвіжі порожні черепашки, імовірно віком у кілька років. Це показує пряме витіснення інвазійними моллюсками місцевих видів, зокрема степових реліктів, що імовірно відбувається шляхом витіснення моллюсків з сезонних сховищ через велику біомасу інтродуцентів у порівнянні з нативними видами. Для наземних моллюсків раніше не було наряду показано витіснення інтродуцентом нативних видів з подібними екологічними особливостями.

Більшість інвазій наземних моллюсків у східній Європі відбулося протягом останніх 30 років, причому з кожним десятиліттям їх кількість збільшується. Імовірно це пов'язано переважно з глобальними змінами клімату, однак принаймні частково це зумовлене також глобалізацією.

Натомість низка інвазій наземних моллюсків відбулася в східній Європі з початку XX століття, а в деяких випадках навіть раніше. Особливий інтерес представляє випадок з присутністю в Криму моллюска *Helix lucorum*, що вважався представленим тут ендемічним підвидом *H. lucorum taurica*, який був описаний звідси у 1833 році. Однак проведене молекулярно-філогенетичне

дослідження (рис. 5) встановило, що *H. lucorum* в Криму є інтродуцентом, а його кримські популяції походять з морфологічно ідентичних популяцій в Анатолії. Відповідно, ендемічного підвиду не існує. В той же час, це свідчить про те, що інвазія *H. lucorum* в Крим відбулася не раніше початку XIX століття, а імовірно значно давніше. Можливо, цей вид був свідомо інтродукований сюди людиною, адже він є їстівним і суттєво більшим за найбільшого місцевого наземного молюска *Helix albescens*.

При цьому в східній Європі, зокрема і в Криму, присутня також інша генетично-морфологічна лінія *H. lucorum*, його «типова» форма, відмінна від «*taurica*» за забарвленням, що розпочала своє поширення в східній Європі протягом останніх десятиліть.

Проведене філогенетичне дослідження *H. lucorum* (рис. 5) встановило загальне походження цього виду з Кавказу та Анатолії, на ці регіони припадає найбільше генетичне різноманіття виду. Однак детальніше з'ясування походження окремих генетичних ліній і їх сучасного поширення значно ускладнене імовірними багаточисельними інвазіями. При цьому викликає сумніви навіть природний характер поширення *H. lucorum* на Балканському півострові, де знаходиться значна частина сучасного ареалу цього виду, оскільки балканські популяції є найбільш близькими генетично до закавказьких, а не до проміжних популяцій з Анатолії (за виключенням деяких, що імовірно виникли внаслідок інвазій).

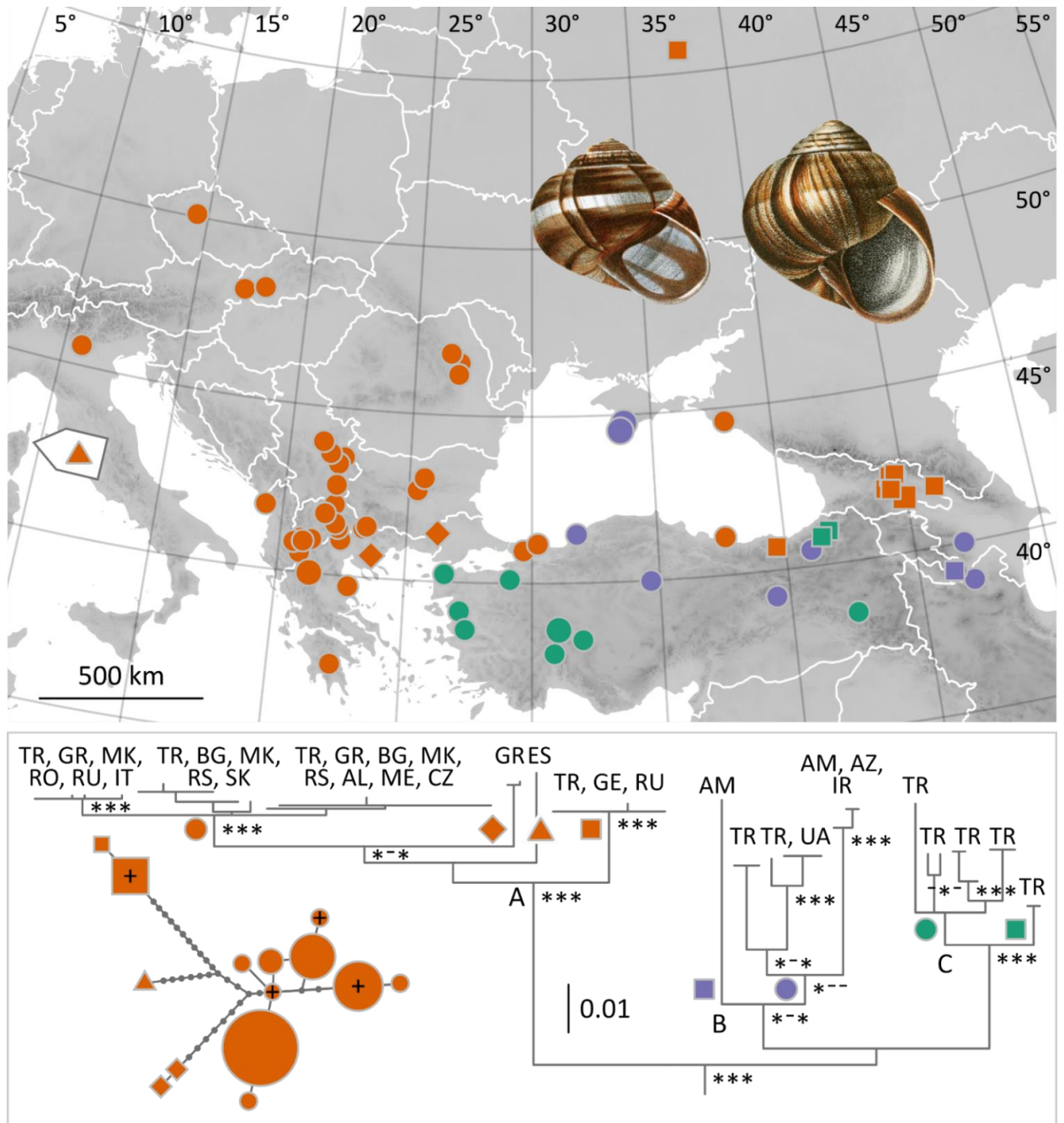


Рис. 5. Дерево подібності популяцій *Helix lucorum* на основі секвенсів мітохондріальної 16S рДНК та *cox1*, а також карта з місцями походження зразків. Різними кольорами і символами позначені різні філогенетичні лінії. Літери А-С позначають три основні філогенетичні кластери. Дволітерні позначення відповідають ISO кодам країн. Кожною з трьох зірочок у вузлах дерева позначені: апостеріорна ймовірність ≥ 0.98 ; SH-aLRT ≥ 95 ; підтримка Bootstrap $\geq 75\%$. Для кластеру А також наведена сіть медіанного приєднання, плюсами відмічені зразки з Анатолії. Два морфотипи *Helix lucorum* зображені за історичними малюнками А. Росмеслера (Rossmässler, 1835–1837: fig. 291, 1838–1844: fig. 456; типова форма ліворуч і «*taurica*» праворуч).

ВИСНОВКИ

У дисертації представлені результати комплексного вивчення таксономічного різноманіття, поширення та еволюції наземних молюсків Східноєвропейської рівнини та Кримських гір, на основі чого реконструйовані основні джерела та напрямки формування наземної малакофауни цих територій, створена концепція її походження. Встановлено, що наземна малакофауна Східноєвропейської рівнини позбавлена ендемізму та утворилася в ході інтер- та постгlačіальних міграцій за 5 напрямками з заходу та півдня, причому поява антропогенного фактору сприяла подальшому розселенню наземних молюсків за тими ж напрямками, продовжуючи природні тенденції.

1. Наземна малакофауна Східноєвропейської рівнини складає 166 видів, з яких 140 нативні, тоді як наземна малакофауна Кримських гір – 98 видів, з яких 85 нативні. Загалом на території дослідження поширені 189 видів наземних молюсків, що належать до 96 родів 36 родин 4 рядів, впорядковано їх систему з ревізією деяких таксонів, зокрема описано новий вид нового монотипного роду з Криму.

2. Запропоновано модифіковану систему ряду Stylommatophora, що складається з 8 підрядів і 4 інфраряди, та гіпотезу походження цієї групи у пізньому крейдовому періоді з віднесенням давніших палеонтологічних знахідок до інших груп наземних молюсків.

3. Рід *Helicopsis* включає 8 сучасних видів, з яких у східній Європі поширені 3 степові види, що мають різне походження: з Кримських гір, з Паннонської рівнини та з півночі Балканського півострову.

4. Запропоновано оригінальну класифікацію природних ареалів 165 нативних видів наземних молюсків території дослідження, що враховує походження видів і призначена для аналізу фауногенезу, включає 12 груп: голарктичні (8 видів), палеарктичні (17), борео-монтанні (11), європейсько-центральноазійські (14), європейські широкопоширені (57), суб-карпатські (15), середземноморські (4), понтійські (10), суб-балканські (5), східно-понтійські (суб-кавказькі, 6), північно-понтійські (суб-кримські, 4) та кримські (14).

5. Наземна малакофауна Східноєвропейської рівнини не містить ендемічних видів і не є похідною від місцевої неогенової малакофауни. Сформувалася протягом плейстоцену і голоцену в ході низки інтер- та постгlačіальних міграцій з 5 основних напрямків: віслинського (на північ від Карпат), карпатського, молдовського, кримського та кавказького.

6. Ядро наземної малакофауни Кримських гір, до якого віднесено 26 видів, має неогенове походження спільне з малакофаунами Анатолії, Балкан і Кавказу. Натомість більша частина наземної малакофауни Кримських гір має відносно нещодавнє четвертинне походження зі Східноєвропейської рівнини, не раніше останнього інтергlačіалу.

7. Встановлено кримське походження північнопонтійського молюска *Helix albens*, що засвідчує вплив кримської малакофауни на малакофауну Кавказу через південь Східноєвропейської рівнини.

8. Щонайменше 42 види наземних молюсків розширюють свої ареали на території дослідження за рахунок діяльності людини, принаймні 23 з них є тут повністю чужорідними. Інвазії цих видів відбуваються в північному та східному напрямках, що відповідає природним тенденціям розширення ареалів наземних молюсків у східній Європі та певним чином продовжує їх, але значно збільшилася роль південних регіонів як джерел вселення видів.

9. Спричинені людиною інвазії наземних молюсків відіграють значну роль у формуванні малакофауни східної Європи щонайменше протягом кількох століть, як доведено на прикладі молекулярно-філогенетичного аналізу кримських популяцій *Helix lucorum*, для яких доведено походження з Анатолії.

10. Південні види наземних молюсків, антропогенно розширюючи ареали на північ у східній Європі, здатні заселяти природні екосистеми та, у деяких випадках, витіснити місцеві види молюсків, як показано на прикладі вселення кримського *Brephulopsis cylindrica* у природні степи Поділля.

ОСНОВНІ ПУБЛІКАЦІЇ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті індексовані у Scopus

1. Balashov I., Neiber M., Hausdorf B. 2021 (2020). Phylogeny, species delimitation and population structure of the steppe inhabiting land snail genus *Helicopsis* (Gastropoda: Geomitridae) in Eastern Europe. *Zoological Journal of the Linnean Society* [IF=2.8]. 193 (3): 1108–1125. (внесок близько 70%)
2. Korábek O., Balashov I., Neiber M., Walther F., Hausdorf B. 2023. The Caucasus is neither a cradle nor a museum of diversity of the land snail genus *Helix* (Gastropoda, Stylommatophora, Helicidae), while Crimea is home to an ancient lineage. *Zoosystematics and Evolution* [IF=1.6]. 99 (2): 535–543. (внесок близько 25%)
3. Korábek O., Juříčková L., Balashov I., Petrusek A. 2018. The contribution of ancient and modern anthropogenic introductions to the colonization of Europe by the land snail *Helix lucorum* Linnaeus, 1758 (Helicidae). *Contributions to Zoology* [IF=2.1]. 87 (2): 61–74. (внесок близько 25%)
4. Balashov I. 2021 (2020). An inventory of molluscs recorded from mid-Cretaceous Burmese amber, with the description of a land snail, *Euthema annae* sp. nov. (Caenogastropoda, Cyclophoroidea, Diplommatinidae). *Cretaceous Research* [IF=1.85]. 118 (104676): 1–7.
5. Balashov I. 2021. The first records of mollusks from mid-Cretaceous Hkamti amber (Myanmar), with the description of a land snail, *Euthema myanmarica* n. sp. (Caenogastropoda, Cyclophoroidea, Diplommatinidae). *Journal of Paleontology* [IF=1.65]. 95 (5): 994–1003.
6. Balashov I., Neiber M., Bogon K., Hausdorf B. 2019. On the identity of “*Pupilla bigranata*” populations from Germany and Ukraine (Gastropoda: Pupillidae). *Archiv für Molluskenkunde* [IF=0.96]. 148 (1): 1–7. (внесок близько 70%)
7. Balashov I., Kramarenko S., Shyriaieva D., Vasyliuk O. 2018. Invasion of a Crimean land snail *Brephulopsis cylindrica* into protected relict steppic hilltops

- (tovtrs) in Western Ukraine: a threat to native biodiversity? *Journal of Conchology*. 43 (1): 59–69. (внесок близько 70%)
8. Balashov I. 2014. *Taurinellushka babugana* gen. nov., sp. nov. (Stylommatophora: Pristilomatinae) from the Crimean Mountains (Ukraine) and revision of Crimean *Mediterranea* (Oxychilinae). *Journal of Conchology*. 41 (5): 575–584.
 9. Balashov I., Gural-Sverlova N. 2012. An annotated checklist of the terrestrial molluscs of Ukraine. *Journal of Conchology*. 41 (1): 91–109. (внесок близько 60%)
 10. Balashov I. 2012. *Selenochlamys ysbryda* in the Crimean Mountains, Ukraine: first record from its native range? *Journal of Conchology*. 41 (2): 141–144.
 11. Balashov I., Griffiths O. 2015. Two new species of minute land snails from Madagascar: *Boucardicus monchenko* sp. nov. and *B. ambindaensis* sp. nov. (Caenogastropoda: Cyclophoridae). *Zootaxa*. 4052 (2): 237–240. (внесок близько 80%)
 12. Balashov I., Markova A. 2023. Expansion of the invasive Balkan slug *Tandonia kusceri* (Stylommatophora: Milacidae): A new frontier in Northern Ukraine and other new records. *Folia Malacologica*. 31 (1): 24–31. (внесок близько 80%)
 13. Balashov I., Markova A. 2023. A further northward expansion of the invasive land snails *Monacha cartusiana* and *M. fruticola* (Stylommatophora: Hygromiidae) in Eastern Europe. *Folia Malacologica*. 31 (1): 32–42. (внесок близько 80%)
 14. Balashov I., Levenets T., Markova A., Kramarenko A., Kramarenko S. 2023. Land snail *Sphyradium doliolum* (Stylommatophora, Orculidae) in Ukraine and Moldova: distribution, habitats, variability and origin. *Zoodyversity*. 57 (1): 29–40. (внесок близько 60%)
 15. Balashov I., Khomenko A., Kovalov V., Harbar O. 2018. Fast recent expansion of the Spanish slug (Gastropoda, Stylommatophora, Arionidae) across Ukraine. *Vestnik Zoologii*. 52 (6): 451–456. (внесок близько 70%)
 16. Balashov I., Vasyliuk O., Shyriaieva D., Shvydka Z., Oskyrko O., Marushchak O., Stetsun H., Bezsmertna O., Babytskij A., Kostiusyn V. 2018. Terrestrial molluscs in the dry grasslands of the Dnipro Upland (Central Ukraine): new records, rare species and conservation potential. *Vestnik Zoologii*. 52 (1): 3–13. (внесок близько 60%)
 17. Balashov I., Yarotskaya M., Filatova J., Starichenko I., Kovalov V. 2017. Terrestrial molluscs of the Tsyry-Pripyat area in Volyn (Northern Ukraine): the first findings of the threatened snail *Vertigo moulinsiana* in mainland Ukraine // *Vestnik Zoologii*. 51 (3): 251–258. (внесок близько 70%)
 18. Balashov I. 2012. Terrestrial mollusks (Gastropoda) of the Slovechansko-Ovrutsky Ridge (Zhytomyr region, Northern Ukraine). *Vestnik Zoologii*. 46 (6): 491–497.
 19. Kovtun O.A., Vargovitsh R.S., Son M.O., **Balashov I.A.** 2017. Invasive land snail *Oxychilus translucidus* (Stylommatophora, Zonitidae) in the Catacombs of Odesa (Ukraine). *Vestnik Zoologii*. 51 (4): 353–354. (внесок близько 30%)

- 20.Domokos T., Deli T., Varga A., Flaviu-Crisan H., **Balashov I.**, Gheoca V., Biatov A., Szappanos B., Páll-Gergely B. 2018. Distribution of *Drobacia banatica* (Rossmassler, 1838) over time and space (Gastropoda: Stylommatophora: Helicidae). *Brukenthal Acta Musei*. 13 (3): 459–484. (внесок близько 10%)

Монографії

- 21.Балашов І. 2016а. Фауна України. Том 29. Молюски. Вип. 5. Стебельчастооки (*Stylommatophora*). Київ: Наукова думка. 592 с. (російською)
- 22.Балашов І. 2016б. Охорона наземних молюсків України. Київ: Інститут зоології НАН України. 272 с. (російською)

Інші публікації

- 23.Balashov I.A., Son M.O., Coada V., Welter-Schultes F. 2013. An updated annotated checklist of the molluscs of the Republic of Moldova. *Folia Malacologica*. 21 (3): 175–181. (внесок близько 60%)
- 24.Balashov I.A., Kramarenko S.S., Zhukov A.V., Shklyaruk A.N., Baidashnikov A.A., Vasyliuk A.V. 2013. Contribution to the knowledge of terrestrial molluscs in southeastern Ukraine. *Malacologica Bohemoslovaca*. 12: 62–69. (внесок близько 60%)
- 25.Balashov I., Welter-Schultes F. 2013. Case 3609. *Bulimus cylindricus* Menke, 1828 (Gastropoda, Stylommatophora, Enidae): proposed conservation of the specific name. *Bulletin of Zoological Nomenclature*. 70 (1): 9–11. (внесок близько 60%)
- 26.Balashov I. 2013. Case 3639. *Krynickyllus maculatus* Kaleniczenko, 1851 (currently *Limax maculatus*; Gastropoda, Stylommatophora, Limacidae): proposed conservation of the specific name. *Bulletin of Zoological Nomenclature*. 70 (4): 218–220.
- 27.Balashov I. 2014. Case 3642. *Amalia kaleniczenkoi* Clessin, 1883 (Gastropoda, Stylommatophora, Milacidae): proposed conservation of the specific name. *Bulletin of Zoological Nomenclature*. 71 (1): 3–6.
- 28.Balashov I., Welter-Schultes F. 2015. Case 3686. *Bulimus rupestris* Philippi, 1836 (Gastropoda, Stylommatophora, Chondrinidae): proposed conservation of the specific name. *Bulletin of Zoological Nomenclature*. 72 (3): 193–195. (внесок близько 70%)
- 29.Balashov I. 2018. Case 3685. *Arion vulgaris* Moquin-Tandon, 1855 (Gastropoda, Stylommatophora, Arionidae): proposed validation of the specific name as available. *Bulletin of Zoological Nomenclature*. 75: 12–15.
- 30.Балашов І.О., Байдашніков О.О. 2012. Наземні молюски (Gastropoda) Вінницької області та їх біотопічна приуроченість. *Вісник зоології*. 1: 19–28. (російською, внесок близько 60%)
- 31.Balashov I. 2020. On some East European species in the European Red List Of Terrestrial Molluscs. *Tentacle*. 28: 6–8.
- 32.Balashov I. 2017. On the Crimean endemic terrestrial molluscs in the IUCN Red List. *Tentacle*. 25: 22–25.

33. Balashov I. 2016. Threatened land snails *Vertigo moulinsiana* and *Pupilla pratensis* are recently extinct in Crimea. *Tentacle*. 24: 35–37.
34. Balashov I., Skvortsova V., Shvydka Z., Filatova Yu., Homenko A., Marushchak O., Shyriaieva D., Andrianov Ya., Yeromin V., Vasyliuk O. 2016. Is the Carpathian land snail *Platyla jankowskiana* extinct? *Tentacle*. 24: 37–39. (внесок близько 70%)
35. Balashov I. 2022. Molluscs in the new edition of the Red Book of Ukraine. *Tentacle*. 30: 8–11.
36. Балашов І.О., Кобзар Л.І. 2013. Наземні молюски (Gastropoda) Поліського природного заповідника та оточуючих територій (північна Україна), їх охорона та біоіндикаційне значення. *Екосистеми, їх оптимізація та охорона*. 8: 30–46. (російською, внесок близько 70%)
37. Балашов І.О., Могилов О.Д. 2019. Мушлі молюсків з Мотронинського городища. *Археологія і давня історія України*. 2 (31): 255–258. (внесок близько 70%)
38. Балашов І. 2021. Наземні молюски Ржищівської МОТГ. *Наукові праці Екологічної дослідницької станції «Глибокі Балики». Біорізноманіття Ржищівської міської об'єднаної територіальної громади*. 1: 270–275.
39. Балашов І. 2023. Наземні молюски НПП «Холодний Яр»: найсвоєрідніша лісова малакофауна Наддніпрянщини та її походження. *Збірка наукових праць за матеріалами Всеукраїнської науково-практичної конференції «Сучасні підходи до вивчення біорізноманіття в об'єктах природно-заповідного фонду»*. Чернівці: Друк Арт. С. 5–22.
40. Балашов І. 2024. Походження наземної малакофауни Східноєвропейської рівнини. *Молюски: результати, проблеми і перспективи досліджень: збірник наукових праць VII міжнародної науково-практичної конференції, 2-3 травня 2024*. Житомир: ПП «Євро-Волинь». С. 30–33.

АНОТАЦІЯ

Балашов І.О. Наземні молюски Східноєвропейської рівнини та Кримських гір: систематика, еволюція, фауногенез. – Рукопис. Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 – зоологія. – Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України. Київ, 2025.

У дисертації представлені результати комплексного вивчення таксономічного різноманіття, поширення та еволюції наземних молюсків Східноєвропейської рівнини та Кримських гір, на основі чого реконструйовані основні джерела та напрямки формування наземної малакофауни цієї території, створена концепція її походження. Встановлено, що наземна малакофауна Східноєвропейської рівнини позбавлена ендемізму та утворилася в ході інтер- та постгліacialних міграцій за 5 напрямками з заходу та півдня, причому поява антропогенного фактору сприяла подальшому розселенню наземних молюсків за тими ж напрямками, продовжуючи природні тенденції.

Ключові слова: наземні молюски, Gastropoda, Європа, фауногенез, систематика, таксономія, еволюція.

SUMMARY

Balashov I.O. Terrestrial molluscs of the East European Plain and Crimean Mountains: systematics, evolution, faunogenesis. – Manuscript. Thesis for the scientific degree of doctor of biological sciences, speciality 03.00.08 – zoology. – Schmalhausen Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Ukraine. Kyiv, 2025.

The dissertation presents the results of a comprehensive study on the taxonomic diversity, distribution, and evolution of terrestrial mollusks of the East European Plain and the Crimean Mountains. Based on these findings, the main sources and directions of the formation of the terrestrial malacofauna in this region have been reconstructed, leading to the development of a concept of its origin. It has been established that the terrestrial malacofauna of the East European Plain lacks endemism and was formed through interglacial and postglacial migrations along five routes from the west and south. Moreover, the emergence of anthropogenic factors facilitated the further dispersal of terrestrial mollusks along the same routes, continuing natural trends.

Keywords: terrestrial mollusks, Gastropoda, Europe, faunogenesis, systematics, taxonomy, evolution.