

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ  
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ІМЕНІ І. І. ШМАЛЬГАУЗЕНА НАН УКРАЇНИ

**ЧАЙКА ЮЛІЯ ЮРІЇВНА**



УДК 57.017.55:595.142.39

**ГЕОГРАФІЧНИЙ ПАРТЕНОГЕНЕЗ ТА ОСОБЛИВОСТІ  
РЕПРОДУКЦІЇ ДИПЛОЇДНИХ ТА ТРИПЛОЇДНИХ ПРЕДСТАВНИКІВ  
ОРНИХ ЧЕРВІВ *APORRECTODEA CALIGINOSA* — *TRAPEZOIDES*  
(OLIGOSCHAETA, LUMBRICIDAE)**

03.00.08 – зоологія

**АВТОРЕФЕРАТ**  
дисертації на здобуття наукового ступеня  
кандидата біологічних наук

Київ – 2024

Дисертацією є рукопис

Робота виконана на кафедрі зоології, біологічного моніторингу та охорони природи Житомирського державного університету імені Івана Франка

**Науковий керівник:** доктор біологічних наук, професор  
**Межжерін Сергій Віталійович**  
Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН  
України, завідувач відділу еволюційно-генетичних  
основ систематики

**Офіційні опоненти:** доктор біологічних наук, професор  
**Утевський Сергій Юрійович**  
Харківський національний університет  
імені В. Н. Каразіна,  
професор кафедри зоології та екології тварин

кандидат біологічних наук,  
старший науковий співробітник  
**Коновець Ігор Миколайович**  
Інститут гідробіології НАН України,  
старший науковий співробітник  
відділу екологічної фізіології гідробіонтів  
та біотехнології

Захист відбудеться «12» листопада 2024 року о 14-00 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д. 26.153.01 при Інституті зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01054, м. Київ, вул. Богдана Хмельницького, 15.

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці Інституту зоології імені І.І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01054, м. Київ, вул. Богдана Хмельницького, 15.

Автореферат розісланий «10» жовтня 2024 р.

Вчений секретар  
спеціалізованої вченої ради  
Д. 26.153.01



Ю. К. Куцоконь

## ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

**Актуальність теми.** Питання щодо причин еволюційної переваги статевого розмноження та амфіміксису є одним із найбільш суперечливих у сучасній біології. Досі немає однозначної відповіді, чому високоорганізовані тварини здійснюють еволюційний перехід до облігатного двостатевого амфіміксису, хоча саме поєднання нестатевого розмноження, гермафродитизму та клонування є більш ефективним способом розмноження (Maynard Smith, 1978; Bell, 1982; Stearns, 1987; Barton, Charlesworth, 1998; Gandon, Otto, 2007; Schon et al., 2009).

Особливим способом статевого розмноження є партеногенез – розмноження за рахунок розвитку зародку з незапліднених жіночих гамет. У світі тварин природний партеногенез є відносно рідкісним явищем, властивим деяким групам наземних та прісноводних безхребетних (Suomalainen et al., 1987; Saura et al., 1993; Bode et al., 2010; Flot et al., 2013; Межжерин и др., 2018; Morozov-Leonov, Nazarenko, 2021), а також окремим видовим комплексам пойкилотермних хребетних тварин (Darevsky et al., 1985; Moritz, 1993; Vrijenhoek, 1994; Crespo-Lopez et al., 2007; Avise, 2008; Bogart, 2019). Облігатний партеногенез зумовлений генетичними механізмами і викликаний гібридизацією віддалених видів, що призводить до алополіплоїдії, амейозу і, як наслідок, клонування. Партеногенетичні тварини маючи особливий спосіб відтворення, проявляють еволюційний прогрес, здатні формувати чисельні і щільні популяції (Межжерин и др., 2018), утворюють великі за розмірами ареали (Vandel, 1928; Kearney, 2005; Camacho et al., 2013) і схильні до спалахів чисельності і експансій.

Для дощових червів (Lumbricidae) характерним є облігатний партеногенез, що супроводжується алополіплоїдією та амейозом. Він відомий майже для половини представників цієї родини (Viktorov, 1997). Це зазвичай транспалеарктичні і голарктичні види, переважна більшість яких є чисельно домінуючими серед угруповань люмбрицид, а деяких з них слід вважати космополітами (Hendrix et al., 2008). Причини біологічного прогресу партеногенетичних червів, так само як і партеногенетичних організмів загалом, ще досі остаточно нез'ясовані.

Перший напрям наукових пошуків пов'язаний із порівняльним аналізом індивідуальної плодючості близькоспоріднених амфіміктичних та апоміктичних видів. Другий напрям стосується досліджень просторового розміщення партеногенетичних видів та їх здатності до експансій. Особливість партеногенетичних форм освоювати нові території, що часто є малоприсадибними для батьківських амфіміктичних видів, розглядається як окреме біологічне явище і має назву географічний партеногенез.

У зв'язку з вищезазначеним, з одного боку, особливий інтерес викликає порівняння особливостей репродукції та рівня індивідуальної плодючості, а з іншого – дослідження чисельності та поширення батьківського амфіміктичного й дочірнього алополіплоїдного партеногенетичного видів. Такі групи видів зазвичай мають близькі ареали, схожі екологічні спектри та фізіологічно між собою подібні. Серед дощових червів вдалою моделлю для такого роду досліджень є два широко

розповсюджених та найчисельніших первинно палеарктичних види орних черв'їв: амфіміктичний диплоїдний *Aporrectodea caliginosa* (Savigni, 1826) та три-тетраплоїдний партеногенетичний вид *A. trapezoides* (Duges, 1828). Ці види є космополітними, схожі морфологічно і мають симпатрію.

**Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.** Дисертаційна робота виконана в рамках колективної комплексної науково-дослідної теми кафедри зоології, біологічного моніторингу та охорони природи Житомирського державного університету імені Івана Франка «Тваринний світ України (систематика, поширення, екологія, біологія) в умовах глобальних змін клімату Землі» (№ держреєстрації 0112U002263).

**Мета і задачі дослідження.** Мета роботи: визначити фактори, що забезпечують біологічний прогрес партеногенетичним видам дощових черв'їв, та ієрархію цих факторів із акцентом на порівнянні диплоїдного *Aporrectodea caliginosa* та близькоспорідненого триплоїдного *A. trapezoides* видів.

Для досягнення зазначеної мети були поставлені наступні задачі:

1. Встановити особливості географічного розповсюдження та розподілу відносної чисельності зазначених видів у межах України.
2. Визначити особливості структури спільних поселень цих видів.
3. Вивчити генетичну структурованість популяцій амфіміктичного *A. caliginosa* у макропросторі та порівняти її з особливостями розміщення популяцій партеногенетичного виду *A. trapezoides* у межах України.
4. Шляхом ГІС-моделювання екологічної ніші довести схильність партеногенетичного виду до більш екстремальних умов існування.
5. Довести факт географічного партеногенезу на рівні полівидових угруповань дощових черв'їв у межах України.
6. Визначити параметри індивідуальної плодючості та фертильності амфіміктичного *A. caliginosa* та партеногенетичного *A. trapezoides* видів у контрольованих умовах
7. Визначити фактори, що забезпечують біологічний прогрес партеногенетичних дощових черв'їв і сформулювати їх ієрархію.

**Об'єкт дослідження:** дощові черви роду *Aporrectodea*.

**Предмет дослідження:** репродуктивний потенціал і особливості географічного поширення дощових черв'їв роду *Aporrectodea*.

**Методи дослідження:** загальноприйняті методи збору матеріалу, морфологічний аналіз (при первинній ідентифікації видів), схрещування та розмноження дощових черв'їв в лабораторних умовах (з метою встановлення індивідуальної плодючості), генне маркування (для встановлення видової належності та аналізу генетичної структури популяцій), аналіз біології розмноження (з метою встановлення індивідуальної плодючості та фертильності), ГІС-моделювання (як доказ географічного партеногенезу та визначення абіотичних факторів, що його визначають), статистичні методи аналізу (для порівняння кількісних даних та оцінки генетичної структурованості популяцій).

**Наукова новизна одержаних результатів.** Це перше комплексне дослідження, що пов'язує репродуктивний потенціал та особливості географічного

поширення партеногенетичних організмів як факторів, що зумовлюють їх біологічний прогрес. В рамках роботи показано вищу плодючість та однакову фертильність партеногенетичного дощового черва *A. trapezoides*, у порівнянні з амфіміктичним *A. caliginosa*. Показано, що мітотичний гаметогенез є не менш ефективним способом формування репродуктивного потенціалу популяцій, ніж мейотичний. Встановлено, що у південних та східних областях України переважає партеногенетичний вид, тоді як в північних та західних областях домінуючим є амфіміктичний *A. caliginosa*. Відповідно до результатів ГС-моделювання, лімітуючим фактором поширення амфіміктичного та апоміктичного видів є вологість клімату у літній період, а не температурний режим або фізико-хімічний склад ґрунтів. Аналогічна ситуація і з полівидовими угрупованнями: амфіміктичні види переважають у вологіших та менш континентальних регіонах півночі та заходу, партеногенетичні – на Півдні та Сході України. Ці умови доводять можливість застосування до дощових червів концепції географічного партеногенезу. Встановлено альтернативний характер розподілу двох видів у поселеннях дощових червів, зумовлений різною толерантністю цих видів до екстремальних факторів довкілля. Встановлено, що генетична гетерогенність популяцій *A. caliginosa* відповідає значенням генетичної диференціації поселень цього виду дощових червів в Північній Америці, оскільки аренами міграцій дощових червів служать зони в 200–400 км, а вище цих значень міграційні потоки відсутні. Отримані результати дозволили встановити причини біологічного прогресу партеногенетичних червів. Цими факторами є здатність до розмноження поодинокими особинами, висока індивідуальна плодючість, схильність до експансій.

**Практичне значення одержаних результатів.** Результати вносять певний внесок у дискусію щодо такого суперечливого питання як еволюція розмноження. Також вони мають бути використані у прикладній екології та ґрунтознавстві, зокрема у біоіндикації ґрунтів. Матеріали дисертації можуть знайти своє місце при викладанні таких освітніх програм як «Зоологія безхребетних», «Еволюційна теорія», «Генетика», «Екологія», «Ґрунтознавство» та спецкурсів із інших біологічних дисциплін.

**Особистий внесок здобувача.** Дисертаційна робота є самостійним дослідженням. Було проведено аналіз літературних джерел за тематикою дослідження, розроблено методику повноцінного розмноження орних червів в лабораторних умовах та самостійно реалізовано експерименти з розмноженням. Особисто здійснено збір матеріалу, його камеральну обробку та біологічний аналіз. Взято безпосередню участь у постановці електрофорезів, написанні статей та аналізі отриманих результатів. Здійснено біоінформаційну (створення баз даних) та загальну статистичну обробку результатів дослідження. При написанні дисертації права співавторів не було порушено.

**Апробація результатів дисертації.** Результати дисертаційного дослідження були представлені та обговорені на наукових конференціях, серед яких: наукова конференція Інституту зоології НАН України «Зоологія в сучасному світі: виклики XXI століття» (м. Київ, 2021 р.), присвячена 90-річчю Інституту зоології імені І.І.

Шмальгаузна, низка Всеукраїнських науково-практичних конференцій з міжнародною участю «Біологічні дослідження» (м. Житомир, 2016, 2017, 2019 рр.), Всеукраїнська науково-практична інтернет-конференція «Проблеми та перспективи розвитку біологічної освіти» (м. Переяслав, 2021 р.). Робота апробована на засіданнях кафедри зоології, біологічного моніторингу та охорони природи Житомирського державного університету імені Івана Франка та розширеному засіданні відділу еволюційно-генетичних основ систематики Інституту зоології імені І.І. Шмальгаузна НАНУ.

**Публікації.** За матеріалами дисертаційної роботи опубліковано 11 робіт, з яких 3 статті – у періодичних наукових фахових виданнях України, проіндексованих у базах даних Web of Science Core Collection та/або Scopus, 3 – у журналах, включених до переліку наукових фахових видань України.

**Структура та обсяг дисертації.** Дисертаційна робота має стандартну структуру, складається з дев'яти розділів, шість з яких містять оригінальні результати, висновків, списку використаної літератури, що налічує 275 першоджерел, з яких 217 є англomовними. Загальний обсяг дисертації складає 166 сторінок, з яких 130 відноситься до основного змісту. Робота ілюстрована 14 таблицями, 39 рисунками та містить 4 додатки.

**Подяки.** Автор висловлює щирі подяки своєму науковому керівникові, д.б.н. проф. С. В. Межжеріну (Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузна НАН України) за цінні консультації та всебічну підтримку на всіх етапах виконання дисертаційного дослідження. Особлива вдячність усім співробітникам відділу еволюційно-генетичних основ систематики, насамперед к.б.н., провідному науковому співробітнику В. М. Титарю – за сприяння щодо проведення ГС-моделювання та к.б.н. та науковому співробітнику О. І. Жалай – за передачу досвіду та допомогу при здійсненні електрофоретичного аналізу. Висловлюється подяка всім колегам кафедри зоології, біологічного моніторингу та охорони природи Житомирського державного університету імені Івана Франка та кафедри медико-біологічних дисциплін, зокрема особлива вдячність завідувачу кафедри екології та географії д.б.н., проф. О.В. Гарбару та к.б.н., доцентам кафедри Р. П. Власенко, І. Ю. Коцюбі та І.П. Онищук за передані матеріали, фахові поради та перші уроки із застосування наукового методу.

## ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

### ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

Аналіз літературних джерел, що стосуються теми дисертації, дозволяє зробити узагальнення, що створюють підґрунтя даної роботи. Втрата амфіміктичного розмноження, що в облігатній формі викликана міжвидовою гібридизацією, переходом від мейотичного способу гаметогенезу до мітотичного утворення гамет і подальшою поліплоїдією, як правило, супроводжується еволюційним прогресом. Партеногенетичні тварини формують щільні популяції, здатні до освоєння нових екологічних ніш, легко розширюють ареали, що

підтверджує явище географічного партеногенезу. Причинами цього може бути збільшення репродуктивного потенціалу партеногенетичних популяцій, гетерозис, можливість заснування нових популяцій на рівні окремих особин, уникання інбридингу.

На сучасному рівні знань існує дефіцит систематизованих досліджень з використанням кількісних методів аналізу, що оперують великими масивами даних, отриманих у коректних порівняльних дослідженнях амфіміктичних та апоміктичних видів. Саме для здійснення такого дослідження вдалою моделлю є група дощових черв'яків, що представлена амфіміктичним гермафродитним диплоїдом *A. caliginosa* та партеногенетичним агамним поліпоїдом *A. trapezoides*. Ці види мають близькі екологічні спектри, можуть утворювати популяції в симпатрії та характеризуються однаковими розмірами.

## МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ

Дослідження популяційної структури і географічного розподілу черв'яків здійснювалось на основі генетично промаркованих вибірок орних черв'яків з наступних регіонів України: Волинської, Рівненської, Житомирської, Тернопільської, Івано-Франківської, Хмельницької, Вінницької, Київської, Чернігівської, Сумської, Харківської, Черкаської, Полтавської, Дніпропетровської, Донецької, Запорізької, Одеської, Херсонської областей, а також Автономної Республіки Крим. Всього в роботі задіяно 1954 особин та 115 вибірок, з яких близько 850 особин, які стосуються матеріалів періоду 2004–2007 рр., взято з бази відділу еволюційно-генетичних основ систематики Інституту зоології імені І. І. Шмальгаузена НАН України.

Для експериментів зі штучного розмноження було окремо залучено 183 особини з Київської та Житомирської областей.

Аналіз полівидових угруповань базувався на вибірках 2014–2017 рр., а також полівидових вибірках, зібраних в межах 2004–2007 рр. В роботі використано опубліковані та архівні матеріали, надані О. В. Гарбаром, Р. П. Власенко, В. В. Поповим, щодо структури видових угруповань 11 областей України, в тому числі АР Крим. Загалом це склало 6225 особин. Також було застосовано дані з літературних джерел, насамперед це стосується матеріалів із західних (Бусленко, Щепна, 2011, 2015; Іванців та ін., 2015, 2016), східних (Попов, 2008) областей України, Дніпропетровської області (Жуков, 2004; Жуков та ін., 2007) та АР Крим (Попов, 2008).

Збір, транспортування та утримання дощових черв'яків проводили за загальноприйнятими методиками. Збір черв'яків для розмноження відбувався з настанням сприятливих для едафону кліматичних умов – з квітня по липень у відповідних ландшафтах. Первинне визначення здійснювалося за морфологічними ознаками, а остаточне шляхом біохімічного генного маркування.

Протягом весняно-літнього сезону в умовах штучного утримання було проведено ряд дослідів з розмноження двох видів черв'яків роду *Aporrectodea* за спеціально розробленою методикою. При цьому одночасно оцінювалась

плодючість на рівні числа коконів та фертильність за числом ювенільних особин в залежності від пори року і середньодобової температури.

Електрофоретична розгонка здійснювалась у 7,5% поліакриламідному гелі і тріс-ЕДТА·Na<sub>2</sub>-боратній системі буферів на рівні рН 8,5 (Peacock et al., 1965).

ГІС-моделювання екологічної ніші було виконано за стандартизованими підходами (Титар, 2011).

Стандартна статистична обробка матеріалів здійснювалась за допомогою пакету прикладних статистичних програм STATISTICA 6.0. та Microsoft Excel v. 9.0.

Для географічного аналізу записів бази використовували програмний ГІС-пакет MapInfo Professional.

Аналіз генетичної структурованості популяцій здійснений за F-статистикою С. Райта (Wright, 1965; Nei, 1977; Eanes, Koehn, 1978; Avise, Felley, 1979).

### ГЕОГРАФІЧНЕ ПОШИРЕННЯ *A. CALIGINOSA* ТА *A. TRAPEZOIDES* В МЕЖАХ УКРАЇНИ

Територія України є зоною інтеграції ареалів *A. caliginosa* та *A. trapezoides*, причому обидва види слід вважати поширеними по всій території, за винятком окремих локалітетів (рис. 1). Це Керченський півострів та околиці с. Вилкове (Одеська область), де був зібраний численний матеріал, однак були ідентифіковані лише особини партеногенетичного виду.

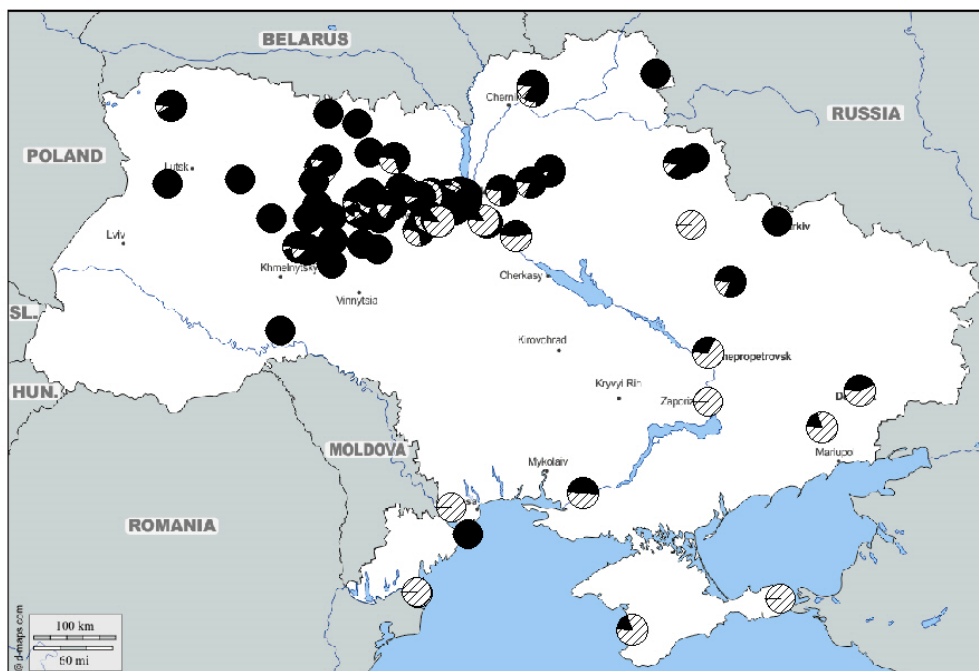


Рис. 1. Співвідношення особин *A. caliginosa* (чорне заповнення) та *A. trapezoides* (штриховане заповнення) в межах України.

Головні відмінності в географічних перевагах видів пов'язані з різним чисельним співвідношенням видів по регіонах. Середня частота особин *A.*



*trapezoides* в вибірках п'яти північних областей України склала 0,113 (SE = 0,027). В семи центральних вона збільшилася в три рази – 0,328 (SE = 0,021). У південних областях частка цього виду вже суттєво переважає частоту особин *A. caliginosa* і становить 0,781 (SE = 0,007) (рис. 2).

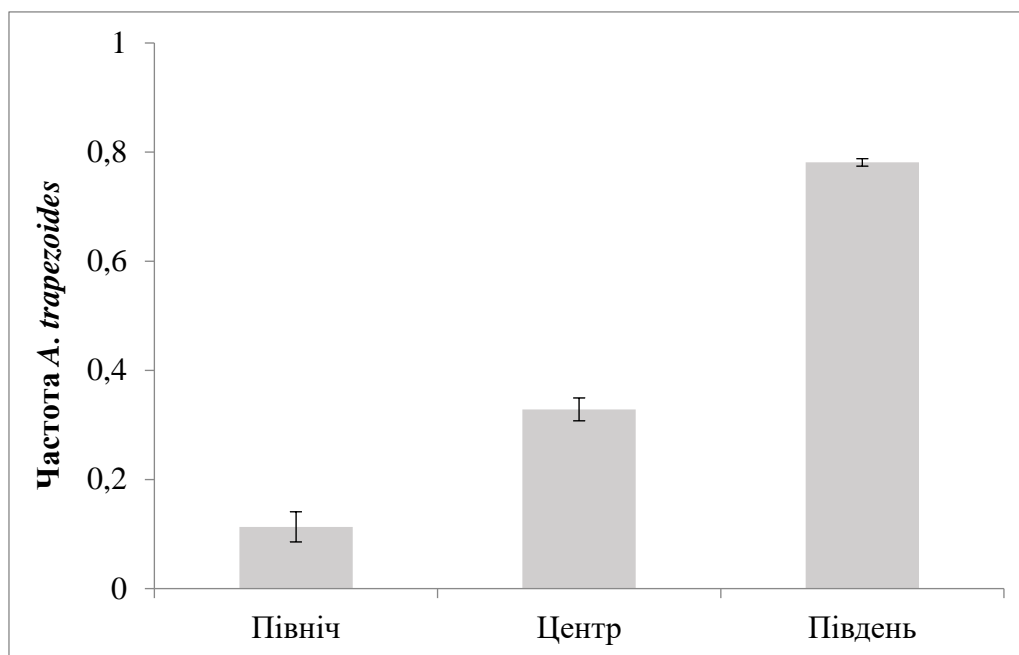


Рис. 2. Частота особин *A. trapezoides* в узагальнених вибірках орних черв'яків різних географічних регіонів України та їх стандартна похибка.

Співвідношення видів поступово змінюється і з заходу на схід. На півночі: в західних областях (Волинській та Рівненській) частота особин *A. trapezoides* – 0,027 (SE = 0,028), в Житомирській області – 0,11 (SE = 0,011), на Лівобережжі в Чернігівській та Сумській областях – 0,193 (SE = 0,042). Аналогічна ситуація і в областях Центральної України. В Вінницькій та Хмельницькій областях частота *A. trapezoides* складає 0,032 (SE = 0,019), в поселеннях правобережного Подніпров'я вона становить відповідно 0,36 (SE = 0,02), на сході (Харківська, Дніпропетровська та Полтавська області) – 0,58 (SE = 0,11).

Тенденцію зростання частоти партеногенетичного виду у вибірках орних черв'яків у південних та східних регіонах України підтверджує кореляційний аналіз. Між широтою місцезнаходження вибірки і часткою в ній особин *A. trapezoides* існує зворотна залежність ( $r = -0,33$ ;  $p < 0,001$ ; d.f. = 113), тоді як між довготою має місце пряма залежність ( $r = 0,40$ ;  $p < 0,001$ ; d.f. = 119). Найбільших значень коефіцієнт кореляції досягає між частотою *A. trapezoides* і співвідношенням довготи до широти ( $r = -0,46$ ;  $p < 0,001$ ; d. f. = 119) (рис. 3). Це означає, що визначальним у географічному розповсюдженні цих видів у межах України є вектор з північного-заходу на південний-схід.

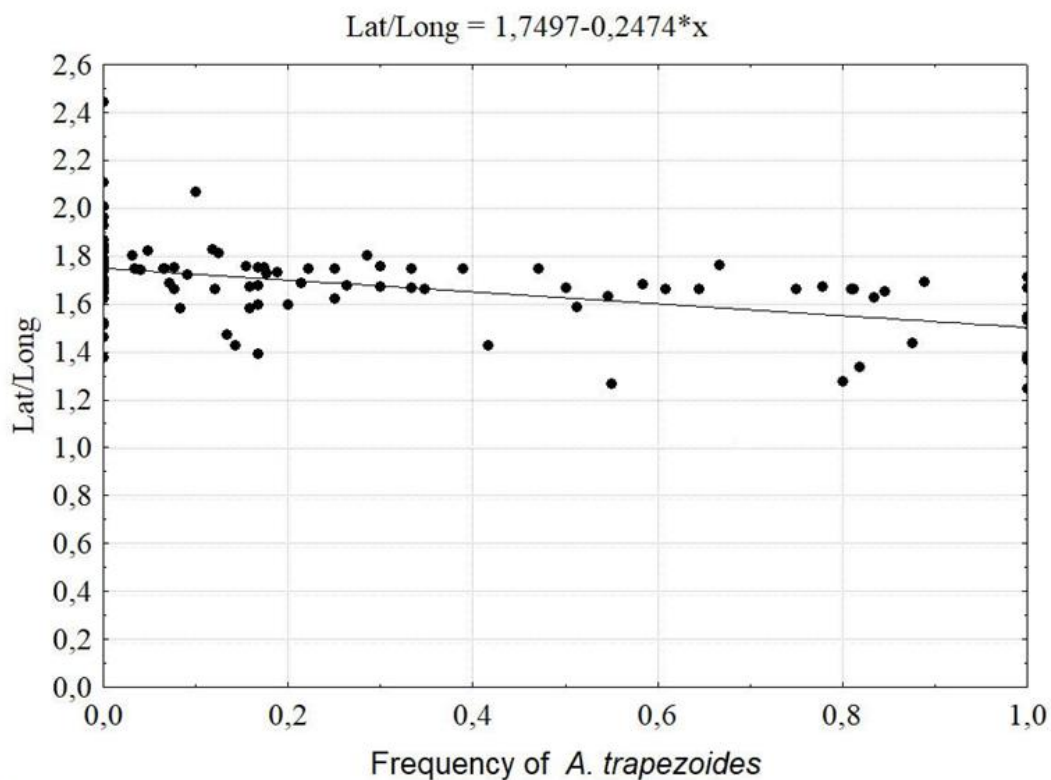
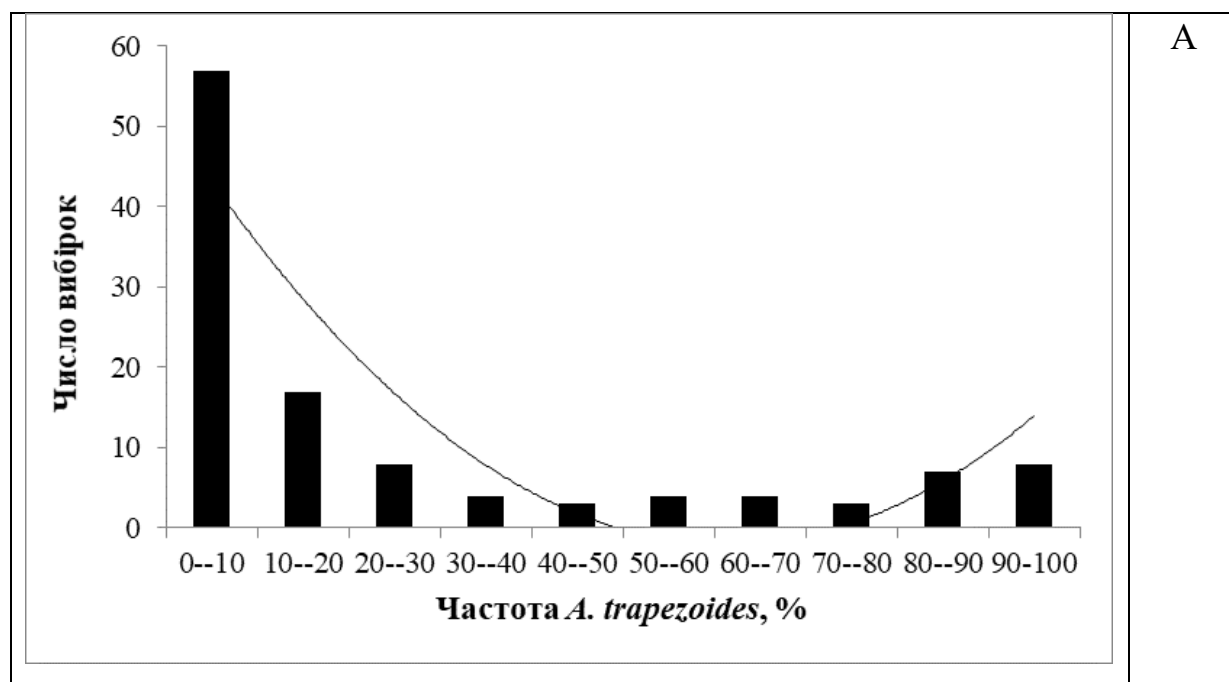


Рис. 3. Зміни частоти *A. trapezoides* в угрупованнях орних черв'яків в залежності від співвідношення широти до довготи в межах України.

### СТРУКТУРА УГРУПОВАНЬ

Аналіз розподілу частот особин *A. trapezoides* в угрупованнях орних черв'яків доводить, що вони характеризуються тенденцією переважання одного з видів і дефіцитом рівного їх співвідношення (рис. 4).



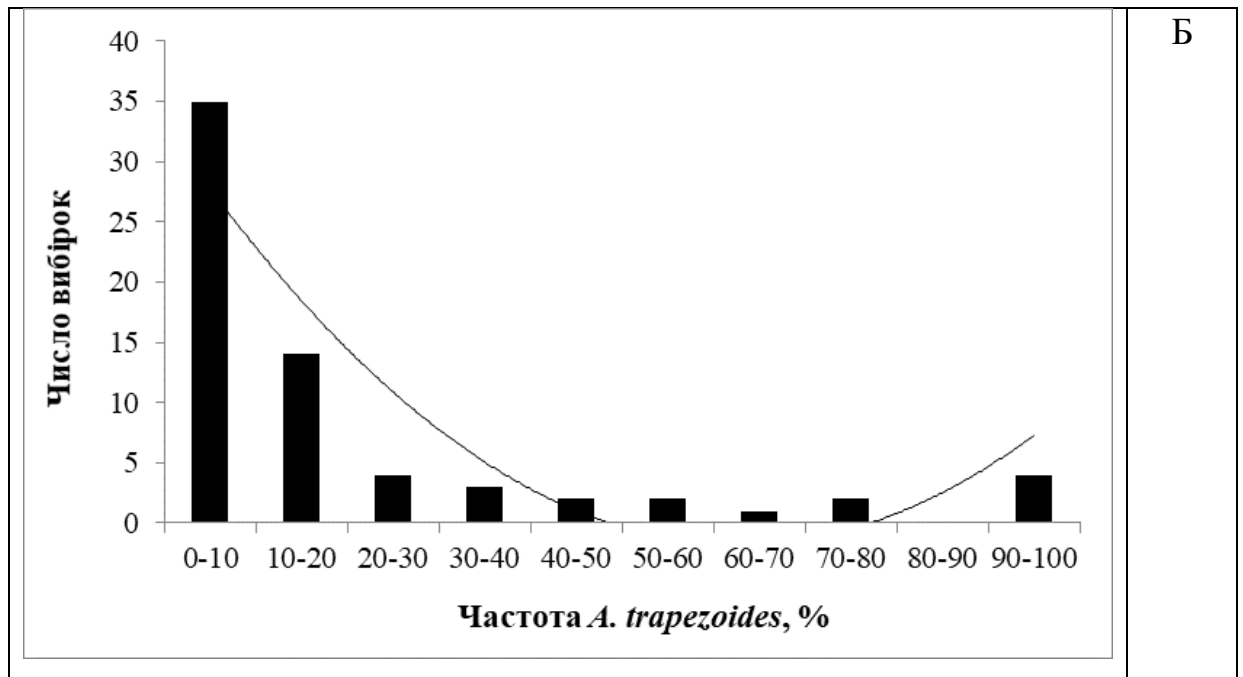


Рис. 4. Розподіл частоти особин *A. trapezoides* в поселеннях орних черв'їв в межах України (А), Житомирської області (Б). Апроксимація за допомогою поліноміальної функції.

Основні статистичні параметри розподілу частот *A. trapezoides* (середня частота на вибірку 0,255, при  $\sigma = 0,328$ ) демонструють достатньо високе переважання дисперсії над середнім значенням ( $\sigma/M = 1,28$ ), що зазвичай є проявом негативного біноміального розподілу. Теоретичний розподіл, що був побудований за формулою Пуассона, доводить його невідповідність до емпіричного розподілу ( $\chi^2 = 47,09$ ; d.f. = 1;  $p < 0,001$ ).

Аналогічна ситуація і по вибіркам Житомирської та Київської областей. Статистичні параметри розподілу частот *A. trapezoides*, наприклад в Житомирській області, склали  $M = 0,195$ ;  $\sigma = 0,284$ . Побудований за формулою Пуассона теоретичний розподіл і в цьому випадку доводить його невідповідність до емпіричного ( $\chi^2 = 25,25$ ; d. f. = 1;  $p < 0,001$ ). Отже, у випадку локальних досліджень спостерігається конкуренція двох видів, що формується їх різними екологічними уподобаннями. Це здатність партеногенетичного виду утворювати поселення з низькою щільністю в песимальних умовах (у посушливих піщаних ґрунтах).

### ПОРІВНЯЛЬНА ГЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ АМФІМІКТИЧНОГО ТА АПОМІКТИЧНОГО ВИДІВ

Генетичне маркування *A. caliginosa* за трьома алозимними локусами *Aat-1*, *Es-4*, *Mdh-1* вирішує питання видової належності, особливостей схрещувань та структурованості популяцій.

Серед особин, попередньо ідентифікованих як *A. caliginosa*, зустрічаються незвичайні для диплоїдних організмів тригетерозиготні спектри або прояви ефекту дози гена за локусом *Es-4*, що викликано особливостями геномної організації дощових черв'їв. Тим не менш, сукупність проаналізованих особин, ідентифікованих за морфологічними ознаками як *A. caliginosa*, слід вважати

представниками єдиного біологічного виду. Можливе виключення складає невеличка серія червів з вибірки Фастів-2, у яких були незвичайні спектри неспецифічних естераз і які, однак, на рівні морфологічних ознак були типовими *A. caliginosa*.

Панміктичність більшості популяцій *A. caliginosa* підтверджує розподіл генотипів за трьохалельним локусом *Es-4*. Єдине виключення складають популяції Федорівка-1, -2 (Фастівський район), в яких спостерігається вірогідний дефіцит гетерозигот. Розподіл значень індексу  $F_i$ , який відображає співвідношення емпіричної та теоретичної гетерозиготності, вказує на вірогідну тенденцію зсуву в бік позитивних значень ( $F_i = 0,08 \pm 0,027$ ,  $t = 2,74$ ,  $p < 0,01$ ), що означає тенденцію до дефіциту гетерозигот (рис. 5). Причиною є випадки самозапліднення, які, як вважається (Ramm et al., 2015; Diaz Cosin et al., 2011), перманентно властиві гермафродитним тваринам.

Значення  $F_{st}$ -індексу, що відображають просторову диференціацію популяцій, демонструє, що в групах вибірок різного ступеня відокремлення, його значення варіюють від 0,03 до 0,15 (табл. 1). Причому вірогідні величини починаються з  $F_{st} = 0,08$ . В ситуації, коли популяції розділені відстанню до 30 км, значення  $F_{st}$  в середньому складає 0,07 і не є вірогідним. Генетична гетерогенність популяційних груп, що розділені відстанню 30–200 км, вірогідна, адже значення  $F_{st}$  в середньому становлять 0,10. При відстані 201–400 км значення коливаються від 0,13 до 0,15, а в діапазоні 401–800 км показник стабілізується 0,13–0,14. Отже, найбільші зміни індексу  $F_{st}$  мають місце при переході від угруповань найменших розмірів до середніх. В ситуації віддаленості популяцій на 200 км і більше має місце певна стабілізація показника генетичної диференціації.

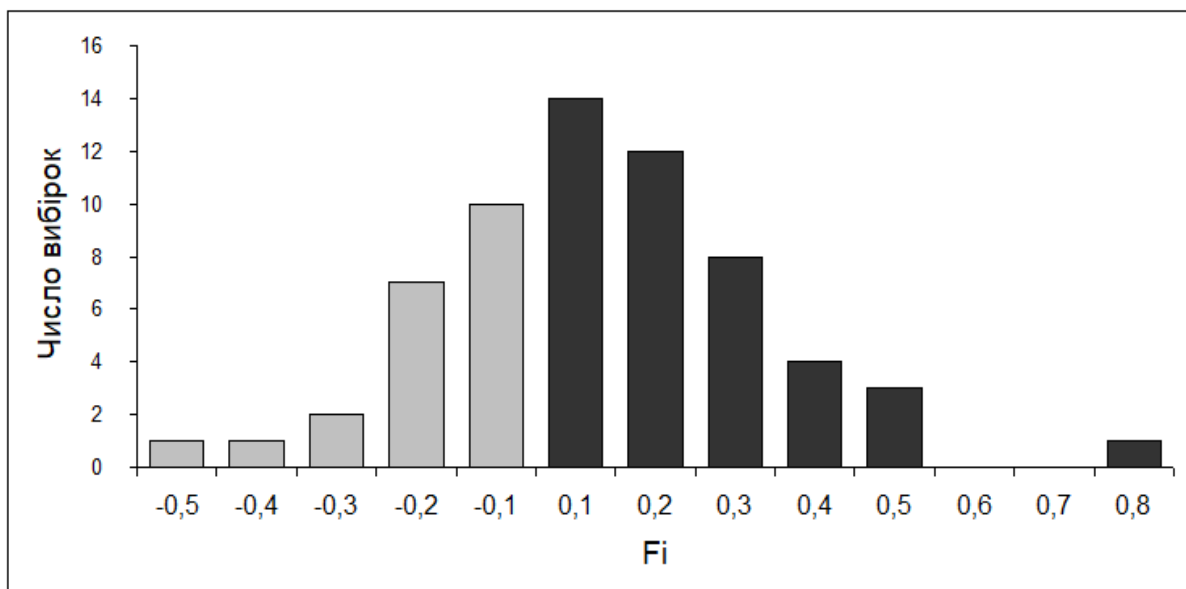


Рис. 5. Розподіл значень індексу фіксації ( $F_i$ ) в популяціях *A. caliginosa* в межах України.

Оцінка генетичної гетерогенності популяцій *A. caliginosa*, отримана на території України на рівні  $F_{st} = 0,13$ , чітко відповідає значенням генетичної

диференціації поселень цього виду в Північній Америці (Stille et al., 1980). Цей показник вищий за середнє значення для популяцій різних видів тварин і, очевидно, може розглядатись як певний стандарт для амфіміктичних видів дощових черв'їв.

Таблиця 1.

**Середні значення індексу гетерогенності популяцій (Fst)  
у *A. caliginosa* в популяційних групах різного розміру**

D, км	N	M	Min–Max
1–30	7	0,07	0,03 – 0,13
31–100	2	0,11	0,08 – 0,13
101–200	4	0,09	0,04 – 0,14
201–400	3	0,14	0,13 – 0,15
401–800	3	0,13	0,13 – 0,14

Примітка D – відстань між вибірками, N – число вибірок, M – середнє значення, Min–Max – межі варіювання.

Просторово-генетична структура поселень *A. trapezoides* кардинально відрізняється від *A. caliginosa*. Апоміктичному виду властива вікарна структура поселень, при якій географічно віддалені популяції мають різний склад біотипів і відповідає концепції: чим більшою є відстань, що розділяє популяції, тим вищим є рівень їх генетичної диференціації. Це означає, що у амфіміктичного виду генетичне різноманіття проявляється на рівні окремих особин і зосереджене всередині популяцій, а у апоміктичного воно носить характер групової географічної мінливості.

### ГІС-МОДЕЛЮВАННЯ ЕКОЛОГІЧНОЇ НІШІ

Завданням роботи було визначення потенційної екологічної ніші *A. caliginosa* та *A. trapezoides* в межах України. Аналіз був проведений на рівні 35 біокліматичних параметрів бази Bioclim, що включали дані про температуру та опади, сонячну радіацію та вологість ґрунту. Окрім того був досліджений вплив фізико-хімічних характеристик ґрунту на їх поширення.

Результати моделювання потенційного поширення двох видів на підставі зазначених вище факторів представлені у картографічній формі. При цьому показник AUC для *A. caliginosa* становить 0,96, а для *A. trapezoides* – 0,95, тобто отримані моделі поширення добре узгоджуються з емпіричними даними та відмінно їх описують в межах розглянутих факторів навколишнього середовища.

Статистичний аналіз доводить, що відмінності між видами спостерігаються лише за низкою параметрів, що відображають показники вологості ґрунту. Як доводить використання непараметричного U-критерію Манна-Уїтні, вірогідні відмінності спостерігаються за показниками, що характеризують вологість ґрунту у теплу пору року (табл. 2).

**Результати застосування U-критерію Манна-Уїтні (W) для показників вологості ґрунту**

<b>Показник</b>	<b>W</b>	<b>p</b>
Середньорічний індекс вологості	4818	0,022*
Найбільший тижневий індекс вологості	3983	0,930
Найнижчий тижневий індекс вологості	4725	0.043*
Сезонність індексу вологості (CV)	3275	0.035*
Середній показник вологості вологого кварталу	3980	0.923
Середній показник вологості сухого кварталу	4729	0.042*
Середній показник вологості найтеплішого кварталу	4834	0.020*
Середній показник вологості холодного кварталу	4035	0.956

Отже, представлені результати демонструють, що партеногенетичний вид надає перевагу песимальнішим умовам існування, якими у першу чергу виступає обмежена вологість ґрунтів. Це означає, що географічний розподіл популяцій амфіміктичного *A. caliginosa* та апоміктичного *A. trapezoides* відбувається у відповідності до концепції географічного партеногенезу.

**ГЕОГРАФІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПОЛІВИДОВИХ УГРУПОВАНЬ ДОЩОВИХ ЧЕРВІВ**

При аналізі географічного розподілу полівидових угруповань було задіяно 23 види дощових черв'їв, які у відповідності до їх способу розмноження було поділено на три групи: амфіміктичні гермафродитні види з диплоїдним набором хромосом (*A. caliginosa*, *A. longa*, *Lumbricus terrestris*, *L. castaneus*, *L. rubellus*, *Eisenia fetida*, *Allolobophora chlorothica*, *Dendrobaena schmidti*); партеногенетичні одностатеві види, що характеризуються клоновою структурою популяцій і, як правило, є поліплоїдами (*A. trapezoides*, *A. rosea*, *Octodrilus transpadanus*, *Octolasion tyrtaeum*, *Eiseniella tetraedra*, *D. octaedra*, *D. telermanica*, *Dendrodrilus rubidus*, *E. nordenskoildii*); види з нез'ясованою структурою поселень, невідомою статевою належністю і не встановленою плоїдністю (*E. gordejefi*, *D. mariupilensis*, *Dendrodrilus subrubicundus*, *D. auriculata*, *Allolobophora leoni*, *A. jassyensis*).

Загальне співвідношення між групами амфіміктичних, партеногенетичних видів та видів з нез'ясованим типом розмноження виглядає як 36,8: 54,25: 8,9%, що вказує на те, що у відкритих ландшафтах України абсолютну більшість дощових черв'їв становлять особини партеногенетичних видів. Однак найчисленнішим видом є амфіміктичний *A. caliginosa* (середня представленість по 14 областях – 28,9%), менший відсоток у чотирьох партеногенетичних видів: *A. rosea* (26%), *A. trapezoides* (11,8%), *Oc. transpadanus* (7,75%), *O. tyrtaeum* (5%). Найпоширенішим серед видів з нез'ясованим типом розмноження виявився *D. mariupilensis* (3,4%). При цьому спостерігається чітка тенденція переважання партеногенетичних видів в південних степових регіонах.

В континентальній зоні, що включає сім північних і центральних областей України, середня частка амфіміктичних видів становить  $54,8 \pm 1,6\%$ , тоді як в

степовій зоні (сім південних областей) на них припадає лише  $18,9 \pm 1,2\%$ . Частка партеногенетичних видів змінюється протилежним чином, хоча і не в такій значній мірі. Якщо частка партеногенетичних особин в угрупованнях континентальної зони України становить  $45,2 \pm 1,5\%$ , то в степовій вона вже  $63,3 \pm 1,5\%$ . Види з нез'ясованим типом розмноження чітко приурочені до степової зони. Тут на них припадає  $17,8 \pm 1,4\%$ , тоді як в континентальній зоні частка представників цієї групи є мізерно малою –  $0,05\%$  (рис.6).

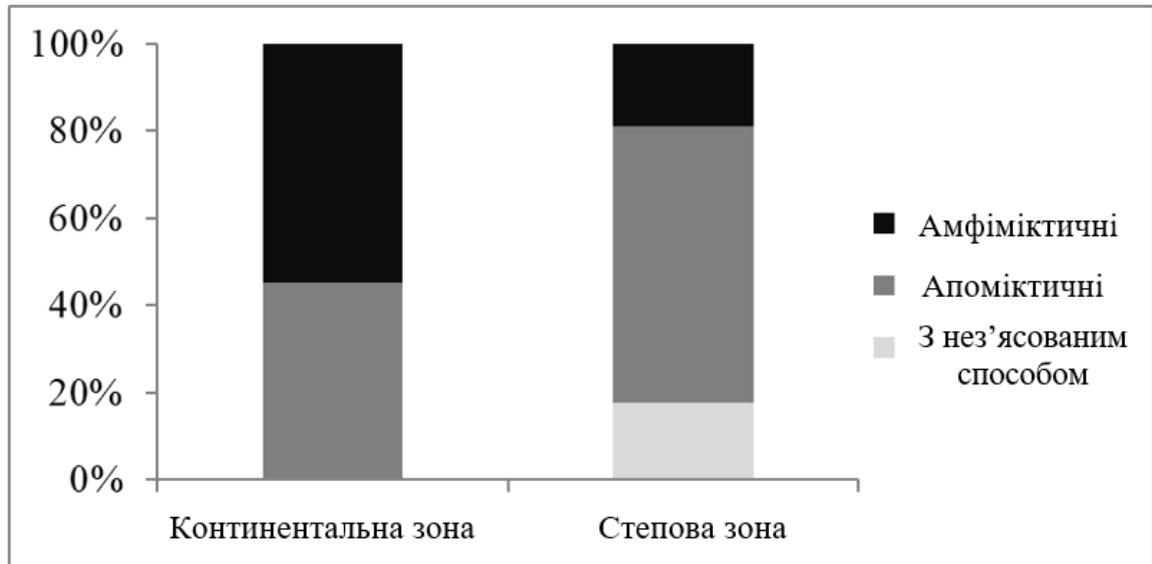


Рис. 6. Співвідношення амфіміктичних, апоміктичних та видів з нез'ясованим способом розмноження в Континентальній та Степовій біогеографічних зонах України.

Отже, угруповання дощових черв'яків відкритих ландшафтів України виявляють географічну неоднорідність, пов'язану з видоспецифічними особливостями розмноження видів, що до них належать.

У північно-західних областях України (континентальній зоні) переважають амфіміктичні види, а у східних і південних (степовій зоні) – партеногенетичні.

Чисельне домінування партеногенетичних видів в областях з сухим і континентальним кліматом та збідненим видовим складом дає підставу вважати адекватним застосування концепції географічного партеногенезу.

Немає підстав вважати партеногенетичних дощових черв'яків екстремофілами, більш коректним буде їх віднесення до високотолерантних організмів.

## ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ ІНДИВІДУАЛЬНОЇ ПЛОДЮЧОСТІ ТА ФЕРТИЛЬНОСТІ

Експериментальне розмноження було розпочато із середини квітня. Оцінка плодючості проводилась за обліком коконів в кожній ємності. Підрахунок проводився кожні 7–14 днів шляхом ручного розбору порцій ґрунту з наступним його просіюванням в залежності від інтенсивності розмноження черв'яків. Дотримання оптимальних умов утримання призвело до високоактивного фізіологічного стану черв'яків та їх інтенсивного розмноження.

Сезонна динаміка продукування коконів червами двох видів на фоні динаміки середньодобової температури доводить, що першочергове значення при розмноженні має сезонність, адже максимальна продуктивність спостерігалась наприкінці весни та на початку літа. У пізньолітній та осінній періоди, не зважаючи на високу температуру і оптимальний рівень вологості, інтенсивність розмноження зменшується (рис. 7).

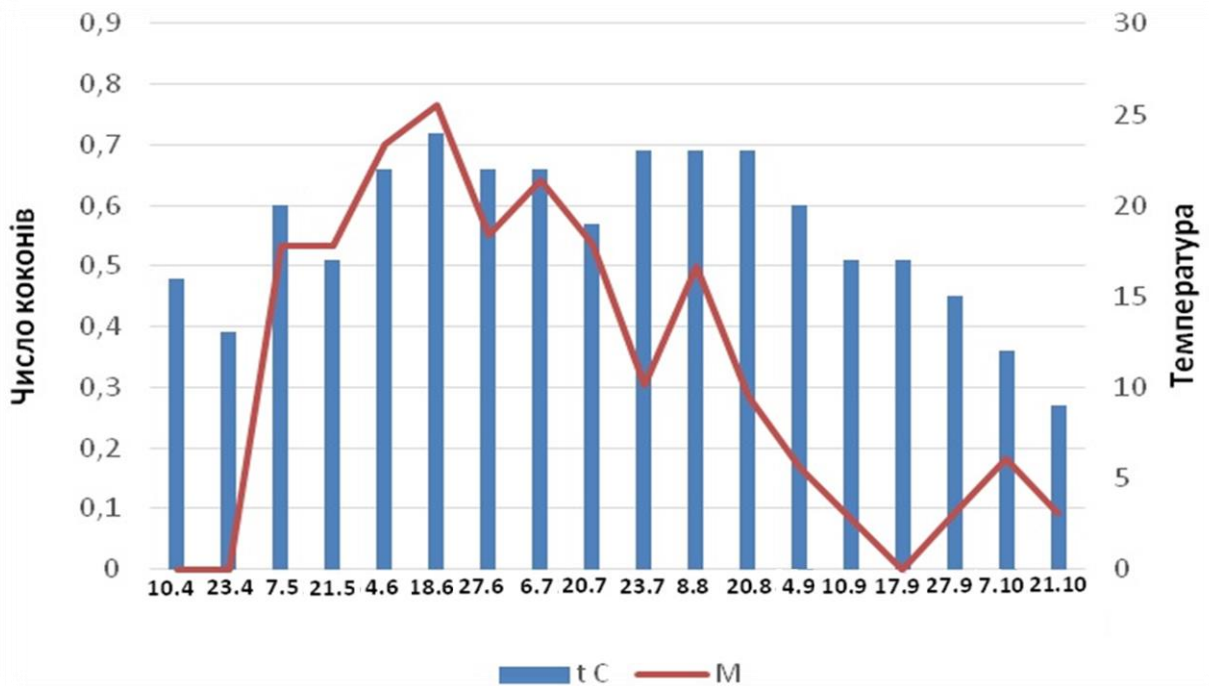


Рис. 7. Динаміка сумарного продукування яйцевих коконів (M) особинами *A. caliginosa* та *A. trapezoides* в 2018 році на фоні змін середньодобової температури (t° C).

Експеримент 2018 р. тривав з середини квітня по жовтень, в кожній ємності було по дві особини *A. caliginosa* і по дві особини *A. trapezoides*. Всього в дослідженні задіяно 20 особин *A. caliginosa*, що були взяті з м. Житомира та 10 особин *A. trapezoides* з масиву Біличі м. Києва. Відкладання коконів розпочалось на восьмий день і продовжилось впродовж всього літнього та ранньоосіннього періодів. Тривалий час експерименту дозволив визначити найбільш продуктивний період для подальших досліджень. У цьому експерименті спостерігалась низька життєздатність дорослих червів, внаслідок чого до кінця сезону живими залишилися від 30 до 50% особин. Особливо нежиттєздатними виявилися особини *A. caliginosa*. Причиною став спалах чисельності дрібних комах (визначення видової приналежності не проводилось), що активно атакували дорослих червів. У наступних сезонах технічними засобами проблему було усунуто.

Порівняльний аналіз числа коконів на одну особину продемонстрував, що в перший місяць дослідження різниця між двома видами була відсутня. Однак, починаючи з 35 дня експерименту, коли інтенсивність відкладання коконів різко зростає, в ємностях, в яких містились *A. trapezoides*, стали фіксувати набагато



більше коконів на одну особину, ніж у *A. caliginosa* (рис. 8). Слід зазначити, що за розмірами, формою та забарвленням кокони різних видів не відрізнялися, хоча в коконах *A. caliginosa* містився один зародок, тоді як у *A. trapezoides* їх кількість коливалась від 1 до 2.

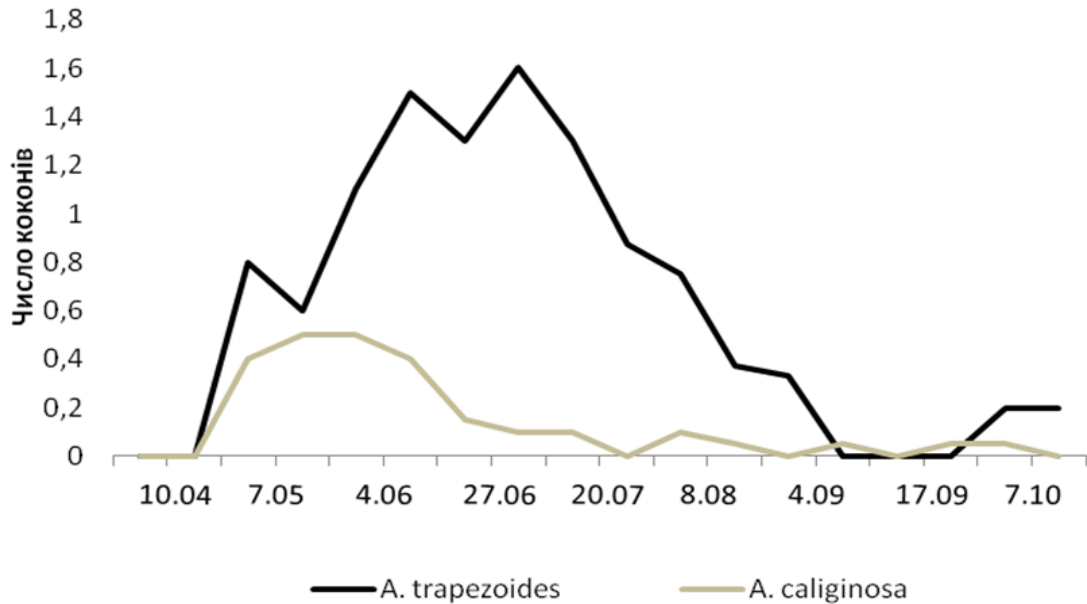


Рис. 8. Зміна середнього числа коконів на одного плідника в ємностях з *A. caliginosa* (чорна лінія) і *A. trapezoides* (сіра лінія) протягом 2018 р.

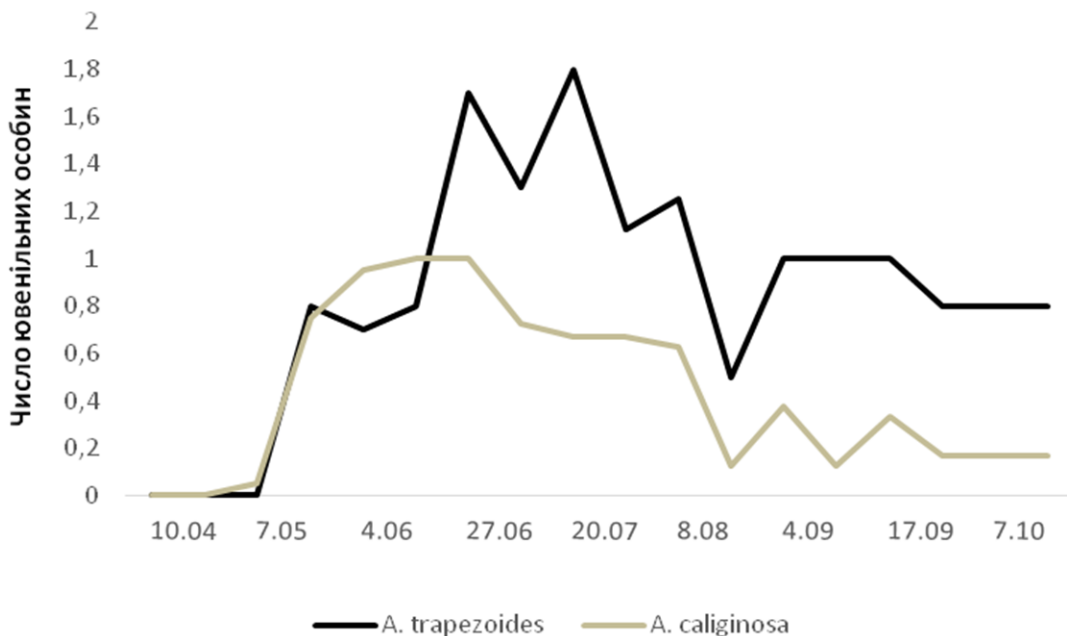


Рис. 9. Зміна середнього числа ювенільних особин на одного плідника в ємностях з *A. caliginosa* (сіра лінія) і *A. trapezoides* (чорна лінія) в 2018 р.

Порівняння двох видів за кількістю ювенільних особин дало схожі результати. У ємностях із партеногенетичними червами середнє число ювенільних особин мало тенденцію до досягнення вищих значень (рис. 9), проте вірогідні відмінності були отримані лише наприкінці експерименту.

В 2019 р. дослідження проводились протягом весняно-літнього сезону. Експеримент тривав по кінець серпня, в ємностях тримали по дві особини *A. caliginosa* і по одній особині *A. trapezoides*. В дослідженні було задіяно 44 особини *A. caliginosa*, які були взяті з мкр. Мар'янівка (20 екз.), м. Радомишль (12 екз.) та с. Станишівка (12 екз.) та 27 особин *A. trapezoides* з околиць с. Станишівка (24 екз.), мкр. Мар'янівка (2 екз.) та м. Радомишль (1 екз.). Всі вибірки з Житомирської області.

Відкладання коконів розпочалось вже на другому тижні і продовжилось впродовж всього періоду, личинки з'явилися на початку червня. У цьому експерименті була досягнута висока життєздатність плідників. Наприкінці дослідження з досліду було виключено лише до 10% статевозрілих особин.

Облік числа коконів довів, що індивідуальна плодючість *A. trapezoides* була вищою, ніж у *A. caliginosa*. Найбільший ступінь невідповідності у рівнях плодючості амфіміктичного та партеногенетичного видів мав місце в період максимальної інтенсивності розмноження (рис. 10).

Личинки з'являлися одночасно у *A. caliginosa* та *A. trapezoides* через 40 діб від початку експерименту. При цьому в ємностях, що містять партеногенетичних черв'яків, відбулось більше накопичення личинок, ніж у ситуації амфіміктичного виду (рис. 11).

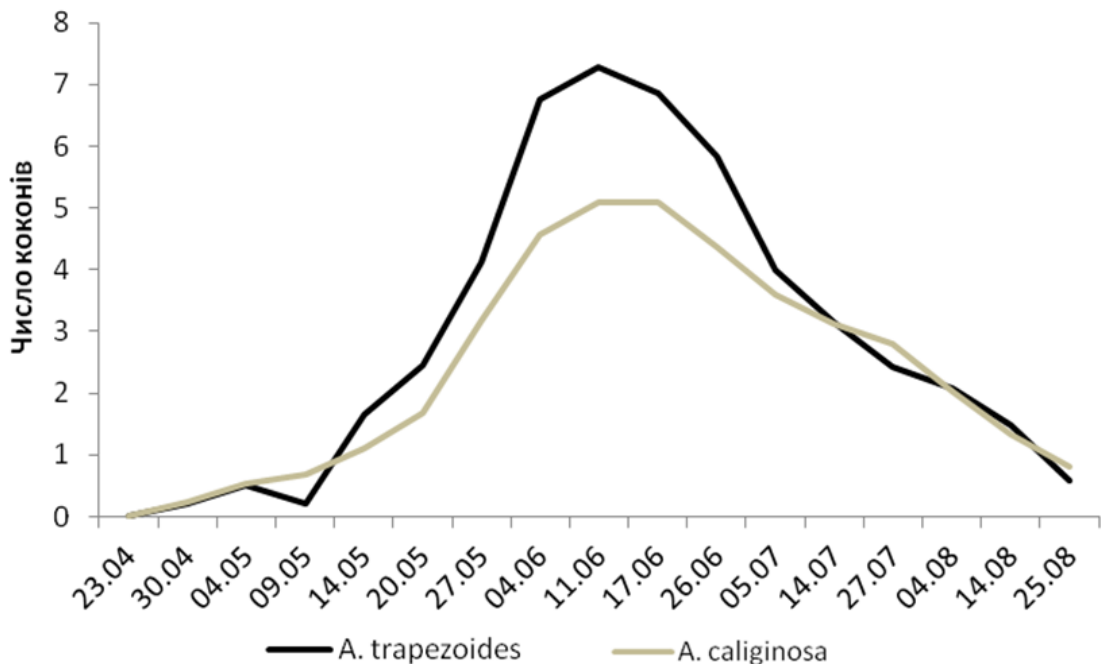


Рис. 10. Зміна середнього числа коконів на одного плідника в ємностях з *A. caliginosa* (сіра лінія) і *A. trapezoides* (чорна лінія) в 2019 р.

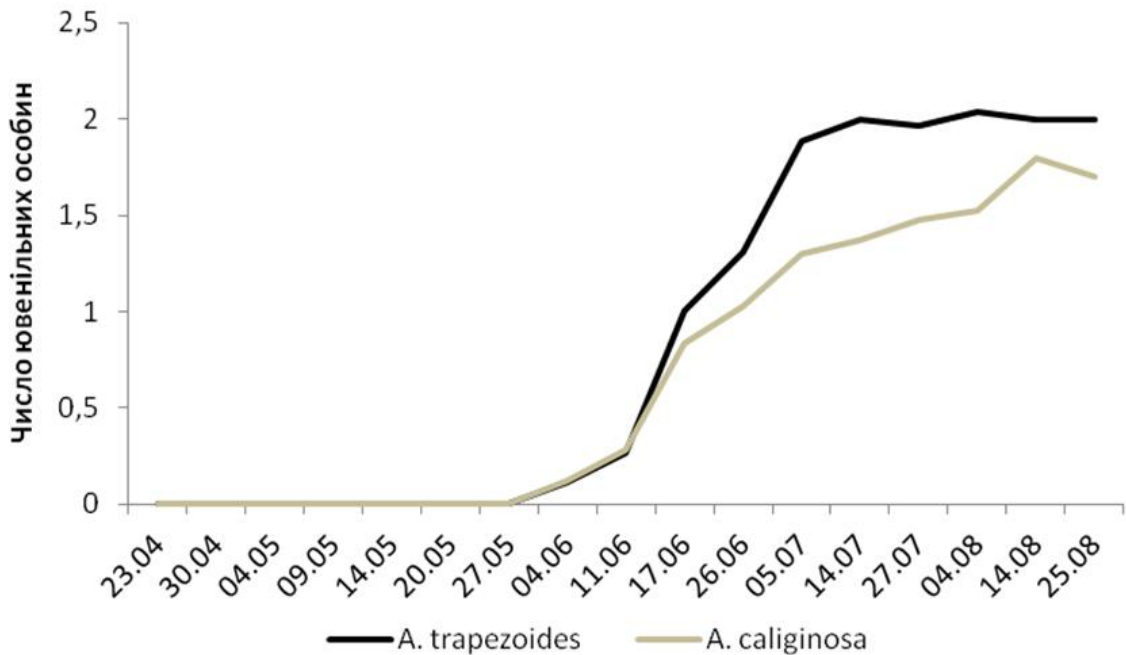


Рис. 11. Зміна середнього числа ювенільних особин на одного плідника в емностях з *A. caliginosa* (сіра лінія) і *A. trapezoides* (чорна лінія) в 2019 р.

В 2020 р. дослідження проводились впродовж весняно-літнього сезону – з середини квітня по кінець серпня. В емностях утримували по дві особини *A. caliginosa* і по дві особини *A. trapezoides*. Всього було задіяно 44 особини *A. caliginosa*, які були взяті з околиць с. Станишівка (36 екз.), с. Пряжів (8 екз.) та 46 особин *A. trapezoides* з околиць с. Слобода-Селець. Всі вибірки з Житомирської області. Продукування коконів розпочалось на другому тижні експерименту та тривало аж до кінця літа, а личинки з'явилися на початку червня. У цьому експерименті було досягнуто середній рівень життєздатності плідників. Наприкінці дослідження збереглося близько 80% особин виду *A. caliginosa* та 60% особин *A. trapezoides*.

Найбільшій інтенсивності розмноження досягло у другій декаді червня. У липні кількість коконів стала зменшуватись, а у серпні ця тенденція спостерігалась і надалі (рис. 12). Облік числа коконів довів, що індивідуальна плодючість двох видів в цьому сезоні була приблизно на одному рівні.

Порівняння червів за кількістю ювенільних особин дало схожі до обрахунків коконів результати. У емностях із партеногенетичними червами *A. trapezoides* середнє число ювенільних особин мало тенденцію до досягнення більших значень, у порівнянні з амфіміктичним видом *A. caliginosa* (рис. 13), причому це відмічалось лише наприкінці експерименту.

Зведення до єдиної системи даних результатів, що були отримані в ході трьохрічних експериментів з розмноження двох видів орних червів у штучних умовах, представлено в табл. 3.

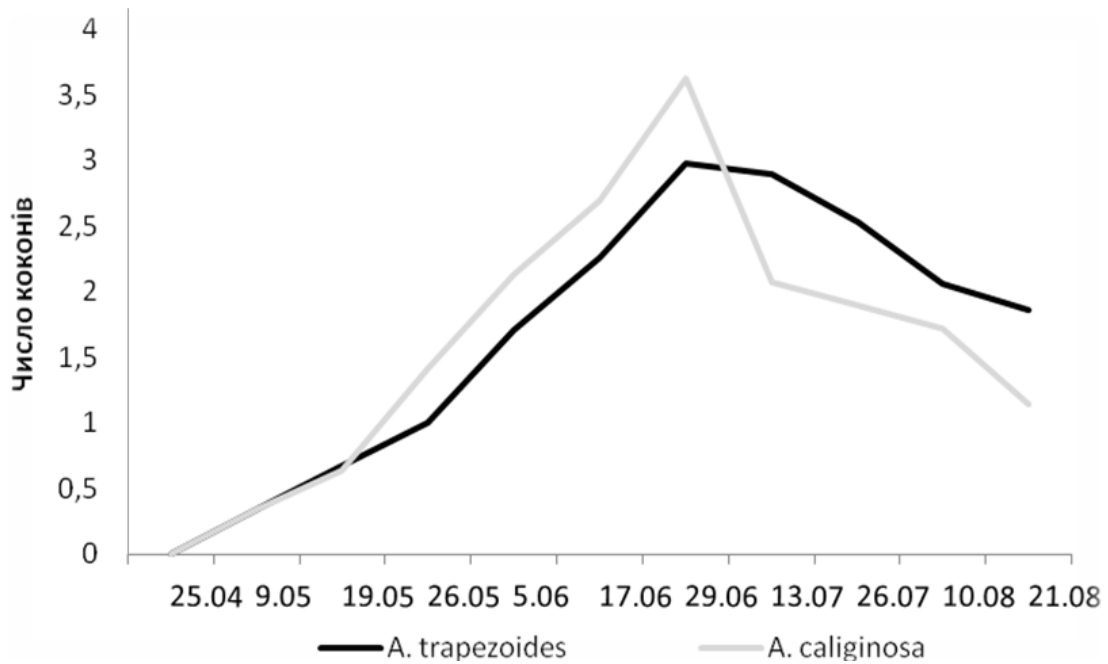


Рис. 12. Зміна середнього числа коконів на одного плідника в ємностях з амфіміктичними *A. caliginosa* і партеногенетичними *A. trapezoides* видами протягом експерименту 2020 р.

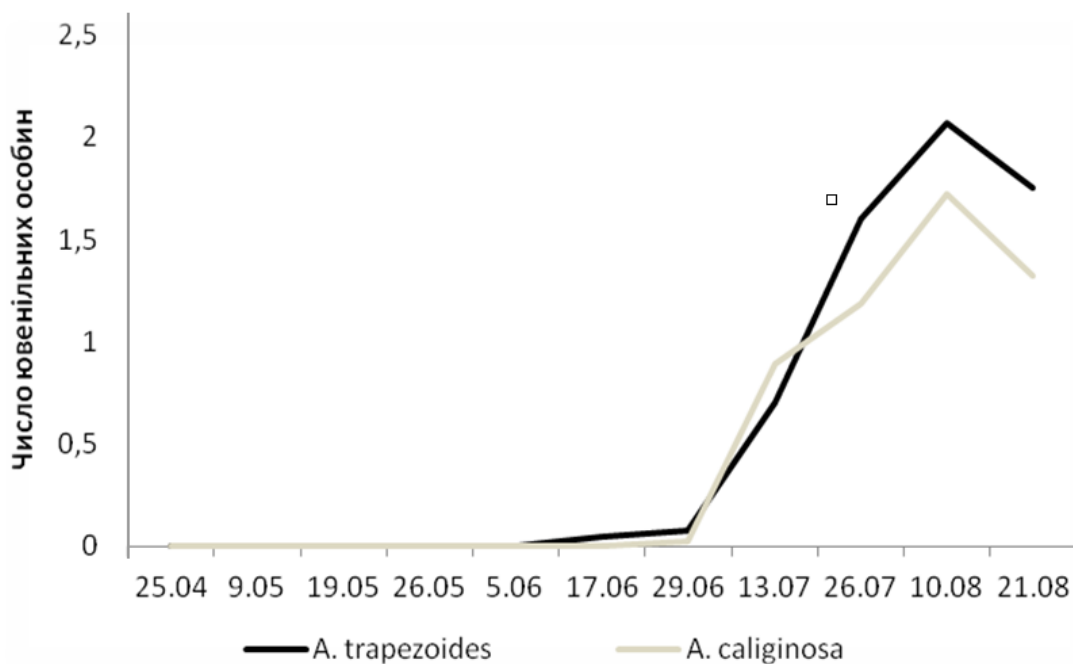


Рис. 13. Зміна середнього числа ювенільних особин на одного плідника в ємностях з амфіміктичними *A. caliginosa* і партеногенетичними *A. trapezoides* видами протягом експерименту 2020 р.

На рівні продукування коконів у *A. trapezoides* в двох сезонах досліджень з трьох спостерігалася більш висока індивідуальна плодючість, ніж у *A. caliginosa*. І це без урахування тієї обставини, що в коконах *A. trapezoides* часто було два зародка, тоді як у *A. caliginosa* лише один. На рівні числа ювенільних личинок, тобто ембріонів, що завершили свій метаморфоз, лише в одному випадку

встановлено вірогідне переважання числа ювенільних особин *A. trapezoides* над *A. caliginosa*. Отже, репродуктивні потенціали популяцій *A. trapezoides* за рахунок дещо більшої індивідуальної плодючості та рівної в остаточному рахунку з *A. caliginosa* фертильності слід вважати як максимум більшими або як мінімум рівними.

Таблиця.3.

**Середнє значення число коконів та ювенільних особин, що розраховані по узагальненим по роках даним, та стандартні похибки у амфіміктичного *A. caliginosa* та партеногенетичного *A. trapezoides* видів**

Рік	Число коконів		Число ювенільних особин	
	<i>A. caliginosa</i>	<i>A. trapezoides</i>	<i>A. caliginosa</i>	<i>A. trapezoides</i>
2018	0,25 ± 0,03	0,78 ± 0,12***	0,62 ± 0,06	0,95 ± 0,09**
2019	2,48 ± 0,12	2,86 ± 0,13*	0,69 ± 0,06	0,80 ± 0,07
2020	1,64 ± 0,11	1,47 ± 0,12	0,42 ± 0,06	0,41 ± 0,04

Відмінності середніх вірогідні на рівнях: \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ .

### **ІНДИВІДУАЛЬНА ПЛОДЮЧІСТЬ ЯК ФАКТОР БІОЛОГІЧНОГО ПРОГРЕСУ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧНИХ ВИДІВ**

На даний момент відомо 18 досліджень щодо порівняльної плодючості амфіміктичних та партеногенетичних видів тварин. Ці роботи стосуються як гермафродитних, так і роздільностатевих тварин. Мова йде про експерименти з турбеларіями, олігохетами, червоногими, багатоніжками, комахами, рибами, амфібіями та плазунами. Аналіз та узагальнення цих даних доводять, що у більшості випадків плодючість і фертильність партеногенетичних організмів є вищою або рівною, порівняно зі спорідненими амфіміктичними видами, відповідно їх репродуктивний потенціал на рівні популяції є не тільки не нижчим, а навіть і вищим, ніж у амфіміктичних організмів. Це, у свою чергу, дає підстави вважати, що мітотичний спосіб утворення гамет і апоміксис цілком можуть замінити мейотичний гаметогенез, що, зокрема, характерне для партеногенетичних дощових червів.

Отже, головна перевага партеногенетичних особин пов'язана з можливістю освоювати нові території, що недоступні для амфіміктичних споріднених видів, шляхом заснування мікропопуляцій на малоприсадатних територіях. Це досягається у першу чергу за рахунок здатності ефективно розмножуватись поодинокими особинами та високого репродуктивного потенціалу. Достатньо однієї особини, що потрапила до відповідної мікростанції, щоб дати початок популяції, в якій до того не буде інбридингу. Тоді як для амфіміктичного виду для створення нової ізольованої популяції відразу необхідно десятки особин-засновників. Ця особливість партеногенетів в остаточному рахунку дає їм змогу швидко розширювати свій ареал і таким чином збільшити загальну чисельність.

### **ОБЛІГАТНИЙ ПАРТЕНОГЕНЕЗ ЯК ВИКЛИК АМФІМІКСИСУ**

Відмова від амфіміксису та рекомбінацій дає партеногенетичним організмам низку переваг: здатність жити на територіях з песимальними умовами,

започатковуюючи мікропоселення на рівні поодиноких особин; мати великі ареали і значний репродуктивний потенціал; їм властивий високий рівень гетерозиготності, що запобігає інбридингу при колонізації, а також гетерозис. В остаточному рахунку це призводить до біологічного прогресу: збільшення чисельності та розширення ареалу.

## ВИСНОВКИ

1. Партеногенетичні види дощових черв'яків, у тому числі *A. caliginosa* – *A. trapezoides*, мешкають у посушливих та континентальних регіонах України, менш придатних для дощових черв'яків, ніж вологі області півночі та заходу. Це означає коректність застосування до дощових черв'яків концепції географічного партеногенезу.

2. Угрупування орних черв'яків мають біполярну структуру. В них переважають особини або *A. caliginosa*, або *A. trapezoides*. Випадки рівного представництва видів нечисленні. Тенденція проявляється як в масштабі всієї України, так і на регіональному рівні. Причиною біполярності угруповань є різні екологічні преференції видів, до яких в макромасштабі додаються ще й географічні обставини.

3. ГІС-моделювання екологічної ніші доводить, що ключовими факторами, що визначають особливості поширення партеногенетичного *A. trapezoides* та амфіміктичного *A. caliginosa* видів, є показники вологості у найбільш теплу та посушливу пору року, а не фізико-хімічні характеристики ґрунту.

4. Просторово-генетична диференціація популяцій амфіміктичного *A. caliginosa*, у порівнянні з іншими тваринами, є вище середньої і стабілізується на рівні популяцій, що розділені 200–400 км.

5. Рівні генетичного різноманіття амфіміктичного та клонового видів співставні, але це реалізується по-різному: у *A. caliginosa* це головним чином індивідуальна мінливість, у *A. trapezoides* – поліклоновість на внутрішньо і міжпопуляційному рівнях

6. Індивідуальна плодючість партеногенетичного триплоїдного виду *A. trapezoides* на рівні продукування коконів, у порівнянні з амфіміктичним диплоїдним видом *A. caliginosa*, має тенденцію до збільшення. Тенденція зберігається і на рівні числа ювенільних особин. Отже, репродуктивний потенціал популяцій партеногенетичного виду щонайменш не нижчий, а, можливо, навіть дещо вищий, ніж у амфіміктичного виду.

7. З урахуванням літературних даних є підстави стверджувати, що мітотичний спосіб гаметогенезу у тварин є не менш ефективним способом статевого розмноження, ніж мейотичний амфіміксис.

8. Причинами еволюційного прогресу партеногенетичних видів є три обставини: здатність розширювати ареал завдяки засвоєнню несприятливих територій поодинокими особинами, значний репродуктивний потенціал та висока життєздатність за рахунок гетерозиготності і гетерозисних ефектів

## ПУБЛІКАЦІЇ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

1. Mezhzherin S. V., **Chayka Yu. Yu.**, Kokodiy S. V., Tsyba A. O. Comparative analysis of fecundity in close amphimictic *Aporrectodea caliginosa* and apomictic *A. trapezoides* earthworms, and the problem of reproductive advantages of parthenogenetic animals // *Zoodiversity*. 2020. 54, 6. P. 479-486. Scopus, Q3. (Особистий внесок: участь у польових дослідженнях, обробці та аналізі даних, написання тексту статті).

2. Mezhzherin S. V., **Chayka Yu. Yu.**, Vlasenko R. P., Zhalay E. I., Rostovskaya O. V., Garbar O. V. The alternative distribution of related earthworms *Aporrectodea caliginosa* and *A. trapezoides* (Oligochaeta, Lumbricidae) in Ukraine as a case of geographical parthenogenesis. *Zoodiversity*, 2021. 55 (3): 185-194. Scopus, Q3. (Особистий внесок: участь у польових дослідженнях, обробці та аналізі даних, написання тексту статті).

3. Mezhzherin S. V., **Chayka Yu. Yu.**, Vlasenko R. P., Zhalay O. I., Garbar O. V. The genetic structure features of the amphimictic earthworm *Aporrectodea caliginosa* (Oligochaeta, Lumbricidae) populations within Ukraine. // *Cytology and Genetics*, 2021, 55 (5), P. 420-426. Scopus, Q4. (Особистий внесок: участь у польових дослідженнях, обробці та аналізі даних, написання тексту статті).

4. **Чайка Ю. Ю.**, Власенко Р. П. Аналіз ефективності використання методики продукування коконів дощовими червами роду *Aporrectodea* в штучних умовах // *Біологія та екологія*. 2019. Т. 5. С.108-112. (Особистий внесок: концепція роботи, участь у польових дослідженнях, обробці та аналізі даних, написання тексту статті, підготовка ілюстрацій, оформлення матеріалів до друку).

5. Межжерин С. В., **Чайка Ю. Ю.**, Жалай Е. И. Репродуктивное преимущество партеногенетического дождевого червя *Aporrectodea trapezoides* над родительским амфимиктическим видом *A. caliginosa* (Oligochaeta, Lumbricidae) // *Доповіді Національної академії наук України*. 2020. № 2. С. 76-81. (Особистий внесок: участь у польових дослідженнях, обробці та аналізі даних, написання тексту статті, підготовка ілюстрацій).

6. Межжерин С. В., **Чайка Ю. Ю.**, Попов В. В., Власенко Р. П., Жалай О. І., Гарбар О. В. Географічний партеногенез на прикладі видових угруповань дощових червів (Oligochaeta, Lumbricidae) відкритих ландшафтів // *Доповіді Національної академії наук України*. 2021. № 2. С. 108-114. (Особистий внесок: участь у польових дослідженнях, обробці та аналізі даних, написання тексту статті).

7. **Яцкевич, Ю. Ю.**, Власенко Р. П., Межжерин С. В. Дощові черви як найважливіші компоненти ґрунтового біоценозу. Матеріали VII Всеукраїнської науково-практичної конференції для молодих учених та студентів «Біологічні дослідження – 2016», 191-192. (Особистий внесок: концепція роботи, участь у польових дослідженнях, обробці та аналізі даних, написання статті, оформлення матеріалів до друку).

8. **Чайка Ю. Ю.**, Власенко Р. П., Межжерин С. В. Продукування яйцевих коконів люмбрицидами (Lumbricidae, Aporrectodea). Матеріали VIII Всеукраїнської науково-практичної конференції з міжнародною участю «Біологічні дослідження – 2017», 107-108. (Особистий внесок: концепція роботи, участь у польових

дослідженнях, обробці та аналізі даних, написання статті, оформлення матеріалів до друку).

9. **Чайка Ю. Ю.** Репродуктивний потенціал партеногенетичного *A. trapezoides* та амфіміктичного *A. caliginosa* дощових черв'яків родини *Aporrectodea* (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*). Матеріали Всеукраїнської науково-практичної інтернет-конференції «Проблеми та перспективи розвитку біологічної освіти», 174-178. (Особистий внесок: концепція роботи, участь у польових дослідженнях, обробці та аналізі даних, написання статті, оформлення матеріалів до друку).

10. **Чайка Ю. Ю.,** Межжерін С. В. Особливості просторово-генетичної структури популяцій дощових черв'яків *Aporrectodea caliginosa* (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*). Матеріали XII Всеукраїнської науково-практичної конференції з міжнародною участю «Біологічні дослідження – 2021», 121-122. (Особистий внесок: концепція роботи, участь у польових дослідженнях, обробці та аналізі даних, написання статті, оформлення матеріалів до друку).

11. **Чайка Ю. Ю.,** Межжерін С. В., Жалай О. І. Репродуктивні особливості партеногенетичної та амфіміктичної форм дощових черв'яків роду *Aporrectodea* (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*). Матеріали наукової конференції Інституту зоології НАН України «Зоологія в сучасному світі: виклики XXI століття», 106. (Особистий внесок: концепція роботи, участь у польових дослідженнях, обробці та аналізі даних, написання статті).

## АНОТАЦІЯ

**Чайка Ю. Ю.** Географічний партеногенез та особливості репродукції диплоїдних та триплоїдних представників орних черв'яків *Aporrectodea caliginosa* — *trapezoides* (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*). Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 – зоологія. Інститут зоології імені І. І. Шмальгаузена НАН України, Київ, 2024.

Дисертаційна робота присвячена питанням еволюції статевого розмноження і акцентована на причинах та механізмах біологічного прогресу облігатних партеногенетичних організмів на прикладі дощових черв'яків. Робота представляє собою порівняльне дослідження ефективності розмноження, географічного поширення та структури популяцій двох видів орних черв'яків – диплоїдного амфіміктичного *Aporrectodea caliginosa* та близькоспорідного гібридного триплоїдного партеногенетичного виду *A. trapezoides*. Мета роботи полягала у визначенні факторів, що забезпечують біологічний прогрес партеногенетичних видів дощових черв'яків та ієрархію цих факторів з акцентом на порівнянні диплоїдного *Aporrectodea caliginosa* та близькоспорідного триплоїдного *A. trapezoides* видів. Головними завданнями слід вважати 1) порівняння рівнів індивідуальної плодючості та фертильності зазначених видів; 2) визначення особливостей їх географічного поширення; 3) встановлення особливостей структури їх популяцій і сумісних поселень. Це перше дослідження, що пов'язує такі ключові біологічні характеристики як репродуктивний потенціал та



особливості географічного поширення партеногенетичних організмів як фактори, що зумовлюють їх біологічний прогрес. Результати дослідження здійснюють внесок у розв'язання такого суперечливого питання як еволюція розмноження і можуть бути використані у практичній екології при біоіндикації ґрунтів.

Головні результати дослідження полягають у доказі високої індивідуальної плодючості та фертильності партеногенетичного виду *A. trapezoides* і відповідність його поширення моделі географічного партеногенезу дають внесок у розв'язання такого суперечливого питання як еволюція розмноження і можуть бути використані у практичній екології та при біоіндикації ґрунтів.

**Ключові слова:** дощові черви, *Aporrectodea*, амфіміксис, географічний партеногенез, плодючість, фертильність, генетична мінливість, біологічний прогрес.

## SUMMARY

**Chayka Yu. Yu. Geographical parthenogenesis and peculiarities of reproduction of diploid and triploid representatives of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* – *trapezoides* (Oligochaeta, Lumbricidae).** Qualifying scientific work on manuscript rights.

The dissertation for a scientific degree of the scientific degree of candidate of biological sciences on a specialty 03.00.08 – Zoology. I. I. Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2024.

The dissertation is devoted to the evolution of sexual reproduction and focuses on the causes and mechanisms of biological progress of obligate parthenogenetic organisms using earthworms as an example. The work is comparative research of the reproductive efficiency, geographical distribution and population structure of two species of earthworms – the diploid amphimictic *Aporrectodea caliginosa* and the closely related hybrid triploid parthenogenetic species *A. trapezoides*, which have the same size, sympatric habitats and form common settlements.

The purpose of the research was to determine the factors that ensure the biological progress of parthenogenetic earthworm species and the hierarchy of these factors with an emphasis on the comparison of the diploid *Aporrectodea caliginosa* and the closely related triploid *A. trapezoides* species. The main objectives are: 1) to compare the levels of individual fecundity and fertility of these species; 2) determination of the peculiarities of their geographical distribution; 3) determination of the peculiarities of the structure of their populations and joint settlements.

The territory of Ukraine is a zone of intergradation of *A. caliginosa* and *A. trapezoides* ranges, and both species are widespread everywhere, except for certain localities. *A. trapezoides* in the northern and western regions makes up an average of less than 10% of individuals in the communities of earthworms, while in the eastern and southern regions this species accounts for 50 to 100%. The main vector along which changes in the number of species occur is the northwest-southeast direction.

GIS modeling shows that the main bioclimatic factors that shape the ranges and density of populations are related to humidity, and to a greater extent this applies to the

warm season. On the scale of Ukraine, soil characteristics do not affect the number and geographical distribution of species.

The earthworm communities in open landscapes of Ukraine show geographical heterogeneity associated with species-specific reproductive characteristics of the species they belong to. Amphimictic species prevail in the northwestern regions of Ukraine, while parthenogenetic species dominate in the eastern and southern regions. The predominance of parthenogenetic species in areas with dry and continental climates and depleted species composition makes it possible to apply the concept of geographic parthenogenesis to earthworms.

The distribution of frequencies of *A. caliginosa* – *A. trapezoides* species in joint settlements is biopolar, which is associated with the predominance of one or the other species and the lack of situations of their equal ratio. The reason for this is the different landscape and habitat affiliation of the species, in particular, the ability of the parthenogenetic species *A. trapezoides* to form low-density populations in pessimistic conditions.

The settlements of *A. caliginosa* within Ukraine are characterized by an  $F_{st}$  index of 0.13, which indicates above-average genetic heterogeneity. The reasons for the alternative nature of the genetic distribution of settlements of amphimictic *A. caliginosa* and apomictic species *A. trapezoides* are related to the mechanisms of genetic diversity formation. In populations of amphimictic species, the maximum genotypic diversity is achieved through recombination and is realized at the individual level within populations, while in clonal species it is caused by mutations and manifests itself mainly as intergroup variability.

The level of individual fecundity in the parthenogenetic species *A. trapezoides* is slightly higher than in the amphimictic *A. caliginosa*. At the same time, despite a slight decrease in the number of juveniles, the total number of offspring surviving in culture in *A. trapezoides* is not lower than in *A. caliginosa*, which indicates that the fertility level of the parthenogenetic species also is not lower than that of the amphimictic species. The analysis of the literature proves that amphimictic and related apomictic species with obligate parthenogenesis don't fundamentally differ in terms of individual fecundity and fertility. Therefore, mitotic gametogenesis, in terms of the quantity and quality of female sexual products, is no less effective a way of gamete formation than meiosis, which is characteristic of multicellular representatives of the animal kingdom.

**Key words:** *earthworms, Aporectodea, amphimyxis, geographic parthenogenesis, fecundity, fertility, genetic variability, biological progress.*

Підписано до друку 09.10.2024. Формат 60x90/16. Папір офсетний.  
Гарнітура Times New Roman. Друк різнографічний.  
Ум. друк. арк. 0.9. Обл. вид. арк. 0.9. Наклад 100. Зам. 34.

---

Видавництво Житомирського державного університету імені Івана Франка  
м. Житомир, вул. Велика Бердичівська, 40.  
Свідоцтво про державну реєстрацію:  
серія ЖТ № 10 від 07.12.04 р.  
електронна пошта (E-mail): [zu@zu.edu.ua](mailto:zu@zu.edu.ua)

