

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

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

ЧАЙКА ЮЛІЯ ЮРІЇВНА

УДК 57.017.55:595.142.39

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

03.00.08 – зоологія

Біологічні науки

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело.

Ю. Ю. Чайка

Науковий керівник: Межжерін Сергій Віталійович, доктор біологічних наук,
професор

Київ – 2024

АНОТАЦІЯ

Чайка Ю. Ю. Географічний партеногенез та особливості репродукції диплоїдних та триплоїдних представників орних червів *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 червів. Робота представляє собою порівняльне дослідження ефективності розмноження, географічного поширення та структури популяцій двох видів орних червів – диплоїдного амфіміктичного *Aporrectodea caliginosa* та близькоспорідненого гібридного триплоїдного партеногенетичного виду *A. trapezoides*, що мають однакові розміри, симпатричні ареали і утворюють спільні поселення.

Актуальність роботи формує та обставина, що на сьогодні не існує однозначної відповіді на деякі наступні питання. Насамперед, чому відбувається еволюційний перехід від нестатевої форми розмноження, гермафродитизму та клонування до виключно двостатевого амфіміксису у найбільш високоорганізованих тварин, адже саме їх поєднання є найбільш ефективним способом розмноження. По-друге, чому облігатний партеногенез, який слід розглядати як виключно аномальну ситуацію, що виникає внаслідок віддалених гібридизацій, мутацій та відмови від мейозу і рекомбінацій, призводить до еволюційного прогресу, адже партеногенети формують чисельні популяції, великі ареали, схильні до спалахів чисельності і експансій.

Мета роботи полягала у визначенні факторів, що забезпечують біологічний прогрес партеногенетичних видів дощових червів та ієрархію цих факторів з акцентом на порівнянні диплоїдного *Aporrectodea caliginosa* та

близькоспорідненого 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.

Дослідження популяційної структури і географічного розподілу здійснювалися на підставі генетично промаркованих вибірок *A. caliginosa* – *A. trapezoides* майже зі всієї території України. В роботі було задіяно 1954 особини та 115 вибірок. Для експериментів з розмноженням у штучно створених умовах було залучено 183 особини з Житомирської та Київської областей. Фауністичні дослідження були здійснені як з використанням власних матеріалів, що охоплювали Житомирську та Київську області, так і за аналізом літературних джерел, що дозволило провести фауністичний аналіз майже по всіх адміністративних областях України.

При проведенні дослідження були задіяні наступні методи: схрещування та розмноження дощових черв'яків в лабораторних умовах з метою встановлення рівня їх індивідуальної плодючості, фертильності та репродуктивного потенціалу; біохімічне генне маркування для встановлення видової належності та аналізу генетичної структури популяцій *A. caliginosa*; біологічний аналіз; ГІС-моделювання як доказ географічного партеногенезу та з метою виявлення абіотичних факторів, що його визначають; статистичний аналіз для порівняння кількісних даних, а також застосування F-статистики С. Райта при оцінці генетичної структурованості популяцій.

Основними результатами дослідження слід вважати.

Територія України є зоною інтерградації ареалів *A. caliginosa* та *A. trapezoides*, причому обидва види поширені повсюдно, за винятком окремих локалітетів. Географічні переваги видів пов'язані не з їх відсутністю або присутністю в окремих регіонах, а з різним чисельним співвідношенням. При цьому *A. trapezoides* у північних та західних регіонах складає у середньому менш ніж 10% особин в угрупованнях орних червів, а у східних та південних областях на цей вид припадає від 50 до 100%. Основним вектором, вздовж якого відбуваються зміни чисельності видів, слід вважати північно-західний та південно-східний напрям.

ГІС-моделювання доводить, що головні біокліматичні фактори, які формують ареали та щільність популяцій, пов'язані з показниками вологості, причому в більшій мірі це стосується теплого періоду року (середньорічний індекс вологості, найбільш низький тижневий індекс вологості; мінливість показника індексу вологості по сезонам; середній показник індексу вологості у найбільш посушливий та теплий квартали). В масштабах України характеристики ґрунту не впливають на чисельність та географічне розміщення видів.

Угруповання дощових червів у відкритих ландшафтах України виявляють географічну неоднорідність, пов'язану з видоспецифічними особливостями розмноження видів, що до них належать. В північно-західних областях України переважають амфіміктичні види, а в східних і південних домінують партеногенетичні. Переважання партеногенетичних видів в областях з сухим і континентальним кліматом та збідненим видовим складом дає можливість щодо застосування до дощових червів концепції географічного партеногенезу. Немає підстав вважати партеногенетичних дощових червів екстремофілами, більш точним буде їх віднесення до високотолерантних організмів.

Розподіл частот видів *A. caliginosa* – *A. trapezoides* у спільних поселеннях має біполярний характер, що пов'язано з переважанням того чи іншого виду і дефіцитом ситуацій їх рівного співвідношення. Причиною є різна ландшафтно-

біотопова приуроченість видів, зокрема здатність партеногенетичного виду *A. trapezoides* утворювати популяції з низькою щільністю в песимальних умовах.

Поселення *A. caliginosa* в межах України характеризуються показником $F_{st} = 0,13$, що вказує на генетичну гетерогенність вище середнього значення. Значення F_{st} індексу змінюються від незначних міждемкових відмінностей до статистично вірогідних, отриманих при аналізі географічно віддалених популяцій, зі стабілізацією значень індексу F_{st} в макромасштабі. Картина адекватна моделі поселення, що виникло одноразово на великому просторі з незначним рівнем міграцій, що відповідає закономірностям для популяцій цього виду в Північній Америці. Для апоміктичного виду *A. trapezoides* властивий інший тип географічної диференціації популяцій, а саме – вікарна структура поселень, при якій одна клонова форма заміщає іншу, причому чим більшою є відстань, тим більшими є розбіжності. Причини альтернативного характеру генетичного розподілу поселень амфіміктичного і апоміктичного видів пов'язані з механізмами формування генетичного різноманіття. У популяціях амфіміктичних видів максимальне генотипове різноманіття досягається за рахунок рекомбінації і реалізується на індивідуальному рівні в межах популяцій, а у клонових видів воно обумовлено мутаціями і проявляється головним чином як міжгрупова мінливість.

Рівень індивідуальної плодючості у партеногенетичного виду *A. trapezoides* дещо вищий, ніж у амфіміктичного *A. caliginosa*. При цьому, незважаючи на деяке зниження числа ювенільних особин, загальна чисельність виживаного в культурі потомства у *A. trapezoides* виявляється не нижчою, ніж у *A. caliginosa*, що свідчить про те, що рівень фертильності партеногенетичного виду не менший, ніж у амфіміктичного. Аналіз літературних джерел доводить, що амфіміктичні і споріднені апоміктичні види з облігатним партеногенезом принципово не відрізняються за рівнем індивідуальної плодючості та фертильності. Отож мітотичний гаметогенез, з точки зору кількості та якості жіночих статевих продуктів, є не менш ефективним способом утворення гамет, ніж мейоз, який властивий багатоклітинним представникам царства тварин.

Особливості поширення партеногенетичних дощових червів і зокрема *A. caliginosa* та *A. trapezoides* цілком підпадають до концепції географічного партеногенезу. Підставами для таких висновків слід вважати: зростання чисельності популяцій апоміктичного виду *A. trapezoides* в східних та південних регіонах України, які характеризуються посушливим та континентальним кліматом; результати ГІС-моделювання екологічної ніші; схильність північних популяцій *A. trapezoides* до проживання розрідженими популяціями на бідних піщаних ґрунтах.

Висока експансивність партеногенетичних видів, їх здатність розширювати ареал на рівні окремих особин і в такий спосіб збільшувати чисельність є головним фактором, що в остаточному рахунку забезпечує біологічний прогрес. Такі фактори як висока плодючість та гетерозисні ефекти також є важливими обставинами успіху облігатних партеногенетів, однак вони, очевидно, мають більш другорядний характер.

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

SUMMARY

Chayka Yu. Yu. Geographical parthenogenesis and reproduction peculiarities 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 relevance of this work is shaped by the fact that today there is no unequivocal answer to some of the following questions. Firstly, why do highly organized animals make an evolutionary transition to obligate bisexual amphimixis, normally abandoning asexual reproduction, hermaphroditism, and cloning since their combination is the most effective way of reproduction. Secondly, why does obligate parthenogenesis, which should be considered as an exceptionally abnormal situation arising from distant hybridizations, mutations, and the rejection of meiosis and recombination, lead to evolutionary progress since parthenogenetic species form numerous populations, large areas, and prone to population outbreaks and expansions.

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) to determine the peculiarities of their geographical distribution;
- 3) to determine the peculiarities of the structure of their populations and joint settlements.

This is the first research to link such crucial biological characteristics as reproductive potential and geographic distribution of parthenogenetic organisms as factors that determine their biological progress. The results of the research contribute to the resolution of such a controversial issue as the evolution of reproduction and can be used in practical ecology for soil bioindication.

The research of population structure and geographical distribution was carried out on the basis of genetically labeled samples of *A. caliginosa* - *A. trapezoides* from almost the entire territory of Ukraine. A total of 1954 individuals and 115 samples were used in the research. For experiments with reproduction in artificially created conditions, 183 individuals from Zhytomyr and Kyiv regions were involved. The faunal studies were carried out both using own materials covering Zhytomyr and Kyiv regions and by analyzing literature sources, which allowed to conduct a faunal analysis of almost all administrative regions of Ukraine.

The following methods were used in the research: crossing and reproduction of earthworms in the laboratory to determine the level of their individual fecundity, fertility and reproductive potential; biochemical gene marking to establish species identity and analyze the genetic structure of *A. caliginosa* populations; biological analysis; GIS modeling as evidence of geographic parthenogenesis and to identify abiotic factors that determine it; statistical analysis to compare quantitative data, and the usage of Wright's F-statistics in assessing the genetic structure of populations.

The main results of the research are:

The territory of Ukraine is a zone of intergradation of *A. caliginosa* and *A. trapezoides* ranges, and both species are widespread, except for certain localities. The geographical preferences of the species are not related to their absence or presence in certain regions but to their different numerical ratios. Thus, *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 (average annual humidity index, lowest weekly humidity index, seasonal variability of the humidity index, average humidity index in the driest and warmest quarter). 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. There is no reason to consider parthenogenetic earthworms as extremophiles; it would be more accurate to classify them as highly tolerant organisms.

The distribution of frequencies of *A. caliginosa* - *A. trapezoides* species in joint settlements has a bipolar character, which is associated with the predominance of one or another species and the scarcity of situations of their equal ratio. The reason is the different landscape-biotope limitation 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 values of the F_{st} index vary from insignificant inter-habitat differences to statistically probable ones obtained from the analysis of geographically distant populations, with the stabilization of the F_{st} index values at the macro scale. The picture is adequate to the model of a settlement that occurred once over a large area with a low level of migration, which

corresponds to the patterns for populations of this species in North America. The apomictic species *A. trapezoides* is characterized by a different type of geographic differentiation of populations, namely, a vicarious settlement structure, in which one clonal form replaces another, and the greater the distance, the greater the differences. The reasons for the alternative nature of the genetic distribution of settlements of amphimictic and apomictic species 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 is not lower than that of the amphimictic one. The analysis of the literature sources proves that amphimictic and related apomictic species with obligate parthenogenesis do not 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 method of gamete formation than meiosis, which is characteristic of multicellular representatives of the animal kingdom.

The peculiarities of the distribution of parthenogenetic earthworms, and in particular *A. caliginosa* and *A. trapezoides*, fully fall within the concept of geographic parthenogenesis. The reasons for such conclusions are the increase in the number of populations of the apomictic species *A. trapezoides* in the eastern and southern regions of Ukraine, which are characterized by arid and continental climates, the results of GIS modeling of the ecological niche, and the tendency of northern populations of *A. trapezoides* to live in sparse populations on poor sandy soils.

The high expansiveness of parthenogenetic species, their ability to expand their range at the individual level and thus increase their number is the main factor that

ultimately ensures biological progress. Factors such as high fecundity and heterotic effects are also important circumstances for the success of obligate parthenogens, but they are obviously of a more secondary nature.

Key words: earthworms, Aporrectodea, amphimixis, geographic parthenogenesis, fecundity, fertility, genetic variability, biological progress.

**Список публікацій здобувача, в яких опубліковані основні наукові
результати дисертації:**

У виданнях, які включені до міжнародних наукометричних баз даних:

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 статті)* (<https://doi.org/10.15407/zoo2020.06.479>).

2. Mezhzherin S. V., **Chayka Yu. Yu.**, Vlasenko R. P., Zhalay E. I., Rostovskaya O. V., Harbar 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). P. 185-194. Scopus, Q3. *(Особистий внесок: участь у польових дослідженнях, обробці та аналізі даних, написання статті)* (<https://doi.org/10.15407/zoo2021.03.185>).

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 статті)* (<https://www.doi.org/10.3103/S009545272105008X>).

*У періодичних наукових виданнях, що включені до переліку фахових видань
України:*

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 статті, підготовка ілюстрацій, оформлення матеріалів до друку)* (<https://doi.org/10.33989/2414-9810.2019.5.2.194451>).

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 статті, підготовка ілюстрацій) (<https://doi.org/10.15407/dopovidi2020.02.076>).

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 черв'яків (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 статті) (<https://doi.org/10.15407/dopovidi2021.02.108>).

Публікації, які засвідчують апробацію результатів дисертації:

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 амфиміктичного *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 популяції дощових червів *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 червів 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*).

ЗМІСТ

СЛОВНИК.....	17
ВСТУП.....	19
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ.....	25
1.1. Партеногенез як спосіб статевого клонового розмноження.....	25
1.1.1. Загальні положення.....	25
1.1.2. Еволюція розмноження і цитологічні механізми партеногенезу у тварин.....	30
1.1.3. Еволюційне та адаптивне значення облігатного партеногенезу у тварин.....	32
1.1.4. Облігатний партеногенез у різних групах тварин.....	35
1.2. Явище географічного партеногенезу.....	39
1.3. Особливості генетичної структури популяцій партеногенетичних дощових червів.....	41
1.4. Група <i>A. caliginosa–trapezoides</i> як модельний об'єкт.....	45
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ.....	49
2.1. Матеріал.....	49
2.2. Методи.....	51
2.2.1. Збір та транспортування дощових червів.....	51
2.2.2. Встановлення видової належності.....	51
2.2.3. Постановка схрещувань і біологічний аналіз.....	53
2.2.4. Електрофорез.....	57
2.2.5. ГІС-моделювання екологічної ніші.....	57
2.2.6. Статистична обробка даних.....	59
2.2.7. Аналіз генетичної структурованості популяцій.....	59
РОЗДІЛ 3. ГЕОГРАФІЧНЕ ПОШИРЕННЯ <i>A. CALIGINOSA</i> ТА <i>A. TRAPEZOIDES</i> В МЕЖАХ УКРАЇНИ.....	61
РОЗДІЛ 4. СТРУКТУРА УГРУПОВАНЬ.....	69

РОЗДІЛ 5. ПОРІВНЯЛЬНА ГЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ АМФІМІКТИЧНОГО ТА АПОМІКТИЧНОГО ВИДІВ В МЕЖАХ УКРАЇНИ.....	76
РОЗДІЛ 6. ПІС-МОДЕЛЮВАННЯ ЯК ДОКАЗ ГЕОГРАФІЧНОГО ПАРТЕНОГЕНЕЗУ.....	88
РОЗДІЛ 7. ГЕОГРАФІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПОЛІВИДОВИХ УГРУПОВАНЬ ДОЩОВИХ ЧЕРВІВ.....	95
РОЗДІЛ 8. ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ ІНДИВІДУАЛЬНОЇ ПЛОДЮЧОСТІ.....	101
8.1. Аналіз ефективності методики.....	101
8.2. Порівняння плодючості.....	105
8.2.1. Перший сезон.....	105
8.2.2. Другий сезон.....	108
8.2.3. Третій сезон.....	112
8.3. Узагальнення.....	115
РОЗДІЛ 9. ОБГОВОРЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ.....	117
9.1. Індивідуальна плодючість як фактор біологічного прогресу партеногенетичних видів.....	117
9.2. Фактори і причини географічного партеногенезу.....	122
9.3. Облігатний партеногенез як еволюційний виклик амфіміксисту.....	126
ВИСНОВКИ.....	129
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....	131
ДОДАТКИ.....	157

СЛОВНИК

Агамія – одностатевість, популяції, що складаються лише з самок (all-female populations).

Алополіплоїдія – форма поліплоїдії, що пов'язана з кратним збільшенням числа хромосомних наборів, викликана віддаленою гібридизацією і пов'язана з клонуванням і амейозом.

Амейоз – мітотичний спосіб утворення гамет (гаметогенез), що заміщує мейоз у партеногенетичних тварин.

Амфідиплоїдія – кратне збільшення числа хромосом, при якому зберігається двостатевість та афіміксис.

Амфіміксис – спосіб статевого розмноження, при якому сперматозоїд однієї особини запліднює яйцеклітину іншої.

Апоміксис – те саме, що й клонування, може бути при партеногенезі або при нестатевій формі розмноження.

Аренотокія – одна із форм партеногенезу, при якій із незапліднених яєць розвиваються лише самці.

Телітокія – форма партеногенезу, при якій у потомстві народжуються тільки самки, явище протилежне аренотокії.

Біологічна експансія – розширення ареалу видом, що супроводжується спалахом чисельності.

Біологічна інвазія – проникнення виду в регіон, де він ніколи не існував.

Біологічний прогрес – благополуччя виду (досягнення високої чисельності популяцій, схильність до експансій та розширення ареалів).

Гіногенез, або спермій залежний партеногенез – форма партеногенетичного розмноження, за якого розвиток яйцеклітини стимулюється сперматозоїдами без запліднення.

Гіперваріабельність – наявність в межах однієї популяції декількох клонів, коли кожна особина має свій унікальний генотип.

Гіпотеза Чорної королеви – гіпотеза, згідно якої вид змушений постійно змінюватись на генетичному рівні для того, щоб протидіяти швидко еволюціонуючим патогенним та паразитичним організмам.

Інбридинг – схрещування близькоспоріднених організмів, що може призвести до можливості виникнення мутацій, зниження життєздатності або загибелі особин.

Клон – сукупність генетично ідентичних особин багатоклітинних організмів, що в процесі розмноження утворюють генетично ідентичне потомство.

Клонування – розмноження в межах клону за рахунок мітозів.

Космополітизм – широке розповсюдження представників виду чи таксона вищого рангу по території Землі.

Закон Харді-Вайнберга – розподіл генотипів в популяції у відповідності до позитивно біноміального розподілу. Згідно закону стабільність розподілу генотипів в популяції досягається за рахунок випадкових схрещувань вже у першому поколінні.

Псевдогамія або несправжній статевий процес – взаємодія між яйцеклітиною та сперматозоїдом, при якій не відбувається запліднення.

Рекомбінація – перемішування генетичного матеріалу у потомства, що викликано трьома обставинами: поєднанням різних генотипів при заплідненні, незалежним розходженням хромосом у мейозі, кросинговером.

Репродуктивний потенціал – теоретична або реальна кількість потомства, що продукує популяція.

ВСТУП

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; Samacho 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 лямбріцид, 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 малоприсадними 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 черв'яків вдалою моделлю для такого роду досліджень є два широко розповсюджені та найчисельніші первинно палеарктичних види орних черв'яків: 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'яків, 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 червів 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 червів і сформулювати їх ієрархію.

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

Предмет дослідження: репродуктивний потенціал і особливості географічного поширення дощових червів роду *Aporrectodea*.

Методи дослідження: загальноприйняті методи збору матеріалу, морфологічний аналіз (при первинній ідентифікації видів), схрещування та розмноження дощових червів 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 ГІС-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. Шмальгаузена, 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. Шмальгаузена 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 щире подяку своєму науковому керівникові, д.б.н. проф. С. В. Межжеріну (Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена 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 ГІС-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.

РОЗДІЛ І

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Партеногенез як спосіб статевого клонового розмноження

1.1.1. Загальні положення

Партеногенез (від грец. *παρθενος* - незайманий, *γενεσις* - народження) – форма статевого розмноження, за якої розвиток організму відбувається з незапліднених яйцевих клітин. Партеногенез не супроводжується статевим процесом, хоча дочірня особина розвивається зі статевої клітини, при цьому у потомства проявляється материнський тип успадкування із повним набором материнських генів і у більшості випадків зі 100% проявом материнського генотипу. Слід зазначити, що в англійській літературі партеногенез називають окремою формою нестатевого розмноження (*asexual reproduction*), що є не зовсім коректним.

Історія вивчення партеногенезу бере початок з XVIII ст., коли Ш. Боне встановив факт розмноження самок без участі самців, а вже в середині XIX ст. Р. Оуеном до наукового обігу було введено поняття партеногенезу. В подальшому В. Трамбле та Т. Зібольд експериментальним шляхом довели можливість віргінного розмноження. В першій половині XX ст. вдалося здійснити індукований партеногенез в штучних умовах (Астауров, 1974), з'явилися перші узагальнення, зокрема була сформульована ідея географічного партеногенезу (Vandel, 1928), а також обґрунтована гіпотеза гібридного походження облігатного партеногенезу (Hubbs, 1932). У другій половині XX ст. з'являються узагальнення (Гиляров, 1982; Грант, 1980, 1984; Васильев, 1985; Asker et al., 1992; Cuellar, 1977, 1994), в яких вже обговорювалися питання еволюційного значення партеногенезу, до того ж активно вивчалися цитогенетичні механізми цього явища (Suomalainen, 1948, 1987). Було доведено, що під поняттям «партеногенезу» приховуються досить різні явища, зокрема гіногенез (Черфас, 1987; Venkeboom, Vrijenhoek, 1998), а облігатний партеногенез викликається гібридизацією, поліплоїдією та амейозом (Anderson,

Stebbins, 1954; Грант, 1980, 1984; Stebbins, 1950, 1985; Dufresne, 1994; Arnold, 1992, 1997; Barton, 2001; Abbotti et al., 2013; Flot et al., 2013). Сучасний етап досліджень характеризується застосуванням генних маркерів (Jaenike et al., 1982; Terhivuo, Saura, 1990; Shimuzu, 1993; Pongratz, 1998; Parker, 1999; Goddard, 1998; Межжерин и др., 2018; та інші), що дозволяє детальніше вивчити генетичну структуру популяцій партеногенетичних організмів, з'ясувати їх походження від конкретних батьківських видів, а в штучних експериментах з розмноженням довести факт чіткого клонування.

Партеногенез може бути штучним, викликаним дією певних стресових чинників (Астауров, 1974), що стимулюють розвиток яйцеклітин без запліднення, або природним, за якого партеногенетичні організми утворюють сталі популяції (Christiansen et al., 1978; Darevsky et al., 1985; Cywinska, Hebert, 2002; Terhivou, 1988; Terhivou, Saura, 2006; Vode et al., 2010 та інші).

Природний партеногенез може бути факультативним або облігатним. В першому випадку частина особин даного виду виникає шляхом партеногенезу (апоміктично), а інша частина – завдяки копуляції гамет, причому у останньому випадку це може бути або наслідком автоміксису (самозапліднення), або амфіміксису (випадки, коли сперматозоїди однієї особини запліднюють яйцеклітину іншої). Особливою формою факультативного партеногенезу є аренотокія – розвиток гаплоїдних самців з незапліднених яєць (Normark, 2002). У першу чергу вона властива перетинчастокрилим комахам (Hymenoptera), а також зустрічається і в інших групах дрібних артропод, зокрема у павутинних кліщів (Tetranychidae). Симптоматичною є та обставина, що ці групи еволюційно прогресивніші й спеціалізовані в межах відповідних класів.

Телітокія як альтернативне явище – це партеногенетичне відтворення виключно самок, що може мати факультативну чи облігатну форму. Факультативний партеногенез проявляється у різних формах і як природний спосіб розмноження властивий лише безхребетним. Однією із факультативних форм телітокії є циклічний партеногенез, що являє собою сезонні зміни типу

розмноження, при яких влітку відбувається партеногенетичне відтворення самок, а восени виникають самці і відбувається статевий процес.

Вважається, що циклічний партеногенез має велике адаптивне значення (Гіляров, Перель, 1970; Гіляров, 1982), що полягає в різкому збільшенні біомаси виду за рахунок відсутності самців та інтенсивному клонуванні, причому у сезоні, найбільш сприятливому для існування виду (в літній період). Протягом весняного сезону та влітку, в умовах оптимальних температур, еволюційна пластичність виду є мінімальною, тому тварини розмножуються партеногенетично (клоново), а зі зміною кліматичних умов, з метою підвищення еволюційної пластичності (збільшення генетичного різноманіття популяцій) і розвантаження популяцій від мутацій, відбувається перехід до амфіміктичного статевого розмноження. При цьому особини партеногенетичних та двостатевих поколінь можуть мати настільки виразні морфологічні і екологічні відмінності, що їх інколи помилково ідентифікують як різні види.

Циклічний партеногенез має фізіологічну природу і є характерним для багатьох видів попелиць, дафній, турбелярій, коловерток та горіхотворок (Hebert, 1981, 1987; Sanderson, 1988; Simon et al., 2002; Rouger et al., 2016; Gerber, 2018), причому характер його прояву має певну географічну виразність (Maynard Smith, 1978).

Віргінне розмноження на личинкових стадіях або педогенез є окремою формою фізіологічного партеногенезу. Цей тип розмноження часто спостерігається у паразитичних тварин, що забезпечує їм інтенсивне розмноження і виживання виду при великих втратах особин на різних етапах життєвого циклу. Такий тип розмноження представлений не тільки у трематод, але й у непаразитичних тварин: гіллястовусих ракоподібних, деяких комах – жуків, метеликів, двокрилих.

Ще однією формою факультативного телітокічного партеногенезу є інфекційний партеногенез. Ендосимбіотичні бактерії (*Arsenophonus*, *Wolbachia*, *Cardinium*, *Rickettsia*, *Spiroplasma*), що живуть в клітинах тіла комах, можуть маніпулювати репродуктивною стратегією свого хазяїна, викликаючи такі

модифікації статевого розмноження як цитоплазматична несумісність, фемінізація самців, дегенерація ембріонів, тим самим зумовлюючи перехід до партеногенезу (Stouthamer et al., 1993; Zchori-Fein et al., 2001; Nagimori et al., 2006) Варто відзначити, що уражені бактеріями партеногенетичні самки мають здатність до експансії, часто інвазують нові території, створюючи чисельні популяції. Очевидно, це явище є досить близьким до феномену інфекційного видоутворення (Wade, 2001).

Облігатний партеногенез – це випадок незворотної телітокії, коли партеногенетичні самки породжують виключно партеногенетичних самок. Ця ситуація закріплена генетично, а механізм мутаційних змін пов'язаний з міжвидовою гібридизацією (Parkes, 1958; Боркин, Даревский, 1981; Васильев, 1985; Darevsky et al., 1985; Bogart et al., 1987; Rieseberg, 1997; Simon, 2003 та інші) і виглядає наступним чином. На першому етапі відбувається віддалена міжвидова гібридизація, наслідком якої є утворення жіночих гібридів, у яких відбувається порушення мейозу, внаслідок чого вони продукують диплоїдні гамети. Другий етап полягає у заплідненні диплоїдної яйцеклітини сперматозоїдом батьківського чи близькоспорідного диплоїдного виду, внаслідок чого виникає триплоїдний партеногенетичний гібрид. В деяких випадках партеногенетичний триплоїд може вступати в статевий процес з амфіміктичними диплоїдами, в результаті чого утворюється тетраплоїд. Подальша послідовна гібридизація призводить до появи цілої низки різноманітних алополіплоїдів, зокрема і до утворення декаплоїдів, як у деяких безхребетних (Межжерин и др., 2018). Такий спосіб видоутворення отримав назву сітчастого видоутворення (Боркин, Даревский, 1981).

Партеногенез – досить універсальне явище, характерне для багатьох багатоклітинних істот. У рослин такий тип розмноження зустрічається набагато частіше, ніж амфіміктичне розмноження (Muler, 1925; Грант, 1980; Гершензон, 1983). Ця ситуація викликана тією обставиною, що міжвидова гібридизація у рослин – явище дуже поширене (Грант, 1984). Для рослин властиве співіснування апоміктичних та амфіміктичних популяцій, однак апомікти

зазвичай мають ширше географічне поширення і є поліплоїдами (Грант, 1984). Найбільшого поширення і різноманіття апоміксис набув у вищих спорових та квіткових рослин (Stebbins, 1950; Гершензон, 1983; Грант, 1984), серед яких відомо декілька тисяч апоміктичних видів, віднесених до 300-х родів, які належать до таких найбільш численних за видовим різноманіттям родин, як *Roaceae*, *Asteraceae*, *Rosaceae* та *Rutaceae*.

Партеногенезом відтворюються різноманітні представники світової фауни. Це переважно дрібні безхребетні тварини, що становлять істотну масу живої речовини головним чином наземних і прісноводних екосистем Голарктики й відіграють помітну роль у біоценозах. Більшість із них представлені одностатевими популяціями, які мають клонову або поліклонову структуру (Межжерин и др., 2018).

Облігатний генетичний партеногенез має дві форми. Перша – це типовий партеногенез, коли розвиток незаплідненої яйцеклітини відбувається без будь-якої зовнішньої ініціації. Це найбільш поширений тип партеногенезу, що властивий більшості безхребетним (Lokki, 1975; Christensen, 1978; Jaenike et al., 1985; Saura, 1993; Cywinska, Hebert, 2002; Межжерин и др., 2018), а серед хребетних лише ящіркам (Cole, 1975; Darevsky et al., 1985; Moritz, 1987; Manríquez–Morán et al., 2014). Друга форма – гіногенез або спермій залежний партеногенез – ситуація псевдогамного процесу, коли має місце не копуляція, а лише стимуляція розвитку поліплоїдної яйцеклітини гаплоїдними сперматозоїдами батьківського або навіть віддаленого виду. Він властивий турбеларіям (Vreys et al., 2002) та нижчим хребетним – амамніям (Черфас, 1987; Bogart, 1987). Так, ікра триплоїдного сріблястого карася *Carassius gibelio* може бути стимульована спермою не тільки відносно близького виду золотого карася *C. carassius*, а й представника іншого роду – сазана *Cyprinus carpio*. При гіногенезі сперматозоїд, проникнувши до яйцеклітини, активує її ембріональний розвиток, але чоловіче ядро не зливається з жіночим. Спадковість у цьому випадку залишається суто материнською, тобто відбувається таке ж клонування,

як і при класичному партеногенезі, адже всі дочірні особини є повними генетичними копіями своєї матері

1. 1. 2. Еволюція розмноження і цитологічні механізми партеногенезу у тварин

Історичні зміни в розмноженні тварин пов'язані з переходом від облігатного нестатевого розмноження – клонування, при якому відсутній статевий процес і рекомбінація генетичного матеріалу не відбувається, до виключно двостатевого амфіміксису у найбільш високоорганізованих тварин (головоногих молюсків, членистоногих, хребетних). Облігатне нестатеве розмноження за допомогою мітозу є основним способом відтворення собі подібних серед одноклітинних, при цьому спостерігається збільшення числа особин в ряді поколінь. Іншою крайністю є двостатевий амфіміксис, тобто існування двох статей, жіночої та чоловічої, особини яких продукують яйцеклітини та сперматозоїди завдяки мейозу. При цьому жіноча гамета, на відміну від ситуації автотіксису, запліднюється сперматозоїдом іншої. В межах цих двох ситуацій відбувається поступовий еволюційний перехід. Перший етап цього переходу – нестатеве розмноження, що супроводжується статевим процесом і рекомбінацією генетичного матеріалу – властивий найбільш просунутим одноклітинним тваринам (інфузоріям, споровикам, форамініферам). Другий етап – гермафродитизм у поєднанні з автотіктичним способом статевого розмноження (самоzapлідненням), що часто супроводжується нестатевим (вегетативним) розмноженням. Він переважно властивий просто організованим багатоклітинним тваринам: губкам, кишковопорожнинним, турбелляріям та багатощетинковим червам. Третій етап – гермафродитизм, за якого відсутнє самоzapліднення і нестатеве розмноження, а завдяки тому, що особина в різні періоди життєвого циклу функціонує як самець або самка, відбувається амфіміксис. Гермафродитизм такого типу близький до двостатевого амфіміксису та спостерігається у деяких черевоногих молюсків.

Аналізуючи цитогенетичні механізми розмноження, варто зазначити їх чітку еволюційну спрямованість і послідовність. Це означає перехід у тварин від виключно мітотичного до облігатно мейотичного способу розмноження (Мэйнард Смит, 1981; Bell, 1982; Schon et al., 2009). У найпримітивнішій ситуації розмноження відбувається мітотичними поділами клітин навпіл (одноклітинні), або, як у багатоклітинних, певними частинами тіла (вегетативне розмноження). У досконаліших випадках – це так званий мейотичний гаметогенез (Flot et al., 2013). Партеногенетичне розмноження супроводжується різними способами статевого розмноження, серед яких виділяють особливі форми гаметогенезу. В останньому випадку це розмноження статевими клітинами, що утворюються внаслідок аномальних поділів, які за певними ознаками можна вважати мітотичними, адже при партеногенетичному гаметогенезі утворюються клітини, що генетично тотожні материнським. Це відрізняє партеногенетичні поділи при гаметогенезі від процесів справжнього мейозу, коли внаслідок двох послідовних поділів відбувається редукція числа хромосом і рекомбінація генетичного матеріалу.

Цитогенетичні механізми партеногенетичного гаметогенезу є різноманітними, тобто можуть відбуватись на основі мейозів або бути чимось проміжним між мейозом і мітозом (Cuellar, 1974, 1977; Suomalainen et al., 1987; Гребельный, 2005, 2008; Межжерин и др., 2018).

Справжній мейотичний гаметогенез у партеногенетичних особин буває в двох випадках. По-перше, це типовий мейоз у ситуації аренотокії, коли утворюються гаплоїдні гамети і відбувається рекомбінація. Другий випадок відноситься до ситуації штучного партеногенезу: при цьому відбувається відновлення диплоїдності за рахунок злиття гаплоїдної яйцеклітини з полярним тільцем.

Амейотичний партеногенез являє собою заміщення двох поділів мейозу одним мітотичним поділом, внаслідок чого утворюються генетично тотожні дочірні яйцеклітини, а потомство є клоном.

Мейотичне утворення гамет може бути лише у випадку парноплоїдності, тобто в ситуації, коли число геномів батьківських видів складає, наприклад, 2:2, тобто при амфідиплоїдії. В цьому випадку зберігається двостатевість і відбувається рекомбінація і, відповідно, потомство буде генетично мінливим. Слід зазначити, що поліплоїди, які розмножуються облігатним партеногенезом, мають непарне число геномів, тобто 2:1, 3:1, 2:1:1. В таких випадках двократна редукція числа хромосом шляхом поділу клітини не можлива.

До мейотичного партеногенезу в ситуації алоплоїдів відноситься утворення гамет, що відбувається завдяки механізмам ендомітозу з наступними клітинними поділами під час гаметогенезу (Гребельный, 2008), внаслідок чого утворюються негаплоїдні яйцеклітини. Вивчення генетичної структури популяцій алоплоїдних партеногенетичних видів, у тому числі і дощових черв'яків, доводить, що у такому випадку має місце клонування (Межжерин и др., 2018). При такому способі гаметогенезу не відбувається редукція числа хромосом, що були отримані від батьківських видів, і відсутня рекомбінація, а має місце лише двократне зменшення числа хроматид так, як і при мітозі, в результаті чого дочірні клітини є генетично тотожними. Саме на такий спосіб овогенезу у партеногенетичних самок вказував О. Куеллар (Cuellar, 1974, 1977). З вищезазначеного зрозуміло, що визначення такого способу гаметогенезу як «мейотичний партеногенез» слід вважати більш умовним, ніж суто науковим, оскільки насправді це і є мітотичний партеногенез.

1.1.3. Еволюційне та адаптивне значення облігатного партеногенезу у тварин

Еволюційна перевага амфіміктичного двостатевого розмноження, властивого виключно більш високоорганізованим тваринам, на перший погляд, є безсумнівною. Тим не менш, партеногенез, хоча і є вторинним явищем, в облігатній формі виявляється не менш, а можливо навіть і більш ефективним способом розмноження, ніж двостатевий амфіміксис, що дозволяє партеногенетичним організмам досягнути значного еволюційного прогресу.

Вважається, що облігатний партеногенез є енергетично ефективнішим способом репродукції, призводить до утворення більш адаптивних особин, що здатні освоювати нові середовища існування і за рахунок цього експансивно розширювати свій ареал (Cuellar, 1994).

Слід зазначити, що утворення партеногенетичної алоплоїдної форми часто розглядається як факт появи нового виду, адже внаслідок клонування виникає репродуктивна ізоляція між алополіплоїдами та вихідними батьківськими видами. За одних умов поліплоїдна форма існує одночасно з диплоїдними батьківськими видами, причому може утворювати як змішані, так і окремі поселення. В такому випадку її розглядають як гібридний біотип позатаксономічного статусу. Можливі і інші ситуації, коли батьківські види залишаються невідомими або один чи навіть обидва види вважаються вимерлими. У таких випадках партеногенетичний алоплоїдний біотип зазвичай розглядається як окремий вид. Для цього є всі підстави: унікальність генотипу, певні морфологічні і екологічні особливості, формування власного ареалу, здатність до самовідтворення і формування сталих популяцій. Зазвичай такі поліплоїдні агамні види вводять на рівних правах з амфіміктичними диплоїдами до складу родів. Однак є випадки формування унікальних груп високого таксономічного рангу, що складаються виключно з партеногенетичних видів. Однією з таких груп є бделоїдні коловертки (Gomez, Carvalho, 2000; Birky et al., 2000; Flot et al., 2013).

Необхідно зазначити, що в систематиці клонових видів існують певні проблеми, пов'язані з тією обставиною, що кожен з них навіть в межах однієї популяції складається з декількох, а у випадку досить широкого ареалу – із тисячі клонів, які можуть бути генетично або дуже спорідненими, або суттєво відрізнитися (Lokki, Saura, 1980; Stenberg et al., 2000; Межжерин и др., 2018). У такому випадку мова йде про явище гіперваріабельності (Cywinska, Hebert, 2002). Зазвичай термін «гіперваріабельність» використовується для певних локусів, яким властива мінливість, що на декілька порядків перевищує рівень спонтанного мутаційного процесу (Wyman, White, 1980). В таксономії та

популяційній генетиці цей термін використовується для поліклонових організмів, у яких гаметогенез відбувається з порушеннями мейозу (Cuwinska, Hebert, 2002; Межжерин и др., 2018). Ця ситуація характерна для деяких найбільш мінливих популяцій, в яких кожна особина має свій унікальний генотип.

Виникає питання, що варто вважати клонами в межах виду, а що власне клоновими видами. Слід зазначити, що причиною поліклоновості може бути декілька обставин. По-перше, це наявність мутаційного процесу на рівні точкових мутацій. Як свідчать розрахунки (Crow, Kimura, 1965), мутації швидше проявляються та закріплюються саме в апоміктичних популяціях, де дають адаптивний ефект при комбінуванні батьківських геномів. По-друге, це поліфілітичність партеногентичних видів (Гарбар, 2007), адже вони утворюються багаторазово за рахунок різних гібридних схрещувань, причому в різних місцях співіснування батьківських видів (Межжерин и др., 2018). При цьому можуть бути і відмінності у співвідношеннях геномів двох батьківських видів, тобто спостерігаються наступні комбінації: 2A:1B, 3A:1B, 1A:2B, 1A:3B. По-третє, це наявність в хромосомному наборі алополіплоїдів геному близькоспорідненого, але небатьківського виду. З урахуванням різноплоїдності це призводить до ще більшого числа геномних комбінацій, тобто 1A:1B:1C, 2A:1B:1C, 1A:2B:1C і 1A:1B:2C і т. д. Очевидно, що перший и другий випадок не може розглядатися як підстава для надання клону окремого таксономічного статусу, адже в цій ситуації відмінності між клонами будуть дуже незначними. В третьому випадку надання таксономічного статусу є можливим, адже включення геному небатьківського виду призводить не тільки до більш суттєвих генетичних і морфологічних відмінностей групового рівня, а й до формування власного ареалу. Тим не менш, слід зазначити, що відсутність на практиці такого критерію як репродуктивна ізоляція значно ускладнює обґрунтування видового статусу.

Високий ступінь гетерозиготності апоміктичних організмів викликаний поліплоїдною природою та участю в цьому генотипів різних видів, що

призводить до різкого підвищення індивідуальної гетерозиготності і, як вважається, до гетерозису (Гиляров, 1970, 1982; Lokki, 1976; Saura et al., 1976; Hughes, 1989; Comai, 2005). Загалом це підвищує рівень виживання популяцій в мінливих і екстремальних умовах середовища. Саме тому в низці випадків дослідники наголошують на важливій ролі партеногенезу у біологічному прогресі окремих груп тварин, зокрема при завоюванні нових типів середовища і розширенні ареалів.

Слід зазначити, що партеногенетичні форми, у порівнянні з амфіміктичними, мають подвійну перевагу в розмноженні при заселенні нових середовищ існування в межах ареалу виду. Одна партеногенетична особина, потрапивши в нові умови, проявляє високі колонізаційні властивості (Baker, 1967), відтворюючи популяцію, причому все потомство є генетично подібним та володіє таким же ступенем адаптації, як і батьківський вид. Тому швидкість росту чисельності потомства апоміктичних видів є вдвічі більшою, оскільки амфіміктичні самці не дають безпосереднього збільшення популяції наступного покоління (Maynard Smith, 1978). Однак фактично ця різниця є набагато більшою, оскільки роздільностатеве розмноження передбачає пошук партнера та репродуктивну поведінку, саме тому партеногенез може бути ефективнішим, ніж амфіміксис, навіть у гермафродитів. Отже, партеногенез сприяє підтримці існування групи при низькій щільності популяції, забезпечує генетичну ізоляцію потомства, інтенсивне розмноження та швидкий відбір мутантів та сприяє перебудові генофонду, характерного для периферійних ізолятів.

1.1.4. Облігатний партеногенез у різних групах тварин

Партеногенез як явище виникав багаторазово й незалежно в різних філогенетичних лініях царства тварин (Cuellar, 1974; Schon et al., 2009). При цьому постулюється, що основним шляхом походження партеногенетичних форм є віддалена міжвидова гібридизація, що виникла в процесі еволюції роздільностатевих форм.

В наш час серед тварин облігатне партеногенетичне розмноження, а в низці випадків і клонова структура, доведені для низки таксономічних груп. Найбільша увага була приділена таксономічним групам, які в тій чи іншій мірі слід вважати модельними об'єктами досліджень партеногенезу, зокрема його еволюційного значення.

Platyhelminthes, Tricladida. Ситуації поліплоїдії, що супроводжуються партеногенезом, виявлені в низці видових комплексів прісноводних планарій (Rieger, 1986), зокрема це представники родів *Girardia tigrina* (Vreys et al., 2002), *Dugesia polychroa* (Kobayashi et al., 1999), *Schmidtea polychroa* (Weinzierl et al., 1999). Для партеногенетичних форм цих груп властива різноплоїдність та поліфілітичність (Pongratz et al., 1998, 2003). Дуже цікавою є і та обставина, що у планарій має місце спермій залежний партеногенез (Vreys et al., 2002).

Annelida, Oligochaeta. Випадки облігатного партеногенезу, пов'язані з поліплоїдією, масово зустрічаються у представників прісноводних та наземних родин малощетинкових черв'яків. В родині Tubificidae це групи видів *Tubifex tubifex* та *Limnodrilus hoffmeisteri* (Poddubnaya, 1984; Baldo, Ferraguti, 2005). Особливий інтерес викликають дощові черви родини Lumbricidae. Очевидно, це група найбільших за розмірами безхребетних, серед яких розповсюджене явище поліплоїдії і партеногенезу (Викторов, 1993; Viktorov, 1997). Також партеногенез поширений і в межах родини Enchytraeidae (Christensen et al., 1978).

Rotifera, Bdelloidea. Коловертки є однією з найцікавіших моделей для дослідження партеногенезу. До недавнього часу вважалося, що усі представники цієї групи розмножуються облігатним партеногенезом, причому у амейотичний спосіб (Birky et al., 2000; Gomez, Carvalho, 2000). Це означає, що ця систематична група високого рангу збереглась як сукупність гібридних форм, вихідні диплоїдні види якої практично вимерли.

Arthropoda, Crustacea. Облігатний партеногенез масово представлений в деяких групах дрібних за розмірами нижчих ракоподібних (Turgeon, Hebert, 1994). Мова йде про остракод *Eucypris virens* (Schmidt et al., 2013), *Cyprinotus* (Turgeon, 1994) та *Cypridopsis vidua* (Cywinska, Hebert, 2002), серед яких

поширена гіперваріабельність, а також різноманітних груп видів дафній (Beaton, Hebert, 1988; Ward, 1994; Epp, 1996), в яких помічено як циклічний, так і облігатний партеногенез. Особливий інтерес викликає ситуація з наземними рівноногими ракоподібними (Isopoda Trichoniscidae), зокрема з видовим комплексом роду *Trichoniscus*, представленим диплоїдними амфіміктичними та триплоїдними партеногенетичними самками (Theisen et al., 2002).

Arthropoda, Arachnida, Acari, Oribatida. Масові випадки облігатного партеногенезу відомі у орибатидних кліщів (Heethoff et al., 2009), серед яких більш, ніж 10% видів є партеногенетичними.

Arthropoda, Diplopoda. Також виявлена партеногенетична форма *Nemastoma varicorne* (Jensen et al., 2002), що має обширний ареал в межах Європи.

Arthropoda, Insecta. Облігатний партеногенез зустрічається в різних рядах комах (Suomalainen, 1962; Lokki, 1976; Normark, 2003; Kearney et al., 2006; Ghiselli et al., 2007). Переважно це комахи із неповним перетворенням, що відносяться до рядів: Orthoptera (White et al., 1963, 1977; Fernandes et al., 2015), Phasmida (Pijnacker, 1968; Law et al., 2002; Ghiselli et al., 2007), Blattodea (Parker, Nicklasson, 1995), Hemiptera (Sanderson, 1988; Simon et al., 2002). Серед комах із повним перетворенням гібридний партеногенез поширений серед ряду Coleoptera. Це представники родин Ptiniidae, Ciidae, Hydrophilidae та Scarabaeidae (Dybas, 1966; Lawrence, 1967; Shaarawi, Angus, 1990; Saura et al., 1993; Dutrillaux et al., 2014) Lepidoptera (Lokki et al., 1975). Однак найбільший інтерес з точки зору питань облігатного партеногенезу викликає родина Curculionidae, серед палеарктичних представників якої є значна кількість партеногенетичних видів, що займають широкі ареали і характеризуються високою чисельністю (Suomalainen, 1948, 1962 1969; Stenberg, 2000, 2003, 2004; Lachowska et al., 2008; Kajtoch et al., 2009).

Mollusca, Gastropoda. Партеногенетичні форми зустрічаються лише в одному із класів молюсків, причому випадки партеногенезу в цьому класі, на відміну від інших груп безхребетних, слід вважати ексклюзивними. Тим не

менш, партеногенетичні види родів *Campeloma* і *Potamopyrgus* (Dybdahl, Lively, 1995; Johnson, Leefe, 1999; Jokela et al., 2003) охоплюють широкі ареали і мають практично космополітне розповсюдження

Actinopterygii, Teleostei. Гібридний партеногенез у вигляді гіногенезу представлений лише в окремих видових комплексах, причому головним чином серед голарктичних видових груп (Dawley, 1989; Comber et al., 2004). В Палеарктиці це представники родини корошових Cyprinidae, а саме: роди *Carassius* (Shimuzu et al., 1993; Межжерин, Кокодий, 2006), *Squalius* (Crespo-Lopez et al., 2007), та види роду *Cobitis* родини в'юнових Cobitidae (Васильев, 1985; Межжерин, Чудакорова, 2002), де представлені головним чином триплоїди, хоча зрідка зустрічаються і тетраплоїди. В Неарктиці це триплоїдні представники родини корошовоподібних Cyprinodontidae: роди *Poecilia* та *Poeciliopsis* (Hubbs & Hubbs, 1932; Vrijenhoek, 1989, 1994, 1998).

Amphibia, Caudata. Випадок облігатного партеногенезу серед амфібій відомий лише у саламандр роду *Ambistoma* (Bogart, Lowcock, 1987; Bogart, 2019). Це триплоїдні і тетраплоїдні одностатеві гіногенетичні форми, що утворилися внаслідок гібридизації трьох видів.

Reptilia, Squamata. Класичний гібридний партеногенез на диплоїдному та триплоїдному рівнях має місце лише у ящірок. Нині відомо кілька родів, представники яких розмножуються партеногенетично: *Aspidoscelis*, *Cnemidophorus*, *Hemidactylus*, *Heteronotia*, *Lacerta*, *Nactus* (Darevsky et al., 1985; Даревский, 1986; Moritz, 1987, 1991; Moritz et al., 1989, 1993; Kearney, 2004, 2005; Kearney et al., 2006; Manríquez-Morán et al., 2014).

Аналізуючи випадки партеногенезу можна помітити певні закономірності щодо розповсюженості цього явища. Партеногенез зустрічається в філогенетичному дереві тварин від плоских червів до пойкилотермних хребетних. Причому він має місце в чітко визначених таксономічних групах, як правило, рівня родини. Гібридний партеногенез ніколи не відмічався у паразитів.

Має місце чітка тенденція до зменшення числа випадків партеногенезу по мірі зростання рівня еволюційної організації. У нижчих безхребетних, більшість

яких є дрібними за розмірами, партеногенез має характер масового явища, тоді як у молюсків та нижчих хребетних це поодинокі випадки. У найбільш високоорганізованих тварин, наприклад, ссавців та птахів природний партеногенез відсутній.

Партеногенетичні особини – це наземні та прісноводні тварини. Серед мешканців Світового океану партеногенез невідомий. У більшості випадків партеногенетичні форми мешкають в межах Голарктики, часто зустрічаються на островах та в умовах аридного клімату, а у тропічних тварин партеногенез є досить рідкісним явищем.

Остання тенденція добре помітна у рослин (Грант, 1984). В популяціях видів, що живуть в високих широтах або у гірській місцевості, домінують або виключно присутні поліплоїдні види. Причиною цього, як вважається, є більша пристосованість поліплоїдів до критичних умов існування, а також надзвичайна інтенсивність гібридизаційних процесів, що викликано більшою динамікою ареалів.

1. 2. Явище географічного партеногенезу

Виявлення закономірностей географічного розподілу статевих і партеногенетичних форм тваринного світу допомагає розв'язати питання, що стосується походження партеногенезу та його еволюційної цінності. У зв'язку з цим дослідження партеногенезу в природних популяціях багатьох груп тварин є особливо актуальним.

У багатьох видів рослин і тварин амфіміктичні та партеногенетичні форми характеризуються певними закономірностями географічного поширення: можуть проявляти як симпатрію чи симбіотопію, так і мати алопатричні ареали (Bell, 1982; Грант, 1984; Lynch, 1984; Asker, Jerling, 1992; Hörandl, 2006). Вважається, що партеногенетичні види зазвичай займають північні регіони і високогір'я та добре пристосовуються до несприятливих ксеротичних умов і маргінальних середовищ (Stebbins, 1950, 1984, 1985; Bell, 1982; Bierzychudek, 1985; Van Dijk, 2003; Haag, Ebert, 2004; Kearney, 2004, 2005, 2006). При цьому

вони часто займають більші ареали, ніж їх батьківські амфіміктичні форми, є кращими колонізаторами, можуть швидше окупувати нові регіони із нетиповими, часто екстремальними для батьківських форм кліматичними умовами та володіють тенденцією займати території, які зазнали значних кліматичних або антропогенних змін. Також гібридні партеногенетичні форми беруть активну участь у формуванні пустельної та острівної флори та фауни, а також біоти середовищ існування, несприятливих для амфіміктичного статевого розмноження (Cuellar, 1994; Kearney et al., 2004, 2005; Kearny, 2006).

Такі закономірності географічного розподілу партеногенетичних видів вже давно привертають увагу еволюціоністів, а це явище отримало назву «географічного партеногенезу» (Vandel, 1928; Cuellar, 1977, 1994; Lynch, 1984; Law, Crespi, 2002; Kearney, Shine, 2004; Lundmark, Saura, 2006; Camacho et al., 2013).

З тих пір, як до наукового обігу було введено поняття географічного партеногенезу, багато авторів намагались пояснити цей феномен як у рослин, так і у тварин (Bell, 1982; Bierzychudek, 1985; Asker & Jerling, 1992; Van Dijk, 2003; Naag, Ebert, 2004; Kearney et al., 2004, 2005; Kearny, 2006). Вважається, що партеногенетичні форми здатні успішно засвоювати нові екологічні ніші на периферійних ізолятах в умовах острівцевої фауни. При співіснуванні двох популяцій з різним типом репродукції на обмежених ділянках суходолу потомство партеногенетичних самок є більш резистентним до змін умов існування та здатне швидко витіснити споріднену амфіміктичну форму, що дуже важливо при заселенні нових умов.

Крім того виникненню партеногенезу на периферії ареалу можуть сприяти: зменшення притоку генів з інших частин ареалу внаслідок слабких біотичних взаємодій та відсутності інбридингу, невисока конкуренція, а також менший тиск паразитичних форм та хижаків (Mayr, 1965; Vepsäläinen K., Järvinen O., 1979; Kellar et al., 1978; Peck et al., 1998).

Сучасна модель географічного партеногенезу полягає в тому, що одностатеві таксони займають периферію видових ареалів, де процеси

гібридизації та конкуренції з двостатевими популяціями не заважають їх існуванню. Саме в таких умовах виникає ефект засновника, за якого локальна популяція зобов'язана своїм походженням лише одній самці (Викторов, 2009).

Географічний партеногенез добре простежується серед груп тварин, які втратили здатність до активного розселення, ведуть малорухомий чи прикріплений спосіб життя та прив'язані до конкретних ландшафтів. При потраплянні на віддалені від ареалу острови, партеногенетичні форми мають більше шансів їх освоїти та залишити життєздатне потомство.

Яскравим проявом географічного партеногенезу є ендеміки австралійських пустель – гекони роду *Heteronotia* (Moritz, 1991) та цвіркуни роду *Warrambia*, які колонізують пустельні регіони Австралії (Kearney, 2003).

Однією із найбільш вивчених груп партеногенетичних тварин, яким притаманний географічний партеногенез, є довгоносики роду *Otiorrhynchus*. В цій групі існує велика кількість поліплоїдних форм, деякі з них вважаються окремими видами. Всього налічується близько 30 триплоїдів, 14 тетраплоїдів, шість пентаплоїдів, два гексаплоїди (Suomalainen, 1947, 1950, 1953, 1969). Апоміктичні популяції поліплоїдів розширюються на значно більші території, ніж популяції споріднених двостатевих форм, з якими вони мають симпатричні ареали.

Слід зазначити, що партеногенетичні дощові черви Палеарктики схильні до периферійних місць існування по відношенню до вихідних батьківських видів. До того вони поширені у місцях, що є екстремальними для проживання дощових червів, зокрема мова йде про посушливі регіони (Перель, 1979, 1982; Всеволодова–Перель, 1988; Omodeo, 2000).

1. 3. Особливості генетичної структури популяцій партеногенетичних дощових червів

Дощові черви є ідеальним об'єктом еволюційно-генетичних досліджень, адже серед представників цієї родини в рівній мірі представлене амфіміктичне розмноження у гермафродитній формі і апоміксис у вигляді партеногенезу.

Представники обох груп утворюють багаточисельні популяції і часто співіснують, що дозволяє проводити коректні порівняльні дослідження з метою визначення адаптивних особливостей, еволюційних трендів, динаміки популяцій, репродуктивного потенціалу амфіміктичних та апоміктичних видів.

Генетичні дослідження дощових черв'яків мають досить давню, більш ніж 70-річну історію, що є доказом того, що олігохети ще здавна використовуються як модельні об'єкти при багатьох дослідженнях.

Спочатку вивчення партеногенетичних черв'яків здійснювалось на рівні цитогенетичних даних (Muldal, 1949, 1952; Omodeo, 1951, 1952, 1955, 1956; Casellato, Rodinghiero, 1972; Casellato, 1987). В результаті ці дослідження охопили близько 100 видів і продовжувались до недавнього часу (Перель, Графодатский, 1983; Графодатский и др., 1982; Булатова и др., 1984, 1987; Hongell, 1989; Garbar, Vlasenko, 2007; Kashmenskaya, Polyakov, 2008). В подальшому вони були доповнені даними з генетичного маркування, зокрема з алозимної мінливості, що продемонструвало наявність у партеногенетичних видів в межах одного хромосомного рівня величезного числа клонів. Також було встановлено, що у гермафродитних видів структура популяцій близька до панміксії, тобто відповідає моделі випадкових схрещувань (Stille et al., 1980). В Середземномор'ї ці дослідження (Coboli et al., 1987) проводились на прикладі виду *Aporrectodea caliginosa s. l.*, в Північній Америці – видів *Octolasion tyrtaeum* (Jaenike et al., 1980, 1982, 1985) і *Aporrectodea tuberculata* (Stille et al., 1980), а в Феноскандії було задіяно цілу низку видів (Terhivuo, 1988; Terhivuo, Saura, 1990, 1993a, b, 1996, 1997, 1999, 2003, 2006; Terhivuo et al., 1994, 2002).

Особлива увага була приділена дощовим черв'якам України. Каріотипування та алозимний аналіз дозволили детально описати генетичну структуру поселень головним чином партеногенетичних представників роду *Aporrectodea* (Межжерин и др., 2007, 2008a; Гарбар и др., 2007; Garbar, Vlasenko, 2007; Vlasenko et al., 2011), *Octalasion* та *Octodrilus* (Garbar et al., 2009; Гарбар, Онищук, 2007), *Dendrobaena*, *Dendrodrilus*, *Eiseniela* (Межжерин и др., 2010b;

Коцюба, 2011; Коцюба и др., 2010 а, б, в), що були узагальнені у відповідних наукових працях (Гарбар, 2012; Межжерин и др., 2008, 2018).

Згідно каріотипування встановлено, що серед 98 досліджених видів родини Lumbricidae 46 є поліплоїдами і, очевидно, гібридними партеногенетами (Викторов, 1993; Viktorov, 1997). Серед диплоїдів також зустрічаються партеногенетичні форми, зокрема *Octolasion* (Гарбар, Онищук, 2007). Популяції партеногенетичних дощових червів не менш численні, ніж популяції амфіміктичних гермафродитів, а їх ареали можуть бути навіть ширшими (Всеволодова–Перель, 1997; Viktorov, 1997).

В результаті аналізу просторового розподілу поліплоїдів, у порівнянні з вихідними батьківськими або близькоспорідними диплоїдними амфіміктичними видами (Vsevolodova–Perel, 1987; Всеволодова–Перель, 1997; Всеволодова–Перель, Булатова, 2008), було продемонстровано наступні закономірності. Насамперед те, що партеногенетичні поліплоїди розташовуються по периферії ареалів батьківських видів. По-друге, в ситуації симпатрії поліплоїди та диплоїди, що репрезентують певну видову групу, мають тенденцію до заселення різних середовищ існування (оселищ, біотопів, ландшафтів). Це дозволяє дійти висновку, що поліплоїдні форми мають всі ознаки окремого виду.

Однак генетичне маркування поселень дощових червів, в яких детально вивчена клонова структура поліплоїдів, відзначає більш складну картину, що пов'язано з їх поліклоновістю (Межжерин и др., 2018).

Перша проблема стосується наявності двох принципово різних груп поліплоїдів. Одна група представляє собою диплоїдно-поліплоїдний комплекс, тобто одночасне існування батьківських диплоїдних видів з гібридними партеногенетичними, що виникли внаслідок гібридизації за участю комбінації різних видів. Ця ситуація властива *Eisenia nordenskioldi* (Перель, Графодатский, 1983; Графодатский и др., 1982; Булатова и др., 1984, 1987), а також, очевидно, для видового комплексу *A. caliginosa–trapezoides* (Межжерин и др., 2018). Слід зазначити, що у випадку дощових червів ситуація є дискусійною, адже наразі невідомі випадки, коли геном поліплоїдної форми чітко зводився до геномів

батьківських видів, як це і має місце у багатьох агамних хребетних (Bogart, 1987; Vrijenhoek R.C, 1994, 1998; Avise, 2008). Інша ситуація – це повністю самостійна поліплоїдна форма, яка не має близькоспоріднених зв'язків із сучасними диплоїдними видами. До таких випадків слід віднести існування такого виду як *A. rosea* (Межжерин и др., 2018). Безсумнівно, це репродуктивно автономні, генетично суттєво відмінні від інших поліплоїдів особини, яких слід вважати окремими видами. Поліплоїдів, що мають безпосередні генетичні зв'язки з сучасними диплоїдами, краще розглядати як лише внутрішньовидову форму, хромосомні чи поліплоїдні раси на рівні нетаксономічної категорії біотип.

Другою проблемою є ситуація поліклоновості, тобто одночасне існування різноплоїдних клонів або клонів одного рівня плоїдності із різним набором генних маркерів, що свідчить про їх поліфілітичність. Це може бути результатом або комбінуванням різних батьківських видів, або наслідком неодноразовості утворення гібридних поліплоїдів за рахунок незалежних гібридизаційних подій в різних частинах ареалу.

Третя проблема – гіперваріабельність. Про обов'язкову наявність цього явища свідчать детальні дослідження генетичної структури популяцій партеногенетичних дощових черв'яків, що здійснювалися в різних країнах і на різних об'єктах (Terhivuo, 1980, 1989; Saura, 1993; Terhivuo, Saura, 1993b, 1996, 1997, 1999; Terhivuo et al., 1994; Saura, 2006; Межжерин и др., 2018). Незважаючи на ту обставину, що овогенез партеногенетичних самок відбувається за рахунок мітозів, факт наявності величезного числа рідкісних клонів і поодиноких особин з унікальними електроморфами дає всі підстави для того, щоб вважати, що цей процес відбувається не як класичний мітоз, а мітоз з елементами мейозу (за участі обмеженого кросинговеру). Це призводить до значної кількості порушень структури ДНК. Механізм може полягати в некоректній кон'югації за різними точками кросинговеру гомологічних хромосом батьківських видів, що, в свою чергу, є причиною нерівного кросинговеру. Також не виключена некоректна репарація ДНК. Все це може призводити до відхилень від чіткого клонового успадкування та формування складної поліклонової структури поселень

(Межжерин и др., 2018). В результаті в поселеннях виникають носії унікальних генотипів, при цьому в кожній популяції присутній свій набір, який відмінний від інших клонів. Зрештою це призводить до того, що навіть у межах сусідніх популяцій партеногенетичних дощових червів зазвичай ідентифікують десятки клонів, а при оцінці всього ареалу їх кількість не піддаватиметься реальному обрахунку, оскільки вони, ймовірно за все, є несталими у часі.

1. 4. Група *A. caliginosa–trapezoides* як модельний об'єкт

Дощові черви диплоїдно-поліплоїдного комплексу *Aporrectodea caliginosa* – *A. trapezoides* є найбільш багаточисельною групою космополітних едафічних тварин відкритих ландшафтів України, яка заселяє як природні ландшафти, так і входить до складу агро- і урбоценозів (Жуков, 2007; Жуков и др., 2007; Іванців, 2007; Попов, 2008). В межах комплексу виділяють диплоїдний амфіміктичний вид *A. caliginosa* (Savigny, 1826) і триплоїдну або значно рідше тетраплоїдну апоміктичну партеногенетичну форму, яку останнім часом визначають як окремий вид *A. trapezoides* (Dugés, 1828). Вона має гібридне походження від виду *A. caliginosa* та одного або декількох невідомих видів, а також володіє партеногенетичним способом репродукції (Межжерин и др., 2018).

Отож згідно одних поглядів, ця партеногенетична гібридна форма є окремим видом (Межжерин и др., 2018), що утворився внаслідок гібридизації диплоїдного *A. caliginosa* з іншим видами цього роду, згідно інших поглядів (Викторов, 1983; Vsevolodova–Perel., 1997), це лише підвид *A. caliginosa trapezoides*.

Партеногенетичний одностатевий вид *A. trapezoides* характеризується клоновою структурою популяцій. Всього в межах цього виду в досліджених популяціях України було знайдено більше 20 клонів, причому характерним є те, що в межах однієї популяції можуть співіснувати 2–3 клони (Межжерин и др., 2008а). Особливий інтерес викликають випадки гіперваріабельності *A. trapezoides*, що супроводжується високим ступенем прояву генетичного поліморфізму (Межжерин и др., 2007).

Екологічні відмінності між амфіміктичним та апоміктичним видами є малопомітними. Оптимальні умови існування *A. caliginosa* спостерігаються в екосистемах відкритих ландшафтів лісової та лісостепової зони Європи, відповідно в більш вологих регіонах півночі та заходу України (Vsevolodova–Perel., 1997), що може свідчити про достатню теплолюбність цього виду та широкий діапазон толерантності щодо вологості середовища. Вид *A. trapezoides* також освоєє помірні кліматичні широти та часто співіснує з амфіміктичним видом *A. caliginosa*. Оптимальними для нього є цілинні екосистеми, тому він домінує в угрупованнях дощових червів у південніших регіонах нашої країни (Перель, 1979).

Також не виразними є й морфологічні відмінності (Всеволодова–Перель, 1997; Гарбар и др., 2007; Межжерин и др, 2018). До виду *A. caliginosa* належать непігментовані, досить великі за розмірами черви довжиною від 60 мм, що мають епілобичну головну лопать, дещо сплющене в післяпасковій частині тіло, папіли на 9–11 сегментах, сильно зближені попарно щетинки та добре розвинені залозисті поля чоловічих статевих отворів, що виходять за межі 15 сегмента. Пасок червів округлої або сідлоподібної форми, розпочинається з 27 по 34 або 35 сегмент, а пубертатні валики, розміщені на 31–33 сегментах, мають вигляд двох горбків, що прилягають один до одного. Оскільки в межах *A. trapezoides* існує значна генетична гетерогенність, це може призвести до різного прояву екстер'єрних ознак у клонів. Насамперед це стосується забарвлення тіла або паска, який також є досить поліморфним, може мати сідлоподібну форму, розпочинаючись з 26 по 34 сегмент тіла, однак за розмірами у різних клонів пасок особливо не відрізняється. Також для цього виду характерне альтернативне розміщення пубертатних валиків – з 29 по 34 сегмент. Особини різних клонів можуть мати різне забарвлення, найчастіше помаранчеве, буро-помаранчеве або темно-буре з характерною темнішою головною лопаттю, що різко контрастує з забарвленням всього тіла черва.

Таким чином зазначена пара видів є дуже вдалою моделлю для порівняльних досліджень із особливостей поширення, популяційної структури

та індивідуальної плодючості дощових червів. З одного боку ці об'єкти подібні за розмірами, мають симпатричні ареали, схожі екологічні уподобання, а з іншого – характеризуються принципово різними способами утворення гамет.

Висновки до літературного огляду

Підводячи підсумок огляду літератури, що стосується теми дисертаційної роботи, слід зробити наступні узагальнення. Двостатевий амфіміксис у тварин, так само як амфіміксис загалом, слід вважати еволюційно досконалыми формами розмноження. Тим не менш, втрата амфіміктичного розмноження, що в облігатній формі викликана міжвидовою гібридизацією, переходом від мейотичного способу гаметогенезу до мітотичного утворення гамет і подальшою поліплоїдією, що відбувається в окремих групах тварин, може супроводжуватись еволюційним прогресом. Партеногенетичні тварини, безсумнівно, можуть мати більшу плодючість на популяційному рівні за рахунок втрати чоловічої статі, здатні формувати щільні популяції, здатні до освоєння нових екологічних ніш та легко розширюють свої ареали, що підтверджує факт географічного партеногенезу. Отже, формується певне протиріччя, за якого аномальні ексклюзивні партеногенетичні форми кидають виклик амфіміктичним спорідненим видам.

Вважається, що причини цього можуть бути пов'язані зі збільшенням репродуктивного потенціалу партеногенетичних популяцій, гетерозисними явищами, пов'язаними зі зростанням гетерозиготності у поліплоїдів, можливістю заснування нових популяцій на рівні окремих особин, причому це не супроводжується інбридингом.

Тим не менш, в сучасних умовах недостатньо систематизованих досліджень щодо використання кількісних методів аналізу питань, що оперують великими масивами даних, отриманих у коректних порівняльних дослідженнях амфіміктичних та апоміктичних видів.

Саме для здійснення такого дослідження вдалою моделлю є група дощових червів *A. caliginosa* – *A. trapezoides*, представлена двома видами: амфіміктичним

гермафродитним диплоїдом та партеногенетичним агамним поліпоїдом. Ці види мають близькі екологічні спектри, можуть утворювати популяції в симпатрії, характеризуються схожими морфологічними ознаками, отже, є вдалою моделлю для порівняльних досліджень із зазначених вище питань.

РОЗДІЛ 2

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ

2. 1. Матеріали

Збір матеріалу відбувався у відповідності до напрямів дисертаційної роботи.

Перший напрям полягав у дослідженні популяційної структури і географічного розподілу червів. Для цього послуговували генетично промарковані вибірки орних червів майже зі всієї території України, зокрема дослідженнями були охоплені: Волинська, Рівненська, Житомирська, Тернопільська, Івано-Франківська, Хмельницька, Вінницька, Київська, Чернігівська, Сумська, Харківська, Черкаська, Полтавська, Дніпропетровська, Донецька, Запорізька, Одеська, Херсонська області, а також Автономна Республіка Крим (рис. 2.1, Додаток А). Всього в роботі було задіяно 1954 особини та 115 вибірок з урахуванням тієї обставини, що в деяких випадках з метою оцінки динаміки генетичної структури з одного місця була взята серія.



Рис. 2.1. Місця збору матеріалу

При цьому весь матеріал для досліджень складався з двох блоків. Перший блок – це сукупність матеріалів, що охоплювали період з 2004 по 2007 рр. та стосувались майже всієї території України. Вони були використані авторами під час попередніх досліджень, що стосувалися питань таксономії та клонової організації (Власенко, 2008; Межжерин и др., 2018) і наразі зберігаються в базі даних відділу еволюційно-генетичних основ систематики Інституту зоології імені І.І. Шмальгаузена НАН України. Це 50 вибірок, що нараховують 850 особин.

Другий блок – це матеріали, що були зібрані протягом 2014–2017 рр. в межах виконання дисертаційної роботи. Вони акцентовані на популяційних дослідженнях і взяті головним чином з територій Київської та Житомирської областей. Всього зібрано 65 вибірок та 1104 особини.

Другий напрям роботи полягав в розмноженні червів роду *Aporrectodea* у штучних умовах. Дослідження проводилися протягом трьох сезонів.

В 2018 р. матеріалом для досліджень послуговували 30 статевозрілих особин, з яких 10 представляли вид *A. trapezoides*, а 20 були визначені як вид *A. caliginosa*. Вибірка *A. trapezoides* з місця знаходження Біличі-2 була взята у першій половині квітня у дворі жилого масиву, а *A. caliginosa* – з поселення Баранівка-1 Житомирської області.

Матеріалом для дослідження розмноження червів, що було проведено в 2019 р., послуговувала 71 особина статевозрілих дощових червів роду *Aporrectodea*, зібраних в межах Житомирської області.

В 2020 р. в експериментах було задіяно 82 особини, що були зібрані в Житомирській області.

Таким чином, за весь період в експерименті зі штучного розмноження було залучено 183 особини.

Третій напрям – аналіз полівидових угруповань. Він базувався на власних вибірках, що були зібрані протягом 2014–2017 рр., а також полівидових вибірках, зібраних в межах досліджень видів групи *Aporrectodea* протягом 2004–2007 рр. (Власенко, 2008). 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).

2. 2. Методи

2. 2. 1. Збір та транспортування дощових черв'яків

Збір, транспортування та утримання дощових черв'яків проводили за загальноприйнятими методиками (Гиляров, Перель, 1970; Бызова и др., 1987). До лабораторії зібраних черв'яків привозили в мішечках або пластиковому посуді з отворами, на 2/3 заповнених ґрунтом з природних біотопів тварин. Для експериментальних досліджень було використано живий матеріал.

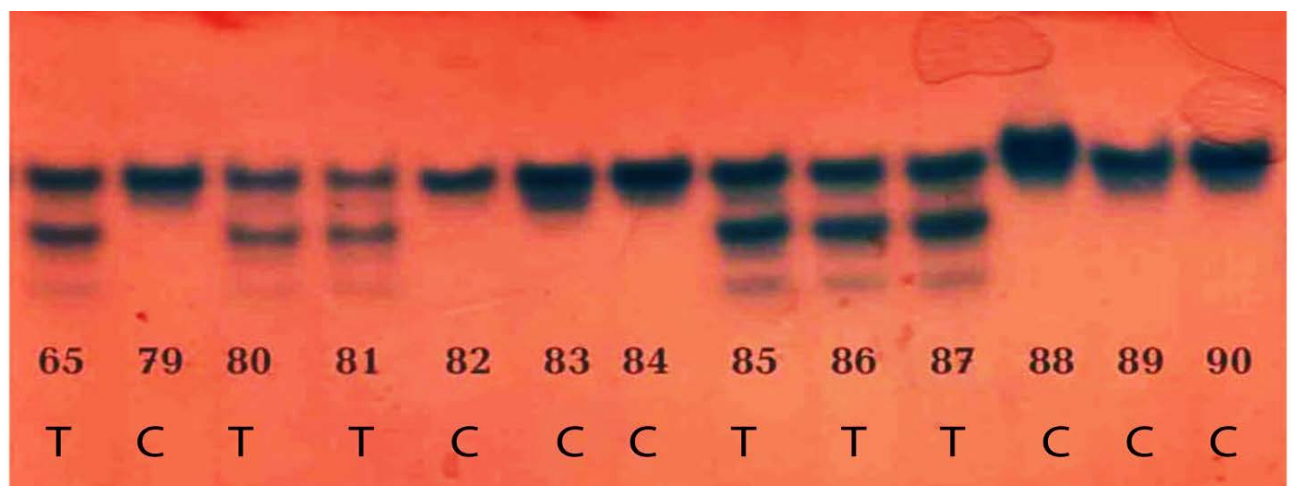
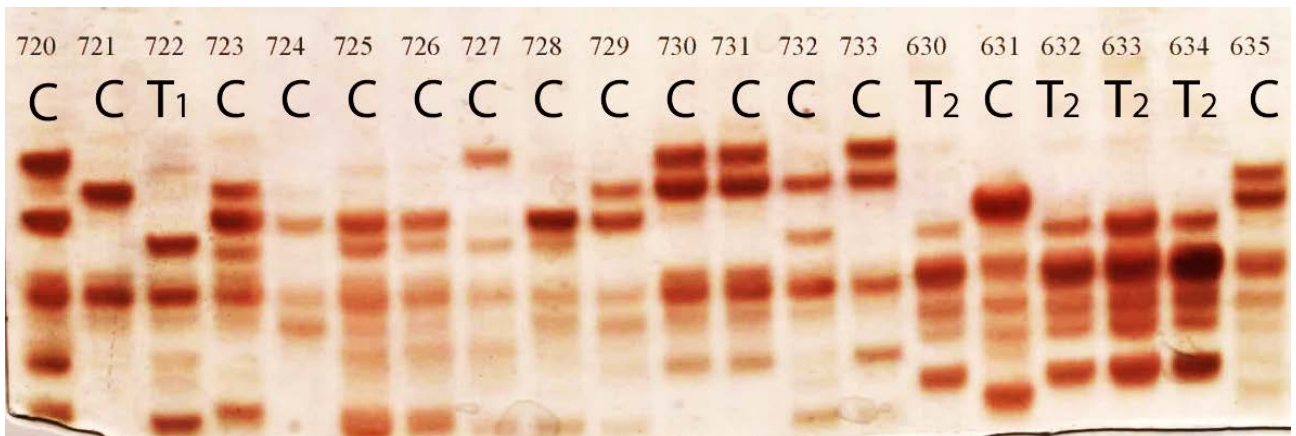
Вибірки дощових черв'яків без урахування їх видової належності на попередньому етапі відбирались з квітня по липень у період найбільшої активності олігохет в оселищах відкритих ландшафтів або у парковій зоні урболандшафтів. У першу чергу це були агросистеми, переважно поля сільськогосподарських культур, городи, цілинні ділянки, луки, двори. Зазвичай збори здійснювались з певним рівнем зусиль, який відповідає об'єму ґрунту з ями площею близько 1 м² та глибиною на два штики лопати.

2. 2. 2. Встановлення видової належності

Попереднє визначення видової належності дощових черв'яків в пробах, що були доставлені до лабораторії, здійснювалося за традиційними визначниками дощових черв'яків (Перель, 1979; Всеволодова–Перель, 1997). Подальша ідентифікація, що стосувалась безпосередньо видів *A. caliginosa* та *A. trapezoides*, включала два етапи. Первинне визначення здійснювалося за морфологічними ознаками (Гарбар и др., 2008; Межжерин и др., 2018), що було необхідно для постановки штучних схрещувань. Здійснюючи аналіз морфологічної мінливості,

визначали забарвлення тіла та його головної лопаті, її форму, розміщення папіл, забарвлення, розміри і положення пояска, форму та положення пубертатних валиків (Власенко, 2008b).

Остаточне визначення червів реалізовано шляхом біохімічного генного маркування (алозимного аналізу). Генетична ідентифікація здійснювалась на підставі трьох ферментних систем: неспецифічних естераз, що кодуються серією локусів (*Es*-1, -2, -3, -4) цитозольної форми аспартатамінотрансферази, що кодується локусом *Aat*-1, та цитозольної форми малатдегідрогенази (*Mdh*-1) (рис. 2.2). Обов'язковим було застосування найбільш мінливого ферменту – неспецифічних естераз, що кодується серією локусів. Ця ідентифікація доповнювалася у випадку особин *A. trapezoides* даними за консервативними локусами *Aat*-1 і *Mdh*-1. В кінцевому рахунку це забезпечувало не тільки 100% дискримінацію *A. caliginosa* та *A. trapezoides*, але й ідентифікацію окремих клонів в межах останнього.



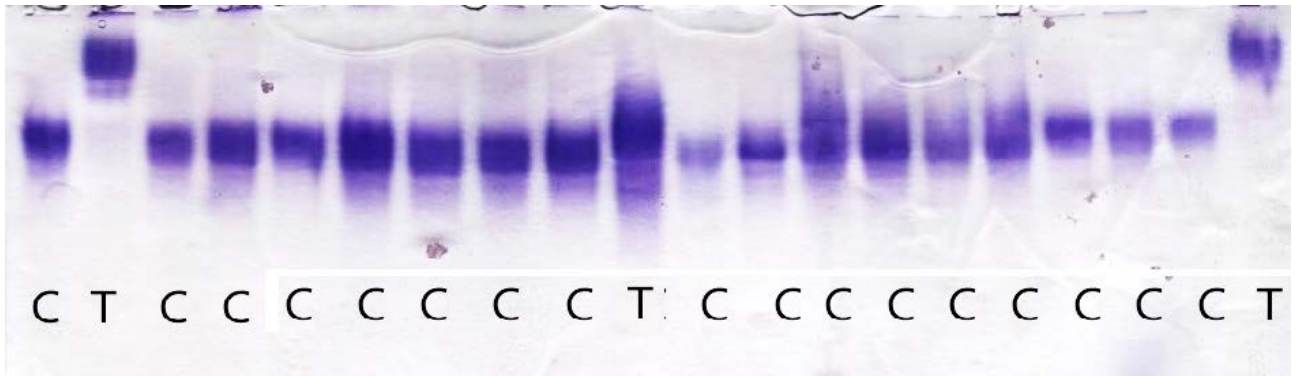


Рис. 2.2. Електрофореграми неспецифічних естераз (зверху), аспартатамінотрансферази (посередині), малатдегідрогенази (знизу).

Примітка: С – особини *A. caliginosa*, Т – *A. trapezoides*, номерами позначені порядкові номери черв'їв в первинній базі даних.

2. 2. 3. Постановка схрещувань і біологічний аналіз

Збір черв'їв для розмноження у штучних умовах відбувався із настанням сприятливих для едафону кліматичних умов (в середині квітня) шляхом методу розкопок і ручного розбору проб ґрунту. Їх транспортування до лабораторії здійснювалось в мішечках з ґрунтом, а визначення видової приналежності проводилось згідно загальноприйнятих методик. В подальшому протягом весняно-літнього сезону в умовах штучного утримання було проведено ряд експериментальних дослідів, в процесі яких було проаналізовано розмноження двох видів черв'їв роду *Aporrectodea*. Одночасно враховувалась плодючість диплоїдного амфіміктичного *A. caliginosa* та триплоїдного *A. trapezoides*. Оцінювалась сезонна динаміка популяції, терміни розмноження, число продукованих коконів, ембріональний розвиток черв'їв, їх життєздатність і залежність цих процесів від деяких кліматичних факторів – температурних умов та вологості.

При розробці методики штучного розмноження дощових черв'їв роду *Aporrectodea* були прийняті до уваги певні напрацювання попередніх дослідників, що стосувалися розведення інших груп черв'їв у штучних умовах (Перель, 1979; Lowe & Butt, 2005, Лейрих, 2012). Для цього було розроблено спеціальні методи лабораторного утримання та культивування черв'їв із

врахуванням їх трофічної спеціалізації й екологічних особливостей. Черв'їв утримували в пластикових ємностях, об'ємом від 0,33 до 1 л в залежності від завдань, що були поставлені перед конкретним дослідом. На дні було зроблено дрібні отвори для додаткового зволоження ґрунту та викладено дренаж для кращого утримання вологи у субстраті. Ґрунт було відібрано з природних біотопів, в яких найбільш численні популяції цих видів. Попередньо, з метою видалення дрібних безхребетних тварин та решток рослин, ґрунт було просіяно через зоологічне сито. Зверху ємності фіксували тонкою бавовняною тканиною задля уникнення міграцій черв'їв. Досліди проводили в затемненому місці за умов кімнатної температури.

Догляд за тваринами зводився до підтримки температури, оптимального рівня вологи, а також розпушування ґрунту й вчасного підгодовування об'єктів дослідження. Однією із важливих умов сприятливого продукування коконів черв'їв є температура, що коливалась в діапазоні 15–24°C та підтримання рівня вологості в межах 75–80%. Зволоження відбувалось шляхом розпилення попередньо відстояної води кімнатної температури пульверизатором через кожні 3–4 доби. Це сприяло кращому врегулюванню рівня зволоження ґрунту та достатній аерації субстрату. В період підвищення літніх температур ґрунт зволожувався кожні дві доби по мірі висихання його верхнього шару. Також для покращення аерації кожні 7–10 днів відбувалось його розпушування з застосуванням сит.

Після 7-денного періоду адаптації починали проводити підгодівлю тварин. На поверхню ґрунту нашаровувався і рівномірно розподілявся свіжий живильний субстрат товщиною 1–2 см, підготовлений заздалегідь і обов'язково присипаний зверху свіжою порцією ґрунту. Як корм успішно використовувались безмолочні каші, заварка чаю, кавова гуща, яєчна шкаралупа, вологий картон, листя плодкових та овочевих культур у подрібненому стані. Сировина повинна утримувати вологу та не перешкоджати аерації в субстраті, тому для покращення цих якостей в невеликих кількостях добавлявся пісок. Як правило, при створенні усіх сприятливих умов, копуляція у особин *A. caliginosa* починалася вже через

тиждень штучного утримання (рис. 2.2) , що відповідає сезонності розмноження цього виду у природних умовах.

Для червів є характерним звикання до певного корму і триваліше пристосування до інших видів їжі, тому важливим є поступове введення нових продуктів в субстрат у невеликих кількостях. Періодичність підгодовування залежала від кількості особин у горщиках та від температурних умов. При підвищенні температури протягом перших місяців літа кількість споживаного корму теж зростала. При потребі видаляли цвіль та загниваючі залишки відходів, підтримуючи нейтральний рівень рН.



Рис. 2.2. Копуляція особин *A. caliginosa* з наступним продукуванням коконів

Підрахунок коконів (рис. 2.3) та личинок (рис. 2.4) проводився кожні 7–10 днів шляхом ручного розбору порцій ґрунту з наступним його просіюванням із застосуванням набору ґрунтово-зоологічних сит. Результати фіксувались на етикетках із зазначенням дати, кількості статевозрілих особин, особин ювенільної стадії, яйцевих коконів та температурних умов. Реєструвались також особини зі збільшенням товщини генітальних сегментів, набуханням пояска та активною секрецією слизу, що є активною ознакою утворення кокона.

Під час заміни ґрунту кокони вилучались. Відзначались їх чисельність для кожного горщика, середня чисельність на 1 особину для вибірки, їх розміри, забарвлення та форма. Яйця в коконах двох видів підраховувались під час

розтину оболонки кокона. Було встановлено, що у черв'їв в коконах лише 1 яйце, з якого у *A. caliginosa* виходить одна ювенільна особина, а у *A. trapezoides* можливим є існування як одного, так і двох зародків. Отож при порівнянні плодючості особин, що розмножуються нормальним шляхом та партеногенетично, було встановлено, що індивідуальна плодючість – кількість яєць, відкладених однією особиною за місяць – була більшою у партеногенетичного виду *A. trapezoides*.



Рис. 2.3. Кокони *A. trapezoides* (ліворуч) та *A. caliginosa* (праворуч)



Рис. 2.4 . Процес виходу личинки *A. caliginosa* з кокона

Показники плодючості та фертильності були розраховані на одну статевозрілу особину. Використані два показники, які відображають середню кількість коконів або личинок, продукованих однією особиною за репродуктивний сезон:

1. Середньогрупова оцінка, що базується на середніх числах коконів та ювенільних особин, отриманих в результаті обліку, що здійснений у певний день.

2. Індивідуальна оцінка, що заснована на сукупності всіх обліків коконів та ювенільних особин у кожній ємності, проведених за весь період дослідження.

У ємностях, в яких містилися дві особини, розрахунок індивідуальної плодючості проводився не на одну особину, а як середнє значення, отримане на дві батьківські особини. Ситуації, коли у ємностях залишалася одна особина *A. caliginosa*, до розрахунків не бралися.

2. 2. 4. Електрофорез

Для аналізу використовували екстракт з хвостової лопаті дощових червів. Екстракт готували, гомогенізуючи шматочок лопаті з дистильованою водою у співвідношенні 1:2. Після цього здійснювали пасивне екстрагування водорозчинних білків протягом 12 годин при температурі +4° С.

Електрофоретична розгонка здійснювалась у 7,5% поліакриламідному гелі і тріс-ЕДТА·Na₂-боратній системі буферів на рівні рН 8,5 (Peacock et al., 1965). В залежності від того, які ферменти аналізували, електрофорез міг тривати від 1 години 20 хвилин до 3 годин при постійній напрузі 200 V і силі струму 140 mA. Досліджували мінливість ферментів, які кодуються відповідними локусами: аспаратамінотрансферази (*Aat-1*), малатдегідрогенази (*Mdh-1*), неспецифічних естераз (*Es-1, -2, -3, -4*), які є діагностичними для видів, що аналізуються. Фарбування гелів відбувалось за стандартними методиками (Harris, Hopkinson, 1976). Для подальшого аналізу електрофореграми було відскановано.

2. 2. 5. ГІС-моделювання екологічної ніші

Моделювання було виконано при безпосередній участі провідного наукового співробітника відділу еволюційно-генетичних основ систематики Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України В. М. Титаря за розробленими підходами (Титар, 2011).

Для просторового моделювання необхідна інформація про поширення організмів у вигляді точкових реєстрацій з прив'язкою до географічних координат. У випадку *A. caliginosa* таких точкових реєстрацій відзначалось 102, а для *A. trapezoides* – 66.

Кілька типів факторів навколишнього середовища з геодезичною роздільною здатністю 5 кутових мінут були використані для представлення екологічної ніші:

1) набір кліматичних та топографічних даних ENVIREM (<https://envirem.github.io>; Vemmels, 2018).

2) глобальний набір даних про характеристики ґрунтів (<http://globalchange.bnu.edu.cn/research/soilw>; Shangguan et al., 2014).

Низка предикторів ENVIREM (embergerQ, параметри евапотранспірації), що безпосередньо пов'язані з фізіологічними та екологічними процесами у рослинному та ґрунтовому покриві, є досить ефективними для прогнозування поширення біологічних об'єктів. Разом до уваги було взято 22 предиктори.

У дослідженні було використано метод машинного навчання, що базується на баєсових адитивних деревах регресії (BART), що реалізовано в програмному середовищі R (програмний пакет “Embarcadero”; Carlson, 2020). При цьому продукується прив'язана до географічних координат карта поширення прогнозних значень придатності середовища існування, які змінюються в межах від 0 до 1. Якість моделі оцінювали, використовуючи ROC-аналіз (Peterson, 2006). Кількісну інтерпретацію ROC дає показник AUC: площа, обмежена ROC-кривою і віссю частки помилкових позитивних класифікацій. Чим вищий показник AUC, тим якісніший класифікатор. Моделі зі значеннями AUC від 0,7 до 0,8 вважаються прийнятними, значення понад 0,8 вважаються добрими або відмінними. Для окреслення придатних територій використаний 10-процентильний поріг, який охоплює не менше 90% точкових реєстрацій (Liu et al., 2005).

Абіотичні фактори (предиктори) були взяті з бази CliMond (Kriticos et al., 2010), яка містить біокліматичні індекси, що враховують температуру, вологість,

показники сонячної радіації та характеристики ґрунтів. Усього задіяно 35 параметрів, що характеризують сучасний клімат та особливості ґрунтів.

2. 2. 6. Статистична обробка даних

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

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

2. 2. 7. Аналіз генетичної структурованості популяцій

В якості параметрів генетичної структурованості популяцій використані два стандартних індекси *F*-статистики (Wright, 1965; Nei, 1977; Eanes, Koehn, 1978; Avise, Felley, 1979), які застосовуються для оцінки генетичної структурованості популяцій.

Індекс фіксації генотипів (*F_i*) розраховувався за формулою:

$$F_i = 1 - Het (obs) / Het (exp), \quad (2.1)$$

де *Het (obs)* – фактична, а *Het (exp)* – очікувана гетерозиготності.

Значення індексу змінюється в діапазоні від –1 до 1. Негативні значення свідчать про надлишок гетерозигот, у крайньому разі – повну відсутність гомозигот. Позитивні значення – про дефіцит гетерозигот, а гранично екстремальна ситуація *F_i* = 1 – про їх відсутність в популяції.

Причини відхилень від нульового значення, що відповідає рівноважному стану популяції, пов'язані з обмеженням амфіміксису. Надлишок гетерозигот – більш рідкісна ситуація, що, як правило, викликана клонуванням, дефіцит гетерозигот – більш звичайне явище, зумовлене обмеженням на схрещування певних генотипів. Це може бути зумовлено як самозаплідненням, так і ефектом Валунда – надлишком гомозигот, викликаним змішуванням популяцій, що відрізняються за частотами генів. За ступенем прояву ефекту Валунда можна оцінювати ступінь гетерогенності регіональних груп популяцій. Вірогідність

нерівноважності перевіряється зіставленням фактичного і очікуваного розподілів генотипів за критерієм χ^2 .

Стандартизована генетична варіанса або *Fst*-індекс використовується для оцінки диференціації груп популяцій. Він являє собою співвідношення двох дисперсій – емпіричної, отриманої на основі розрахунків дисперсії на рівні субпопуляцій, що складають загальну популяцію, і теоретичної за усередненими для загальної популяції значеннями.

Для розрахунку використовується формула:

$$F_{st} = \sigma_p^2 / (P - p_i)^2, \quad (2.2)$$

де P – середня частота алеля, а p_i – частота алелі в вибірці.

Значення σ_p^2 розраховується за такою формулою:

$$\sigma_p^2 = \Sigma (P - p_i)^2 / k, \quad (2.3)$$

де k – число вибірок.

Нульова гіпотеза, згідно з якою $F_{st} = 0$, спростовується за допомогою критерію χ^2 , що зазвичай розраховується за формулою:

$$\chi^2 = 2NF_{st}, \quad (2.4)$$

де N – загальне число особин, а за число ступенів свободи приймається $k-1$.

Значення індексу змінюється в діапазоні від 0 до 1. У першому випадку це повна генетична ідентичність сукупності популяцій, у другому – максимальна диференціація, пов'язана з фіксаціями альтернативних алелей в різних популяціях.

РОЗДІЛ 3

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

Зазвичай партеногенетичні види, порівняно з вихідними батьківськими амфіміктичними видами, займають регіони з вираженим континентальним або холодним кліматом. Вони розширюють ареал на північ, проникають у високогір'я або ж навпаки освоюють спекотні аридні зони чи екстремальні середовища. У світі тварин явище партеногенезу детально вивчено на багатьох дрібних ракоподібних, комах, рептиліях. Щодо дощових червів, ситуація є схожою, однак вона чітко не визначена як географічний партеногенез. Ареал *A. caliginosa* охоплює лісову та лісостепову зони Палеарктики, тоді як *A. trapezoides* поширений південніше. Область його проживання припадає на лісостепову, степову та середземноморську природно-кліматичні області. Зона інтерградації їх ареалів – південна лісова, лісостепова та північна степова зони Євразії, що охоплює майже всю територію України.

Останнє положення підтверджують отримані результати. На рівні окремих вибірок представленість *A. trapezoides* у межах України варіює у максимально широких межах (Додаток А). Це свідчить про те, що в низці вибірок має місце або повна відсутність партеногенетичного виду (Житомир-1, -4, Баранівка-1, Зарічани-1, Романів-1), або навпаки його 100% переважання (Керч-1, Вилкове-1). Оскільки йдеться про значні за обсягом вибірки, кількість особин у яких суттєво перевищує 30 червів, це робить факт відсутності того чи іншого виду достовірним. Для півночі України характерний дефіцит червів виду *A. trapezoides*, а для популяцій орних червів півдня навпаки властивою є відсутність *A. caliginosa*.

За усередненими даними аналогічна ситуація спостерігається і на рівні адміністративних областей (рис. 3.1). Частота *A. trapezoides* коливається у тих самих межах, проте слід відзначити, що особливі випадки належать до регіонів з

мінімальною вивченістю, зазвичай це одна вибірка з невеликим числом особин (Запорізька та Рівненська області) (табл. 3.1).

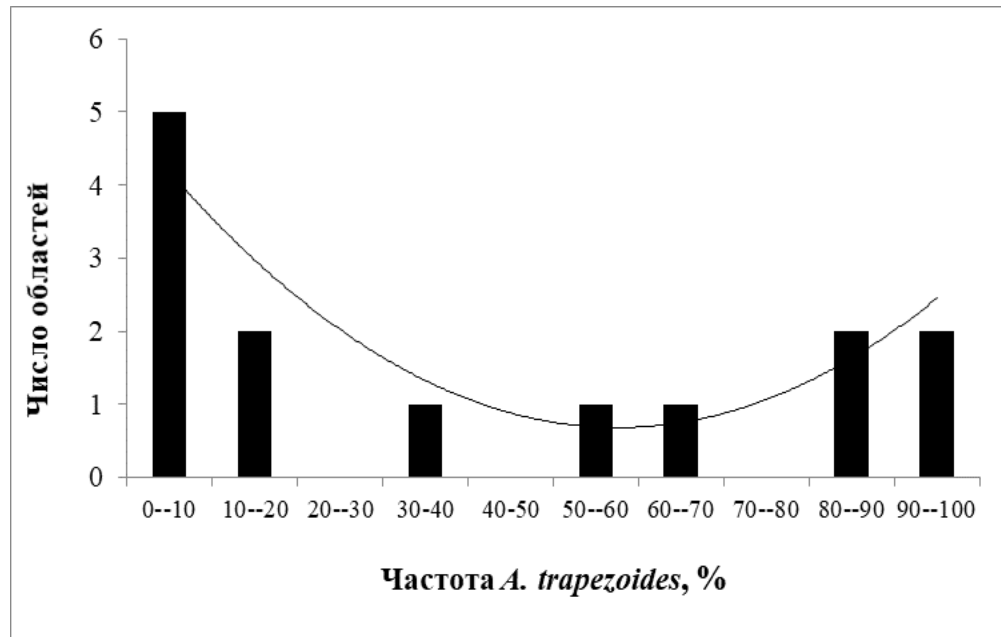


Рис. 3.1. Розподіл частоти *A. trapezoides* на рівні усереднених даних по адміністративних областях України. Апроксимація здійснена за допомогою поліноміальної функції.

Загалом не викликає сумнівів загальна тенденція збільшення частоти *A. trapezoides* в угрупованнях орних червів з півночі на південь (рис. 3.2). Так, середня частота цього виду в вибірках п'яти північних областей України склала 0,113 (SE = 0,027, N = 1029) (рис. 3.3). В семи центральних областях вона в середньому збільшилася в три рази і вже становить 0,328 (SE = 0,021, N = 728), що відповідає різниці між частотами на найвищому рівні вірогідності ($t = 6,21$; $p < 0,001$). У південних областях частка *A. trapezoides* суттєво переважає частку *A. caliginosa*, адже вона збільшилася у порівнянні з областями Центральної України більш, ніж у два рази, і відповідно склала 0,781 (SE = 0,007; N = 225), що також є вірогідним на вищому рівні значущості ($t = 20,56$; $p < 0,001$).

Також слід зазначити, що певна специфіка у зміні частот партеногенетичних особин в угрупованнях орних червів по областях України спостерігається і з заходу на схід.

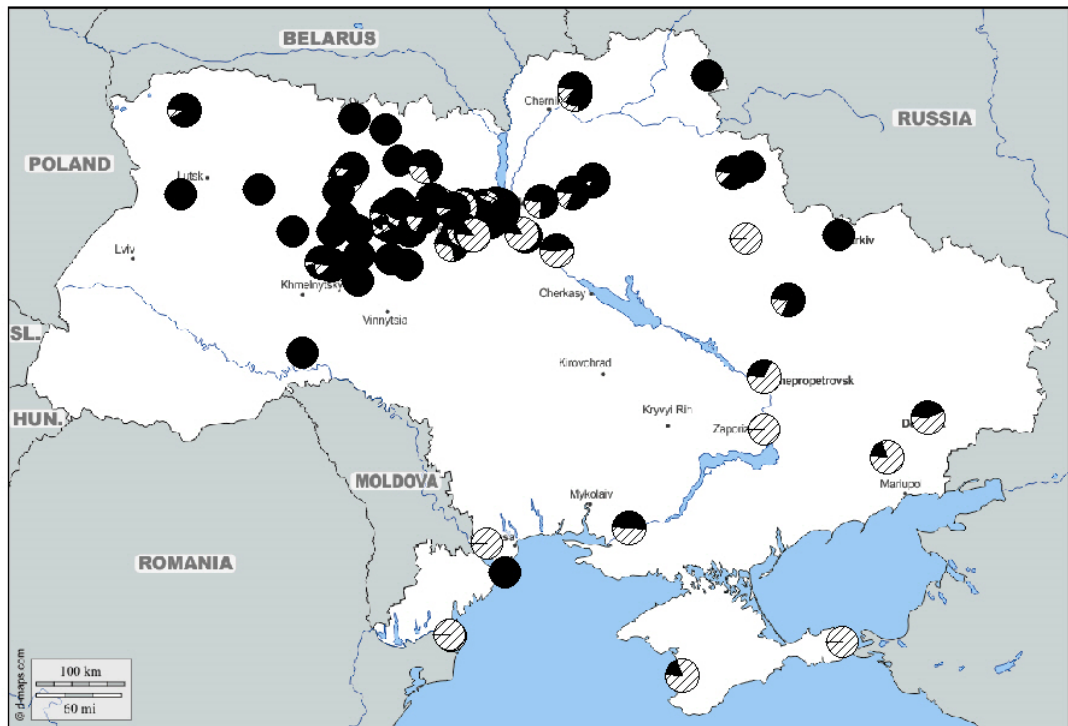


Рис. 3.2. Співвідношення особин *A. caliginosa* (чорне заповнення) та *A. trapezoides* (штриховане заповнення) в межах України

Так, на півночі України ця тенденція виглядає наступним чином: в західних областях (Рівненській та Волинській) частота особин *A. trapezoides* складає 0,027 (SE = 0,028; N = 37), в Житомирській області вона вже досягає 0,11 (SE = 0,011; N = 878), а на Лівобережжі – в Чернігівській та Сумській областях – частота вже в 6 разів вище, ніж на заході – 0,193 (SE = 0,042; N = 88). Аналіз вірогідності цих розбіжностей демонструє наступні тенденції: різниця в частотах між західними областями та Житомирщиною є цілком вірогідною ($t = 2,77$; $p < 0,01$), між Житомирщиною та лівобережними областями півночі України на межі вірогідних відмінностей ($t = 1,93$; $0,1 < p > 0,05$) і між лівобережними та західними областями знаходиться на високому рівні вірогідності ($t = 3,3$; $p < 0,001$).

Аналогічна ситуація має місце і в областях Центральної України. В Вінницькій та Хмельницькій областях частота особин *A. trapezoides* складає лише 0,032 (SE = 0,019; N = 92), в поселеннях орних черв'яків правобережного Подніпров'я (Київська та Черкаська області) вона вже вище і становить відповідно 0,36 (SE = 0,02; N = 576), на сході (Харківська, Дніпропетровська та

Полтавська області) вона є ще вищою – 0,58 (SE = 0,11 N = 19). Вірогідні відмінності спостерігаються у випадках порівняння західних областей з Київською та Черкаською областями ($t = 12,01$; $p < 0,001$), а також західних та східних областей ($t = 4,92$; $p < 0,001$).

Отже, цілком очевидною є загальна тенденція щодо збільшення числа партеногенетичних червів у західно-східному та північно-південному векторах на рівні узагальнених даних.

Таблиця 3.1.

Співвідношення між особинами *A. caliginosa* та *A. trapezoides* в узагальнених вибірках за адміністративними регіонами України

Зони	Області	Частоти		N	n
		<i>A. caliginosa</i>	<i>A. trapezoides</i>		
Північ	Волинська	0,96	0,04	2	25
	Рівненська	1	0	1	12
	Житомирська	0,89	0,11	43	878
	Чернігівська	0,81	0,19	5	88
	Сумська	0,92	0,08	2	26
Центр	Хмельницька	0,96	0,04	5	50
	Вінницька	0,98	0,02	4	42
	Київська	0,64	0,36	34	576
	Черкаська	0,49	0,51	1	41
	Полтавська	0,13	0,87	1	8
	Харківська	0,87	0,13	2	8
	Дніпропетровська	0	1	1	3
Південь	Донецька	0,52	0,48	3	31
	Запорізька	0	1	1	9
	Херсонська	0,71	0,29	2	29
	Одеська	0,10	0,90	4	105
	АР Крим	0,04	0,96	2	51

Примітка. N – число вибірок, n – число особин.

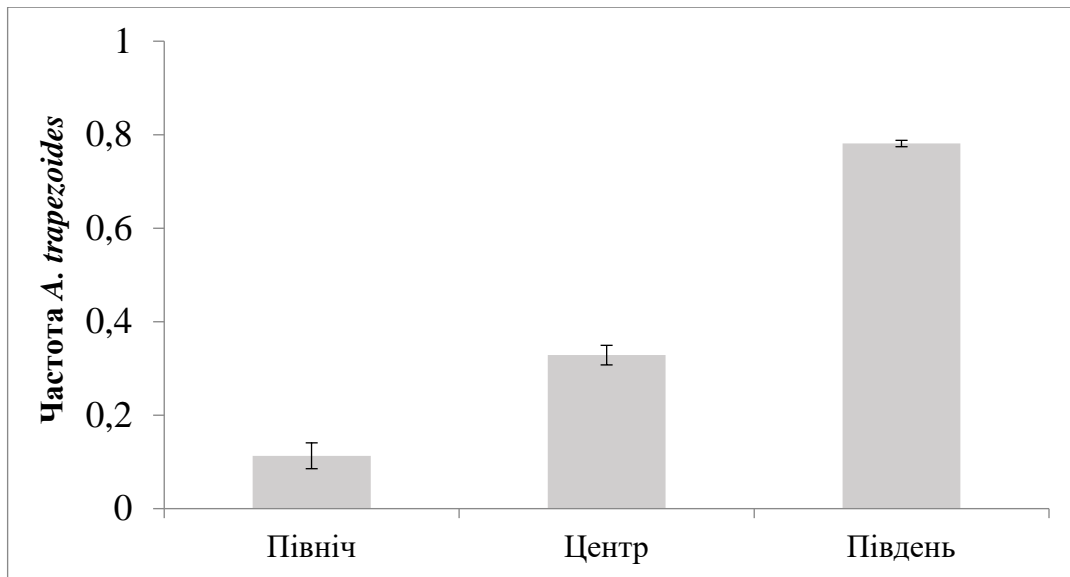


Рис. 3.3. Частота особин *A. trapezoides* в узагальнених вибірках орних черв'яків різних географічних регіонів України та їх стандартна похибка. Апроксимація здійснена за допомогою поліноміальної функції

Тенденцію щодо 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* має місце чітка зворотна залежність (рис. 3.4), яка є вірогідною на вищому рівні значущості ($r = -0,33$; $p < 0,001$; d.f. = 113). Також встановлено високо вірогідну, але в цьому випадку пряму залежність (рис. 3.5) між довготою і представленістю у вибірці *A. trapezoides* ($r = 0,40$; $p < 0,001$; d.f. = 119). Це свідчить про те, що найбільша зустрічальність особин *A. trapezoides* припадає на південні та східні регіони України, а вид *A. caliginosa* відповідно переважає у північних та західних регіонах України.

При цьому не можна виключити і взаємодію зазначених географічних векторів, що в контексті проведеного дослідження означатиме векторизацію тренду зміни співвідношення видів із північного заходу на південний схід. Проведений кореляційний аналіз підтверджує і в цьому випадку наявність сильно вірогідного зв'язку між частотою *A. trapezoides* і співвідношенням значень довготи до широти ($r = -0,46$; $p < 0,001$; d. f. = 119) (рис. 3.6). Це означає,

що визначальним у географічному розповсюдженні цих видів у межах України є вектор з північного-заходу на південний-схід.

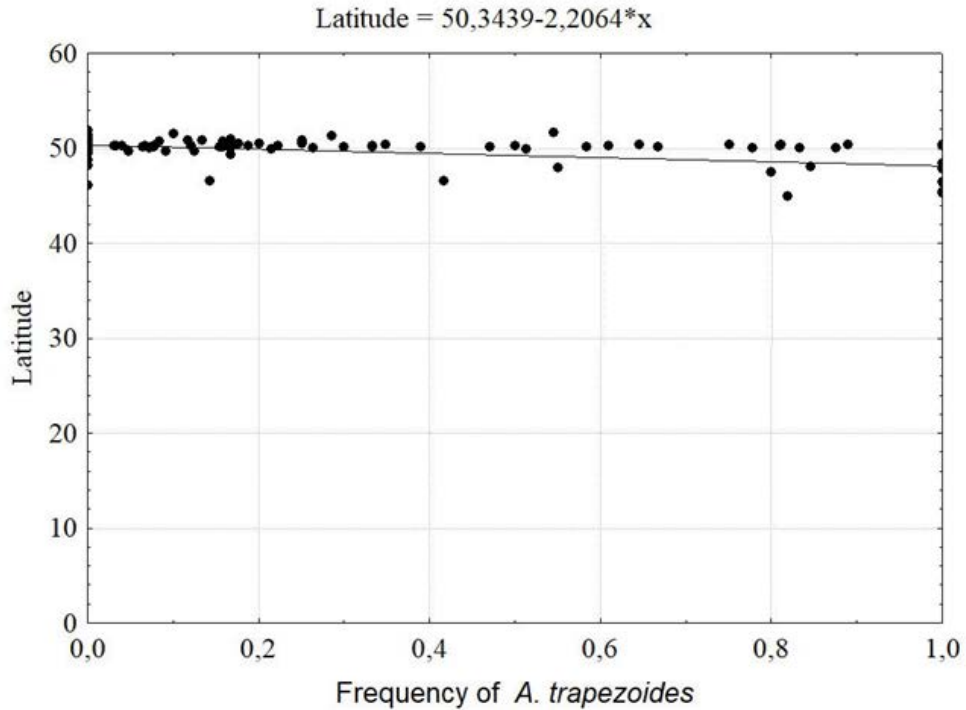


Рис. 3.4. Зміни частоти *A. trapezoides* в угрупованнях орних червів в залежності від географічної широти в межах України

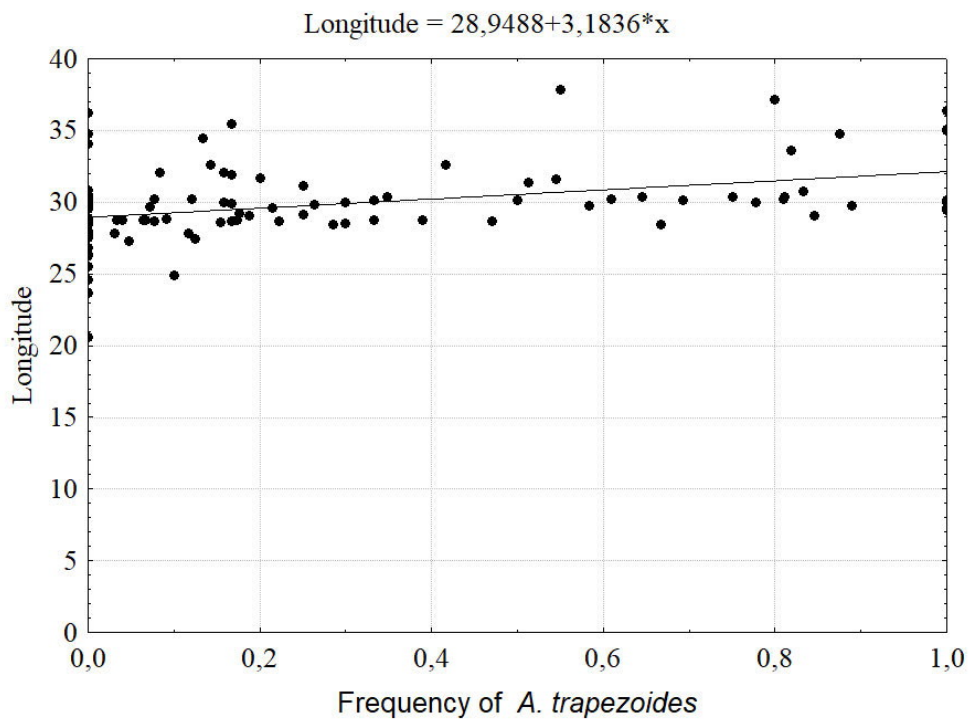


Рис. 3.5. Зміни частоти *A. trapezoides* в угрупованнях орних червів в залежності від географічної довготи в межах України

Таким чином два генетично близькі та альтернативні за способом розмноження види мають тенденцію до географічного заміщення у широтному та довготному напрямках виду групи *A. caliginosa sensu lato* у межах України, маючи широку зону інтерградації. При цьому амфіміктичний батьківський вид *A. caliginosa* чисельно домінує над гібридним апоміктичним видом *A. trapezoides* у північних та західних регіонах, різко поступаючись йому у південних та східних адміністративних областях. Загалом виявлена тенденція відповідає концепції географічного партеногенезу, ключовими ознаками якого є маргінальне поширення апоміктичного виду, ареал якого має припадати на регіони з більш песимальними для дощових черв'їв умовами.

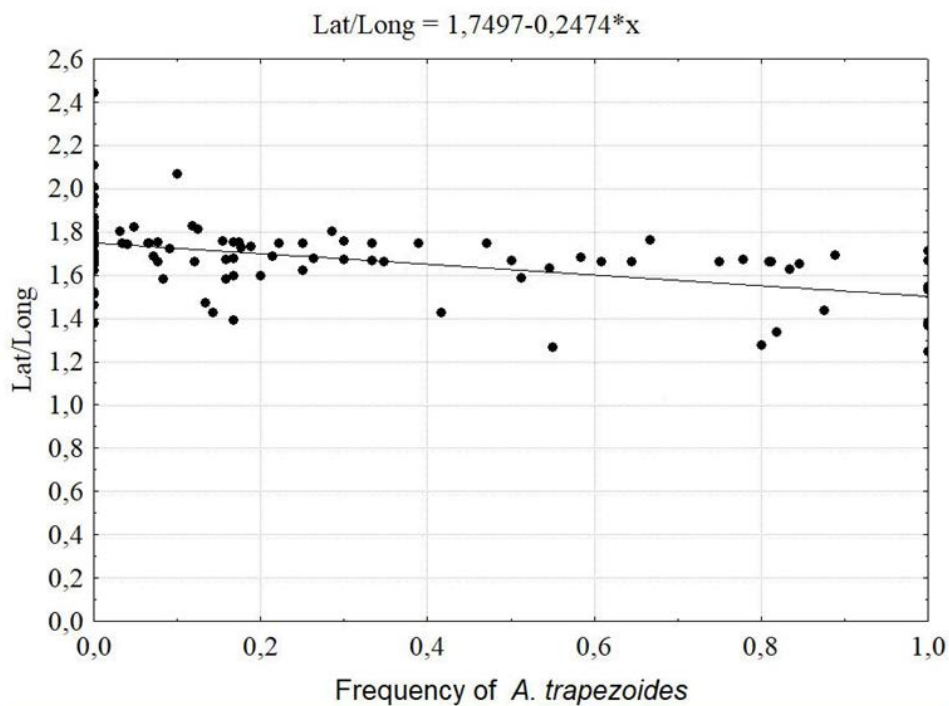


Рис. 3.6. Зміни частоти *A. trapezoides* в угрупованнях орних черв'їв в залежності від співвідношення широти до довготи в межах України

Висновки до Розділу 3

Територія України є зоною інтерградації ареалів *A. caliginosa* та *A. trapezoides*, причому обидва види слід вважати поширеними по всій території, за винятком окремих локалітетів.

Відмінності в географічних перевагах видів пов'язані не з відсутністю або присутністю видів в окремих регіонах, а з їх різним чисельним співвідношенням у різних регіонах. Вид *A. caliginosa* переважає у північних та західних регіонах, а *A. trapezoides* – у східних та південних.

Основним вектором, вздовж якого відбуваються зміни чисельності видів, слід вважати північно-західний та південно-східний напрямок.

РОЗДІЛ 4

СТРУКТУРА УГРУПОВАНЬ

Особливості географічного поширення двох видів орних червів, що прив'язані до різних кліматичних полюсів України – відносно вологого північного заходу (*A. caliginosa*) та посушливого південного сходу (*A. trapezoides*), відображатимуться у особливостях структури поселень, зокрема у співвідношенні амфіміктичного та апоміктичного видів, причому як в межах макропростору (зони інтерградації ареалів), так і мікропростору, що включає одну природно-кліматичну зону або адміністративну область. Поселення можуть бути однорідними, тобто складатися виключно з особин того чи іншого виду, або ж змішаними, за яких існує кількісне співвідношення різних видів. Географічна альтернативність амфіміктичних та апоміктичних видів може бути викликана не стільки виключною здатністю партеногенетичних форм засвоювати нові регіони, а конкурентними стосунками між цими видами. Частково відповідь на це питання можна отримати за рахунок аналізу популяційної структури угруповань орних червів як у макро, так і у мікропросторі.

Аналіз розподілу частоти особин *A. trapezoides* в угрупованнях орних червів в межах України показує його нерівномірний характер. Зустрічаються поселення як з виключною присутністю або абсолютним домінуванням *A. caliginosa*, так і протилежні тенденції, за яких спостерігається різке переважання *A. trapezoides*, причому проміжні значення частот, що близькі до середніх, зустрічаються рідко. Отже, загальний розподіл частот *A. trapezoides* має U-подібну форму (рис. 4.1), яка є альтернативою \cap -подібній формі, що властива нормальному розподілу. Це означає, що в поселеннях орних червів існує дві чітко виражені концентрації подій. З одного боку, це угруповання з виключною присутністю *A. caliginosa* або його переважанням, коли особини цього виду складають не менш, ніж 90%, або домінування *A. trapezoides*, коли присутність *A. caliginosa* не перевищує 10% (табл. 4.1). Існування двох крайніх центрів

концентрації значень та провал значень в межах 50–70% присутності *A. trapezoides* чітко ілюструє апроксимація поліноміальною функцією (рис. 4.1).

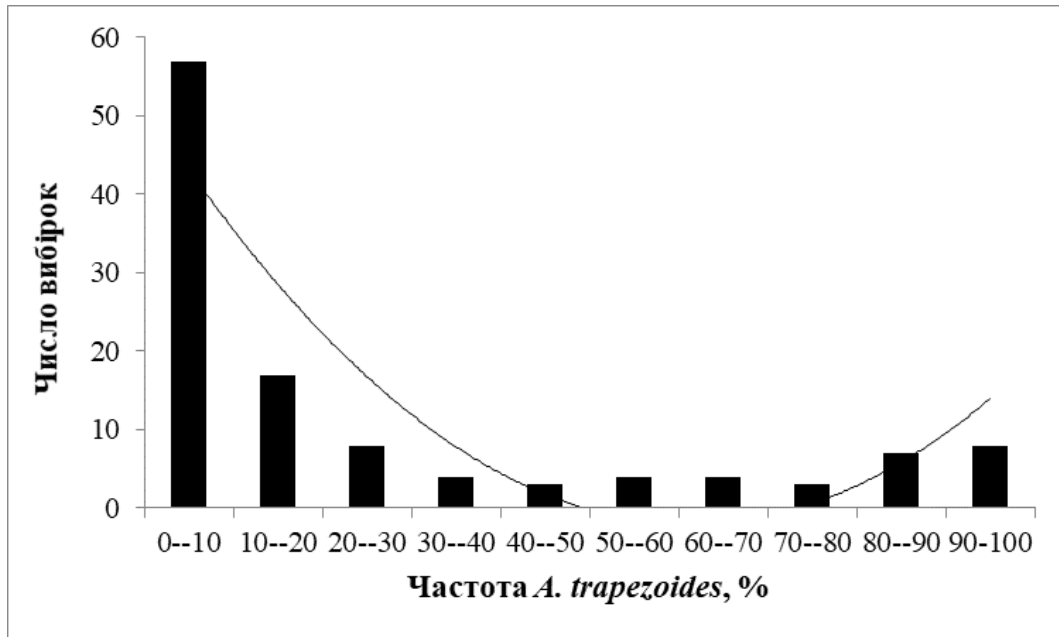


Рис. 4.1. Розподіл частоти особин *A. trapezoides* в поселеннях орних черв'їв в межах України. Апроксимація проведена за допомогою поліноміальної функції

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 (рис. 4.2), побудований за формулою Пуассона, доводить його невідповідність до емпіричного розподілу. Співставлення емпіричних та теоретичних значень доводить їх високо вірогідні відмінності ($\chi^2 = 47,09$; d.f. = 1; $p < 0,001$).

Таблиця 4.1.

Розподіл частот *A. trapezoides* в межах України

Класи частот	Емпіричне число	Емпірична частота
0	44	0,38
0–30	38	0,33

31–70	15	0,13
70–90	10	0,09
100	8	0,07

Аналогічний аналіз був проведений в межах Житомирської (43 вибірки) та Київської областей (34 вибірки). В останню вибірку була також включена Григорівка-1, що знаходиться практично на межі Київської та Черкаської областей.

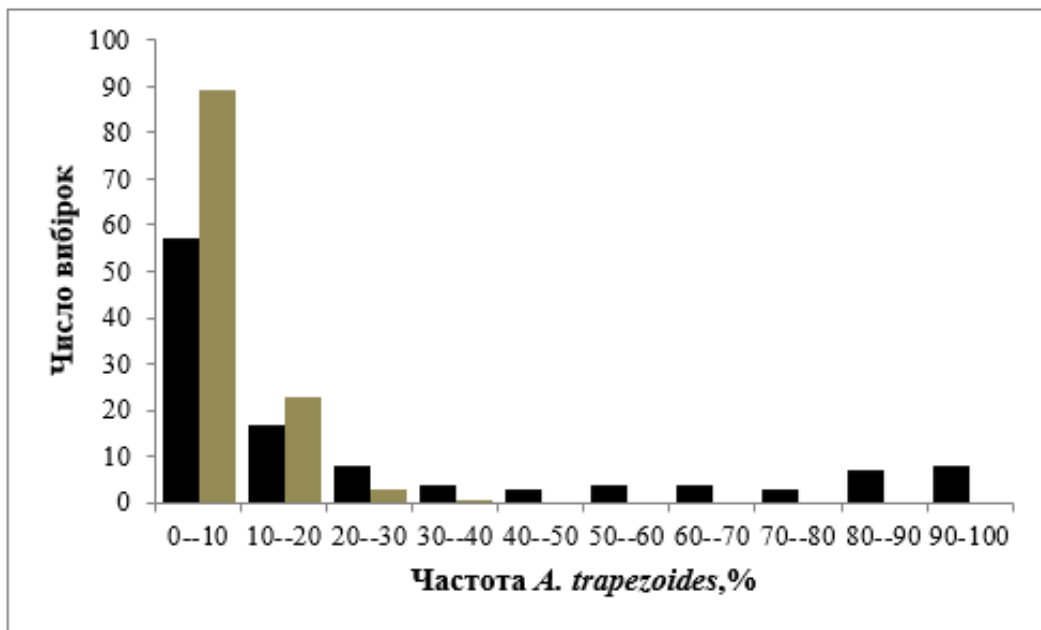


Рис. 4.2. Емпіричний розподіл (чорне заповнення) та теоретичний розподіл (сіре заповнення), розрахований на основі формули Пуассона, частот особин *A. trapezoides* в поселеннях орних червів в межах України

Розподіл частоти особин *A. trapezoides* в угрупованнях орних червів в межах Житомирської області, як і загалом по території України, має двополюсний характер (рис. 4.3). Адже в межах цього обмеженого регіону мають місце поселення як з виключною присутністю *A. caliginosa* (складають значну більшість – 41,8%), так і протилежні ситуації, коли в вибірках зустрічаються виключно особини *A. trapezoides*. Такі популяції (Раковичі-1, Негребівка-1) є не тільки досить рідкісними, але й мають низьку чисельність ($N = 6$), адже вони

мешкають в бідних піщаних ґрунтах. Тим не менш, поліноміальна апроксимація і в даному випадку ілюструє наявність двох полюсів концентрації подій (рис. 4.1). Провал значень у цьому випадку знаходиться в межах 40–80% (рис. 4.3).

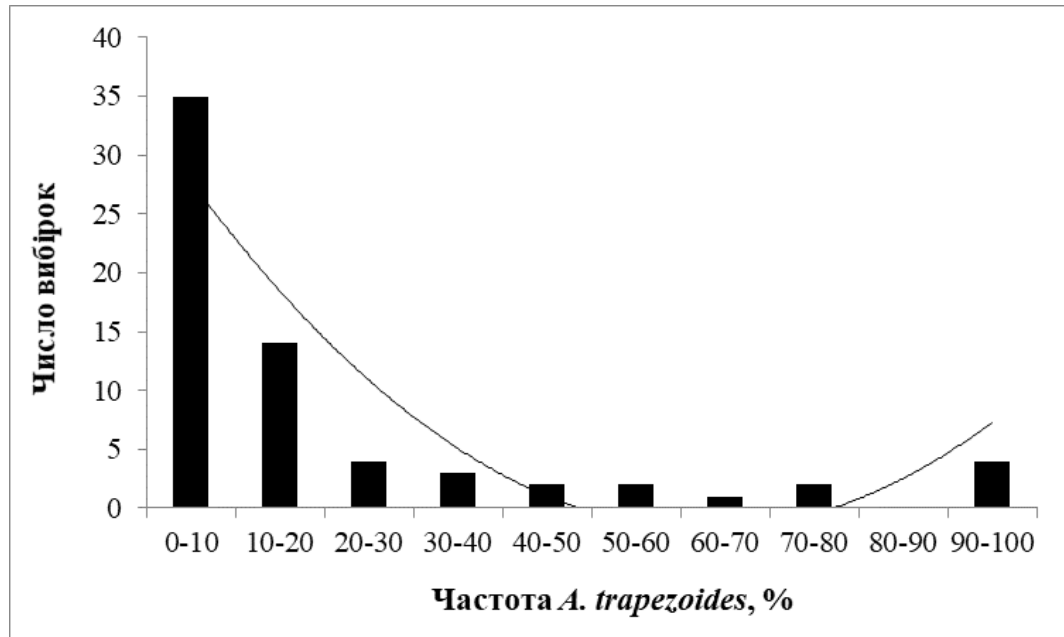


Рис. 4.3. Розподіл частоти особин *A. trapezoides* в поселеннях орних черв'яків в межах Житомирської області. Апроксимація проведена за допомогою поліноміальної функції

Основні статистичні параметри розподілу частот *A. trapezoides* ($M = 0,195$; $\sigma = 0,284$) досить близькі до значень в узагальненій вибірці. При цьому спостерігається суттєве переважання дисперсії над середнім значенням ($\sigma/M = 1,55$). Невипадково, що побудований за формулою Пуассона теоретичний розподіл доводить його невідповідність до розподілу, що спостерігається ($\chi^2 = 25,25$; d.f. = 1; $p < 0,001$).

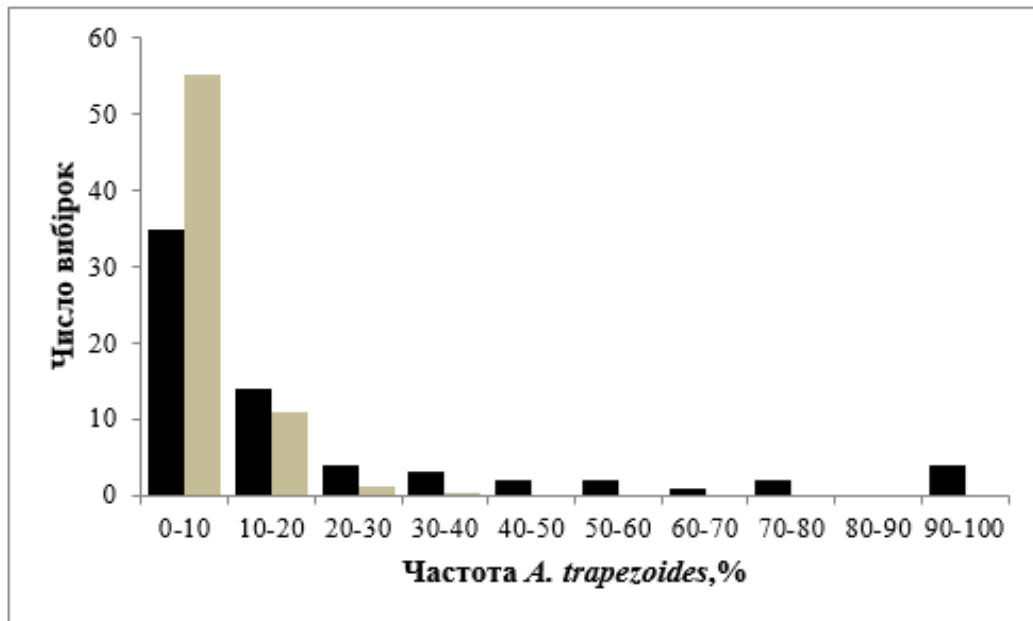


Рис. 4.4. Емпіричний розподіл (чорне заповнення) та теоретичний розподіл (сіре заповнення), розрахований на основі формули Пуассона, частот особин *A. trapezoides* в поселеннях орних червів в межах Житомирської області

Розподіл частоти особин *A. trapezoides* в угрупованнях орних червів в межах Київської області так само, як і в попередніх випадках, має двополосний характер (рис. 4.5). В цьому регіоні мають місце поселення як з виключною присутністю *A. caliginosa* (такі поселення складають 35,2%), так і такі, що містили лише особин *A. trapezoides*. Така популяція була лише одна (Лука-1), а вибірка була дуже нечисленною ($N = 6$). Тим не менш, поліноміальна апроксимація ілюструє наявність двох полюсів концентрації подій, що відбувається за рахунок вибірок, в яких триплоїди складають більш, ніж 80%. При цьому найбільший провал значень припадає на діапазон 50–70% (рис. 4.5).

Основні статистичні параметри розподілу частот у випадку матеріалів з Київської області майже дорівнюють один одному ($M = 0,195$; $\sigma = 0,284$), що може вказувати на позитивно біноміальний розподіл рідкісних подій. Тим не менш, статистичне порівняння теоретичного розподілу, побудованого за формулою Пуассона, доводить його невідповідність до емпіричного ($\chi^2 = 17,08$; d.f. = 1; $p < 0,001$) (рис. 4.6).

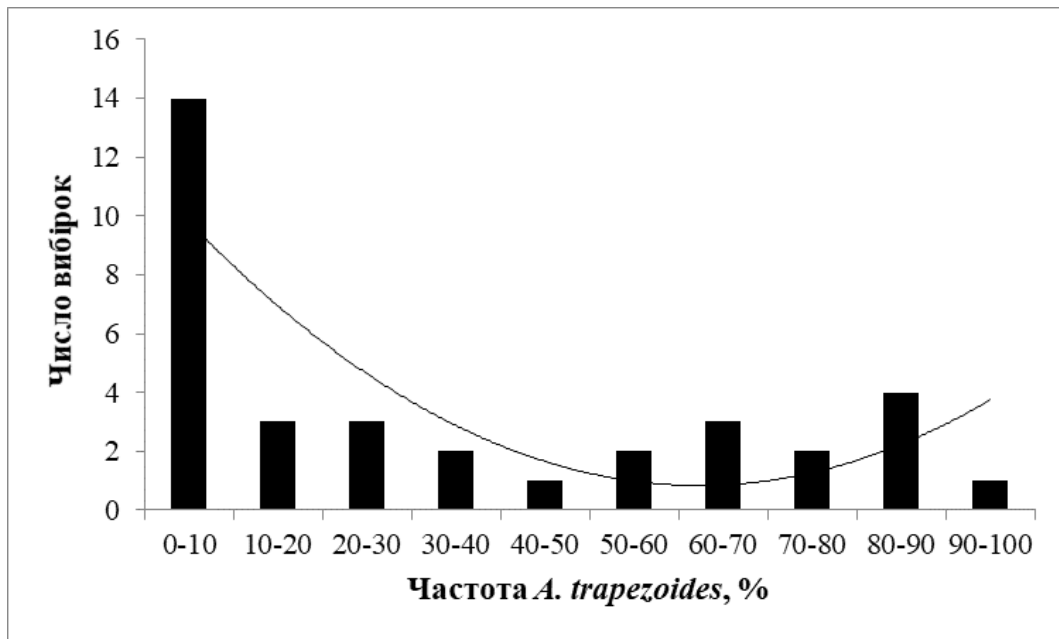


Рис. 4.5. Розподіл частоти особин *A. trapezoides* в поселеннях орних черв'їв в межах Київської області. Апроксимація проведена за допомогою поліноміальної функції

Отже, слід зазначити, що незалежно від географічного охоплення в структурі поселень спостерігається певна тенденція. Відбувається накопичення популяцій з виключно особинами одного з видів або з їх різким переважанням на полюсах розподілу і певний дефіцит значень близьких до середніх на рівні 50–70%, тобто в інтервалі деякого переважання триплоїдного партеногенетичного виду. Це означає, що у випадку більш локальних досліджень «протистояння» двох видів формується певними екологічними чинниками, головним чином це різна ландшафтно-біотопічна приуроченість. Зокрема, це здатність партеногенетичних видів утворювати поселення з низькою щільністю в песимальних умовах (у посушливих і бідних ґрунтах). Причому при більш широкому географічному охопленні додатковим чинником стають і кліматичні фактори, що призводить до перебування видів в різних природно-кліматичних зонах.

Слід зазначити, що ситуація протистояння апоміктичних та амфіміктичних видів (форм) є універсальною тенденцією, зокрема вона спостерігається у

випадках диплоїдно-поліплоїдних амфі- та апоміктичних комплексів риб (Mezhzherin et al., 2017, 2022).

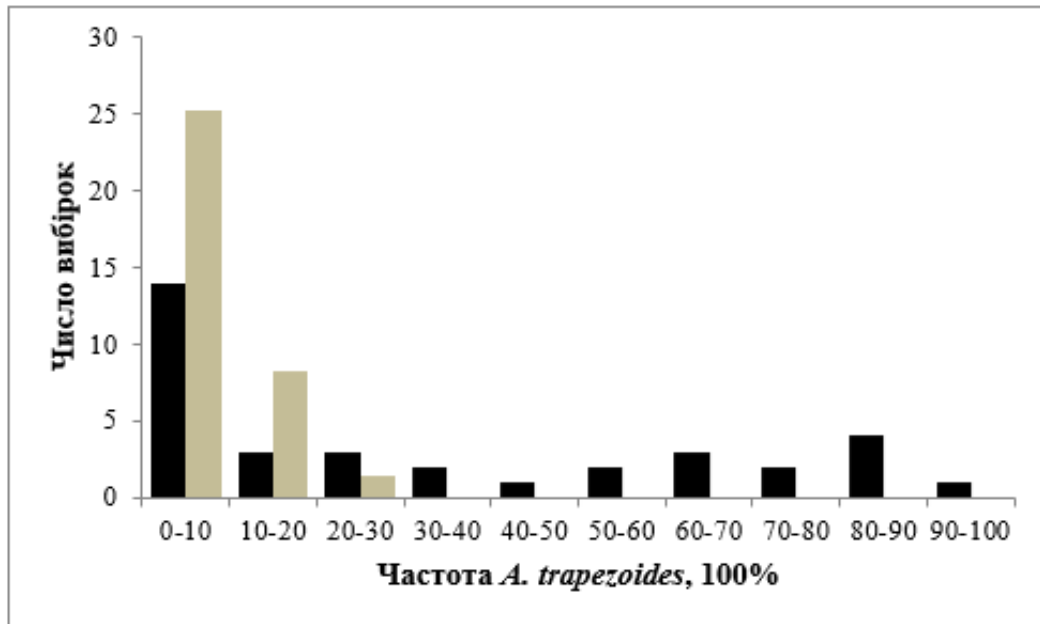


Рис. 4.6. Емпіричний розподіл (чорне заповнення) та теоретичний розподіл (сіре заповнення), розрахований на основі формули Пуассона, частот особин *A. trapezoides* в поселеннях орних черв'яків в межах Київської області

Висновки до Розділу 4

Угруповання орних черв'яків мають альтернативну структуру, тобто характеризуються тенденцією до переважання того чи іншого виду, що супроводжується дефіцитом ситуацій рівного співвідношення.

Факторами, що визначають альтернативність, є різна ландшафтно-біотопова приуроченість видів, зокрема здатність партеногенетичного виду *A. trapezoides* утворювати популяції з низькою щільністю в песимальних для дощових черв'яків умовах.

РОЗДІЛ 5

ПОРІВНЯЛЬНА ГЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ АМФІМІКТИЧНОГО ТА АПОМІКТИЧНОГО ВИДІВ В МЕЖАХ УКРАЇНИ

Дошові черви родини Lumbricidae – популярні об’єкти еволюційних та популяційно-генетичних досліджень. Причинами уваги дослідників є їх масовість й екологічна значущість, клонове розмноження, біологічний прогрес партеногенетичних видів, а також глобальні інвазійні процеси, що, як вважається (Hendrix et al., 2008), стали одним із факторів змін екосистем в масштабах Земної кулі. Традиційний інтерес генетиків викликають клонові популяції партеногенетичних алополіплоїдних дошових червів (Janike, Selander, 1979; Terhivua, Saura, 2008; Mezhzherin et al., 2017; Shekhovtsov et al., 2020), тоді як особливості генетичної структури поселень диплоїдних амфіміктичних видів наразі залишаються малодослідженими. Є лише одна публікація, в якій на основі аналізу великої вибірки описано генетичну структуру поселень одного із наймасовіших видів дошових червів помірної зони Північної Америки *Aporrectodea tuberculata* (Stille et al., 1980). Аналіз генетичної структури цього виду шляхом алозимного аналізу виявив значний рівень диференціації його поселень, при цьому основний внесок у просторову гетерогенність належить віддаленим популяціям. Якщо сусідні популяції виявляються надзвичайно схожими генетично, то незначний внесок в просторову диференціацію віддалених популяцій виявився досить несподіваним, що пояснюється авторами публікації міграційними процесами.

Філогенетичний аналіз виявив (Perez–Losada et al., 2009, 2012), що *A. tuberculata* є конспецифічним *A. caliginosa*. Ця обставина дозволяє провести порівняльне дослідження генетичної структури поселень виду в масштабах обширного ареалу. У разі відтворення результату, отриманого в північноамериканській частині ареалу, особливості просторової диференціації популяцій *A. caliginosa* можна екстраполювати й на інші амфіміктичні види

дощових черв'їв.

Значущості дослідженню надає також можливість безпосереднього зіставлення просторової структури *A. caliginosa* з особливостями географічної диференціації екологічно та генетично близького йому виду *A. trapezoides* в межах всієї України. Генетична структура поселень партеногенетичного виду була детально вивчена авторами раніше (Межжерин и др., 2008). В результаті встановлено, що для популяцій *A. trapezoides* характерна поліклональність та високий ступінь просторової генетичної диференціації, що полягає у вікарній структурі поселень, при якій один клон заміщує інший. Порівняльний аналіз особливостей просторової генетичної структури цих двох екологічно і ареологічно подібних видів дозволяє наблизитись до вирішення проблеми еволюційного переважання двостатевого амфіміксису.

Проведене генетичне маркування особин і популяцій *A. caliginosa* на рівні трьох алозимних маркерів *Aat-1*, *Es-4*, *Mdh-1* дає змогу вирішити питання видової належності, особливостей схрещувань та структурованості популяцій у географічному просторі.

Неоднозначною є мінливість за локусами неспецифічних естераз *Es-1*, *-2*, (рис. 5.1), що кодують продукти з високою електрофоретичною рухливістю. Їх мінливість не піддається традиційній генетичній інтерпретації і, ймовірно, викликана особливостями генних регуляцій або нульовими алелями. Не виключено, що причиною їхньої появи є амфідиплоїдія, що властива диплоїдним видам родини Lumbricidae (Межжерин и др., 2018).

Мінливість цих локусів є проявом поліморфізму на рівні популяцій або результатом мікроеволюційної диференціації. Останнє частково підтверджує те, що різні географічні популяції виявляють тенденцію до фіксацій різних типів електроморф. Тим не менш, склад генотипів поліалельної системи локусу *Es-4* не відрізняється у особин з альтернативними електроморфами локусів *Es-1*, *-2*. Цю обставину слід розглядати як свідчення відсутності еволюційно значущої генетичної диференціації за цими локусами.



Рис. 5.1. Електрофореграма неспецифічних естераз *A. caliginosa*, (популяція Житомир–5). Літерами позначені генотипи локуса *Es-4*. Особини: 705–706, 712–714, 717, 719 мають нульові алелі за локусом *Es-1*, а особини за номерами 693–694, 705–706, 711 проявляють ефект дози гена за локусом *Es-4*

Серед особин, попередньо ідентифікованих як *A. caliginosa*, зустрічаються особини, що ухиляються за електрофоретичними спектрами. Зокрема, йдеться про незвичайні для диплоїдних організмів спектри тригетерозиготної природи (рис. 5.2) або виразні ефекти дози гена (рис. 5.1) за локусом *Es-4*. Тим не менш, в остаточному рахунку на сучасному рівні знань сукупність проаналізованих особин, ідентифікованих за морфологічними ознаками як *A. caliginosa*, можна вважати представниками єдиного біологічного виду.

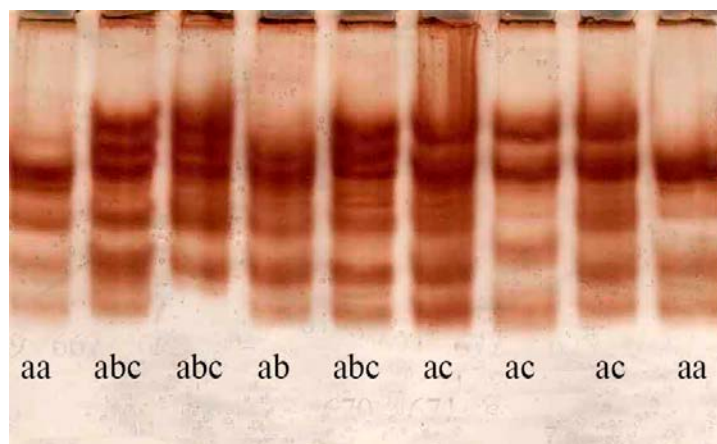


Рис. 5.2. Мінливість електрофоретичних спектрів неспецифічних естераз в популяції *A. caliginosa* с. Слобода-Селець Житомирської області. Примітка: aa – гомозигота, ab і ac – стандартні гетерозиготи, abc – тригетерозигота.

Виключення складають черви з вибірки Фастів-2, у яких були незвичайні спектри неспецифічних естераз і які, однак, на рівні морфологічних ознак були ідентифіковані як *A. caliginosa* (рис. 5.4).

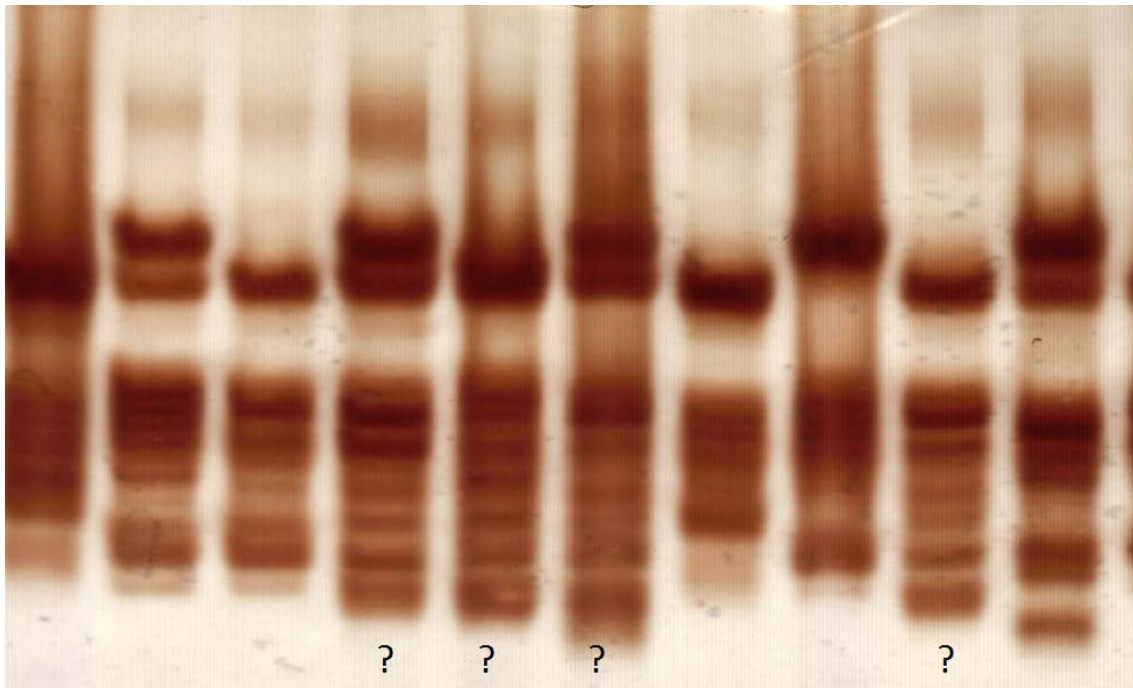


Рис. 5.3. Мінливість електрофоретичних спектрів неспецифічних естераз в популяції *A. caliginosa* Фастів-2. Примітка: «?» позначені особини з незвичайними спектрами

Панміктичність популяцій цього виду підтверджує аналіз розподілів генотипів по локусу *Es-4*, що здійснений в найбільших за об'ємом вибірках *A. caliginosa* (табл. 5.1). Єдине виключення складають популяції з околиць села Федорівка, у вибірках якої спостерігався вірогідний дефіцит гетерозигот.

Таблиця 5.1.

Емпіричні та теоретичні (в дужках) числа особин певних генотипів за локусом *Es-4* у найбільш чисельних вибірках *A. caliginosa*

Вибірка	Генотипи <i>Es-4</i>						χ^2
	aa	ab	ac	bb	bc	cc	
Федорівка	8 (4,5)	1 (3,8)	2 (6,2)	3 (0,8)	1 (2,6)	5 (2,1)	15,9*

Небелиця	5 (2,9)	4 (6,75)	4 (5,5)	5 (3,9)	7 (6,4)	3 (2,6)	3,46
Некраши	7 (6,1)	4 (5,8)	3 (2,9)	2 (1,4)	2 (1,4)	0 (0,3)	1,59
Великі Кошарища	0 (0,05)	0 (0,5)	2 (1,4)	1 (1,2)	8 (7,1)	10 (10,7)	0,93
Фастів	0 (0,4)	3 (2,6)	2 (1,6)	5 (4,7)	5 (5,8)	2 (1,8)	0,66
Житомир–1	2 (1,3)	6 (7,1)	2 (2,2)	10 (9,5)	(5,9)	1 (0,9)	0,56
Галиця	7 (7,4)	14 (12,6)	17 (17,5)	3 (5,3)	18 (14,8)	9 (10,3)	2,07
Житомир–2	2 (1,5)	4 (2,5)	3 (5,5)	0 (1,0)	5 (4,5)	6 (5)	3,50
Небелиця	8 (5,1)	7 (8,2)	7 (11,5)	4 (3,3)	9 (9,3)	9 (5,7)	4,69

*Розбіжності в розподілах вірогідні.

У *A. trapezoides* в межах України нараховують 20 клонів (Межжерин и др., 2008), що мають чітко визначену географічну локалізацію. В межах досліджених в 2014–2019 рр. вибірок ідентифіковано 5 клонів, зазвичай в межах поодиноких випадків виключно поселень *A. trapezoides*.

Фактичною основою для аналізу структурованості поселень *A. caliginosa* послужили 1083 особини, які складають 61 вибірку, зібрані по всіх регіонах України. Найбільше число вибірок взято з Континентальної біогеографічної зони, що охоплює Лісову та Лісостепову природно-кліматичні зони України, де цей вид значно чисельніший, ніж в Степовій біогеографічній зоні, в якій він є спорадичним.

Статистичний аналіз мінливості трьох основних алелей локусу *Es-4* в узагальненій вибірці *A. caliginosa* з території України показує рівні значення середньої частоти трьох основних алелей, близькі межі варіювання по субпопуляціям, а також однакову дисперсію і ступінь диференціації популяції цього виду по всій території України, оцінену за індексом *Fst* (табл. 5.1), який у всіх трьох випадках має високо вірогідні значення. Це свідчить про наявну просторово-генетичну гетерогенність поселень цього виду в межах України.

Таблиця 5.2.

Статистичні показники мінливості алелей локусу *Es-4* в популяціях *A. caliginosa* в межах України

Алель	N	M	σ^2	Min–max	<i>Fst</i>
<i>Es-4a</i>	61	0,36	0,17	0 – 0,78	0,13*
<i>Es-4b</i>	61	0,31	0,17	0,01 – 0,86	0,13*
<i>Es-4c</i>	61	0,34	0,17	0,08 – 0,77	0,13*

Примітка. N – число субпопуляцій, M – середньопопуляційна частота алеля, σ^2 – його дисперсія в межах досліджуваної території, Min–max – мінімальні та максимальні частоти.

* Структура популяції має вірогідні значення показника гетерогенності *Fst* на рівні $p < 0,001$.

При цьому в межах території України не вдалось виявити трендів в географічній мінливості частот генів. Зокрема відсутні вірогідні значення коефіцієнтів кореляції між частотами алелей у вибірках з довготою чи широтою. Це свідчить про те, що в межах досліджуваної території відсутня клональна мінливість і генні потоки, а генетична гетерогенність поселення цього виду в межах України носить мозаїчний характер.

Перевірка відповідності емпіричних і теоретичних розподілів генотипів локусу *Es-4* вказує на їх рівновагу в більшості досліджених популяцій. Виключення складає лише вибірка з Київської області з дефіцитом гетерозигот. Однак при аналізі розподілу індексу *F_i* в 61 дослідженій вибірці очевидним є зміщення в бік позитивних значень (рис. 5.4), що підтверджується статистичними розрахунками ($F_i = 0,08 \pm 0,027$, $t = 2,74$, $p < 0,01$). Це свідчить про певну тенденцію до дефіциту гетерозигот в популяціях, причиною якого, найімовірніше, є певний рівень самоzapліднення, властивий більшості гермафродитних тварин (Ramm et al., 2015), в тому числі і кільчастим червам (Diaz Cosin et al., 2011).

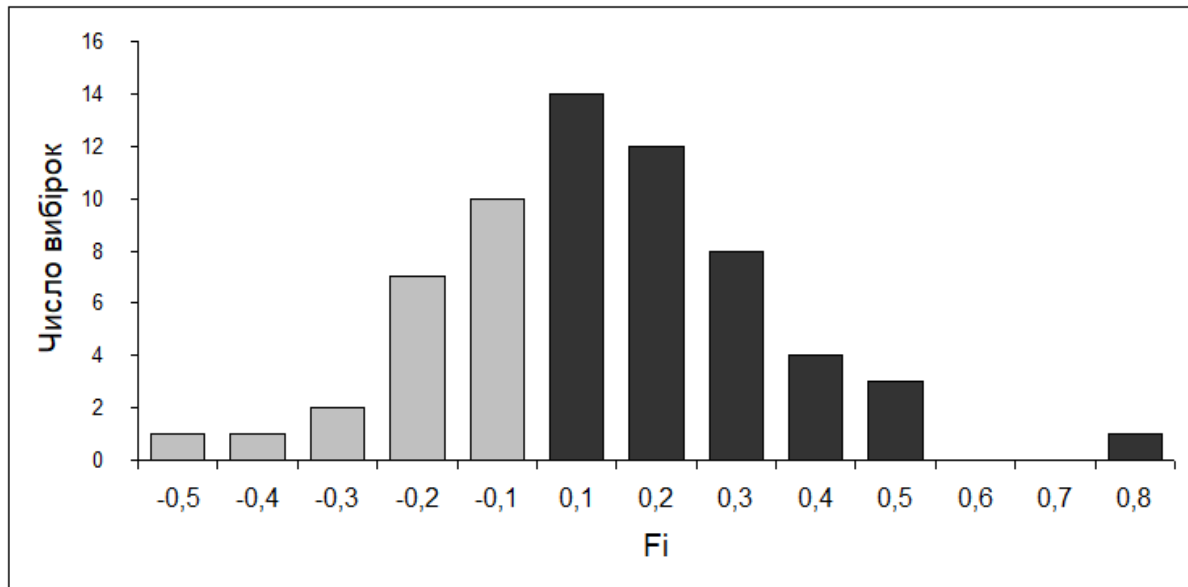


Рис. 5.4. Розподіл індекса фіксації (F_i) в популяціях *A. caliginosa* в межах України

Аналіз значень F_{st} -індексу демонструє, що в групах вибірок різного ступеня просторового відокремлення його значення варіюють від 0,03 до 0,15 (табл. 5.2), а вірогідні величини починаються з $F_{st} = 0,08$. При відстані, що розділяє популяції однієї групи до 30 км, значення цього індексу знаходяться в інтервалі від 0,03 до 0,13 при середньому $F_{st} = 0,07$ (табл. 5.3). Генетична гетерогенність популяційних груп, субпопуляції яких розділені відстанню 30–200 км, мають значення F_{st} істотно вищі і в середньому становлять 0,10, при цьому найбільше значення не перевищує максимального значення попереднього рівня. При відстані між вибірками 201–400 км значення індексу F_{st} коливаються від 0,13 до 0,15, а в діапазоні 401–800 км показник стабілізується на рівні 0,13–0,14. Це свідчить про те, що в міру збільшення площі, яку займає група популяцій, тенденція збільшення гетерогенності популяцій спостерігається лише до певної міри, що і підтверджує кореляційний аналіз ($r = 0,51$; $p < 0,05$). Разом з тим тенденція зростання генетичної гетерогенності групи популяцій у міру збільшення їх площі не має чітко вираженого лінійного характеру. Найбільші зміни індексу F_{st} мають місце при переході від угруповань найменших розмірів до середніх, субпопуляції яких розділені дистанцією від 30 до 200 км. Тоді як в

наймасштабніших угрупованнях, що охоплюють кілька областей і навіть всю територію України (діапазон 200 – 800 км), індекс F_{st} стабілізується на рівні 0,13. Подібним чином змінюється індекс F_i , що, однак, дає менш виразні значення (табл. 5.4).

Таблиця 5.3.

Індекси (F_i , F_{st}), що відображають просторову неоднорідність груп популяцій *A. caliginosa* різного географічного масштабу

Група популяцій	D	N	n	F_i	F_{st}
с. Кожухівка (Васильківський район)	1	3	66	0,11	0,04
м. Житомир	10	6	154	0,05	0,03
м. Київ	15	3	72	0,23	0,10
Житомирський район (південна частина)	15	5	99	0,08	0,07
Житомирський район + м. Житомир	30	18	353	0,09	0,08
Ніжинський район	30	3	58	0,05	0,04
Фастівський район	10	3	48	0,36	0,13
Макарівський район	40	4	53	0,19	0,08
Вінницька область	70	3	31	0,48	0,13
Сумська область	120	3	36	0,04	0,05
Київська область	140	17	295	0,22	0,14
Житомирська область	150	29	592	0,11	0,13
Сумська + Чернігівська область	200	6	94	0,06	0,04
Волинь + Поділля	275	7	88	0,33	0,15
Житомирська+ Київська область	281	45	872	0,15	0,13
Волинь, Поділля та Житомирська область	295	37	680	0,14	0,13
Континентальне Правобережжя	400	52	960	0,17	0,14
Континентальна зона в цілому	600	58	1054	0,16	0,13
Україна в цілому	900	61	1083	0,20	0,13

Примітка. D – максимальна відстань між вибірками, N – число вибірок, n – число особин. Напівжирним шрифтом відмічено вірогідні значення.

Таблиця 5.4.

Середні значення індексу гетерогенності популяцій (F_{st}) 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 – максимальна відстань між вибірками в межах групи, N – число вибірок, M – середнє значення, Min–Max – межі варіювання.

Оцінка генетичної гетерогенності популяцій *A. caliginosa*, отримана на території України, відповідає значенням генетичної диференціації поселень цього виду дощових червів в Північній Америці (Stille et al., 1980). Так, середній показник генетичної гетерогенності поселень, розрахований для чотирьох алелей гомологічного локусу неспецифічних естераз, в американських популяціях дає ті самі значення, що і в Україні – $F_{st} = 0,13$. Для двох інших локусів *Got-1* і *Got-2*, поліморфних в американських популяціях, значення індексу було декілька нижчим – 0,09 та 0,1 відповідно. Незначне зниження індексу, розрахованого по двох останніх локусах, обумовлене істотно меншим рівнем їх гетерозиготності порівняно з локусом *Es-4* (*Es-5* за номенклатурою американських дослідників).

Отже, поселення *A. caliginosa*, одного із наймасовіших амфіміктичних видів дощових червів в межах України (Nowak, 1975; Andersen, 1987; Boström, 1988), відповідають мозаїчній моделі генетичної диференціації, так як характер відмінностей його популяцій не можна пояснити ані клональною мінливістю, ані генними потоками. Особливостями структурування поселення цього виду слід вважати: 1) в певній мірі передбачуваний стрибок значень показника генетичної гетерогенності від мінімальних до високих при переході від демових поселень до географічних популяцій; 2) неочікувану стабілізацію показника

гетерогенності в великих угрупованнях, що охоплюють значні території. Такого роду просторова диференціація групи популяцій адекватна моделі разового, первинного, генетично однорідного і великого за площею поселення, диференціація якого має вторинний характер і обумовлена лише міграційними процесами і ефектами засновника в його межах (Altukhov, 2003).

Отримані результати дослідження популяцій *A. caliginosa* в межах України в цілому відповідають характеру і ступеню генетичної диференціації цього виду в Північній Америці (Stille et al., 1979). Зміни рівня генетичної диференціації в міру збільшення розмірів поселень в обох випадках носять не лінійний характер і можуть бути описані як стрибки від мінімальних міждемівих до суттєвих відмінностей між географічними популяціями зі стабілізацією в макромасштабі. Дуже близькими виявилися і показники генетичної гетерогенності американських і європейських поселень цього виду, що були оцінені за показником F_{st} . В обох випадках оцінка генетичної гетерогенності, здійснена за гомологічними локусами, була на рівні $F_{st} = 0,13$. Цей рівень диференціації слід розглядати як вищий за середній. Він істотно перевищує показники генетичної диференціації географічних популяцій комах (Eanes et al., 1978), прісноводних риб сусідніх річкових систем (Avisé, Felley, 1979), демів хатніх мишей (Selander, 1970), де індекс F_{st} варіює в межах 0,01–0,05. Отриманий рівень диференціації популяцій дощових червів відповідає розподілу територіальних груп малорухомих організмів. Наприклад, у поселенні сухопутного молюска *Helix aspersa* великого мегаполісу цей індекс становить 0,11, а у групі популяцій з декількох великих міст досягає 0,16 (Selander, Kaufman, 1975). Показник F_{st} дощових червів в межах України виявляється не набагато меншим, ніж значення 0,15, що було отримане для всієї людської популяції (Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971).

Співвідношення показників і характеру генетичної диференціації популяцій *A. caliginosa* Європи та Північної Америки, очевидно, може розглядатись як певний стандарт для інших широкоареальних амфіміктичних видів дощових червів Голарктики.

Неабиякий інтерес викликає порівняльний аналіз особливостей генетичної диференціації поселень амфіміктичного *A. caliginosa* і близькоспорідненого алотриплоїдного партеногенетичного виду *A. trapezoides* в межах України, географічна структура поселень якого була детально вивчена раніше (Межжерин и др., 2008). Види, що порівнюються – космополіти, генетично, ареологічно і екологічно подібні між собою. Це типові для території України масові дощові черви, популяції яких приурочені до помірно зволжених ландшафтів, серед яких вони утворюють спільні поселення. Генетична структура популяцій *A. trapezoides* кардинально відрізняється від *A. caliginosa*, причому не лише клоновою організацією, а й за характером просторово-генетичної диференціації. Апоміктичному виду *A. trapezoides* властива вікарна структура поселень. Якщо демові популяції практично не відрізняються за складом клонових біотипів, у більш віддалених частіше за все відбувається зміна домінуючого біотипа, то у географічно віддалених популяцій має місце повне заміщення складу біотипів. Такого типу просторова генетична структура *A. trapezoides*, на відміну від *A. caliginosa*, чітко відповідає концепції: чим більшою є відстань, що розділяє популяції, тим вищим є рівень їх генетичної диференціації.

Стабільна вікарна структура поселень, коли один клон *A. trapezoides* в географічному просторі заміщує інший, доводить відсутність міграційних потоків в поселеннях цього виду в межах України. Це положення властиве і для *A. caliginosa*, що має такий саме тип ареалу і біотопічну приуроченість. Це означає, що формування особливостей генетичної структури амфіміктичного і апоміктичного видів дощових червів не пов'язане з міграційними процесами, а відбувається за рахунок різних репродуктивних і еволюційних стратегій. У амфіміктичного виду генетичне різноманіття проявляється на рівні окремих особин і зосереджене всередині популяцій, а у апоміктичного воно носить характер групової мінливості.

Висновки до Розділу 5

Встановлено, що поселення *A. caliginosa* в межах України

характеризуються показником $F_{st} = 0,13$, що означає генетичну гетерогенність вище середнього рівня.

Значення F_{st} індексу змінюються від невірогідних міждемівих відмінностей до статистично вірогідних, отриманих при аналізі географічних віддалених популяцій, зі стабілізацією значень індексу F_{st} в макромасштабі. Тенденція адекватна моделі генетично однорідного поселення, що виникає одноразово на великому просторі, вторинна диференціація якого викликана внутрішніми міграціями і ефектом засновника, що відповідає закономірностям, зазначеним для популяцій цього виду в Північній Америці.

Порівняння просторової диференціації популяцій *A. caliginosa* з *A. trapezoides* показує, що у апоміктичного виду інший тип географічної диференціації популяцій. Йому властива вікарна структура поселень, при якій одна клонова форма заміщає іншу, причому чим більше відстань, тим більше розбіжності.

Причини альтернативного характеру генетичного розподілу поселень амфіміктичного і апоміктичного видів пов'язані з механізмами формування генетичного різноманіття. У популяціях амфіміктичних видів максимальне генотипове різноманіття досягається за рахунок рекомбінації і реалізується на індивідуальному рівні в межах популяцій, а у клонових видів воно обумовлено мутаціями і проявляється як міжгрупова мінливість.

Темпи еволюційних подій, що віддзеркалюються на рівні мутаційного процесу, у апоміктичного виду вищі, ніж у амфіміктичного.

РОЗДІЛ 6. ГІС-МОДЕЛЮВАННЯ ЯК ДОКАЗ ГЕОГРАФІЧНОГО ПАРТЕНОГЕНЕЗУ

З появою нових гео- і біоінформаційних технологій з'явилася можливість моделювання географічного поширення біологічних об'єктів на основі їх зв'язків з біокліматичними умовами навколишнього середовища (Титар, 2011). Це кореляційний підхід, за допомогою якого можна з'ясувати комплекс умов, завдяки яким популяції можуть успішно існувати. При цьому простір, де такі умови складаються саме в такий комплекс, розглядається як модель їхнього ареалу.

Конкретним завданнями дослідження було визначення потенційно або екологічно придатних районів для перебування *A. caliginosa* та *A. trapezoides* в Україні та дослідження відносної важливості низки кліматичних та середовищних факторів, зокрема, у першу чергу, впливу фізико-хімічних характеристик ґрунту на їх поширення. Аналіз акцентований на отриманні доказів того, що географічний розподіл видів *A. caliginosa* та *A. trapezoides* відбувається у відповідності до концепції географічного партеногенезу. Зокрема, це отримання аргументів відносно того, що партеногенетичний вид надає перевагу песимальним умовам існування, якими у першу чергу виступає обмежена вологість ґрунтів.

Для просторового моделювання необхідна інформація про поширення організмів у вигляді точкових реєстрацій. У випадку *A. caliginosa* точкових реєстрацій з прив'язкою до географічних координат було 102, а для *A. trapezoides* – 66.

Первинний аналіз ареалів видів та їх меж показує досить очевидну тенденцію до певного зміщення ареалу *A. trapezoides* у південно-західному напрямі, причому ця тенденція має місце в межах ареалу *A. caliginosa* (рис. 6.1).

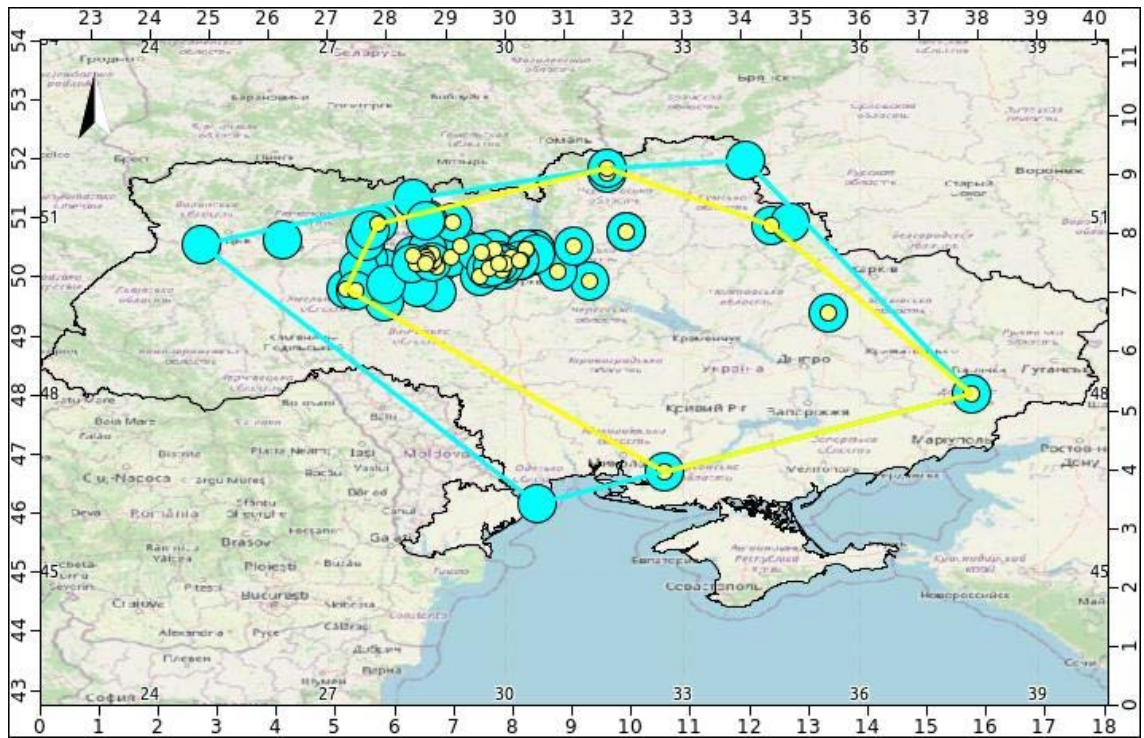


Рис. 6.1. Первинний аналіз ареалів видів та їх меж: *A. caliginosa* (блакитний колір), *A. trapezoides* (жовтий)

Результати моделювання потенційного поширення двох видів на підставі зазначених вище факторів представлені на рис. 6.2–6.3. При цьому показник AUC для *A. caliginosa* становить 0,958, а для *A. trapezoides* – 0,947, тобто отримані моделі поширення добре узгоджуються з емпіричними даними та відмінно їх описують в межах розглянутих факторів навколишнього середовища.

Варто зазначити, що моделі потенційного поширення двох видів дощових черв'яків є досить схожими, коефіцієнт кореляції Спірмена між ними складає 0,83, проте вони не є повністю тотожними. Особливо звертає на себе увагу потенційна територія поширення *A. trapezoides* на півдні України та в Криму.

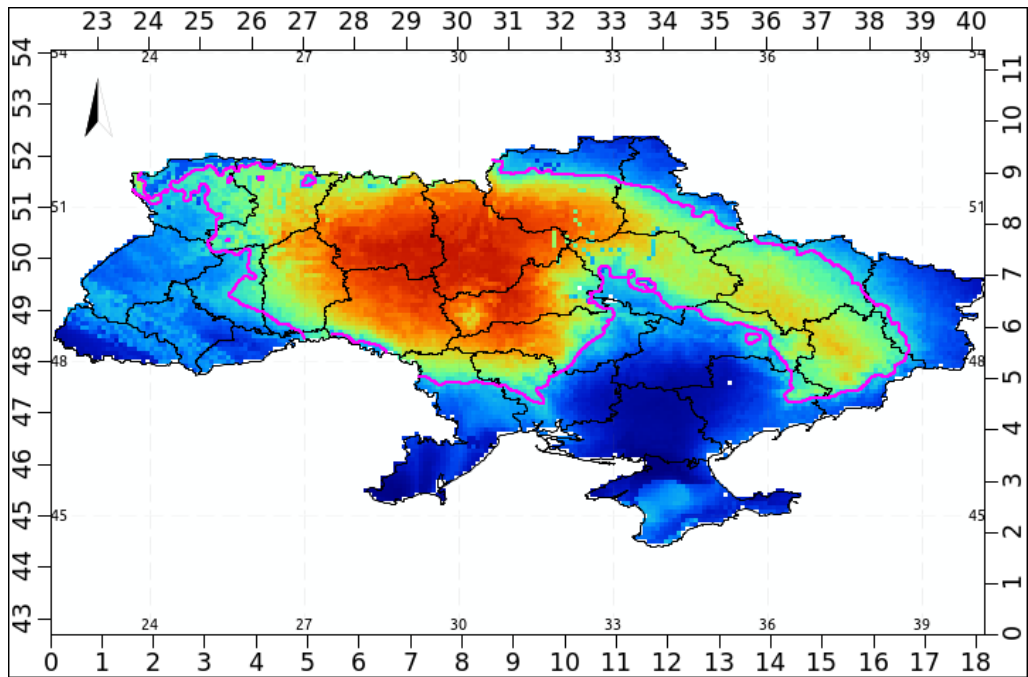


Рис. 6.2. ГІС-модель поширення *A. caliginosa* в Україні. Градієнтом кольорів позначена придатність територій (червоний — найбільш придатні, синій — найменш). Рожева контурна лінія позначає 10-процентильний поріг

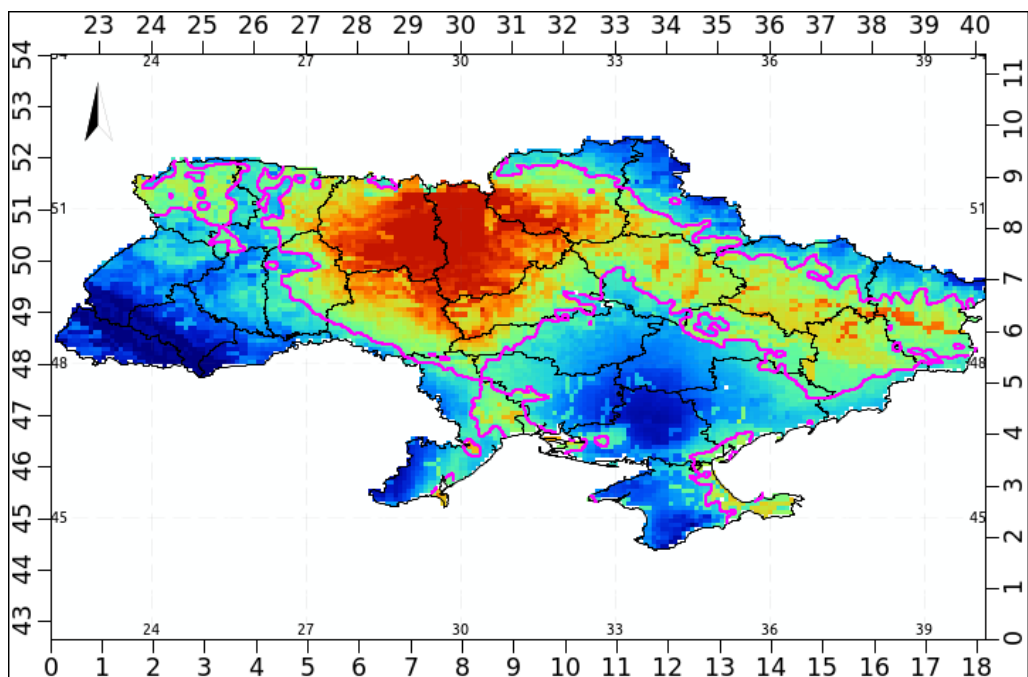


Рис. 6.3. ГІС-модель поширення *A. trapezoides* в Україні

Аналіз проведений на рівні 35 біокліматичних параметрів бази БіоСлім, що включає наступні показники. Перші 19 змінних (Віо01 до Віо19) зазвичай

вважаються «основними змінними» тому, що для їх використання потрібні лише дані про температуру та опади. Наступні 16 змінних вимагають даних про сонячну радіацію (Bio20-27) і вологість ґрунту (Bio28-35) (табл. 6.1).

Таблиця 6.1.

Показники вологості ґрунту, що використані в дослідженні

№ в базі	Показники
Bio 28	Середньорічний індекс вологості
Bio 29	Найбільший тижневий індекс вологості
Bio 30	Найнижчий тижневий індекс вологості
Bio 31	Сезонність індексу вологості (CV)
Bio 32	Середній показник вологості вологого кварталу
Bio 33	Середній показник вологості сухого кварталу
Bio 34	Середній показник вологості найтеплішого кварталу
Bio 35	Середній показник вологості холодного кварталу

Статистичний аналіз доводить, що відмінності між видами спостерігаються лише за низкою параметрів, що відображають показники вологості ґрунту (табл. 6.2). Зокрема, як доводить використання непараметричного U-критерію Манна-Уїтні, вірогідні відмінності спостерігаються за наступними п'ятьма показниками, а саме: середньорічним індексом вологості, найнижчим тижневим індексом вологості; сезонністю індексу вологості; середнім показником вологості сухого кварталу, середнім показником вологості найтеплішого кварталу. Альтернативою виступали три параметри: найбільший тижневий індекс вологості; середній показник вологості вологого кварталу; середній показник вологості холодного кварталу. Порівняння цих показників не виявило мінімальної тенденції до відмінностей.

Таблиця 6.2.

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

Показник	W	p	Hodges–Lehmann Estimate
Bio28	4818	0,022*	0,006
Bio29	3983	0,930	-3.407e -6
Bio30	4725	0.043*	0.016
Bio31	3275	0.035*	-0.012
Bio32	3980	0.923	-1.536e -5
Bio33	4729	0.042*	0.018
Bio34	4834	0.020*	0.025
Bio35	4035.000	0.956	3.197e -5

*p < 0,05.

Аналогічну ситуацію показує використання стандартних параметричних підходів: середнього значення та його стандартної похибки (табл. 6.3), адже вірогідна різниця спостерігається лише за вищевказаними п'ятьма параметрами.

Таблиця 6.3.

Стандартні статистичні параметри показників вологості ґрунту

Параметри	M	SD	SE	M	SD	SE	t-критерій
Bio28	0,793	0,044	0,004	0,773	0,066	0,008	2,24*
Bio29	1,012	0,028	0,003	1,004	0,056	0,007	1,05
Bio30	0,618	0,077	0,007	0,588	0,098	0,011	2,3*
Bio31	0,186	0,053	0,005	0,204	0,06	0,007	2,09*
Bio32	0,989	0,03	0,003	0,981	0,058	0,007	1,05
Bio33	0,643	0,077	0,007	0,613	0,097	0,011	2,3*
Bio34	0,652	0,082	0,008	0,619	0,099	0,012	2,29*

Bio35	0,986	0,031	0,003	0,977	0,058	0,007	1,18
-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	------

* $p < 0,05$.

Примітка. M – середнє значення фактора, SD – стандартне відхилення, SE – стандартна похибка середнього значення, t–критерій Стьюдента.

Аналогічний аналіз з використанням непараметричного U-критерію Манна-Уїтні, проведений за низкою фізико-хімічних параметрів ґрунту, не виявив будь-яких вірогідних відмінностей для видів орних черв'яків (табл. 6.4).

Таблиця 6.4.

Результати застосування U-критерію Манна-Уїтні (W) для показників фізико-хімічних властивостей ґрунту

Показники	W	p	Hodges–Lehmann Estimate
CLAY5min.0	577	0.412	-26.762
GRAV5min.0	4442	0.183	0.847
OC5min.0	2943	0.925	-6.308e-5
SAND5min.0	3699	0.424	-0.929
SILT5min.0	3942	0.919	-4.630e-5
TC5min.0	4353	0.282	0.749
TK5min.0	3232	0.592	-0.533
TN5min.0	3448	0.876	0.045
TP5min.0	3715	0.450	-0.073
TS5min.0	3283	0.710	-5.469e-5
CEC5min.0	594	0.816	-7.250e-5
CLAY5min.0	3730	0.418	-43.421

Висновки до Розділу 6

Отже, представлені у розділі результати дають підстави для узагальнень, що отримані ПС-моделі ареалів *A. caliginosa* та *A. trapezoides* досить подібні,

однак відрізняються за деякими аспектами, зокрема за більшою поширеністю партеногенетичного виду у південних регіонах України.

Партеногенетичний вид є більш толерантним до вологості ґрунту і поширений в місцях, де вологість менша, особливо у літній період.

Фізико-хімічні параметри ґрунтів не впливають на поширення видів.

РОЗДІЛ 7

ГЕОГРАФІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПОЛВИДОВИХ УГРУПОВАНЬ ДОЩОВИХ ЧЕРВІВ

За різними джерелами в Північній Америці і Північній Євразії від 20 до 50% видів родини Lumbricidae складають партеногенетичні види. До них належить більша частина космополітів та видів з голарктичним типом ареалу. Не зважаючи на аномальність такого способу розмноження, популяції партеногенетичних дощових черв'їв не менш численні, ніж популяції амфіміктичних гермафродитів, а їхні ареали навіть ширші. Причому вважається, що партеногенетичні види зазвичай мешкають на територіях з песимальними для батьківських видів умовами. Це явище описано у багатьох груп наземних тварин.

У літературі висловлювалась думка про те, що партеногенетичні види дощових черв'їв тяжіють до північних, гірських і степових екосистем Палеарктики. В подальшому відсутність спеціальних досліджень залишила відкритим питання про достовірність цих спостережень. Тому метою стало визначення співвідношення партеногенетичних й амфіміктичних видів в угрупованнях дощових черв'їв відкритих ландшафтів з акцентом на порівнянні континентальної та степової біогеографічних зон України.

Основою дослідження стали серії вибірок дощових черв'їв родини Lumbricidae з агроландшафтів, степових і лучних (материкових) екосистем Київської (559 екз.), Житомирської (3388 екз.), Рівненської (897 екз.), Чернігівської (158 екз.), Сумської (190 екз.), Харківської (134 екз.), Луганської (144 екз.), Донецької (226 екз.), Запорізької (97 екз.), Херсонської (263 екз.) областей та рівнинної частини АР Крим (168 екз.). Окрім цього використовувались і літературні дані щодо угруповань дощових черв'їв Волинської (Бусленко, Щепна, 2011, 2015), Тернопільської (Іванців та ін., 2015, 2016) і Дніпропетровської областей (Жуков та ін., 2007). Визначення проводили за загальноприйнятим визначником (Всеволодова–Перель, 1997), а розмежування амфіміктичного *A. caliginosa* і близького до нього

партеногенетичного виду *A. trapezoides* реалізовано за забарвленням передньої частини тіла та формою пубертатних валиків.

В результаті проведеного дослідження (Додаток В), а також згідно з літературними даними, в роботі було задіяно 23 види дощових червів, які у відповідності за даними про їх спосіб розмноження (Muldal, 1952; Jaenike, Selander, 1979; Вікторов, 1981; Всеволодова–Перель, 1997; Межжерин и др., 2018) поділено на три групи:

I група – амфіміктичні гермафродитні види з диплоїдним набором хромосом, що, очевидно, утворюють панміктичні популяції. Виявлено вісім видів: *A. caliginosa*, *A. longa*, *Lumbricus terrestris*, *L. castaneus*, *L. rubellus*, *Eisenia fetida*, *Allolobophora chlorothica*, *Dendrobaena schmidtii*.

II група – партеногенетичні одностатеві види, що характеризуються клоновою структурою популяцій і, як правило, поліплоїдією (Jaenike, Selander, 1979; Вікторов, 1981; Всеволодова–Перель, 1997; Межжерин и др., 2018). До цієї групи належать дев'ять видів: *A. trapezoides*, *A. rosea*, *Octodrilus transpadanus*, *Octolasion tyrtaeum*, *Eiseniella tetraedra*, *D. octaedra*, *D. telermanica*, *Dendrodrilus rubidus*, *E. nordenskoildii*.

III група – види з нез'ясованою структурою поселень, невідомою статевою належністю і не встановленим каріотипом. Ця група червів головним чином поширена в Степу та регіонах Середземноморської підобласті Палеарктики. Це *E. gordejefi*, *D. mariupilensis*, *Dendrodrilus subrubicundus*, *D. auriculata*, *Allolobophora leoni*, *A. jassyensis*.

Частота видів та груп дощових червів в угрупованнях дощових червів в різних областях України наведена в таблиці (Додаток В). 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 червів 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%) (рис. 7.1). Найпоширенішим серед видів з нез'ясованим типом розмноження виявився *D. mariupilensis* (3,4%).

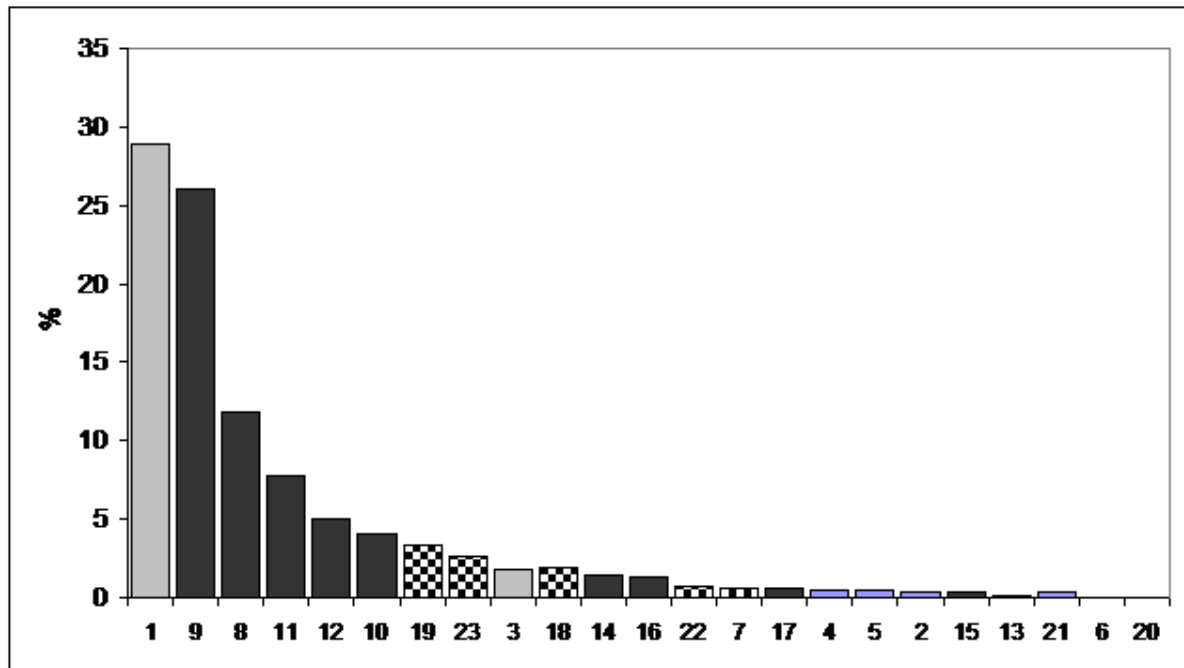


Рис. 7.1. Ранжований розподіл трапляння (%) особин різних видів дощових черв'яків в узагальненій вибірці відкритих ландшафтів України. Нумерація видів представлена в Додатку Б. Сірий колір – амфіміктичні види, чорний – партеногенетичні, шахова заливка – види з нез'ясованим способом розмноження.

Приуроченість дощових черв'яків цих груп до різних природно-кліматичних зон є очевидною навіть при первинному аналізі їх розподілу за областями (Додаток Б). Амфіміктичні види домінують на північному заході України, партеногенетичні – на сході та півдні. Велика частина видів з нез'ясованим типом статевого розмноження зосереджені на півдні і сході, де вони географічно заміщають амфіміктичні види континентальної зони. Тенденція підтверджується статистично (табл. 7.1). Вірогідна позитивна кореляція частки амфіміктичних видів регіону з його широтою і негативна з довготою доводить, що ці види мають виражену тенденцію до переважання в північних і західних межах України.

Таблиця 7.1.

Значення коефіцієнтів кореляції, що оцінюють спряженість представленості репродуктивних груп і найчисельніших видів в угрупованнях дощових червів з географічною широтою і довготою

Види		Широта	Довгота
1.	<i>A. caliginosa</i>	0,51	– 0,74*
2.	<i>L. terrestris</i>	0,24	– 0,52
3.	<i>L. rubellus</i>	0,28	– 0,15
Амфіміктичні		0,55*	– 0,83*
1.	<i>A. trapezoides</i>	0,23	– 0,23
2.	<i>A. rosea</i>	– 0,48	0,41
3.	<i>Oc. transpadanum</i>	0,15	0,49
4.	<i>O. tyrtaeum</i>	0,16	– 0,40
5.	<i>D. octaedra</i>	0,58*	0,06
Партеногенетичні		– 0,26	0,58*
1.	<i>E. gordejefi</i>	– 0,17	0,51
2.	<i>D. mariupilensis</i>	– 0,66*	0,41
3.	<i>A. jassyensis</i>	– 0,29	0,64*
Нез'ясовані		– 0,52	0,63*

* вірогідні значення коефіцієнтів кореляції.

Партеногенетичні черви, як і види з нез'ясованим типом розмноження, збільшують свою чисельність із заходу на схід, переважаючи в регіонах з більш континентальним і сухим кліматом. Цікавою є та обставина, що найчисленніші партеногенетичні види, на відміну від найбільш численного амфіміктичного виду *A. caliginosa*, не виявляють статистично помітних тенденцій.

Слід зазначити тенденцію збільшення частки партеногенетичних видів в угрупованнях регіонів з найменшим видовим багатством. Кореляція між числом видів в регіоні та представленістю в угрупованнях партеногенетичних видів є

статистично високо вірогідною ($r = -0,77$, $p < 0,01$). Цю обставину можна розглядати як ще один доказ того, що види з клоновою репродукцією більш численні в угрупованнях дощових черв'їв у регіонах з песимальними умовами.

Аналогічні результати демонструє і аналіз по зоогеографічних регіонах (рис. 7.2). В континентальній зоні, що включає сім північних областей України, середня частка амфіміктичних видів становить $54,8 \pm 1,6\%$, тоді як в степовій зоні (сім південних областей) на них припадає лише $18,9 \pm 1,2\%$. Вміст партеногенетичних видів змінюється протилежним чином, хоча і не в такій значній мірі. Якщо частка партеногенетів в угрупованнях континентальної зони України становить $45,2 \pm 1,5\%$, то в степовій вона $63,3 \pm 1,5\%$. 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 – $0,05\%$.

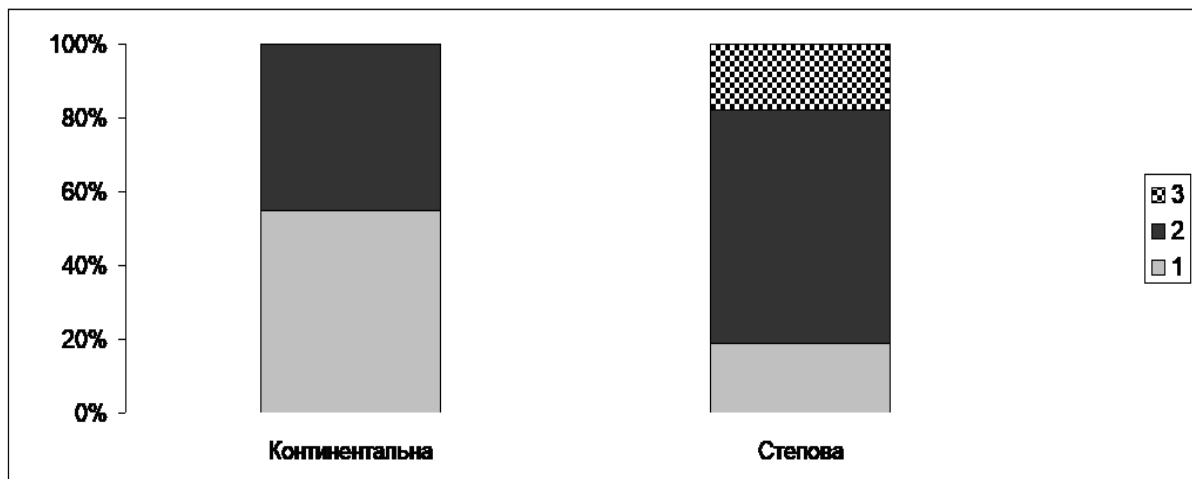


Рис. 7.2. Співвідношення: амфіміктичних (1), партеногенетичних (2) та видів з нез'ясованим способом розмноження (3) в Континентальній та Степовій біогеографічних зонах України

Таким чином партеногенетичні види дійсно становлять більшу частину особин в небагатих у видовому співвідношенні угрупованнях регіонів з посушливим та континентальним кліматом, до яких належать південні і східні області України. Це означає, що концепція географічного партеногенезу може бути застосована не лише до окремих видів олігохет, а до дощових черв'їв в

цілому. При цьому тенденція щодо зменшення чисельності амфіміктичних видів в напрямку від північного заходу до південного сходу виглядає більш очевидною, ніж протилежна їй тенденція зростання чисельності партеногенетичних форм. Саме тому слід вважати, що партеногенетичні черви не є екстремофілами, а, ймовірно, є просто більш толерантними організмами, що здатні жити в різноманітних умовах.

Висновки до Розділу 7

Угруповання дощових червів відкритих ландшафтів України виявляють географічну неоднорідність, пов'язану з видоспецифічними особливостями розмноження видів, що до них належать.

У північно-західних областях України переважають амфіміктичні види, а у східних і південних – партеногенетичні.

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

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

РОЗДІЛ 8

ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ ІНДИВІДУАЛЬНОЇ ПЛОДЮЧОСТІ

Вважається, що одним із факторів, що визначають біологічний прогрес партеногенетичних тварин, виступає їх високий репродуктивний потенціал на рівні популяцій (Williams, 1975; Cuellar, 1977; Maynard Smith, 1978; Suomalainen et al., 1987). У ситуації двостатевого амфіміксису цей результат досягається за рахунок позбавлення від особин чоловічої статі, оскільки одностатевість партеногенетів є більш ефективною на рівні популяцій. Теоретично це має підвищувати репродуктивний потенціал популяції вдвічі. Якщо йдеться про облігатно гермафродитні організми, де усі особини є фактично самками, то слід припустити, що втрата сперматогенезу дозволить зосередити життєву енергію на виробництві яйцеклітин. Таким чином за інших рівних умов партеногенетичні популяції мають бути репродуктивно успішнішими, ніж амфіміктичні.

Це цілком логічне припущення багато в чому залишається гіпотезою, а не встановленим фактом, оскільки досі не має достатньої кількості чітких експериментальних доказів. Особливо, якщо йдеться про гермафродитних тварин, у яких усі особини фактично є самками, а партеногенез серед них особливо поширений. Тому виникає необхідність як у проведенні порівняльного дослідження плодючості генетично та екологічно близьких амфіміктичного та апоміктичного видів дощових червів роду *Aporrectodea* в лабораторних умовах, так і в узагальненні та подальшому аналізі матеріалів щодо порівняльної плодючості аналогічних груп тварин, тим більше, що у дощових червів такі дослідження раніше не проводилися.

8. 1. Аналіз ефективності методики

При дослідах зі штучного розмноження дощових червів, що були здійснені попередніми дослідниками (Перель, 1979; Лейрих, 2012), з'ясовано, що представники роду *Aporrectodea* є досить зручними у розведенні. Вони досить легко адаптуються до фізико-хімічних умов невеликих об'ємів ґрунту,

витримують значні коливання температури та вологості, невибагливі до їжі, відносно плодючі. Однак для нормальної життєдіяльності і розмноження червів все ж таки потрібно підібрати оптимальні умови для їх життєдіяльності, оскільки основним завданням є не культивування, а проведення експериментальних досліджень на рівні окремих особин. Це стосується необхідності дотримання оптимального поєднання трьох наступних факторів: вологості, пухкості ґрунту, а також раціону живлення. Ефективність методики можна перевірити за наступними ключовими характеристиками: життєздатністю, термінами розмноження та рівнем індивідуальної плодючості об'єктів культивування.

Експерименти розпочинали в середині квітня. В подальшому протягом теплого сезону проводилась оцінка числа коконів в кожній ємності. Підрахунок проводився кожні 7–14 днів шляхом ручного розбору порцій ґрунту з наступним його просіюванням в залежності від інтенсивності розмноження.

Дотримання оптимальних умов утримання призвело до високоактивного фізіологічного стану червів і інтенсивного розмноження. Сезонна динаміка продукування коконів червами двох видів на фоні динаміки середньодобової температури представлена у вигляді графіків для червів за узагальненими даними по сезонам (рис. 8.1–8.4).

У 2018 р. адаптація тривала понад два тижні, після чого з'явилися перші кокони. Вихід ювенільних особин зареєстровано в першій декаді червня, тобто після 45–50 днів з початку дослідження. Починаючи з першої декади травня з підвищенням середньодобових температур у обох видів відбувалося поступове збільшення числа відкладених коконів (рис. 8.1). Пік продукування коконів відбувається при 20–25°C протягом червня: у *A. trapezoides* в середньому від двох до чотирьох коконів на одну особину, а у *A. caliginosa* – від двох до трьох. З липня, незважаючи на високу середньодобову температуру, виробництво коконів починає зменшуватись, а кількість ювенільних особин навпаки має тенденцію до зростання (рис. 8.2).

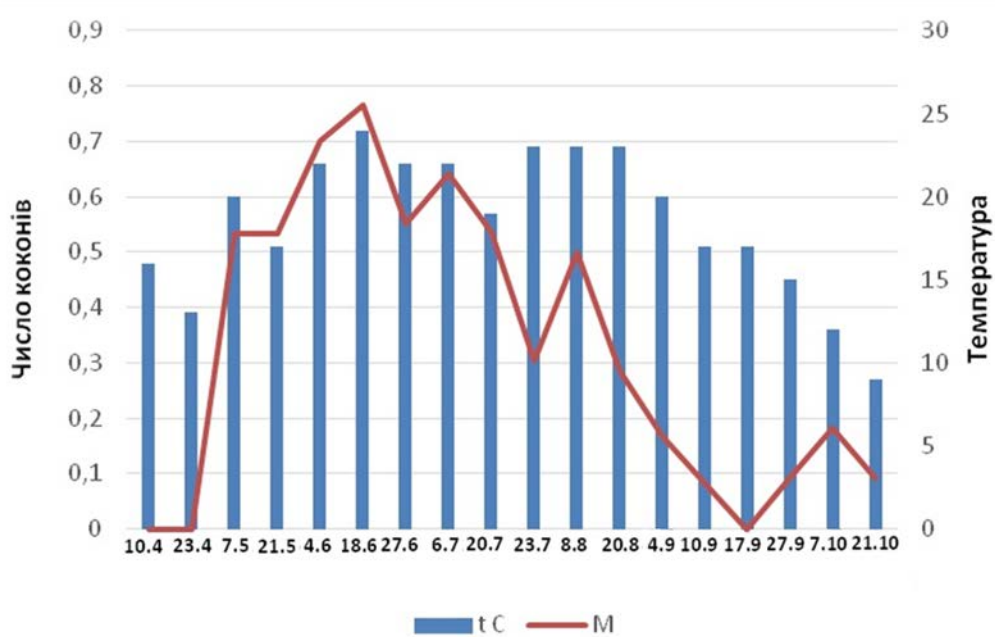


Рис. 8.1. Динаміка сумарного продукування яйцевих коконів особинами *A. caliginosa* та *A. trapezoides* в 2018 році по датам обліку на фоні змін середньодобової температури.

Примітка: $t^{\circ}C$ – середньодобова температура, M – середнє число коконів на одного плідника

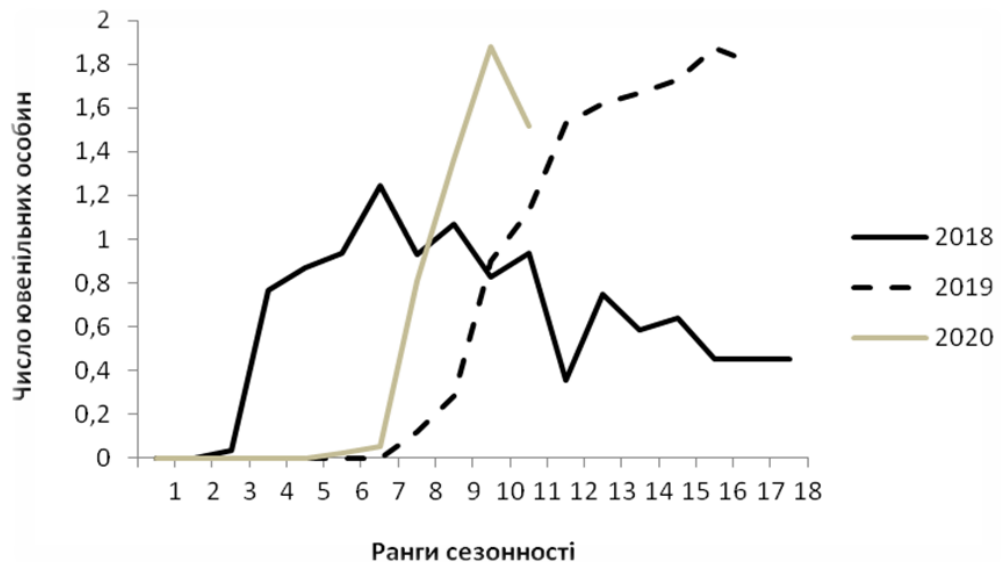


Рис. 8.2. Динаміка сумарного числа ювенільних особин *A. caliginosa* та *A. trapezoides* по рокам. Ранги сезонності відображають порядок підрахування числа коконів та личинок. Відповідні дати представлені на рис 8.1, 8.2–8.3.

В 2019 р. спостерігалась аналогічна динаміка розмноження (рис. 8.3). Відзначається збільшення кількості коконів протягом травня з піком продуктивності в червні, а потім достатньо різке їх зменшення, що супроводжується появою ювенільних особин, починаючи з 56 дня від початку експерименту (рис. 8.2). Після піку чисельності в червні продукція коконів поступово зменшується, а в кінці експерименту зареєстровано повну відсутність стадії коконів. Молоді черви наприкінці літа стабільно співіснують з дорослими протягом всього періоду дослідження.

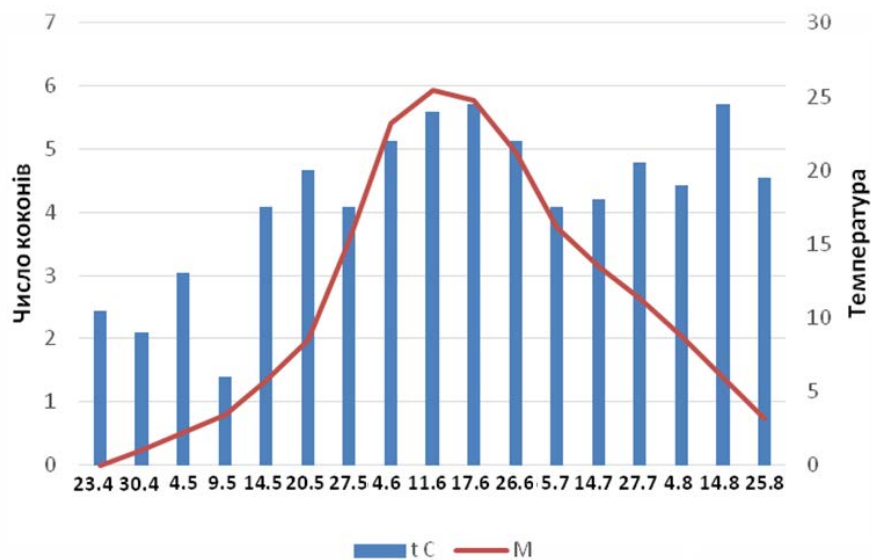


Рис. 8.3. Динаміка сумарного продукування яйцевих коконів на фоні зміни середньодобової температури в експерименті 2019 р.

Примітка: $t^{\circ}C$ – середньодобова температура, M – середнє число коконів на одного плідника.

У 2020 р. початок продукування коконів і поява личинок принципово співпала з попередніми роками (рис. 8.4). Наприкінці весни та на початку літа зареєстровано спалах продуктивності коконів, в подальшому відбувалось поступове їх зниження і збільшення чисельності ювенільних особин.

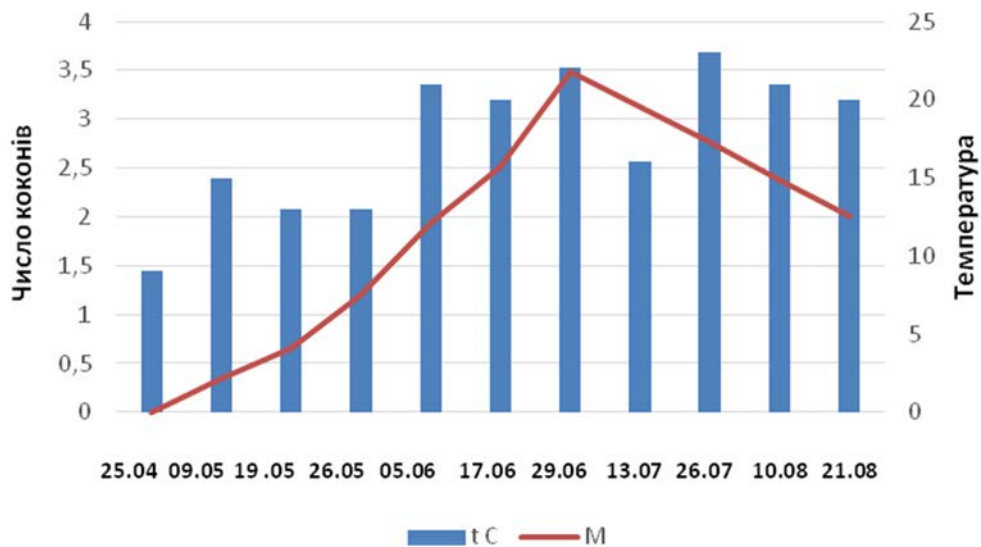


Рис. 8.4. Динаміка сумарного продукування яйцевих коконів особинами *A. caliginosa* та *A. trapezoides*, зібраними в м. Радомишль на фоні зміни середньодобової температури

Таким чином у дощових черв'як роду *Aporrectodea* у штучно створених умовах процес розмноження спостерігається протягом всього весняно-літнього періоду. У штучно створених умовах для черв'як характерним є прискорений розвиток ювенільних особин всередині кокона, тоді як в природних умовах цей процес може тривати набагато довше залежно від кліматичних умов. Найбільша інтенсивність відкладання коконів у першій половині червня означає, що головним фактором, що визначає рівень плодючості є сезонність, тобто біологічний годинник, а не температура. Слід зазначити, що оптимальним для активного продукування коконів та ембріогенезу був інтервал температур від 20 до 26,5 °C. У випадку значного підвищення чи зниження температурних умов за межі оптимальних репродуктивна активність черв'як знижувалась.

8. 2. Порівняння плодючості

8. 2. 1. Перший сезон

Порівняльне дослідження плодючості та фертильності двох видів

проводилося протягом весняно-літньо-осіннього сезону 2018 р. Його особливістю були наступні обставини: експеримент 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 з Києва.

Відкладання коконів розпочалось на восьмий день і продовжилось впродовж всього літнього періоду і першої половині осіннього періоду. Такий тривалий час експерименту дозволив у подальшому зосередитися на найбільш продуктивній частині періоду розмноження, що тривав з початку травня по кінець серпня. Також слід зазначити, що у цьому експерименті спостерігалась низька життєздатність дорослих червів. Внаслідок чого до кінця сезону живими залишилися від 30 до 50% особин (рис. 8.5). Особливо нежиттєздатними виявилися особини *A. caliginosa*. Причиною став спалах чисельності дрібних мух чи їздців (визначення видової приналежності не проводилось), які активно атакували дорослих червів, що, в свою чергу, призводило до їх загибелі. У подальшому спеціальними технічними засобами цю проблему було усунуто.

Порівняльний аналіз числа коконів на одну особину продемонстрував, що в перший місяць дослідження різниця між видами була відсутня. Однак, починаючи з 35 дня експерименту, коли інтенсивність відкладання коконів різко зросла, в ємностях, в яких містились черви *A. trapezoides*, стали фіксувати набагато більше коконів на одну особину, ніж у *A. caliginosa* (рис. 8.6). Причому відмінності при попарних порівняннях в окремих класах значень були статистично вірогідними. Слід зазначити, що за розмірами, формою та забарвленням кокони різних видів не відрізнялися. Однак препарування показало, що в коконах *A. caliginosa* міститься один зародок, тоді як у *A. trapezoides* їхня кількість коливалась від 1 до 2.

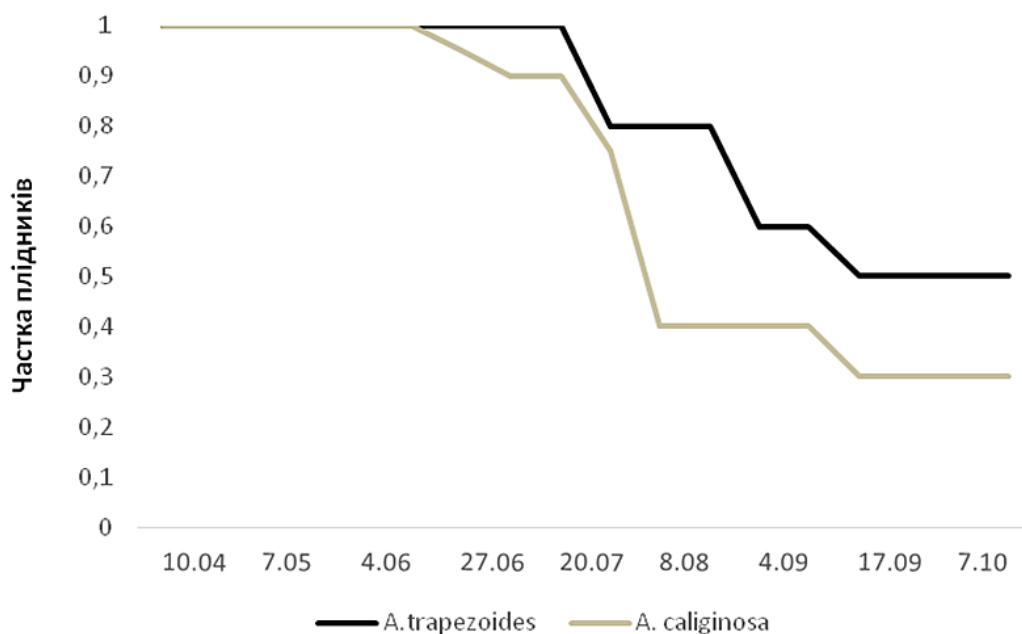


Рис. 8.5. Зміна частки плідників протягом експерименту у двох видів червів в сезоні 2018 р.

Примітка. Цифра 1 означає 100% наявність.

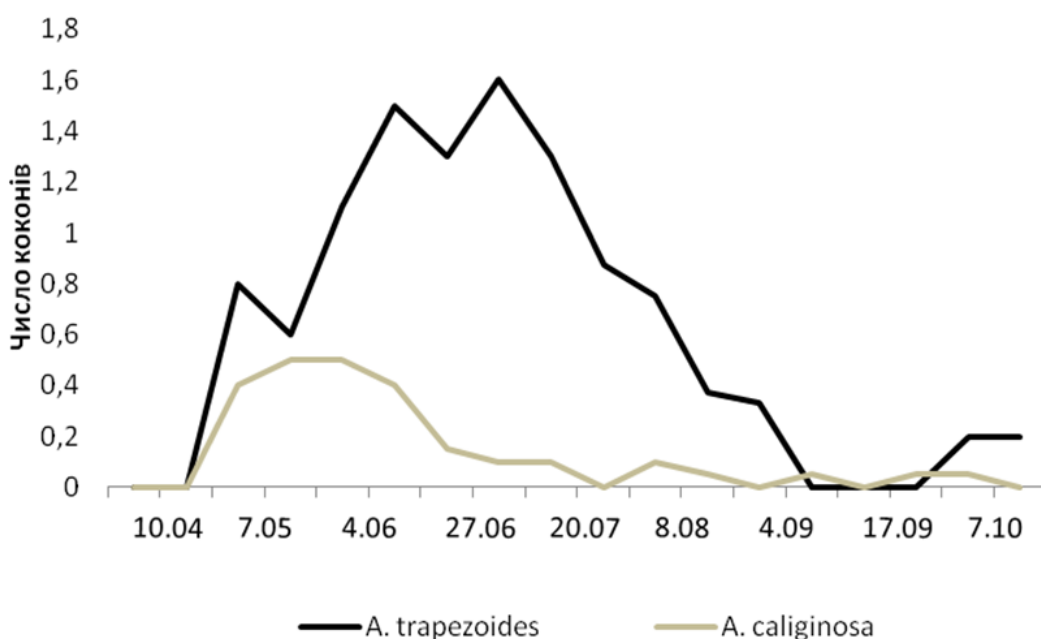


Рис. 8.6. Зміна середнього числа коконів на одного плідника в ємностях з амфіміктичними *A. caliginosa* (1) і партеногенетичними *A. trapezoides* (2) видами протягом експерименту 2018 р.

Порівняння двох видів за кількістю ювенільних особин, розраховане на одну особину, як і варто очікувати, дало схожий до попереднього обрахунку результат. У ємностях із партеногенетичними червами середнє число ювенільних особин явно мало тенденцію до досягнення вищих значень (рис. 8.7), проте вірогідні відмінності були отримані лише наприкінці експерименту.

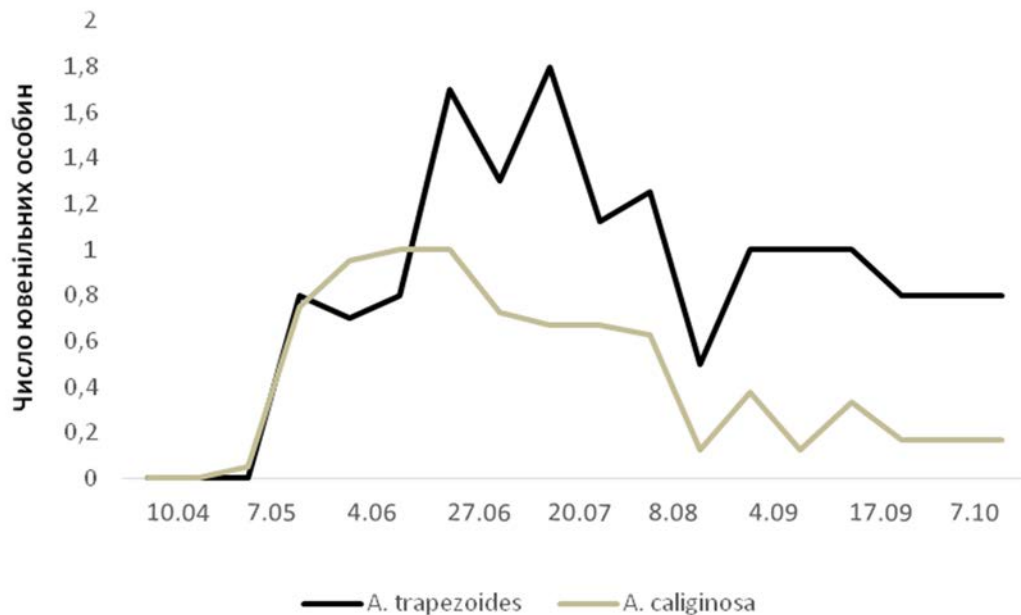


Рис. 8.7. Зміна середнього числа ювенільних особин на одного плідника в ємностях з амфіміктичними *A. caliginosa* і партеногенетичними *A. trapezoides* видами протягом експерименту 2018 р.

8. 2. 2. Другий сезон

В 2019 р. дослідження індивідуальної плодючості та фертильності двох видів проводилися протягом весняно-літнього сезону. Його особливістю були наступні обставини: експеримент тривав з середини квітня по кінець серпня, в ємностях тримали по дві особини *A. caliginosa* і по одній особині *A. trapezoides*. Всього в дослідженні було задіяно 44 особин *A. caliginosa*, що були взяті з околиць 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 дослідницькому тижні і продовжилося впродовж всього пізньовесняного та літнього періодів, личинки з'явилися на початку червня. У цьому експерименті була досягнута висока життєздатність плідників. Наприкінці дослідження з досліду випало в середньому до 10% статевозрілих особин (рис. 8.8).

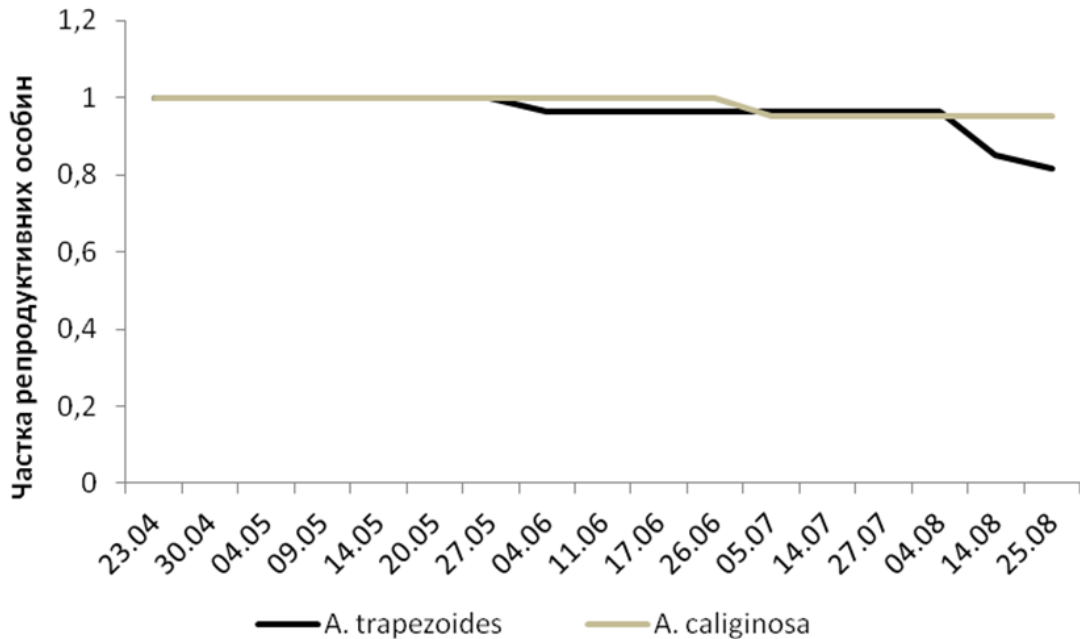


Рис. 8.8. Зміна частки плідників протягом експерименту в сезоні 2019 року. Примітка. Цифра 1 означає 100% наявність.

Процес відкладання коконів в окремих особин розпочався на восьмий день експерименту, причому одночасно у двох видів. Найбільшої інтенсивності розмноження досягло у червні. У липні кількість коконів зменшилася, а вже у серпні, незважаючи на стабільну вологість та високу температуру, розмноження практично припинилося (рис. 8.9). Слід зазначити, що за розмірами, формою та забарвленням кокони різних видів і цього сезону не відрізнялися. Однак у коконах *A. caliginosa* містився чітко один зародок, тоді як у *A. trapezoides* їх число іноді доходило до двох.

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 характерний для

періоду максимальної інтенсивності розмноження. Тоді, як на початку і наприкінці сезону, коли кількість продукованих коконів була мінімальною, відмінності в плодючості виявилися практично незначними. Результати порівняння середніх показників індивідуальної плодючості, отримані в період максимальної продуктивності, продемонстрували, що середня кількість коконів на одну особину у партеногенетичного виду статистично більша, ніж у амфіміктичного (табл. 8.1).

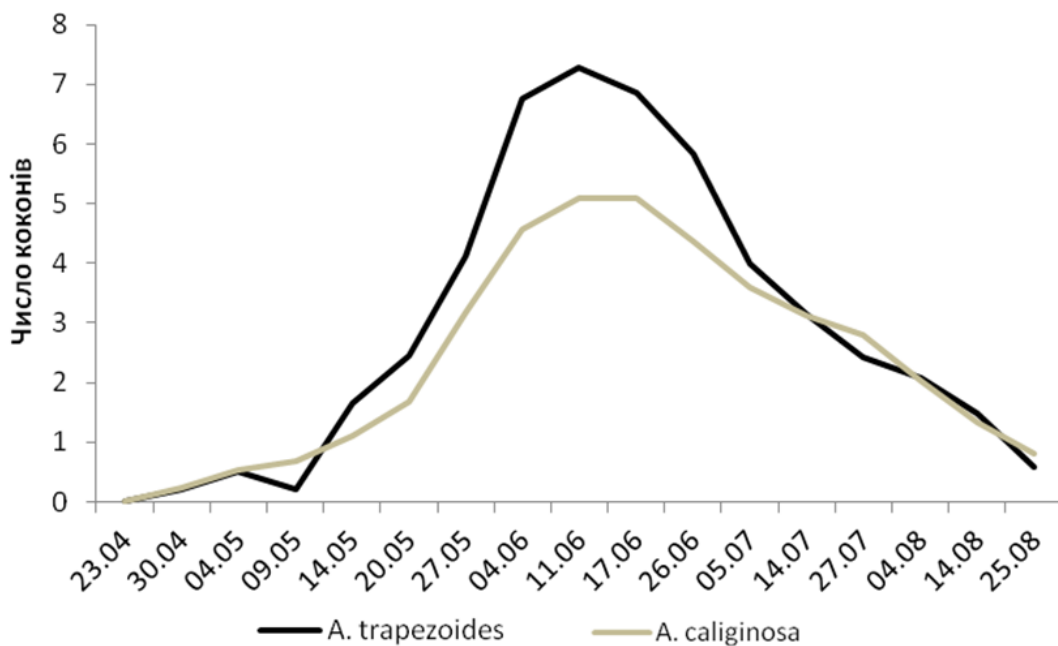


Рис. 8.9. Зміна середнього числа коконів на одного плідника в ємностях з амфіміктичними *A. caliginosa* і партеногенетичними *A. trapezoides* видами протягом експерименту 2019 р.

Таблиця 8.1.

Порівняльний аналіз індивідуальної плодючості на рівні відкладання коконів у двох видів орних черв'яків в період максимальної продуктивності в 2019 р.

Дата	Види	
	<i>A. trapezoides</i>	<i>A. caliginosa</i>
	М ± SE	М ± SE
04 червня	6,46 ± 0,41**	4,57 ± 0,45**

11 червня	6,96 ± 0,52*	5,10 ± 0,51*
17 червня	6,70 ± 0,50*	5,10 ± 0,51*
26 червня	5,70 ± 0,55	4,38 ± 0,46

Примітка. $M \pm SE$ – середнє значення і стандартна похибка. Різниця вірогідна на рівні: * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$.

Слід зазначити, що рівень плодючості залежить не тільки від виду червів, а й від популяції, з якої їх було взято (табл. 8.2). Тим не менш, у всіх випадках особини партеногенетичного виду мають тенденцію продукувати більшу кількість коконів.

Таблиця 8.2.

Середнє число коконів на одного плідника (M) та їх похибки (SE) у двох видів дощових червів різних популяцій в 2019 р.

Вибірки	Види			
	<i>A. caliginosa</i>		<i>A. trapezoides</i>	
	M ± SE	n	M ± SE	n
Станишівка	2,58 ± 0,19	96	3,11 ± 0,15*	384
Мар'янівка	3,20 ± 0,19	160	3,46 ± 0,61	16
Радомишль	1,53 ± 0,17	80	1,97 ± 0,33	32

* Різниця вірогідна на рівні $p < 0,05$.

Личинки з'являлися лише через 40 діб від початку експерименту, причому одночасно у *A. caliginosa* та *A. trapezoides*. При цьому в ємностях, що містять партеногенетичних червів, відбулося більше накопичення числа личинок, ніж у ситуації амфіміктичного виду (рис. 8.10).

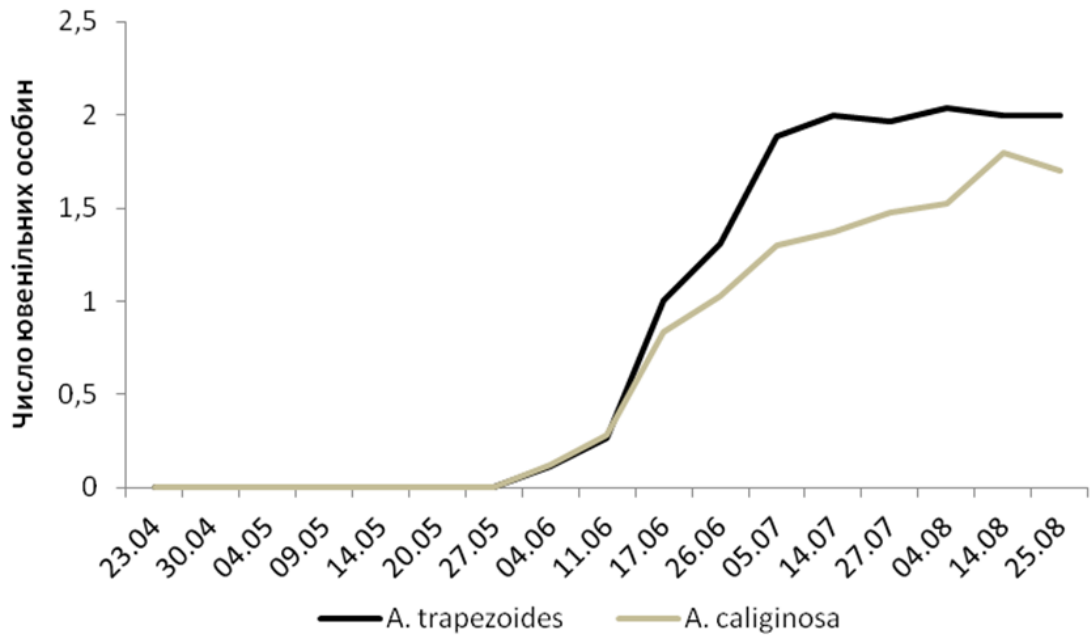


Рис. 8.10. Зміна середнього числа ювенільних особин на одного плідника в ємностях з амфіміктичними *A. caliginosa* і партеногенетичними *A. trapezoides* видами протягом експерименту 2019 р.

8. 2. 3. Третій сезон

В 2020 р. дослідження індивідуальної плодючості та фертильності амфіміктичного та апоміктичного видів, як і у попередньому році, проводилися протягом весняно-літнього сезону. Його особливість полягала в наступних обставинах: експеримент був обмежений періодом з середини квітня по кінець серпня, в ємностях тримали по дві особини *A. caliginosa* і по дві особини *A. trapezoides*. Всього в дослідженні було задіяно 44 особин *A. caliginosa*, що 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.

Відкладання коконів розпочалось на другому дослідницькому тижні і продовжилось впродовж всього пізньовесняного та літнього періодів, личинки з'явилися на початку червня. У цьому експерименті було досягнуто середнього рівня життєздатності плідників. Наприкінці дослідження збереглося близько 80% особин виду *A. caliginosa* та 60% особин *A. trapezoides* (рис. 8.11).

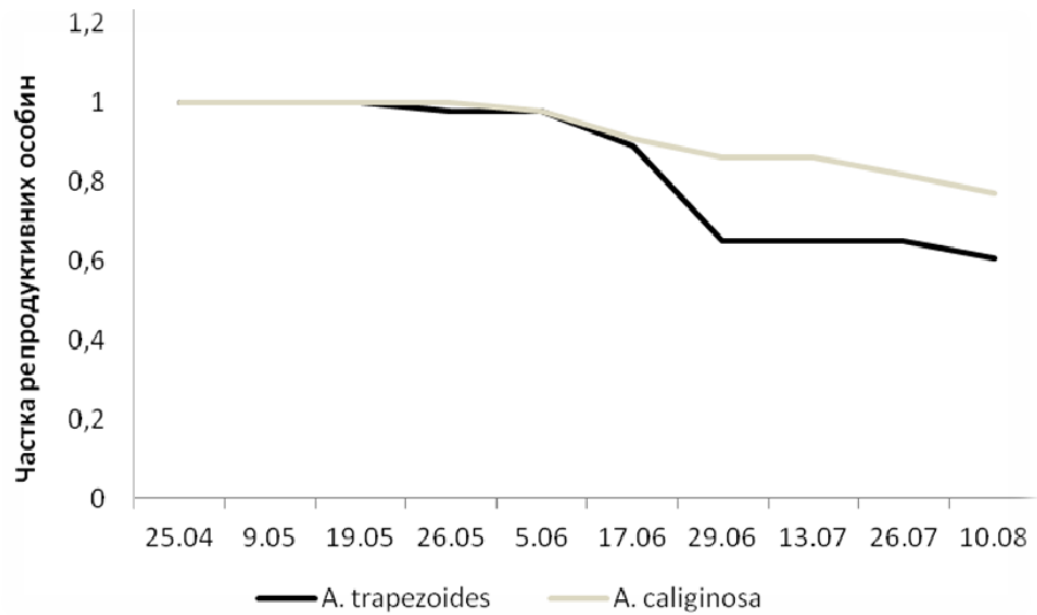


Рис. 8.11. Зміна частки плідників протягом експерименту в сезоні 2020 р.
Примітка. Цифра 1 означає 100% наявність.

Найбільшій інтенсивності розмноження досягло у другій декаді червня. У липні кількість коконів стала зменшуватись, а у серпні ця тенденція поглибилась (рис. 8.12). Облік числа коконів довів, що індивідуальна плодючість двох видів в цьому сезоні була приблизно на одному рівні. На початку експерименту число продукованих коконів для видів *A. caliginosa* та *A. trapezoides* було рівноцінним, в період максимальної продуктивності перевага була за *A. caliginosa*, а в липні та серпні навпаки більшою плодючістю вирізнялися особини *A. trapezoides*.

Порівняння двох видів за кількістю ювенільних особин, яке також було розраховано на одну дорослу особину, як і слід очікувати, дало схожі до попередніх обрахунків результати. У ємностях із партеногенетичними червами середнє число ювенільних особин мало тенденцію до досягнення більш великих значень, у порівнянні з амфіміктичним видом (рис. 8.13), причому лише наприкінці експерименту.

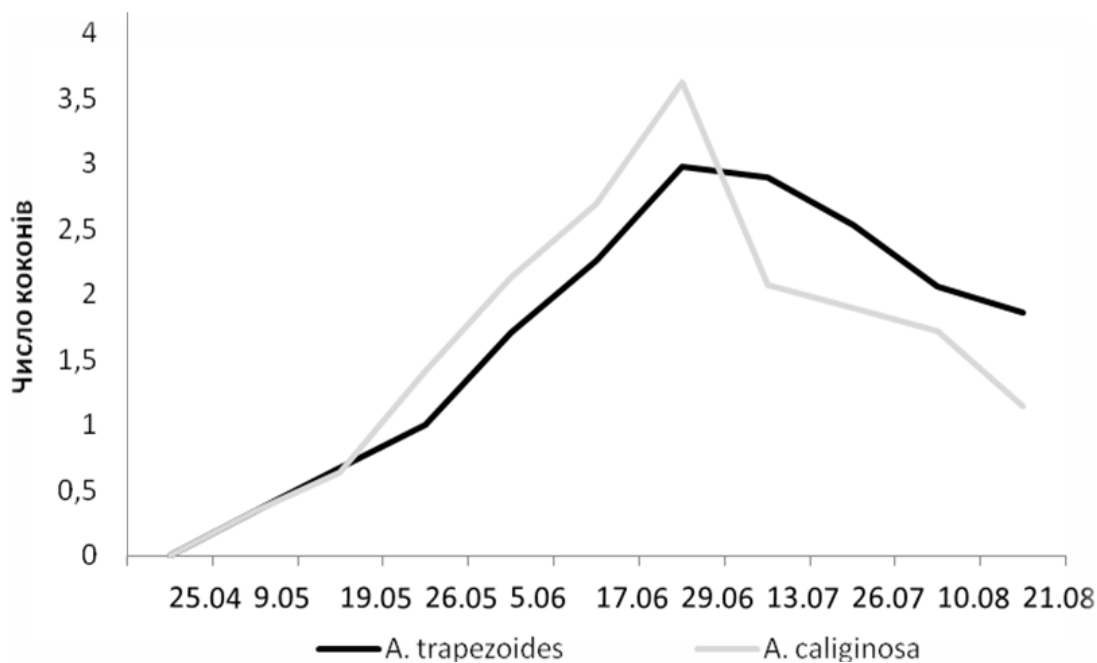


Рис. 8.12. Зміна середнього числа коконів на одного плідника в ємностях з амфіміктичними *A. caliginosa* і партеногенетичними *A. trapezoides* видами протягом експерименту 2020 р.

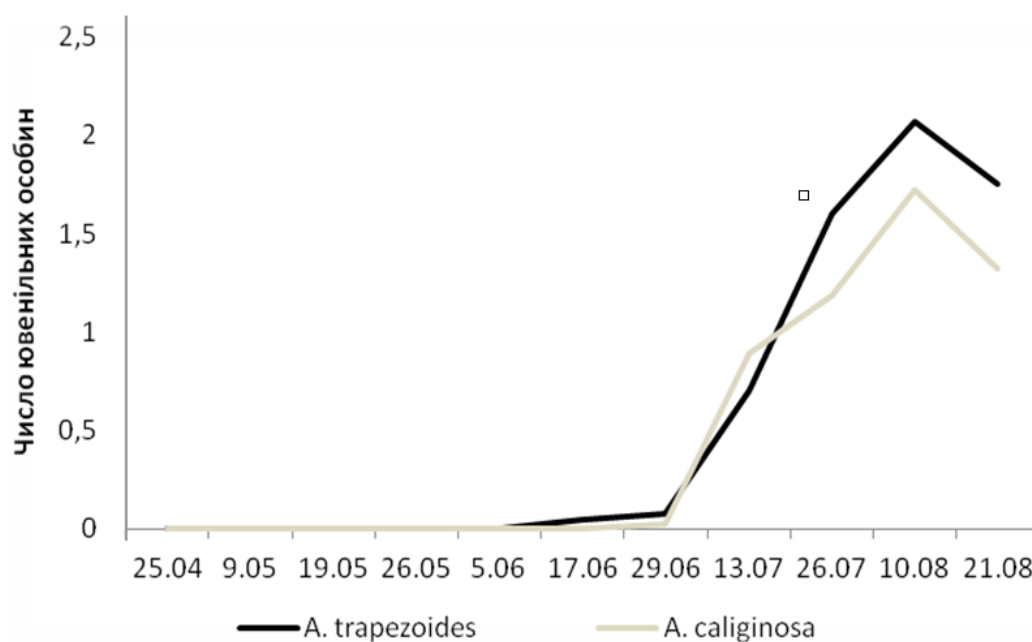


Рис. 8.13. Зміна середнього числа ювенільних особин на одного плідника в ємностях з амфіміктичними *A. caliginosa* і партеногенетичними *A. trapezoides* видами протягом експерименту 2020 р.

8.3. Узагальнення

Отримані відомості щодо порівняльної плідності амфіміктичного та апоміктичного видів червів є результатами розведень у штучних умовах, отож можуть не зовсім точно відображати процеси, що відбуваються у природних умовах. Незважаючи на прагнення зробити умови експерименту для різних видів максимально комфортними та порівнянними, повною мірою цього досягти не вдається. Це пов'язано з тим, що особинам *A. caliginosa* для розмноження необхідна копуляція, що в штучних умовах призводить до додаткових складнощів. Тим не менш, та обставина, що процес розмноження у *A. caliginosa* спостерігається у всіх ємностях та починається одночасно з розмноженням *A. trapezoides*, свідчить, що інтенсивність розмноження була порівняльна у двох видів.

Зведення до єдиної системи даних, що були отримані в ході трьохрічних експериментів з розмноження двох видів орних червів у штучних умовах, представлено в табл. 8.3.

На рівні відкладання коконів у *A. trapezoides* в двох сезонах досліджень з трьох спостерігалася більш висока індивідуальна плодючість, ніж у *A. caliginosa*. В одному випадку різниця була відсутня. 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*. В двох випадках спостерігається рівне співвідношення, що, з урахуванням низького виживання ювенільних особин, означає відносно рівну фертильність цих двох видів.

Отже, репродуктивні потенціали популяцій *A. trapezoides* за рахунок дещо більшої індивідуальної плодючості та рівної з *A. caliginosa* фертильності слід вважати як максимум більшими або як мінімум рівними. У будь-якому випадку це свідчить про те, що мейоз не є найбільш дієвим способом відтворення гамет у тварин, а амфіміксис не завжди найрезультативніша форма розмноження. Саме тому мітотичний спосіб продукування гамет і апоміксис цілком можуть їх

замінити. До цього слід додати, що за умов, якщо репродуктивний потенціал у триплоїдного апоміктичного виду навіть і вищий, ніж у амфіміктичного, ця різниця є не дуже значною і, очевидно, не може стати виключною причиною біологічного прогресу партеногенетичних організмів.

Таблиця 8.3.

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: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Висновки до Розділу 8

Рівень індивідуальної плодючості у партеногенетичного виду *A. trapezoides* дещо вищий, ніж у амфіміктичного *A. caliginosa*. При цьому, не зважаючи на деяке зниження числа ювенільних особин, загальна кількість потомства, що виживає в культурі, у *A. trapezoides* виявляється не нижчим, ніж у *A. caliginosa*, що свідчить про те, що рівень фертильності партеногенетичного виду не менший, ніж у амфіміктичного.

Мейоз не завжди є найдієвішим способом гаметогенезу у тварин, а амфіміксис не найрезультативніша форма розмноження.

Мітотичний спосіб продукування гамет та апоміксис цілком можуть замінити мейоз і навіть, як демонструють результати цього дослідження, можуть бути більш ефективними.

РОЗДІЛ 9. ОБГОВОРЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ

9.1. Індивідуальна плодючість як фактор біологічного прогресу партеногенетичних видів

Ідея, що успішність партеногенетичних особин пов'язана з більш високим репродуктивним потенціалом у порівнянні з амфіміктичними, неодноразово висловлювалася науковцями, що займаються дослідженнями різних партеногенетичних груп тварин (Suomalainen et al., 1987; Dawson, 1995; Jokela et al., 1997; Weinzierl et al., 1999; Gibson et al., 2017; Crummett, Wayne, 2009). Такого роду пояснення біологічного прогресу партеногенетичних форм цілком адекватні для первинно роздільностатевих організмів, у яких близько половини осіб у популяції складають самці. У результаті рівної продуктивності або навіть її незначного зниження у партеногенетичних видів популяції апоміктичних самок отримують можливості для формування більш чисельних угруповань, ніж двостатеві популяції. Однак це положення, властиве високоорганізованим істотам (молюскам, членистоногим, хребетним), не підходить для примітивних тварин, які є облігатними гермафродитами (турбелярій, олігохет, коловерток), серед яких випадки партеногенезу особливо численні. Причиною успіху цих примітивних організмів при інших обставинах можна вважати підвищення продуктивності овогенезу у партеногенетичних осіб за рахунок відмови від сперматогенезу (Weinzierl et al., 1999). Слід зазначити, що припущення про вивільнення додаткової енергії для гаметогенезу у разі відмови від сперматогенезу, що може забезпечити більш високий репродуктивний потенціал партеногенетичного організму, є теоретичним і багато в чому гіпотетичним, адже воно не враховує деяких обставин. Перш за все, це стосується якості амейотичних яйцеклітин і відповідно життєздатності партеногенетичного потомства. Для того, щоб дати відповідь на питання, чи дійсно цей механізм має місце, необхідно провести порівняльний аналіз ефективності гаметогенезу, порівнявши плодючість і фертильність потомства організмів з різними типом

статевого розмноження. Саме з цією метою зібрані і обговорені результати порівняльних досліджень плодючості і фертильності споріднених партеногенетичних та амфіміктичних видів тварин (Додаток Г). Всього це близько 20 досліджень, що здійснені за різними об'єктами – від плоских червів до рептилій.

У деяких гермафродитних червів ситуація дуже подібна до результатів експериментів з дощовими червами групи *A. caliginosa* – *A. trapezoides*. Так, розмноження у штучних умовах триклади *Schmidtea polychroa* родини Dugesidae (Weinzierl et al., 1999) показало наступну тенденцію: у партеногенетичних форм з відсутністю сперматогенезу плодючість на рівні овоцитів була на 42% вище, ніж у співіснуючих з ними гермафродитних осіб. Однак це відставання було частково компенсовано більш високою фертильністю амфіміктів, яка виявилася на 20–25% вище, ніж у апоміктів.

Порівняння в межах двох видів олігохет родини Naididae (Poddubnaya, 1984) показали аналогічну ситуацію. При первинному рівномірному або навіть більш високому, у порівнянні зі спорідненими амфіміктичними формами, рівні продукування яйцеклітин виживання гермафродитного потомства протягом життєвого циклу є значно нижчим.

Дослідження партеногенетичних червоногих молюсків продемонстрували, що у них індивідуальна плодючість не нижче, ніж у амфіміктичних споріднених видів.

Так у *Campeloma litum* в одній популяції число яйцевих капсул у партеногенетичної й амфіміктичної форм істотно не відрізнялися, хоча у партеногенетичної було значно більше пустих капсул на виводок. Тоді як в іншій популяції у партеногенетичних форм було навпаки їх істотно більше, ніж у амфіміктичних осіб, причому часто з кількома ембріонами. У цьому випадку темпи зростання і виживання у партеногенетичного потомства на першому році життя були не нижче, ніж у амфіміктів (Crummett, Wayne, 2009).

Щільність, розмірна структура популяції і плодючість партеногенетичного виду *Potamopyrgus antipodarum*, що були вивчені протягом двох років, показали

велику плодючість, причому ембріони були присутні протягом усього часу року (Schreiber et al., 1998). Саме ця обставина, як вважають автори, дозволила партеногенетичному виду виявитися успішним вселенцем.

У комах ситуація більш неоднозначна. Зіставлення ряду репродуктивних ознак у тарганів: двостатевого виду *Pycnoscelus indicus* і 12 партеногенетичних клонів партеногенетичного *P. surinamensis* показало, що виживання ооцитів у обох видів менше за 100%. У цій ситуації амфіміктичний вид виявився кращим відтворювачем, ніж будь-який із клонів партеногенетичного виду. При цьому репродуктивний потенціал суттєво варіює у різних клонів (Roth, 1974).

При рівному числі кладок партеногенетична форма поширеного австралійського пустельного цвіркуна *Waramba virgo* мала лише близько половини числа яєць (White, Contreras, 1979).

Число відкладених яєць у партеногенетичної форми довгоносики *Scepticus insularis* істотно вище, ніж у близького амфімікта, причому клони мають відмінність за рівнями плодючості, яка при цьому завжди вище, ніж у двостатевої форми (Tada, Katakura, 2013).

Різниці у плодючості роздільностатевих і одностатевих форм представника примарових *Clitarchus hooker* не були виявлені. При цьому встановлено, що період ембріонального розвитку амфіміктичної форми (9–16 тижнів) виявився коротшим, ніж партеногенетичної (21–23 тижнів). Незважаючи на подовжений життєвий цикл, партеногенетична форма численніша і має більш широкую зону поширення (Morgan–Richards, Trewick, 2010).

Особливий інтерес викликають дослідження партеногенетичних видів риб, що характеризуються високим рівнем плодючості. Дослідження індивідуальної плодючості апоміктичних і амфіміктичних видів родів *Cobitis* (Cobitidae) і *Carassius* (Cyprinidae) продемонструвало (Kokodiy, 2016; Mezhzherin et al., 2017; Przybyl et al., 2019), що число ікринок послідовно зменшується в ряду від диплоїдів до триплоїдів та тетраплоїдів. Причиною цього є збільшення розмірів ікринок, що викликається у свою чергу збільшенням розмірів генома у гіногенетичних видів, які є поліплоїдами. Тим не менш, зниження числа

відкладених ікринок приблизно на третину в цілому не призводить до зниження репродуктивного потенціалу апоміктичних триплоїдів, у порівнянні з двостатевими диплоїдами, оскільки в їх популяціях відсутні самці.

У менш плодючих живородних дрібних риб Нового Світу родів *Poecilia* (Hubbs, Schlupp, 2008; Schlupp et al., 2010) і *Poeciliopsis* (Weeks, 2005) число потомства не відрізняється у самок гіногенетичних і амфіміктичних видів.

Відсутня різниця у плодючості диплоїдних і поліплоїдних гіногенетичних саламандр роду *Ambystoma* (Bogart et al., 1987), що, з урахуванням відсутності самців, робить одностатеву популяцію більш продуктивною.

Партеногенетичні ящірки, що мають триплоїдні геноми, характеризуються в цілому рівним або навіть більш високим репродуктивним потенціалом, ніж амфімікти.

Так, в лабораторних умовах плодючість партеногенетичного австралійського гекона *Heteronotia binoei* була приблизно на 30% нижче, ніж у амфіміктичних предків. Ця різниця у плодючості була пов'язана з меншим числом кладок за короткий період. Коли плодючість амфіміктів та апоміктів порівнювали з урахуванням географічного поширення, то ці відмінності нівелювались (Kearney, Shine, 2005).

Партеногенетичний вид ящірок *Aspidoscelis neomexicana* гібридного походження має плодючість аналогічну виду *A. inornata*, що є одним із диплоїдних предкових видів (Newton et al., 2016). З урахуванням відсутності особин чоловічої статі, це означає більш високий репродуктивний потенціал популяції партеногенетів.

Дослідження репродукції партеногенетичних і двостатевих видів роду *Scemidophorus* показують, що двостатеві та одностатеві види не відрізняються за такими репродуктивними характеристиками, як розмір кладки, розмір яйця та співвідношення маси кладки до маси тіла. Хоча при цьому слід уявити, що двостатеві види відкладають одне яйце на 11 мм довжини тіла самки, тоді як амфіміктичні на 14 мм (Schall, 1981). Це свідчить про те, що теоретично

репродуктивний потенціал одностатевих популяцій буде вищим, ніж амфіміктичних.

Аналогічну ситуацію дає і порівняння плодючості кавказьких ящірок роду *Darevskia*, у яких індивідуальна плодючість амфіміктів та партеногенетів не відрізняються (Даревский, 1967).

Таким чином припущення про те, що перехід від двостатєвого розмноження на одностатєве автоматично призводить до збільшення індивідуальної плодючості та відповідно підвищення репродуктивного потенціалу популяції чітко не підкріплюється дослідженнями із порівняльної плодючості, хоча така тенденція загалом існує. Це означає, що це положення не завжди є універсальним і не може бути поширеним на всі систематичні групи тварин, в яких зустрічається партеногенез.

Перш за все, в контексті даного дослідження, це положення мало підходить для гермафродитних організмів, серед яких партеногенез широко поширений. Відхід від гермафродитизму, якщо і підвищує репродуктивний потенціал, то не настільки, щоб привести до істотного біологічного прогресу партеногенетів у порівнянні з амфіміктами.

В окремих випадках для бісексуальних організмів може мати місце зниження плодючості чи фертильності одностатєвих видів або форм у порівнянні з близькими амфіміктичними видами. Незважаючи на те, що це скоріше виключення, ніж правило, тим не менш її наявність означає, що збільшення репродуктивного потенціалу, що постулюється у одностатєвих видів, в порівнянні з двостатєвими, не є універсальним правилом, а тільки одним з механізмів еволюційного успіху. Імовіріше за все, існує декілька факторів, що зумовлюють еволюційну перевагу партеногенетичних організмів, що дозволяє їм чисельно домінувати у спільних поселеннях з особинами амфіміктичних видів чи окупувати величезні простори, що недосяжні для споріднених амфіміктичних видів.

Загалом, базуючись на отриманих результатах та проведеному узагальненні літературних даних, що стосуються порівняння індивідуальної плодючості та

фертильності облігатних партеногенетів та споріднених амфіміктичних видів, можна стверджувати, що мітотичний спосіб гаметогенезу є не менш ефективним способом підвищення індивідуальної плодючості, ніж мейотичний спосіб утворення гамет, який властивий багатоклітинним представникам царства тварин, адже не призводить до безпосереднього збільшення плодючості та фертильності навіть у першому поколінні.

Амфіміктичні і споріднені апоміктичні організми з облігатним партеногенезом принципово не відрізняються за рівнями індивідуальної плодючості та фертильності. У випадках деякого підвищення репродуктивного потенціалу, що відбувається за рахунок відмови від самців, фактор плодючості, очевидно, не стає головним фактором біологічного прогресу партеногенетичних організмів.

9. 2. Фактори і причини географічного партеногенезу

На даний час факт периферійного поширення апоміктичних гібридних поліплоїдних форм (видів), причому як у рослин, так і у тварин, відносно ареалів батьківських амфіміктичних диплоїдних видів (форм) можна вважати встановленим фактом (Грант, 1983; Vandel, 1928; Stebbins, 1950; Cuellar, 1977; Glesener, Tilman, 1978; Suomalainen et al., 1987; Bierzychudek, 1985; Peck et al., 1998; Kearney, 2005; Vrijenhoek, Parker, 2009; Hörandl, 2009). У Євразії ареали партеногенетичних видів мають тенденцію розташовуватися у зонах з вираженим континентальним чи холодним кліматом: північних та континентальних регіонах, а також аридних та високогірних областях (Грант, 1983; Suomalainen et al., 1987; Cuellar, 1994). В Австралії партеногенез поширений в аридних зонах (Moritz, 1991; Kearney et al., 2003, Kearney, Moussalli, 2003).

Серед тварин географічний партеногенез детально вивчений на багатьох об'єктах. При цьому особливу увагу було приділено довгоносикам (Suomalainen et al., 1987; Stenberg et al., 2003), примаровим (Morgan–Richards, Trewick, 2010), деяким черевоногим молюскам, зокрема *Melanoides tuberculata* (Ben–Ami, Heller,

2005), рачкам-остракодам (Schmit et al., 2013) та ящіркам родин Teiidae (Wright et al., 1978) та Gekkonidae (Moritz, 1991; Kearney et al., 2003).

У дощових черв'їв неодноразово відзначалася тенденція того, що партеногентичні форми мешкають на периферії амфіміктичного ареалу, де умови для життя є песимальними, зокрема в регіонах з більш посушливим кліматом (Перель, 1987, 1999; Viktorov, 1997), однак явище географічного партеногенезу як таке не вивчалось. Більше того, є підстави вважати, що висока плодючість, екологічна пластичність, автономність розмноження, яка не потребує участі статевого партнера, забезпечили їм широке розповсюдження. Їх ареал настільки розширився, що багато видів, у тому числі і *A. trapezoides*, стали видами-космополітами.

Незважаючи на очевидність явища, питання про механізми і причини географічного партеногенезу залишаються до кінця невирішеними. Загалом можна виділити три групи факторів, що роблять можливим переважне поширення партеногенетичного виду в зоні з екстремальними умовами проживання.

Перш за все, це висока експансивність партеногенетичного виду – здатність партеногенетичних форм окупувати дуже невеликі за площею ділянки, придатні для їх нормальної життєдіяльності в межах зони з біокліматичними обставинами, екстремальними для вихідного материнського виду. Процес заселення може відбуватися поодинокими екземплярами, що уможливорює стрімкі інвазії (Peck et al., 1983; Suomalainen et al., 1987; Haag, Ebert, 2004; Kearney, 2005; Hörandl, 2009). В результаті за одне покоління утворюються мікропопуляції, серед особин яких через клонове відтворення не проявляється ефект інбридингу. Тоді, як для заселення подібного роду зон амфіміктичних видів необхідно, щоб в незначне за площею місце проживання потрапила ціла серія особин, що робить таку подію малоймовірною.

Деякі вчені розглядають такі невеликі осередки існування партеногенетичних особин як природні лабораторії, в яких формуються особини з високо адаптованими генотиповими комбінаціями, які клонові форми в

подальшому передають потомству (Haag, Ebert, 2004). Це дозволяє апоміктичним особинам мати перевагу над афміктичними батьківськими видами протягом багатьох поколінь (Грант, 1983; Vandel, 1928; Stebbins, 1950; Cuellar, 1977, 1987; Bierzychudek 1985; Kearney, 2005; Vrijenhoek, Parker, 2009; Hörandl, 2009).

Другий фактор – це висока пристосованість поліплоїдних апоміктичних особин (облігатних партеногенетів) до викликів середовища за рахунок високого рівня гетерозиготності, який ніколи не досягається як афміктичними організмами, так і у випадку факультативного партеногенезу, що викликається фізіологічними обставинами (Kamil et al., 2021). Гібридні поліплоїди об'єднують в собі геноми батьківських видів, що відрізняються за набором алелів, а отже утворюють сталі гетерозиготні сполучення майже за кожним структурним геном. Вважається, що це призводить до гетерозисних ефектів, а також до пристосування у різноманітних умовах існування (Vrijenhoek, 1984). Також слід зазначити, що відсутність рекомбінації у партеногенетичних форм не призводить до зниження їх пристосованості (Kamil et al., 2021).

Ще одним фактором географічного партеногенезу вважається зняття впливу хижаків, паразитів та інфекцій у нових біокліматичних умовах. У зонах, несприятливих для проживання афміктичних батьківських видів, ймовірно відсутні видоспецифічні патогени, паразити та хижаки, що забезпечує успішне існування в цих місцях партеногенетичних видів. У зв'язку з цим часто експлуатується Гіпотеза Чорної королеви, згідно якої вид змушений постійно змінюватись на генетичному рівні для того, щоб протидіяти швидко еволюціонуючим різного роду патогенним та паразитичним організмам. Однак конкретні дослідження, що були здійснені на рослинних (Hartmann et al., 2017) та тваринних (Meirmans et al., 2006) об'єктах, не підтверджують її повну адекватність щодо ситуації географічного партеногенезу. Очевидно, у випадку з дощовими червами це не є дієвим фактором, а головним слід вважати попередні два фактори.

З точки зору застосування концепції географічного партеногенезу в ситуації видового комплексу *A. caliginosa* – *A. trapezoides* загальна картина полягає в тому, що два генетично близькі види, які в межах України заміщують один одного у широтному та довготному напрямках, мають широку зону інтерградації. При цьому амфіміктичний батьківський вид *A. caliginosa* чисельно домінує над гібридним апоміктичним видом *A. trapezoides* у північних та західних областях, поступаючись йому за чисельністю у південних та східних регіонах, які характеризуються більш сухим та континентальним кліматом. Загалом ситуація відповідає картині географічного партеногенезу.

Отже, очевидними механізмами, що забезпечують експансію партеногенетичного виду та його стійке існування в зонах з екстремальними умовами та низькою щільністю популяцій є висока плодючість та нормальна фертильність, а головною є здатність до освоєння нових місць проживання на рівні поодиноких мігрантів. Це дає можливість партеногенетичному виду стійко існувати в регіонально несприятливих умовах, швидко нарощувати чисельність, уникаючи інбридингу, а також в міру наростання щільності популяцій здійснювати експансії в потенційні місця існування.

Також варто зазначити, що ситуація географічного партеногенезу у випадку з дощовими червами чітко підтверджується і на рівні полівидових угруповань, згідно аналізу яких у південних та східних областях України відбувається збільшення числа партеногенетичних видів на фоні певного скорочення амфіміктичних.

Явище географічного партеногенезу цілком відповідає ситуації з партеногенетичними дощовими червами і зокрема цілком підходить до комплексу орних червів – диплоїдного *A. caliginosa* та триплоїдного *A. trapezoides*. Підставами для такого роду висновку слід вважати: зростання чисельності популяцій апоміктичного виду *A. trapezoides* в східних та південних регіонах України, що характеризуються посушливим та континентальним кліматом; підтвердженням цієї емпіричної обставини ГІС-моделюванням

екологічної ніші; схильність північних популяцій *A. trapezoides* до проживання в екстремальних умовах – у бідних піщаних ґрунтах

Висока експансивність партеногенетичного виду, його здатність розширювати ареал на рівні окремих особин і в такий спосіб збільшувати чисельність виду є головним фактором, що в остаточному рахунку забезпечує його біологічний прогрес. Такі фактори, як висока плодючість та гетерозисні ефекти також є важливими обставинами успіху *A. trapezoides*, однак мають більш другорядний характер.

9. 3. Облігатний партеногенез як еволюційний виклик амфіміксису

Причина переходу від облігатного апоміксису (безстатевої форми розмноження) до облігатного амфіміксису, насамперед в двостатевій формі, є невирішеним питанням сучасної біології. Пояснення цього еволюційного феномена давалося різними авторами (Williams, 1975; Maynard Smith, 1978; Stearns, 1987; Barton, Charlesworth, 1998; Gandon, Otto, 2007 Otto, 2009) і, як правило, було акцентовано на двох обставинах: мейозі та рекомбінації.

Необхідність мейозу обґрунтовується важливістю механізму кросинговера, який дозволяє позбавлятися від мутацій, що постійно накопичуються (Levitis et al., 2017). Рекомбінації надають можливість зібрати в диплоїдному геномі вдалі алельні поєднання, а також сформувати максимальну генотипову різноманітність у межах однієї популяції, що дозволяє їй відповідати на різні виклики навколишнього середовища, а також підвищує ефективність природного добору. Тим не менш, у цій ситуації без пояснення залишається феномен виняткового переходу високоорганізованих груп царства тварин до облігатної двостатевості. Адже на перший погляд кращим було б зберігати здатність до апоміксису та гермафродитний амфіміксис, як це має місце у царстві рослин (Грант, 1983).

Відмінності в організації генетичного різноманіття популяцій амфіміктичних і апоміктичних видів дають змогу обговорити причини панування амфіміксису у високоорганізованих тварин. Вважається, що

виникаючі внаслідок рекомбінацій вдалі генотипові сполучення дозволяють організмам надати швидкі і ефективні відповіді на дії несприятливих чинників, серед яких, зокрема, еволюційні зміни патогенних одноклітинних організмів, темпи еволюції яких є вищими за темпи еволюції їх хазяїв. Однак у інтерпретаціях, заснованих на генетичному переважанні амфіміксиса над апоміксисом, є слабе місце. Вважається що генетичне різноманіття організмів, що розмножуються клоново, дуже обмежене, адже при апоміксисі утворюється генетично ідентичне потомство і відповідно однорідні поселення, але, як доводить ціла низка досліджень, це зовсім не так. Аналіз генетичної структури клонових видів, зокрема дощових червів, свідчить про їх величезне генотипове різноманіття (Mezhzherin et al., 2017), що, ймовірно, викликано зняттям мейотичних обмежень на мутаційний процес. В результаті у партеногенетичних видів, в тому числі і дощових червів, нормою є поліклоновість (Mezhzherin et al., 2017), яка буває настільки значною, що її часто трактують як еволюційну гіперваріабельність, яка проявляється на рівні окремих особин або в ситуації величезної кількості клонових біотипів впродовж ареалу (Cywinska, Hebert 2002).

Саме така ситуація, очевидно, спостерігається і з партеногенетичними дощовими червами у даному дослідженні. Амфіміктичний вид *A. caliginosa* реалізує переваги рекомбінації та індивідуального генетичного різноманіття всередині популяцій, при відносній однотипності популяцій на великому просторі. Тоді як генетична різноманітність партеногенетичного виду *A. trapezoides* має груповий характер і реалізується у вигляді поліклонових поселень впродовж ареалу. Реалізація тієї чи іншої стратегії робить види дощових червів у остаточному рахунку однаково пристосованими. Як один, так і інший види проявляють однаковий рівень біологічного прогресу: мають величезні космополітні ареали і високу щільність поселень. Це дозволяє зробити висновок, що мейотична рекомбінація не є ключовою причиною еволюційного прогресу амфіміктів і відповідно причинами переходу до амфіміктичного і зокрема двостатевого способу розмноження можуть бути зовсім інші обставини.

Таким чином, порівняльне дослідження таких ключових факторів як плодючість, масштаби географічного поширення, структура популяцій, проведене на двох видах дощових черв'їв, підтверджує відоме положення, що відмова від амфіміксису та рекомбінацій не тільки не пригнічує життєдіяльність, але й надає організмам з клоновою формою (Dawson, 1995, Schon et al., 2009) значну кількість переваг. В результаті гібридні партеногенетичні види плідні, мають високий рівень гетерозиготності і надзвичайно широкі ареали, здатні утворювати популяції за умов, малоприсаєднаних для батьківських видів. Звідси виникає критичне сприйняття усталених концепцій, які пояснюють перехід у високоорганізованих представників царства тварин до облігатного амфіміксису і виключення апоміксису як норми лише на рівні суто адаптивних чинників. Можна припустити, що амфіміксис та бісексуальність – це наслідок еволюційної спеціалізації, яка не має прямого пристосувального сенсу. Це свідчить про те, що відмова амфіміксису в ситуації облігатного гібридного партеногенезу негативно не позначається на пристосованості, а навпаки призводить до біологічного прогресу, збільшення чисельності та щільності популяцій, розширення ареалу і в ряді випадків до підвищення продуктивності.

ВИСНОВКИ

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

2. Угруповання орних черв'їв 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

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Астауров Б. Л. Партеногенез и полиплоидия в эволюции животных. Б. Л. Астауров. Природа. 1971. № 6. С. 20–28.
1. Боркин Л. Я. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных. Л. Я. Боркин, И. С. Даревский. Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41, №4. С. 485–505.
2. Булатова Н. Ш. О постоянстве хромосомного набора у полиплоидных дождевых червей (на примере *Eisenia nordenskioldi*). Н. Ш. Булатова, А. Г. Викторов, Т. С. Перель. Генетика. 1987. Т. 23, №3. С. 571–574.
3. Булатова Н. Ш. Экологическая неоднородность полиплоидных видов дождевых червей (*Oligochaeta, Lumbricidae*) на примере *Eisenia nordenskioldi* (Eisen). Н. Ш. Булатова, А. Г. Викторов, Т. С. Перель. Докл. АН СССР. 1984. Т. 278, №4. С. 1020–1021.
4. Бусленко Л. В. Люмбрициди (*Oligochaeta: Lumbricidae*) як структурний елемент біогеоценозів Волинського Полісся: автореф. дис. канд. биол. наук: спец. 03.00.16. Л. В. Бусленко. Дніпропетровськ. 2005. 20 с.
5. Бусленко Л.В., Щепна Л.В. Дощові черви (*Lumbricidae*) агробіоценозів Волинського Полісся. Природа Західного Полісся та прилеглих територій. 2011. С. 134–137.
6. Бусленко Л.В., Щепна Л.В. Структура комплексу черв'яків родини *Lumbricidae* сірих лісових ґрунтів Волинської височини. Науковий вісник Східноєвропейського університету імені Лесі Українки. 2015. № 2. С. 82–87.
7. Васильев В. П. Эволюционная кариология рыб. В. П. Васильев. М.: Наука. 1985. 300 с.
8. Викторов А. Г. Проблема таксономического статуса членов полиплоидных серий у дождевых червей (*Oligochaeta, Lumbricidae*). А. Г. Викторов. Кариосистематика беспозвоночных животных. М.: Б. 1996. С. 14–16.

9. Викторов А. Г. Разнообразие полиплоидных рас в семействе дождевых червей Lumbricidae. А. Г. Викторов. Успехи современной биологии. 1993. Т. 113. Вып. 3. С. 304–312.
10. Викторов А. Г. Географический партеногенез у островных насекомых. Природа. 2006. № 9. С. 82—83
11. Власенко Р. П., Гарбар А. В., Межжерин С.В. Клональная структура, кариологический и морфологический анализ изолированного поселения гипервариабельного вида дождевых червей *Aporrectodea rosea* (Oligochaeta: Lumbricidae). Р. П. Власенко, А. В. Гарбар, С. В. Межжерин. Науковий вісник Ужгородського університету: Біологія. 2007. Вип. 21. С. 187–191.
12. Власенко Р. П. Клональная структура, кариологический и морфологический анализ изолированного поселения гипервариабельного вида дождевых червей *Aporrectodea rosea* (Oligochaeta : Lumbricidae). Власенко Р. П., Гарбар А. В., Межжерин С. В. Науковий вісник Ужгородського університету. 2007. Вип. 21. С. 187–191.
13. Власенко Р. П. Систематика дощових червів роду *Aporrectodea* (Oligochaeta, Lumbricidae) фауни України: біохіміко–генетичний, кариологічний та морфологічний підходи: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.08 «Зоологія». Р. П. Власенко. К. 2008. 24 с.
14. Власенко Р.П. Систематика дощових червів роду *Aporrectodea* (Oligochaeta, Lumbricidae) фауни України: біохіміко–генетичний, кариологічний та морфологічний підходи. Автореф. канд. біол. наук. Київ. 2008b. 25 с.
15. Всеволодова–Перель Т. С. Распространение дождевых червей на севере Палеарктики (в пределах СССР). Т. С. Всеволодова–Перель. Биология почв Северной Европы. М.: Наука. 1988. С. 84–103.
16. Всеволодова–Перель Т. С. Дождевые черви фауны России: Кадастр и определитель. Т. С. Всеволодова–Перель; [отв. ред. Чернова Н. М.]. Москва: Наука. 1997. 101 с.
17. Всеволодова–Перель Т. С. Полиплоидные расы дождевых червей (Lumbricidae, Oligochaeta), распространенные в пределах Восточно–

- Европейской равнины и в Сибири. Т. С. Всеволодова–Перель, Н. Ш. Булатова. Известия РАН. Серия биологическая. 2008. № 4. С. 448–452.
18. Гарбар А. В., Власенко Р. П., Межжерин С. В. Сравнительный морфологический анализ диплоидного *Aporrectodea caliginosa* и триплоидного *A. trapezoides* видов комплекса дождевых червей (*Oligochaeta* : *Lumbricidae*) на территории Украины. Вестник зоологии. 2007. Т.41. №5. С.39–48.
 19. Гарбар О. В. Хромосомный гетероморфизм *Octolasion lacteum* (Oerley, 1885) (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) как результат гибридизации. О. В. Гарбар, І. П. Онищук. Доповіді Національної Академії наук України. 2007. № 9. С. 136–140.
 20. Гарбар О. В. Гібридизаційні явища та їх еволюційне значення на прикладі дощових черв'яків та легеневи́х молюсків: автореф. дис. докт. біол. наук: спец. 03.00.08. О. В. Гарбар. К. 2012. 50 с.
 21. Гершензон С. М. Основы современной генетики. С. М. Гершензон. К.: Наук. думка. 1983. 558 с.
 22. Гиляров М. С. Соотношение численности разных групп беспозвоночных–сапрофагов как показатель различий лесных буроземов и серых лесных почв. М. С. Гиляров, Т. С. Перель. Доклады АН СССР. 1970. Т. 192. № 2. С. 438–441.
 23. Гиляров М.С. Экологическое значение партеногенеза. М.С. Гиляров. Успехи современной биологии. 1982. Т. 93. № 2. С. 10–22,
 24. Грант В. Эволюция организмов. В. Грант М.: Мир. 1980. 408 с.
 25. Грант В. Видообразование у растений. В. Грант. М.: Мир. 1984. 528 с.
 26. Графодатский А. С. Хромосомные наборы двух форм *Eisenia nordenskioldi* (Eisen)(*Oligochaeta*, *Lumbricidae*). Графодатский А. С., Перель Т. С., Раджебли С. И. Докл. АН СССР. 1982. Т. 262. № 6. С. 1514–1516.
 27. Гребельный С. Д. Много ли на свете клональных видов. Ч. 1: Отличие клональных форм от обычных двуполых видов. С. Д. Гребельный. Журнал зоологии беспозвоночных. 2005. Том 2. №1. С. 79–102.

28. Гребельный С. Д. Клонирование в природе: Роль остановки генетической рекомбинации в формировании фауны и флоры. С. Д. Гребельный. СПб.: Зоологический ин-т РАН. 2008. 288 с.
29. Даревский И. С. Скальные ящерицы Кавказа: Систематика, экология, филогения полиморфной группы кавказских скальных ящериц подрода *Archaeolacerta*. Санкт-Петербург: Наука. 1967. С. 1–235.
30. Даревский И. С. Видообразование путем гибридизации у животных. Методы исследования в экологии и этологии. И. С. Даревский [под ред. Л.Ю. Зыкова и Е.Н. Панова]. Сб. науч. трудов. Пущино. 1986. С. 34–75.
31. Жуков О. В. Дождевые черви как компонент биогеоценоза и их роль в зооиндикации. О. В. Жуков. Грунтознавство. 2004. Т. 5. № 1–2. С. 44–57.
32. Жуков О. В., Пахомов О. Є., Кунах О. М. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Дошові черв'яки (*Lumbricidae*): моногр. За заг. ред. проф. О. Є. Пахомова. Д.: Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту. 2007. 371 с.
33. Іванців В. В. Структурно-функціональна (консортивна) організація комплексів ґрунтових олігохет у біогеоценозах західного регіону України: автореф. дис. доктора біол. наук: спец. 03.00.08. В. В. Іванців. Дніпропетровськ. 2007. 40 с.
34. Іванців В.В., Бусленко Л.В., Сидорчук П. С. Комплекси дошових черв'яків агробіоценозів Кременецького кряжу. Науковий вісник Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки. Біологічні науки. 2015. № 2. С. 56–61.
35. Іванців В. В., Бусленко Л. В., Сидорчук П. С. Дошові черв'яки (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) гідроморфних ґрунтів Кременецьких гір і Вороняків. Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Сер. Біологія. 2016. № 1. С. 73–80.
36. Коцюба И. Ю. Кариотипы дождевых червей рода *Aporrectodea* (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) фауны Украины. И. Ю. Коцюба, Р. П. Власенко, А. В. Гарбар. Вестник зоологии. 2010а. Т. 44. №5. С. 387–392.

37. Коцюба И. Ю. Кариотип *Dendrodrilus rubidus* f. *tenuis* (Eisen, 1874) фауны Украины. И. Ю. Коцюба, А. В. Гарбар, С. В. Межжерин. Наук. вісник Ужгородського ун-ту. Серія Біологія. 2010б. Випуск 29. С. 187–189.
38. Коцюба И. Ю. Плоидность и клоновая структура популяций партеногенетического вида *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826) (Lumbricidae) в пределах Украины. И. Ю. Коцюба, С. В. Межжерин, А. В. Гарбар. Природничий альманах. Біологічні науки. 2010в. вип. 14. С. 110–118.
39. Коцюба И. Ю. Структура популяцій масових диплоїдних і поліплоїдних партеногенетичних дощових черв'їв (*Oligochaeta*, Lumbricidae) в межах України. Автореф. канд. біол. наук. Київ. 2011. 20 с.
40. Лейрих А.Н. Холодоустойчивость почвообитающих беспозвоночных животных на Северо–Востоке Азии: автореф. дис.д–ра биол.наук. СПб. 2012. 32с.
41. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. Э.Майр. М.: Мир. 1968. 597 с.
42. Межжерин С. В. Чудакова Т. Ю. Клональная структура популяций щиповки обыкновенной *Cobitis taenia* (Cypriniformes: Cobitidae) бассейна Среднего Днепра. Генетика. 2002. Т. 38. №1. С. 86–92.
43. Межжерин С. В., Кокодий С. В. О полифилитичности европейского триплоидного карася *Carassius gibelio*. Доповіді НАНУ. 2006. №7. С. 169–174.
44. Межжерин С.В., Власенко Р. П., Гарбар А. В. Анализ клонового разнообразия двух видов апомиктических дождевых червей (Lumbricidae: Annelida) и проблемы изменчивости мелких и крупных организмов. Доповіді НАНУ. 2007. № 8. С. 151–156.
45. Межжерин С. В., Власенко Р. П., Гарбар А. В. Особенности генетической структуры комплекса дождевых червей Annelida (*superspecies*) *caliginosa* (Oligochaeta: Lumbricidae) на территории Украины. Цитология и генетика. 2008а. Т. 42. № 4. С. 50–57.

46. Межжерин С. В., Гарбар А. В., Онищук И. П. Клоновое разнообразие партеногенетических видов дождевых червей в фауне Украины. Вісник українського товариства генетиків і селекціонерів. 2008б. Т. 6. №. 1. С. 88–92.
47. Межжерин С.В., Гарбар А.В., Онищук И.П., Коцюба И.Ю., Власенко Р.П., Жалай Е.И. Генетическая структура диплоидно–полиплоидных комплексов дождевых червей (*Oligochaeta: Lumbricidae*) фауны Украины. Факторы экспериментальной эволюции организмов. Киев: Логос. 2009. С. 16–20.
48. Межжерин С. В., Онищук И.П., Гарбар А.В., Жалай Е.И. Криптические биотипы дождевого червя, *Ostiasium lacteum* (*Oligochaeta, Lumbricidae*), в Украине. Вестник зоологии. 2010 а. Т.44. № 3. С. 195–207.
49. Межжерин С. В., Коцюба И. Ю., Жалай Е. И., Гарбар А. Генетическая структура популяций партеногенетического дождевого червя *Eiseniella tetraedra* (Savigny, 1826) в естественной и урбанизированной среде обитания. Науковий вісник Ужгородського університету. 2010 б. Вип. 28. С. 135–138.
50. Межжерин С.В., Гарбар А.В., Власенко Р.П., Онищук И.П., Коцюба И.Ю., Жалай Е.И. Эволюционный парадокс партеногенетических дождевых червей. Киев: Наукова Думка. 2018. 232 с.
51. Мэйнард Смит Дж.. Эволюция полового размножения М.: Мир. 1981. 268 с.
52. Перель Т. С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. Т. С. Перель. М.: Наука. 1979. 272 с.
53. Перель Т. С. Географические особенности размножения дождевых червей сем. *Lumbricidae*. Т. С. Перель. Журнал общей биологии. 1982. Т.43. № 5. С. 649–658.
54. Перель Т. С. Полиморфизм *Eisenia nordenskioldi* (Eisen). Т. С. Перель, А. С. Графодатский. Докл. АН СССР. 1983. Т. 269. №4. С. 1019–1021.

55. Попов В. В. Дощові черви (Oligochaeta, Lumbricidae) Лівобережної України: фауна, таксономія, екологія: автореф. дис. канд. биол. наук: спец. 03.00.08. В. В. Попов. Київ. 2008. 24 с.
56. Титар В. М. Аналіз ареалів видів: підхід, заснований на моделюванні екологічної ніші. Вестник зоологии. Отдельный выпуск. 2011. №25. 93 с.
57. Черфас Н.В. Гиногенез рыб. Глава 7. В.С. Кирпичников. Генетика и селекция рыб. Ленинград. Наука. 1987. С. 309–335.
58. Abbotti R., Albado D., Ansell S. et al. Hybridization and speciation. *Journal of Evolutionary Biology*. 2013. Vol. 26. Is.2. P. 229–246.
59. Altukhov, Yu. P. Population genetics: diversity and stability. Harwood Acad. Publ., London. 1990.
60. Andersen, N. C. Investigations of the ecology of earthworms (Lumbricidae) in arable soils. *Tidskrift for Planteavlens Specialserie. Beretning nr. Copenhagen*. 1871. 200 p.
61. Anderson E. Stebbins G L Hybridization as an evolutionary stimulus. *Evolution*. 1954. № 8. P. 378–388.
62. Arnold M. L. Natural hybridization as evolutionary process. M. L. Arnold. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1992. Vol. 23. P. 237–261.
63. Arnold M. L. Natural hybridization and evolution. Arnold M. L. New York, Oxford: Oxford Univ. Press. 1997. 215 p.
64. Asker S. E., Jerling L., Raton B. Apomixis in plants. London: CRC Press. 1992. p. 298
65. Avise J C, Felley I. Population structure of freshwater fishes I. Genetic variation of bluegill (*Lepomis macrochirus*) population in manmade reservoirs. *Evolution*. 1979. 33(1). P.15–26.
66. Avise, J. C. Clonality. The Genetics, Ecology, and Evolution of Sexual Abstinence in Vertebrate Animals. Oxford University Press, New York. 2008. P. 1–250.
67. Baker HG. Support for Baker's Law—as a rule. *Evolution*. 1967. 21. P. 853–856.

68. Baldo L., Ferraguti M. Mixed reproductive strategy in *Tubifex tubifex* (Oligochaeta, Tubificidae). *Journal of Experimental Zoology*. 2005. Part A: 303A. 2. P. 168–177.
69. Barton NH, Charlesworth B. Why sex and recombination. *Science*. 1998. 281. P. 1986–1990.
70. Barton N. H. The role of hybridization in evolution. N. H. Barton. *Molecular Ecology*. 2001. Vol. 10. P. 551–568.
71. Beaton M.J. Geographical parthenogenesis and polyploidy in *Daphnia pulex*. M. J. Beaton, P. D. Hebert. *The American Naturalist*. 1988. Vol. 132. P. 837–845.
72. Bell G. *Sexual reproduction: the masterpiece of nature. The evolution and genetics of sexuality*. University of California Press. Berkeley. 1982. 636 p.
73. Benkeboom L. W., Vrijenhoek R. C. Evolutionary genetics and ecology of sperm-dependent parthenogenesis. *Journal of Evolutionary Biology*. 1998. P. 755–782.
74. Bierzychudek P. Patterns in plant parthenogenesis. P. Bierzychudek. *Experientia*. 1985. Vol. 41. P. 1255–1264.
75. Birky C.W. Speciation and selection without sex. C.W. Birky, C. Wolf, H. Maughan [et al.]. *Hydrobiologia*. 2005. Vol. 546. P. 29–45.
76. Bode S.N.S. Exceptional cryptic diversity and multiple origins of parthenogenesis in a freshwater ostracod. S.N.S. Bode, S. Adolfsson, D. K. Lamatsch [et al.]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2010. Vol. 54. Is 2. P. 542–552.
77. Bogart J. P. Genome constitution and reproductive biology of hybrid salamanders, genus *Ambystoma*, on Kelleys Island in Lake Erie. J. P. Bogart, L. A. Lowcock, C. W. Zeyl [et al.]. *Canadian Journal of Zoology*. 1987. Vol. 65. № 9. P. 2188–2201.
78. Bogart, J. Unisexual salamanders in the genus *Ambystoma*. *Herpetologica*. 2019. 75 (4). P. 259–267.
79. Boström, U. Growth and cocoon production by the earthworm *Aporrectodea caliginosa* in soil mixed with various plant materials. *Pedobiologia*. 1988. 32. P. 77–80.

80. Carlson C.J. embarcadero: Species distribution modelling with Bayesian additive regression trees in R. *Methods Ecol Evol.* 2020. 11. No 7. P. 850—858.
81. Casellato S. Caryology of the Lumbricidae. S. Casellato, R. Rodinghiero. *Caryologia.* 1972. V.25. P. 513 – 538.
82. Casellato S. On polyploidy in oligochaetes with particular reference to lumbricids. S. Casellato. *Prac. Int. Sump. Earthworms.* Modena: Mucchi. Italy. 1987. P. 75–87.
83. Cavali–Sforza L.L., Bodmer W.F. The genetics of human populations. Freeman, San Francisco. 1971. p 265.
84. Christensen B. Long–term inozyme variation in parthenogenetic poliploid forms of *Lumbricillus lineatus* (Enchytraeidae, Oligochaeta) in recently established environments. B. Christensen, J. Jernes, U. Derg. *Hereditas.* 1978. Vol. 88. P. 65–73.
85. Coboli S. M. Allozyme variation and divergence between diploid and triploid populations of *Allobophora caliginosa* (Lumbricidae: Oligochaeta). S. M. Coboli, E.de Matthaeus, P. Omodeo [et al.]. *On earthworms* A.M. Bomvicini Pagliari, P. Omodeo (eds.): Selected Symposia and Monographs. Modena: Mucchi. 1987. P. 53–74.
86. Cole, C.J. Evolution of parthenogenetic species of reptiles. *Intersexuality in the Animal Kingdom.* 1975. P. 340–355.
87. Collares–Pereira, M. J., Coelho, M. M. Reconfirming the hybrid origin and generic status of the Iberian cyprinid complex *Squalius alburnoides*. 2010. *Journal of Fish Biology* 76 (3). P. 707–715.
88. Comai L. Advantages and disadvantages of polyploidy. L. Comai. *Nature Reviews Genetics.* 2005. №6. P. 836–846.
89. Comber S. C. L. Polyploidy in fishes: patterns and processes. S. C. L. Comber, C Smith. *Biological Journal of the Linnean Society.* 2004. Vol. 82. P. 431–442.
90. Crespo–Lopez M. E. Genetic structure of the diploid–polyploid fish *Squalius alburnoides* in southern Iberian basins Tejo and Guadiana, based on microsatellites. M. E. Crespo–Lopez, I. Pala, T. L. Duarte [et al]. *Journal of Fish*

- Biology. 2007. Vol. 71. P. 423–436.
91. Crow J. F., Kimura M. Evolution in sexual and asexual populations. *The American Naturalist*. 1965. Vol. 99. No. 909. P. 439–450.
 92. Crummett , L. T., Wayne , M. L. Comparing fecundity in parthenogenetic versus sexual populations of the freshwater snail *Campeloma limum*: is there a two–fold cost of sex? *Invertebrate Biology*. 2009. 128 (1). P. 1–8.
 93. Cuellar O. The origin of partenogenetic in vertebrates: the cytogenetic factors. O. Cuellar. *The American Naturalist*. 1974. Vol. 108. P. 625–648.
 94. Cuellar O. Animal parthenogenesis. O. Cuellar. *Science*. 1977. Vol. 197. P. 837–843.
 95. Cuellar O. Biogeography of parthenogenetic animals. O. Cuellar. *Biogeographica*. 1994. Vol. 70. P. 1–13.
 96. Cywinska A. Origins of clonal diversity in the hypervariable asexual ostracod *Cypridopsis vidua*. A. Cywinska, P. Hebert. *Journal of Evolutionary Biology*. 2002. Vol. 15. P. 134–145.
 97. Darevsky I. S. Parthenogenesis in Reptiles. I. S. Darevsky, L. A. Kupriyanova, T. Uzzell. *Biology of the Reptilia*. 1985. Vol.15. P.411–526.
 98. Dawley R. M., Bogart J. P. Evolution and ecology of unisexual vertebrates. Dawley R. M., Bogart J. P. [et all]. *Bulletin 466*. N.Y. State Museum, Albany. 1989. 302 p.
 99. Diaz Cosin DJ., Novo M., Femandy R. Reproduction of earthworms: sexual selection and parthenogenesis. In: A. Caraca (ed) *Biology of earthworms*. Springer. Heidelberg. 2011. vol 24. P. 69–86.
 100. Dufresne F. Hybridization and origin of polyploidy. F. Dufresne, P. D. N. Hebert. *Proceedings of the Royal Society of London, Ser. B*. 1994. Vol. 258. P. 141–146.
 101. Dutrillaux B., Pluot–Sigwalt D. and Dutrillaux A.M. Unbalanced sex ratio and triploidy in the genus *Cyclocephala* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Dynastidae) in the Lesser Antilles: an example of parthenogenesis on islands? *European Journal of Entomology*. 2014. 111.3. P. 313–319.

102. Dybas H. S. Evidence for parthenogenesis in the featherwing beetles, with a taxonomic review of a new genus and eight new species (Coleoptera: Ptiliidae). *Fieldiana. Zoology*. 1966. v. 51. no. 2.
103. Dybdahl M. F. Diverse, endemic and polyphyletic clones in mixed populations of a freshwater snail (*Potamopyrgus antipodarum*). M. F. Dybdahl, C. M. Lively. *Journal of Evolutionary Biology*. 1995. Vol. 8. P. 385–398.
104. Eanes W.F., Koehn R.K. An analysis of genetic structure in the monarch butterfly, *Danaus plexippus* L. *Evolution*. 1978. 32(4). P. 784–797.
105. Epp G. Clonal variation in the survival and reproduction of *Daphnia pulicaria* under low–food stress. G. Epp. *Freshwater Biology*. 1996. Vol. 35, №1. P. 1–10.
106. Fernandes M.L., Zacaro A.A., Serrão J.E. First report of a parthenogenetic Grylloidea and new genus of Neoacolini (Insecta: Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae: Phalangopsinae). *Zootaxa*. 2015. 19. 4032(4): P. 407–16.
107. Flot J.F., Hespeels B., Li X. et al. Genomic evidence for ameiotic evolution in the bdelloid rotifer *Adineta vaga*. *Nature*. 2013. 500 (7463). P. 453–457.
108. Gandon S., Otto S.P. The evolution of sex and recombination in response to abiotic or coevolutionary fluctuations in epistasis. *Genetics*. 2007. 175(4). P. 1835–1853.
109. Garbar A. V. Karyotypes of three species of the genus *Aporrectodea* (Oligochaeta, Lumbricidae) of Ukrainian fauna. A. V. Garbar, R. P. Vlasenko. *Comparative Cytogenetics*. 2007. Vol.1. №1. P. 59–62.
110. Garbar A.V., Onyschuk I.P., Mezhzherin S.V. Polyploid races, genetic structure and morphological features of the earthworm *Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884) (Oligochaeta: Lumbricidae) in the Ukraine. *Comparative Cytogenetics*. 2009. Vol. 3. No. 2. P. 131–141.
111. Gerber N. Cyclical parthenogenesis and the evolution of sex: the causes and consequences of facultative sex. Diss Dr. sc. nat. Zürich. 2018. 157 p.
112. Ghiselli F. The *Leptynia hispanica* species complex (Insecta, Phasmida): polyploidy, parthenogenesis, hybridization and more. F. Ghiselli, L. Milani, V. Scali [et al.]. *Molecular Ecology*. 2007. Vol. 16. P. 4256–4268.

113. Goddard K. A. Confirmation of gynogenesis in *Phoxinus eos-neogaetus* (Piscec; Cyprinidae). K. A. Goddard, O. Megwinoff, L. L. Wessner [et al.]. *Heredity*. 1998. Vol. 89. P. 151 – 157.
114. Gomez A. Sex, parthenogenesis and genetic structure of rotifers: microsatellite analysis of contemporary and resting egg bank populations. A. Gomez, G. R. Carvalho. *Molecular Ecology*. 2000. Vol. 9. N2. P. 203–214.
115. Haag, C. R., Ebert, D. A new hypothesis to explain geographic parthenogenesis. *Ann. Zool. Fennici*. 2004. 41. P. 539–544.
116. Hagimori T, Abe Y, Date S, Miura K. The first finding of a *Rickettsia* bacterium associated with parthenogenesis induction among insects. *Curr. Microbiol*. 2006. 52. P. 97–101.
117. Harris H. Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. H. Harris, D. A. Hopkinson. Amsterdam: North-Holland. 1976. 257 p.
118. Hartmann M., Štefánek M., Zdvorák P., Heřman P., Chrtek J., Mráz P. The Red Queen hypothesis and geographical parthenogenesis in the alpine hawkweed *Hieracium alpinum* (Asteraceae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 2017. V.122. Is. 4. P. 681–696.
119. Hebert P. D. N. Obligate Asexuality in *Daphnia*. *The American Naturalist*. 1981. 117. 5. P. 784–789
120. Hebert P. D. Genotypic characteristics of cyclic parthenogens and their obligately asexual derivatives *Experientia*. 1987. 55. P. 175–195.
121. Heethoff M., Norton R. A., Scheu S., Maraun M. Parthenogenesis in oribatid mites (Acari, Oribatida): Evolution Without Sex. *Lost Sex*. 2009. P. 241–257
122. Hendrix P. E. Pandora's box contained bait: the global problem of introduced earthworms. P. E. Hendrix, M. A. Callahan, J. M. Drake [et al.]. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2008. Vol. 39. P. 593–613.
123. Hongell K. Chromosomal status of the partenogenetic earthworm *Dendrobaena oceaedra* (Sav.) (Oligochaeta: Lumbricidae) in southern Finland. K. Hongell, J. Terhivuo. *Hereditas*. 1989. Vol. 10. P. 179–182.

124. Hörandl E. The complex causality of geographical parthenogenesis. *New phytologist*. 2006. V. 171. Is. 3. P. 525–538.
125. Hubbs C.L., Hubbs L.C. Apparent parthenogenesis in nature in a form of fish of hybrid origin. C. L. Hubbs, L. C. Hubbs. *Science*. 1932. Vol. 76. № 1983. P. 628–630.
126. Hubbs, C., Schlupp, I. Juvenile survival in a unisexual/sexual complex of mollies. *Environ. Biol. Fish.* 2008. 83. P. 327–333.
127. Hughes R.N. *A functional biology of clonal animals*. L.N.Y. Chapman and Hall. 1989. 331 p.
128. Jaenike J., Selander R.K. Evolution and ecology of parthenogenesis in earthworms. *American Zoologist*. 1979. 19(3). P. 729–737.
129. Jaenike J. Clonal niche structure in parthenogenetic earthworm *Octolasion tyrtaeum*. J. Jaenike, E. D. Parker, R. K. Selander. *The American Naturalist*. 1980. Vol. 116. P. 196–205.
130. Jaenike J. On the evolution of clonal diversity in parthenogenetic earthworms. Jaenike J., Ausubel S., Grimaldi D. A. *Pedobiologia*. 1982. Vol. 23. № 4. P. 304–309.
131. Jaenike J. On the coexistence of ecologically similar clones of parthenogenetic earthworms. J. Jaenike, E. D. Parker, R. K. Selander. *Oikos*. 1985. Vol. 44. P. 512–514.
132. Jensen L. H. Genetic diversity and the phylogeography of parthenogenesis: comparing bisexual and thelytokous populations of *Nemasoma varicorne* (Diplopoda: Nemasomatidae) in Denmark. L. H. Jensen, H. Enghoff, J. Frydenberg [et al.]. *Hereditas*. 2002. Vol. 136. P. 184–194.
133. Johnson S. G. Clonal diversity and polyphyletic origins of hybrid and spontaneous parthenogenetic *Campeloma* (Gastropoda: Viviparidae) from the south–eastern United States. S. G. Johnson, W. R. Leefe. *Journal of Evolutionary Biology*. 1999. Vol. 12. P. 1056–1068.
134. Jokela J., Lively C. M., Dybdahl M. F., Fox J. A. Evidence for a cost of sex in the freshwater snail *Potamopyrgus antipodarum*. *Ecology*. 1997. 78. P. 452–460.

135. Jokela J., Lively C.M., Dybdahl M.F., Fox J.A. Genetic variation in sexual and clonal lineages of a freshwater snail. *Biol. J. Linn. Soc.* 2003. 79. P. 165–181.
136. Kajtoch Ł., Lachowska–Cierlik D., Mazur M. Genetic diversity of the xerothermic weevils *Polydrusus inustus* and *Centricnemus leucogrammus* (Coleoptera: Curculionidae) in Central Europe. *European Journal of Entomology*. 2009. 106 (3). P. 325–334.
137. Kamil S.J., Bast J., Nowell R. W., Ranallo–Benavidez R., Robinson–Rechavi M., Schwander T. Genomic features of parthenogenetic animals. *Journal of Heredity*. 2021. 112 (1). P. 19–33.
138. Kashmenskaya M. N. Karyotype analysis of five species of earthworms (Oligochaeta: Lubricidae). M. N. Kashmenskaya, A. V. Polyakov. *Comparative Cytogenetics*. 2008. Vol. 2, № 2. P. 121–125.
139. Kearney M. Morphological and physiological correlates of hybrid parthenogenesis. M. Kearney, R. Shine. *The American Naturalist*. 2004. Vol. 164. P. 803–813.
140. Kearney M. Hybridization, glaciation and geographical parthenogenesis. M. Kearney. *Trends in Ecology & Evolution*. 2005. Vol. 20. P. 495–502.
141. Kearney, M., Shine, R. Lower fecundity in parthenogenetic geckos than sexual relatives in the Australian arid zone. *J. Evol. Biol.* 2005. 18 (3). P. 609–618.
142. Kearney M. Waves of parthenogenesis in the desert: evidence for the parallel loss of sex in a grasshopper and a gecko from Australia. M. Kearney, M. J. Blacket, J. L. Strasburg [et al.]. *Molecular Ecology*. 2006. Vol. 15. P. 1743–1748.
143. Kellar, Glesener, R.R. and Tilman, D. Sexuality and the Components of Environmental Uncertainty: Clues from Geographic Parthenogenesis in Terrestrial Animals. *The American Naturalist*. 1978. 112. P. 659–673.
144. Kobayashi K., Koyanagi R., Matsumoto M., Cabrera J.P., Hoshi M. Switching from asexual to sexual reproduction in the planarian *Dugesia ryukyuensis*: Bioassay system and basic description of sexualizing process. *Zool Sci*. 1999. 16. P. 291–298.

145. Kokodiy, S. V. Breeding potential of adventitious species of *Carassius auratus* and *Carassius gibelio* (Cypriniformes, Cyprinidae) in water bodies of Ukraine. *Vestnik Zoologii*. 2016. 50 (5). P. 424–428.
146. Kriticos, D. J., Webber, B. L., Leriche, A., Ota, N., Macadam, I., Bathols, J., Scott, J. K. CliMond: global high-resolution historical and future scenario climate surfaces for bioclimatic modelling. *Methods Ecol. Evol.* 2012. 3. No. 1. P. 53–64.
147. Lachowska. D., Rožek M., and Holecová M. New data on the cytology of parthenogenetic weevils (Coleoptera, Curculionidae). *Genetica*. 2008. 134. P. 235–242.
148. Law J. H. The evolution of geographic parthenogenesis in *Timema* walking-sticks. J. H. Law, B. J. Crespi. *Molecular Ecology*. 2002. 11. P. 1471–1489.
149. Lawrence J. F. Biology of the parthenogenetic fungus beetle *Cis fuscipes* Mellié (Coleoptera: Ciidae). *Breviora*. 1967. 258. P 1–14.
150. Levitis D. A., Zimmerman K., Pringle A. Is meiosis a fundamental cause of inviability among sexual and asexual plants and animals? *Proc Biol Sci*. 2017. 16. 284 p.
151. Liu C., Berry P., Dawson T., Pearson R. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*. 28. P. 385–393.
152. Lokki J. Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals. II. Diploid and triploid *Solenobia triquetrella* (Lepidoptera: Psychidae). J. Lokki, A. Saura, P. Launkinen. *Genetics*. 1975. Vol. 79. P. 513 – 525.
153. Lokki J. Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals. VI. Diploid and triploid *Polydrosus mollis* (Coleoptera: Curculionidae). J. Lokki, A. Saura, P. Launkinen. *Hereditas*. 1976. Vol. 82. P. 209 – 216.
154. Lokki J. Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals. VIII. Heterozygosity in relation to polyploidy. Lokki J. *Hereditas*. 1976. Vol. 83. P. 65–72.
155. Lokki J. Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals. XI. Genetic differentiation in parthenogenetic populations. J. Lokki, A. Saura. *Hereditas*. 1980. Vol. 92. P. 275–278.

156. Lowe, Christopher & Butt, Kevin. Culture techniques for soil dwelling earthworms: *Pedobiologia*. 2005. 49. P. 401–413.
157. Lundmark M. Asexuality alone does not explain the success of clonal forms in insects with geographical parthenogenesis. M. Lundmark, A. Saura. *Hereditas*. 2006. Vol. 113. P. 58–70.
158. Lynch M. Destabilizing hybridization, general-purpose genotypes and geographical parthenogenesis. *The Quarterly Review of Biology*. 1984. Vol. 59. P. 257–290.
159. Mallet J. Hybridization as an invasion of the genome. J. Mallet. *Trends in Ecology & Evolution*. 2005. Vol. 20. P. 229–237.
160. Mallet, J. Hybrid speciation. *Nature*. 2007. 446 (7133). P. 279–283.
161. Manríquez–Morán N. L., Méndez–de la Cruz F. R., Murphy R. W. Genetic variation and origin of parthenogenesis in the *Aspidoscelis cozumela* complex: evidence from mitochondrial genes. *Zoolog Sci*. 2014. 31(1). P. 14–9.
162. Maynard Smith J. *The evolution of sex*. Cambridge Univ. Press. 1978. 242 p.
163. Mayr E. Avifauna: Turnover on Islands. *Science*. 1965. 150(3703). P. 1587–1588.
164. Meirmans S., Skorpung A., Løyning M. K., Kirkendall L. R. On the track of the Red Queen: bark beetles, their nematodes, local climate and geographic parthenogenesis. *Journal of Evolutionary Biology*. 2006. 19(6). P. 1939–1947.
165. Mezhzherin, S. V., Saliy, T. V., Tsyba, A. A. Reproductive potentials of diplod and polyploid representatives of the genus *Cobitis* (Cypriniformes, Cobitidae). *Vestnik Zoologii*. 2017. 51 (1). P. 37–44.
166. Mezhzherin S.V., Kokodiy S.V., Pukhtaevitch P.P., Kulish V.A. Peculiarities of population structure and hybridization of the genus *Carasius* (Cypriniformes, Cyprinidae) in Polyssia (Northern Ukraine). *Vestnik zoologii*. 2017. V.51, N 2. P. 167–174.
167. Mezhzherin S. V., Kryvokhyzha D., Tsyba A. A., Rostovskaya O. V. Spined loache settlements structure (Cobitidae) of the Eastern Ukraine river systems and alternative character of dioloid and polyploidy populations. *Zoodiversity*. 2022. 56. (4). P. 331–340.

168. Morgan–Richards, M., Trewick, S. A. Geographic parthenogenesis and the common tea–tree stick insect of New Zealand. *Ecol.* 2010.19 (6). P. 1227–1238.
169. Moritz C. Parthenogenesis in the tropical gekkonid lizard, *Nactus arnouxi* (Sauria: Gekkonidae) *Evolution*. 1987. V 41. Is. 6,1. P. 1252–1266.
170. Moritz C. Genetic diversity and the dynamics of hybrid parthenogenesis in *Cnemidophorus* (Teiidae) and *Heteronotia* (Gekkonidae). C. Moritz, W. M. Brown, L. D. Densmore. *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*, New York State Museum. 1989. Bul. 466. P. 87–112.
171. Moritz C. The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoei* (Gekkonidae): evidence for recent and localized origins of widespread clones. *Genetics*. 1991. 129 (1). P. 211–219
172. Moritz C. The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoei* (Gekkonidae): reciprocal origins and diverse mitochondrial DNA in western populations. C. Moritz, A. Heideman. *Systematic Biology*. 1993. Vol. 42. P. 293–306.
173. Morozov–Leonov S. Yu., Nazarenko V. Yu. Genetic differentiation of Ukrainian populations of *Eusomus ovulum* (Coleoptera, Curculionidae): evidence of multiple hybrid speciation. *Zoodiversity*. 2021. 55 (1). P. 9–16
174. Muldal S. Cytotaxonomy of British earthworms. *Proceedings of the Linnean Society*. 1949. №161. P. 116–118.
175. Muldal S. The chromosomes of the earthworms I. The evolution of polyploidy. *Heredity*. 1952. № 6. P. 55–76.
176. Muller H. J. Why polyploidy is rarer in animals than in plants. H. J. Muller. *American Naturalist*. 1925. Vol. 59. P. 346–353.
177. Nei M. F–statistics and the analysis of gene diversity in subdivided populations. *Ann. Hum. Genet.* 1977. 41. P. 225–233.
178. Newton A. A, Schnittker, R. R., Yu Z, Munday S. S., Baumann D. P., Neves W.B. Widespread failure to complete meiosis does not impair fecundity in parthenogenetic whiptail lizards. *Development*. 2016. 43 (23). P. 4486–4494.
179. Normark B. B. The evolution of alternative genetic systems in insects. B. B.

- Normark. Annual Review of Entomology. 2003. Vol. 48. P. 397–423.
180. Nowak. E. Population density of earthworms and some elements of their production in several grassland environments. *Ekol. Pol.* 1975. 23. P. 459 – 491.
181. Omodeo P. Problem zoogeografici ed ecologici relative a lombrichi peregrine con particolare riguardo al tipo di riproduzione ed alla struttura cariologica. P. Omodeo. *Bolletino di Zoologia.* 1951. Vol. 18. P. 117–122.
182. Omodeo P. Caryology of the Lumbricidae. P. Omodeo. *Caryologia.* 1952. Vol. 4. P. 173–275.
183. Omodeo P. Cariologia dei Lumbricidae. II. Contributo. P. Omodeo. *Caryologia.* 1955. Vol. 8. P. 135–178.
184. Omodeo P. Contributo alla revisione Lumbricidae. P. Omodeo. *Arch. Zool. Ital.* 1956. Vol. 41. P. 129–212.
185. Omodeo P. Evolution and biogeography of megadriles (Annelida, Clitellata). P. Omodeo. *Italian Journal of Zoology.* 2000. № 67. P. 179–201.
186. Otto, S. The Evolutionary Enigma of Sex. *The American Naturalist.* 2009. 174 (S1). P. 1–14.
187. Parkes A. S. Partenogenesis and polyploidy. A. S. Parkes. *British Medical Journal.* Vol. 57. 1958. P. 1464.
188. Parker E. D. Desiccation resistance among clones on the invading parthenogenetic cockroach *Pycnoscelus surinensis*: a search for the general-purpose genotype. E. D. Parke, M. Nicklasson. *J. Evol. Biol.* 1995. Vol. 8. P. 331 – 337.
189. Parker E. D. Genetic structure and evolution in parthenogenetic animals. E. D. Parker, M. Nicklasson. *Evolutionary genetics from molecules to morphology.* Cambridge: Cambridge University Press. 1999. P. 456–474.
190. Peacock F. C. Serum protein electrophoresis in acrilamye gel patterns from normal human subjects. F. C. Peacock, S. L. Bunting, K. G. Queen. *Science.* 1965. Vol. 147. P. 1451–1455.
191. Peck J.R., Yearsley J.M., Waxman D. Explaining the geographic distributions of sexual and asexual populations. *Nature.* 1998. 391. P. 889–892.

192. Perel–Vsevolodova T.S. The nature of eurytopy in polyploid earthworm species in relation to their in biological soil amelioration. T. S. PerelVsevolodova. Biol. Fertil. Soils. 1987. Vol. 3. P. 103–105.
193. Perez–Losada M., Ricoy M., Marshall J.C., Dominguez J. Phylogenetic assessment of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* species complex (Oligochaeta: Lumbricidae) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2009. 52(2). P. 293–302.
194. Perez–Losada M., Bloch R., Breinholt J.W., Pfenninger M., Domínguez J. Taxonomic assessment of Lumbricidae (Oligochaeta) earthworm genera using DNA barcodes. *European Journal of Soil Biology*. 2012. 48. P. 41–47.
195. Peterson, A.T. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodivers. Inform.* 2006. 3. P. 59–72.
196. Pijnacker L.P. Oogenesis in the parthenogenetic stick insect *Sipyloidea sipyilus* Westwood (Orthoptera, Phasmidae). *Genetica*. 1968. 38(4). P. 504–515
197. Poddubnaya T. L. Parthenogenesis in Tubificidae. *Hydrobiologia*. 1984. Volume 115. P. 97–99
198. Pongratz N., Sharbel T.F., Beukeboom L.W., Michiels N.K. Allozyme variability in sexual and parthenogenetic freshwater planarians: evidence for polyphyletic origin of parthenogenetic lineages through hybridization with coexisting sexuals. *Heredity*. 1998. 81. 1.P: 38–47.
199. Pongratz N. T. Phylogeography of competing sexual and parthenogenetic forms of a freshwater flatworm: patterns and explanations. N. Pongratz, M. Storhas, S. Carranza. *BMC Evolutionary Biology*. 2003. Vol. 3. P. 23.
200. Przybyl A., Juchno D., Szabelska A., Boron A. Fecundity of diploid and triploid *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) females. *Front. Mar. Sci. Conference Abstract: XVI European Congress of Ichthyology*. 2009.
201. Ramm S.A., Schlatter A., Poirier M., Schärer L. Hypodermic self–insemination as reproductive assurance strategy. *Proceedings, Biological Sciences*. 2015. 282(1811): 20150660.

202. Rieger R.M. Asexual reproduction and the turbellarian archetype. *Hydrobiologia*. 1986. 132. P. 35–45
203. Rieseberg L. H. Hybrid origins of plant species. L. H. Rieseberg. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1997. Vol. 28. P. 359–389.
204. Roth , L. M. Reproductive potential of bisexual *Pycnoscelus indicus* and clones of its parthenogenetic relative, *Pycnoscelus surinamensis*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 1974. 67 (2). P. 215–223.
205. Rouger R., Reichel K., Malrieu F., Masson J. P., Stoeckel S. Effects of complex life cycles on genetic diversity: cyclical parthenogenesis. *Heredity*. 2016. 117. P. 336–347.
206. Sanderson A. R. Cytological investigations of parthenogenesis in gall wasps (*Cynipidae*, *Hymenoptera*). 1988. 77. P. 189–216.
207. Saura A. Selection and genetic differentiation in parthenogenetic populations. A. Saura, J. Lokki, E. Suomalainen. *The Genetics Society of Japan*. 1976. Vol. 13. P. 215–219.
208. Saura A. Origin of polyploidy in parthenogenetic weevils. A. Saura, J. Lokki, E. Suomalainen. *Journal of Theoretical Biology*. 1993. Vol. 163. P. 449–456.
209. Schall J. J. Parthenogenetic lizards: r–selected reproductive characteristics? *Am. Nat.* 1981. 117. P. 212–216.
210. Schlupp, I., Taebel–Hellwig, A., Tobler, M. Equal fecundity in asexual and sexual mollies (*Poecilia*). *Environ. Biol. Fish.* 2010. 88, P. 201–206.
211. Schmidt O., Bode S.N.S., Camacho O. A. et al. Linking present environment and reproductive modes segregation (geographic parthenogenesis) in "*Eucypris virens*" (*Crustacea: Ostracoda*). *Frontiers of Biogeography*. 2013. Vol 4, suppl. 1. P.119–120.
212. Schon I., Martens K., van Dijk P. *Lost Sex. The evolution biology of parthenogenesis*. Schon I., Martens K., van Dijk P. [eds]. Springer. Dordrecht. Heidelberg, L., N.Y. 2009. 126 p.
213. Schreiber, E. S. G., Glaister, A., Quinn, G. P., Lake, P. S. Life history and population dynamics of the exotic snail *Potamopyrgus antipodarum*

- (Prosobranchia : Hydrobiidae) in Lake Purrumbete, Victoria, Australia. *Mar. Freshwater Res.* 1998. 49 (1). P. 73–78.
214. Selander R.K., Kaufman D.W. Genetic structure of populations of the brown snail (*Helix aspersa*). *Evolution* 1975. 29(3). P. 385–401.
215. Shaarawi, F. A., Angus R. B. A chromosomal investigation of five European species of *Anacaena* Thomson (Coleoptera: Hydrophilidae). *Insect systematics & evolution.* 1990. 21.4. P. 415–426.
216. Shangguan W., Dai Y., Duan Q., Liu B. and Yuan H. A Global Soil Data Set for Earth System Modeling. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems.* 2014. 6. P. 249–263.
217. Shimuzu Y. Electrophoretic studies of diploid, triploid, and tetraploid forms of the Japanese silver crucian carp, *Carassius auratus langsdorfii*. Y. Shimuzu, Ò. Oshiro, M. Sakaizumi. *Japanese Journal of Ichthyology.* 1993. Vol. 40, No 1. P. 65–75.
218. Simon J–C., Risper C., Sunnucks P. Ecology and evolution of sex in aphids. *Trends Ecol. Evol.* 2002. 17. P. 34– 39.
219. Simon J. C. Phylogenetic relationships between parthenogens and their sexual relatives: the possible routes to parthenogenesis in animals. J. C. Simon, F. Delmotte, C. Risper [et al.]. *Biological Journal of the Linnean Society.* 2003. Vol. 79. P. 151–163.
220. Stearns S.C. Why sex evolved and the differences it makes. *The Evolution of Sex and its Consequences.* Birkhäuser, Basel. 1987. P. 15–31.
221. Stebbins G. L. Variation and evolution in plants. *Columbia Biological Series.* 1950.
222. Stebbins G. L. Polyploidy and the distribution of arctic–alpine flora: new evidence and a new approach. G. L. Stebbins. *Botanica Helvetica.* 1984. Vol. 94. P. 1–13.
223. Stebbins G. L. Polyploidy, hybridization, and the invasion of new habitats. G. L. Stebbins. *Annals of the Missouri Botanical Garden.* 1985. Vol. 72. P. 824–832.

224. Stenberg P. Clone diversity in the polyploidy weevil *Ottiorhynchus scaber*. P. Stenberg, J. Terhivuo, J. Lokki. *Hereditas*. 2000. Vol. 132. P. 137 – 142.
225. Stenberg P., Lundmark M., Knutelski S., Saura A. Evolution of clonality and polyploidy in a weevil system. *Molecular Biology and Evolution*. 2003. 20 (10). P. 1626–1632.
226. Stenberg P. Distribution, mechanisms and evolutionary significance of clonally and polyploidy in weevils. P. Stenberg, M. Lundmark. *Agr. For. Entomol.* 2004. Vol. 6. P. 1–8.
227. Stille B. Genetic structure of populations of the earthworm *Aporrectodea tuberculata*. B. Stille, H. Ochman, R.K. Selander. *Oikos*. 1980. Vol. 34. P. 195–201.
228. Stouthamer R., Breeuwer J., Luck R. et al. Molecular identification of microorganisms associated with parthenogenesis. *Nature*. 1993. 361. P. 66–68
229. Suomalainen E. Parthenogenesis and polyploidy in the weevils, Curculionidae. E. Suomalainen. *Annales Entomologici Fennici*. 1948. Vol. 14. P. 206–212.
230. Suomalainen E. Significance of parthenogenesis in the evolution of insects. *Annual Review of Entomology*. 1962. 7.1. P. 349–366.
231. Suomalainen E. Evolution in parthenogenetic Curculionidae. E. Suomalainen [T. Dobzhansky, M. Hecht, W. Steere (Eds.)]. *Evolutionary Biology*. 1969. Vol. 3. P. 261–296.
232. Suomalainen E. Cytology and evolution in parthenogenesis. E. Suomalainen, A. Saura, J. Lokki. Boca Raton, Florida: CRC Press. 1987. 206 p.
233. Tada Y., Katakura H. Fecundity of parthenogenetic and sexual forms of the flightless weevil *Scepticus insularis* (Coleoptera: Curculionidae) with and without effects from mating. *Sci.* 2013. 30 (11). P. 906–912.
234. Terhivuo J. Morphological and morphometric variation of the parthenogenetic earthworm *Dendrobaena octaedra* (Sav.) (Oligochaeta, Lumbricidae) in Eastern Fennoscandia. J. Terhivuo. *Annales Zoologici Fennici*. 1988. Vol. 25. P. 303–320.

235. Terhivuo J. Allozyme variation in parthenogenetic *Dendrobaena octaedra* (Oligochaeta, Lumbricidae) populations of eastions of eastern Fennoscandia. J. Terhivuo, A. Saura. *Pedobiologia*. 1990. Vol. 34. P. 113–139.
236. Terhivuo J. Clonal and morphological variation in marginal populations of parthenogenetic earthworm *Octolasion tyrtaeum* and *O. cyaneum* (Oligochaeta, Lumbricidae) from eastern Fennoscandia. J. Terhivuo, A. Saura. *Bollettino di Zoologia*. 1993a. Vol. 60. P. 87–96.
237. Terhivuo J. Genic and morphological variation of parthenogenetic earthworm *Aporrectodea rosea* in southern Finland (Oligochaeta, Lumbricidae). J. Terhivuo, A. Saura. *Ann. Zool. Fennici*. 1993b. Vol. 30. № 13. P. 215–224.
238. Terhivuo J. Genetic and morphological variation in the parthenogenetic earthworm *Eiseniella tetraedra* (Sav.) (Oligochaeta: Lumbricidae) from South Finland and North Norway. J. Terhivuo, A. Saura, K. Hongell. *Pedobiologia*. 1994. Vol. 38. P. 81–96.
239. Terhivuo J. Clone pool structure and morphological variation in endogeic and epigeic North–European parthenogenetic earthworm (Oligochaeta: Lumbricidae). J. Terhivuo, A. Saura. *Pedobiologia*. 1996. Vol. 40. №3. P. 226–239.
240. Terhivuo J. Island biogeography of North European Parthenogenetic Lumbricidae: I. Clone pool affinities and morphometric differentiation of Åland populations. J. Terhivuo, A. Saura. *Ecography*. 1997. Vol. 20. P. 185–196.
241. Terhivuo J. Island biogeography of a North European parthenogenetic earthworm: Fugitive clones of *Eiseniella tetraedra* (Sav.) (Lumbricidae). J. Terhivuo, A. Saura. *Pedobiologia*. 1999. Vol. 43. P. 481–486.
242. Terhivuo J. Clone diversity of *Eiseniella tetraedra* (Lumbricidae: Oligochaeta) along regulated and free–flowing boreal rivers. J. Terhivuo, E. Lundqvist, A. Saura. *Ecography*. 2002. Vol. 25. P. 714–720.
243. Terhivuo J. Low clonal diversity and morphometrics in the parthenogenetic earthworm *Octolasion cyaneum* (Sav.). J. Terhivuo, A. Saura. *Pedobiologia*. 2003. Vol. 47. P. 434–439.

244. Terhivuo J., Saura A. Dispersal and clonal diversity of North–European parthenogenetic earthworms. J. Terhivuo, A. Saura. *Biol. Invasions*. 2006. Vol. 8. P. 1205–1218.
245. Theisen B. F., Christensen B., Arctander P. Origin of clonal diversity in triploid parthenogenetic *Trichoniscus pusillus pusillus* (Isopoda, Crustacea) based upon allozyme and nucleotide sequence data *Journal of Evolutionary Biology*. 2002. 8(1). P. 71 – 80.
246. Title P.O., Bemmels J.B. ENVIREM: an expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling. *Ecography*. 2018. Vol. 41, Iss. 2. P. 291–307.
247. Turgeon J. Evolutionary interactions between sexual and unisexual members of *Cyprinotus* (Ostracoda: Cyprididae). J. Turgeon, P. Hebert. *Evolution* 1. 1994. Vol. 48. P. 1855 – 1865.
248. Van Dijk P.G. Ecological and evolutionary opportunities of apomixes insight from *Taraxacum* and *Chondrilla*. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B, Biol. Sci.* 2003. 358. P. 1113–1121.
249. Vandel A. La parthenogenese géographique. Contribution a l'étude biologique et cytologique de la parthenogenese naturelle. A. Vandel. *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*. 1928. Vol. 62. P. 164–281.
250. Vepsäläinen K., Järvinen O. Apomictic Parthenogenesis and the Pattern of the Environment, *American Zoologist*, 1979. Volume 19. Issue 3. P. 739–751.
255. Viktorov A. G. Diversity of polyploidy races in the family Lumbricidae. A. G. Viktorov. *Soil Biology and Biochemistry*. 1997. Vol. 29. P. 217–221.
256. Vlasenko R. P. Polyploid races, genetic structure and morphological features of earthworm *Aporrectodea rosea* (Savigny, 1826) (Oligochaeta: Lumbricidae) in Ukraine. R. P. Vlasenko, S. V. Mezhzherin, A. V. Garbar. *Comparative Cytogenetics*. 2011. Vol. 5. P. 91–103.
257. Vreys C. Evidence for unconditional sperm transfer and sperm–dependent parthenogenesis in a hermaphroditic flatworm (*Girardia tigrina*) with fissipary. C.

- Vreys, J. Crain, Sh. Hamilton [et al.]. *Journal of Zoology*. 2002. Vol. 257. No1. P. 43–52.
258. Vrijenhoek R. C. Ecological differentiation among clones: the frozen niche variation model. In: *Population Biology and Evolution*. Editors: Wöhrmann, K., Loeschcke, V. 1984. Springer–Verlag. P. 217–231
259. Vrijenhoek R. C. Genetic and ecological constraints on the origins and establishment of unisexual vertebrates: in *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*. edited by R. Dawley and J. Bogart. Albany: New York State Museum. 1989. P. 24–31.
260. Vrijenhoek R.C. Unisexual fish: models for studying ecology and evolution. R.C. Vrijenhoek. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1994. Vol. 25. P.71–96.
261. Vrijenhoek R. C. Animal clones and diversity. R. C. Vrijenhoek. *Bioscience*. 1998. Vol. 48. P. 617–628.
262. Wade M. J. Infectious speciation *Nature*. 2001. 409. P. 675–677.
263. Ward R. D. Geographical cline in breeding systems and ploidy levels in European populations of *Daphnia pulex*. R. D. Ward, M. A. Bickerton, T. Finston, P. D. Hebert. *Heredity*. 1994. Vol. 73. P. 532–543.
264. Weeks, S. C. Comparisons of life–history traits between clonal and sexual fish (*Poeciliopsis*: *Poeciliidae*) raised in monoculture and mixed treatments. *Evol. Ecol.* 1995. 9. P. 258–274.
265. Weinzierl R.P., Beukeboom L.W., Gerace L., Michiels N.K. Spatial and ecological overlap between coexisting sexual and parthenogenetic *Schmidtea polychroa* (Tricladida; Platyhelminthes). *Hydrobiologia* 1999. 392. P. 179–185.
266. Weinzierl R.P., Schmidt P., Michiels N.K. High fecundity and low fertility in parthenogenetic planarians. *Invertebr Biol.* 1999b. 118. P. 87–94.
267. White M.J.D., Cheney J., Ley K.H.L. A parthenogenetic species of grasshopper with complex structural heterozygosity (Orthoptera: Acridoidea). *Australian Journal of Zoology*. 1963. 11(1). P. 1–19.

268. White M. J. D. Cytogenetics of the parthenogenetic grasshopper *Warramaba* (formerly *Moraba*) *virgo* and its bisexual relatives. II. Hybridization studies. M. J. D. White, N. Contreras, J. Cheney. *Chromosoma*. 1977. Vol. 61. P. 127–148.
269. White M. J. D. Modes of speciation. M. J. D. White. San Francisco, CA, USA: W. H. Freeman. 1978. 455 p.
270. White, M. J. D., Contreras, N. Cytogenetics of the parthenogenetic grasshopper *Warramba* (formerly *Moraba*) *virgo* and its bisexual relatives. V. Intercation of *W. virgo* and a bisexual species in geographic contact. *Evolution*. 1979. 33(1). P. 85–94.
271. Williams, G. C. Sex and evolution. Princeton Univ. Press, Princeton. 1975. P. 1–210.
272. Wright S. The interpretation of population structure by F–statistics with special regards to system of mating. *Evolution*. 1965. 9(3). P. 395–420.
273. Wyman A. R. A highly polymorphic locus in human DNA. A.R Wyman, R. White. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United State*. 1980. 77(11). P. 6754-8.
274. Zchori–Fein E., Gottlieb Y., Kelly S. E., Brown J. K., Wilson J. M., Karr T. L., & Hunter M. S. A newly discovered bacterium associated with parthenogenesis and a change in host selection behavior in parasitoid wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2001. 98(22). P. 12555–12560.

**Додаток А. Місця вибірок орних червів
групи *A. caliginosa* (cal) та *A. trapezoides* (trap)**

Region	Район/Місто	Пункт	Рік	Вибірка	Lat	Long	cal	trap
АР Крим	Сімферопольський	Миколаївка	2004-07	Миколаївка-1	44.97	33.62	2	9
АР Крим	Керч	Керч	2004-07	Керч-1	45.35	36.41		40
Вінницька	Хмільницький	Хмільник	2004-07	Хмільник-1	49.55	27.94	9	
Вінницька	Ямпольський	Марчихина-Буда	2004-07	М. Буда-1	51.97	34.06	12	
Вінницька	Козятинський	Поличинці	2004-07	Поличинці-1	49.80	28.53	10	
Вінницька	Козятинський	Козятин	2004-07	Козятин-1	49.72	28.83	10	1
Волинська	Камінь-Каширський	Нуйно	2004-07	Нуйно-1	51.53	24.89	9	1
Волинська	Камінь-Каширський	Маневичі	2004-07	Маневичі-1	51.29	25.53	15	
Дніпропетровська	Дніпро	Дніпро	2004-07	Дніпро-1	48.47	35.00		3
Донецька	Волноваський	Вільне	2004-07	Вільне-1	47.53	37.19	1	4
Донецька	Донецьк	Ботсад	2004-07	Донецьк-1	48.01	37.88	9	11
Житомирська	Житомир	Мануїльського	2004-07	Житомир-1	50.26	28.68	107	
Житомирська	Житомир	Київський (пр.)	2004-07	Житомир-2	50.28	28.75	14	1
Житомирська	Житомир	Київська (вул.)	2004-07	Житомир-3	50.28	28.75	29	1
Житомирська	Житомир	Баранова	2004-07	Житомир-4	50.26	28.73	20	
Житомирська	Житомир	Ботанічний сад	2014-19	Житомир-5	50.25	28.70	14	4
Житомирська	Житомир	Шодуарівський	2004-19	Житомир-6	50.24	28.66	12	
Житомирська	Баранівський	Баранівка	2004-19	Баранівка-1	50.30	27.67	55	
Житомирська	Бердичівський	Молочки	2004-19	Молочки-1	49.85	27.99	7	
Житомирська	Брусилівський	Ставище	2004-19	Ставище-1	50.41	29.52	20	
Житомирська	Брусилівський	Ставище	2004-19	Ставище-2	50.39	29.53	8	
Житомирська	Ємільчинський	Серби	2004-07	Серби-1	50.79	27.71	6	
Житомирська	Ємільчинський	Ємільчине	2004-07	Ємільчине-1	50.87	27.80	15	2
Житомирська	Житомирський	Гуйва	2004-07	Гуйва-1	50.21	28.65	12	1
Житомирська	Житомирський	Дениші	2004-07	Дениші-1	50.21	28.41	6	
Житомирська	Житомирський	Зарічани	2004-07	Зарічани-1	50.23	28.65	48	
Житомирська	Житомирський	Калинівка	2004-07	Калинівка-1	50.26	28.79	24	1
Житомирська	Житомирський	Клітчин	2004-07	Клітчин-1	50.24	28.76	5	
Житомирська	Житомирський	Станишівка	2004-07	Станишівка-1	50,21	28.72	22	14
Житомирська	Житомирський	Перлявка	2004-07	Перлявка-1	50.21	28.51	14	6
Житомирська	Житомирський	Тетерівка	2004-07	Тетерівка-1	50.23	28.57	11	2
Житомирська	Житомирський	Корчак	2004-07	Корчак-1	50.21	28.46	1	2
Житомирська	Житомирський	Сінгури	2004-07	Сінгури-1	50.16	28.66	9	8

Житомирська	Житомирський	Слобода-Селець	2004-07	С.-Селець	50.22	28,74	11	7
Житомирська	Коростенський	Коростень	2004-07	Коростень-1	50.95	28.64	11	
Житомирська	Коростенський	Омелянівка	2004-07	Омелянівка-1	50.90	29,11	12	4
Житомирська	Коростишівський	Великі Кошарища	2014-19	В.Кошарища-1	50.28	28,91	16	
Житомирська	Коростишівський	Коростишів	2014-19	Коростишів-1	50.32	29,05	13	3
Житомирська	Новоград-Волинський	Н.-Волинський	2014-19	Н.-Волинський-1	50.60	27.62	14	
Житомирська	Овруцький	Старі Велідники	2004-07	Ст. Велідники-1	51.31	28.44	5	2
Житомирська	Овруцький	Хочино	2004-07	Хочино-1	51.46	27.88	2	
Житомирська	Попільнянський	Єрчики	2014-19	Єрчики-1	49,99	29,58	11	3
Житомирська	Черняхівський	Некраши	2014-19	Некраши-1	50.38	28.75	19	4
Житомирська	Черняхівський	Троковичі	2014-19	Троковичі-1	50.38	28.71	15	3
Житомирська	Черняхівський	Черняхів	2014-19	Черняхів-1	50.44	28.65	9	
Житомирська	Чуднівський	Молочки	2014-19	Молочки-1	49.85	27.97	7	
Житомирська	Радомишльський	Негребівка	2014-19	Негребівка -1	50.46	29.41		6
Житомирська	Радомишльський	Радомишль	2014-19	Радомишль-1	50.49	29.23	14	3
Житомирська	Радомишльський	Раковичі	2014-19	Раковичі-1	50.44	29.45		6
Житомирська	Романівський	Романів	2004-07	Романів-1	50.15	27.93	57	
Житомирська	Житомирський	Ліщин	2014-19	Ліщин - 1	50,15	28,84	32	6
Житомирська	Житомирський	Дубовець	2014-19	Дубовець - 1	50,35	28,45	11	1
Запорізька	Запоріжжя	Запоріжжя	2004-07	Запоріжжя-1	47.87	35.05		9
Івано-Франківська	Наддвірнянський	Ворохта	2004-07	Ворохта-1	48.28	24.57	3	
Київська	Київ	Ботсад (Фоміна)	2004-07	Ботсад-1	50.44	30.50	21	
Київська	Київ	Голосіїв	2004-07	Голосіїв-1	50.37	30.49	7	
Київська	Київ	Палладіна-13	2014-19	Біличі-1	50.46	30.35	28	
Київська	Київ	Палладіна 13	2014-19	Біличі-2	50.46	30.35	15	8
Київська	Київ	Ірпінська	2014-19	Біличі-3	50.46	30.35	10	43
Київська	Київ	Єфремова	2014-19	Біличі-4	50.46	30.35	5	15
Київська	Київ	Ушакова	2014-19	Біличі-5	50.47	30.34	11	20
Київська	Броварський	Русанів	2004-07	Русанів-1	50.50	31.15	6	2
Київська	Васильківський	Кожухівка (дача)	2004-07	Кожухівка-1	50.26	30.25	9	14
Київська	Васильківський	Кожухівка (дача)	2014-19	Кожухівка-1	50.26	30.25	4	17
Київська	Васильківський	Кожухівка (луки)	2014-19	Кожухівка-2	50.26	30.25	29	4
Київська	Васильківський	Кожухівка (поле)	2014-19	Кожухівка-3	50.26	30.25	24	2
Київська	Обухівський	Витачів	2014-19	Витачів-1	50.09	30.87	10	
Київська	Києво-Святошинський	Бобриня	2014-19	Бобриня-1	50.36	30.18	2	2

Київська	Києво-Святошинський	Княжичі	2014-19	Княжичі-1	50.33	30.15	13	
Київська	Києво-Святошинський	Мрія	2004-07	Мрія-1	50.13	30.13	4	9
Київська	Макарівський	Небелиця	2014-19	Небелиця	50.41	20.61	21	
Київська	Макарівський	Завалівка	2014-19	Завалівка	50.42	29.73	1	8
Київська	Макарівський	Копилов	2014-19	Копилов	50.41	29.89	11	
Київська	Макарівський	Бишів	2014-19	Бишів	50.27	29.88	8	
Київська	Макарівський	Макарів	2014-19	Макарів	50.46	29.81	17	
Київська	Макарівський	Чорногородка	2014-19	Чорногородка-1	50.22	29.98	7	3
Київська	Обухівський	Пирогів	2014-19	Пирогів	50.34	30.52	14	
Київська	Обухівський	Трипілля	2014-19	Трипілля	50.11	30.80	2	10
Київська	Фастівський	Дідовщина	2014-19	Дідовщина	50.16	29.76	5	7
Київська	Фастівський	Федорівка	2014-19	Федорівка-1	50.12	29.71	14	1
Київська	Фастівський	Федорівка	2014-19	Федорівка-2	50.12	29.68	6	
Київська	Фастівський	Фастів	2014-19	Фастів-1	50.09	29.90	20	
Київська	Фастівський	Фастів	2014-19	Фастів-2	50.11	29.87	14	5
Київська	Фастівський	Снітинка	2014-19	Снітинка	50.10	29.95	6	21
Львівська	Яворівський	«Розточчя»	2004-07	Розточчя-1	49.95	23.65	4	
Одеська	Ізмаїльський	Вилкове	2004-07	Вилково-1	45.40	29.61		81
Одеська	Білгород-Дністровський	Кароліна Бугас	2004-07	К.Бугас-1	46.15	30.52	8	
Одеська	Кодимський	Серби	2004-07	Серби-2	48.10	29.06	2	11
Полтавська	Полтавський	Котельва	2004-07	Котельва-1	50.07	34.77	1	7
Рівненська	Рівне	Рівне	2004-07	Рівне-1	50.62	26.26	12	
Сумська	Сумський	Печище	2004-07	Печище-1	50.85	34.49	13	2
Сумська	Суми	Суми	2004-07	Суми-1	50.92	34.80	11	
Харківська	Красноградський	Красноград	2004-07	Красноград-1	49.37	35.45	5	1
Харківська	Харків	Музей природи	2004-07	Харків-1	50.01	36.24	2	
Херсонська	Херсон	Херсон	2004-07	Херсон-1	46.63	32.62	4	6
Херсонська	Херсон	Херсон	2004-07	Херсон-2	46.63	32.62	12	2
Хмельницька	Шепетівський	Ізяслав	2004-07	Ізяслав-1	50.12	26.82	2	
Хмельницька	Староконстантинівський	Красносілка	2004-07	Красносілка-1	49.77	27.30	20	1
Хмельницька	Шепетівський	Полонне	2014-17	Полонне-1	50.12	27.50	17	
Хмельницька	Старокостянтинівський	Ладиги	2004-07	Ладиги-1	49.75	27.46	7	1
Хмельницька	Хмельницький	Подільські Товтри	2004-07	П. Таври-1	48.75	26.38	2	
Черкаська	Канівський	Григорівка	2004-07	Григорівка-1	49.93	31.40	20	21
Чернігівська	Бобровицький	Новий Биків	2004-07	Н. Биків-1	50.59	31.67	4	1
Чернігівська	Ніжинський	Галиця	2004-07	Галиця-1	50.74	32.03	21	2

Чернігівська	Ніжинський	Галиця	2004-07	Галиця-2	50.75	32.03	16	3
Чернігівська	Ніжинський	Ніжин	2004-07	Ніжин-1	51.05	31.89	25	5
Чернігівська	Городнянський	Макішино	2004-07	Макішино-1	51.68	31.63	5	6

**Додаток Б. Видовий склад вибірок дощових черв'яків, що були зібрані
протягом 2014-2019 рр. в межах Житомирської та Київської
областей**

Вибірка	Видове різноманіття									
	<i>A. caliginosa</i>	<i>A. trapezoides</i>	<i>A. rosea</i>	<i>L. terrestris</i>	<i>L. rubellus</i>	<i>O. lacteum</i>	<i>O. cyaneum</i>	<i>E. fetida</i>	<i>D. octaedra</i>	<i>D. rubidus</i>
Ставище-1	20		3					5		
Ставище-2	8			2					2	
Княжичі-1	13		2			3				
Копилів-1	11				2					
Раковичі-1		6	3							
Завалівка-1	1	8	2							
Небелиця-1	18	2	8			2				
Бобриця-1	2	2			3					
Трипілля-1	2	10	3							
Пирогів-1	14							10		2
Федорівка -1	14	1				1				
Бишів-1	8			3						
Макарів-1	8	9	2	1		2				
Федорівка-2	6								2	1
Витачів-1	10									
Дідівщина-1	5	7			1					
Єрчики-1	11	3	9	2	2					
Некраші-1	21		5	3		2				
Радомишль-1	14	3	2		4			2		
Сл.-Селець-1	11	7	3			3				

Гуйва-1	11	1	1	2	3		2			
Житомир-4	14	4	3							1
В.Кошарища-1	17			2	3					
Клітчин-1	5		2							
Калинівка-1	24	1	4			3				
Коростишів-1	13	3	8			2				2
Житомир-5	12		5							
Фастів-1	14	5		1			4			
Фастів-2	20							15		
Сінгури-1	9	8			2					
Молочки-1	7			3	2	3		4		
Полонне-1	17			2						
Коростень-1	8			1	2			3		
Ємільчине-1	15	2	3							
Троковичі-1	16	3	2			2				
Черняхів-1	9			1						
Тетерівка-1	9	2	5						1	1
Перлявка-1	15	6								
Корчак-1	14	2	2			1				
Пряжів-1	5		2	1		2				
Станишівка-1	12	24	4	3		3				
Мар'янівка-1	20	1	5	1	2					2
Загалом	483	120	88	28	26	29	6	39	5	9
	0,58	0,14	0,11	0,03	0,03	0,04	0,01	0,05	0,01	0,01

Додаток В. Розподіл видів і репродуктивних груп дощових червів за адміністративними областями України

Види/групи	Розподіл за адміністративними областями													
	Волинська	Рівненська	Тернопільська	Житомирська	Київська	Чернігівська	Сумська	Харківська	Луганська	Донецька	Дніпропетровська	Запорізька	Херсонська	АР Крим
Амфіміктичні види														
<i>1. A. caliginosa</i>	66	55,7	50,0	33,0	54,0	16,3	17,1	26,2	29,3	11,5		18,1	28,0	
<i>2. A. longa</i>	0,1	4,2	0,3	0,4										
<i>3. L. terrestris</i>	2,5		7,4	13,4	2,2									
<i>4. L. castaneus</i>	1,0		0,5	5,6										
<i>5. L. rubellus</i>	3,4		1,3	11,0	2,8	15,3	12,6							11,1
<i>6. E. fetida</i>				1,0	5,9									
<i>7. Al. chlorothica</i>	0,7													
<i>8. D. schmidti</i>														7,8
Всього	73,7	59,9	59,5	64,4	64,9	31,6	29,7	26,2	29,3	11,5	0	18,1	28,0	18,9
Партеногенетичні види														
<i>9. A. trapezoides</i>	7,1	28,7	5,2	6,1	21,4	13,4	14,2	14,7	7,1	8,0	3,6	7,4	16,7	11,7
<i>10. A. rosea</i>	11,8	2,1	26,3	22,6	7,9	18,5	19	22,8	30,3	21,7	84,3	28,8	29,4	38,8
<i>11. Oc. transpadanum</i>				1,5		22,3	22,6	13,4	9,5	4,3	7,9	10,5	10,5	6
<i>12. O. tyrtaeum</i>	5,2	7,5	9,2	1,5	4,0	9,1	10,2			6,3		4,0	5,5	7,4
<i>13. Eis. tetraedra</i>	0,9													
<i>14. D. octaedra</i>	0,9	1,7	0,3	0,1	0,7	5,1	4,3	6,4						
<i>15. Den. rubidus</i>	0,2			3,7	0,9									
<i>16. E. nordenskoildii</i>								7,6		6,1		5		
<i>17. D. telermanica</i>									7,6					
Всього	26,1	40,0	41,0	35,5	34,9	68,4	70,3	64,9	54,5	46,4	95,8	55,7	62,1	63,9
Види з невстановленою формою відтворення														
<i>18. E. gordeefi</i>								8,9		11,2		6,2		
<i>19. D. mariupilensis</i>										17,5		12,4		17,2
<i>20. Dd. subricunda</i>	0,1		0,25											
<i>21. D. auriculata</i>											4,2			
<i>22. Al. leoni</i>													9,9	
<i>23. A. jassyensis</i>									16,2	13,4		7,6		
Всього	0,1	0	0,25	0	0	0	0	8,9	16,2	42,1	4,2	26,2	9,9	17,2

Додаток Г. Порівняльна оцінка плодючості, фертильності та репродуктивного потенціалу партеногенетичних і споріднених амфіміктичних видів тварин за літературними джерелами

Таксономічна належність	Плодючість і фертильність партеногенетичного виду	Потенціал	Джерело
Turbellaria, Dugesiidae			
<i>Schmidtea polychroa</i>	Більш висока плодючість при меншій фертильності	Рівний	Weinzierl et al., 1999
Oligochaeta, Lumbricidae			
<i>Aporrectodea caliginosa - trapezoides</i>	Більш висока плодючість при меншій фертильності	Рівний	This article
Oligochaeta, Naididae			
<i>Tubifex tubifex</i>	Рівне число коконів з різким зниженням партеногенетичного потомства протягом життєвого циклу	Менший	Poddubnaya, 1984
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	Рівне число коконів з різким зниженням партеногенетичного потомства протягом життєвого циклу	Менший	Poddubnaya, 1984
Gastropoda, Viviparidae			

<i>Campeloma limum</i>	Рівна плодючість з тенденцією до переважання	Більший	Crummett, Wayne, 2009
Gastropoda, Hydrobiidae			
<i>Pomatopyrgus antipodarum</i>	Висока плодючість	Більший	Schreiber et al., 1998
Insecta, Blattoptera, Blaberidae			
<i>Pycnoscelus indicus - surinamensis</i>	Нижча плодючість	Менший	Roth, 1974
Insecta, Orthoptera, Morabidae			
<i>Warramba virgo</i>	Значно нижча плодючість	Менший	White, Contreras, 1979
Insecta, Coleoptera, Curculionidae			
<i>Scepticus insularis</i>	Більша фертильність	Більший	Tada, Katakura, 2013
Insecta, Phasmatodea, Phasmatidae			
<i>Clitarchus hooker</i>	Рівна плодючість	Більший	Morgan-Richards, Trewick, 2010
Actinopterygii, Cyprinodontiformes, Poeciliidae			
<i>Poecilia formosa - latipina - mexicana</i>	Рівна плодючість	Більший	Schlupp et al., 2010
<i>Poeciliopsis monacha - lucida</i>	Рівна плодючість	Більший	Weeks, 2005
Actinopterygii, Cypriniformes, Cyprinidae			
<i>Carassius auratus - gibelio</i>	Плодючість менша на 30%	Рівний	Kokodiy, 2016; Przybyl et al., 2019
Actinopterygii, Cypriniformes, Cobitidae			

<i>Cobitis elongatoides - taenia - tanaitica</i>	У триплоїдів плодючість менша на 30-40%, а у тетраплоїдів на 70- 80%	Рівний	Mezhzherin et al., 2017
Amphibia, Caudata, Ambistomatidae			
<i>Ambistoma tigrinum</i>	Плодючість рівна	Більший	Bogart et al., 1997
Reptilia, Squamata, Teiidae			
<i>Cnemidophorus</i>	Плодючість рівна	Більший	Schall, 1981
<i>Aspidoscelis</i>	Плодючість рівна	Більший	Newton et al., 2016
Reptilia, Squamata, Gekkonidae			
<i>Heteronotia binoei</i>	Плодючість рівна	Більший	Kearney, Shine, 2005
Reptilia, Squamata, Lacertidae			
<i>Darevskia</i>	Плодючість рівна	Більший	Darevskiy, 1965