

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

МАКАРОВА НАТАЛІЯ МИКОЛАЇВНА

УДК 594.32:574.2:576.89

**ЧОРНУШКОВІ (MOLLUSCA: PECTINIBRANCHIA: MELANOPSIDAE)
УКРАЇНИ (ФАУНА, СИСТЕМАТИКА, ЕКОЛОГІЯ, ПОШИРЕННЯ)**

03.00.08 – зоологія

АВТОРЕФЕРАТ

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

Київ – 2018

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана на кафедрі зоології, біологічного моніторингу та охорони природи Житомирського державного університету імені Івана Франка (м. Житомир)

Науковий керівник: доктор біологічних наук, професор
Стадниченко Агнеса Полікарпівна,
Житомирський державний університет імені Івана Франка,
завідувач кафедри зоології, біологічного моніторингу та охорони природи.

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, старший науковий співробітник
Золотарьов Валентин Миколайович,
Інститут морської біології НАН України,
завідувач лабораторії популяційних досліджень;

кандидат біологічних наук, доцент
Пінкіна Тетяна Василівна,
Житомирський національний агроекологічний університет,
кафедра загальної екології.

Захист відбудеться «06» березня 2018 р. о 10 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.153.01 Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01030, м. Київ, вул. Б. Хмельницького, 15.

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01030, м. Київ, вул. Б. Хмельницького, 15.

Автореферат розісланий « » лютого 2018 р.

Вчений секретар спеціалізованої
вченої ради

Ю. К. Куцоконь

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Молюски невеличкої родини Melanopsidae Н. Adams et A. Adams, 1854 – чорнушкові є ендеміками Дунайсько-Донської зоогеографічної провінції Палеарктики. В Україні ці реофільні тварини поширені у прибережних ділянках великих річок, які входять до складу гідромережі її Правобережжя. Ці тварини відіграють важливу роль у колообізі речовин і трансформації енергії у річкових гідроекосистемах, оскільки їх популяції нерідко відзначаються чималою чисельністю і високими значеннями щільності. Чорнушки як молюски-фільтратори беруть участь у біологічному самоочищенні природних вод. Окрім того, вони є компонентами кормової бази бентосоїдних річкових риб.

Проте, наскільки на сьогодні слабо дослідженими залишаються чорнушкові свідчить той факт, що досі ще достеменно не з'ясовано, скільки саме видів їх представлено у гідромережі України. Справа полягає у тому, що погляди різних дослідників на таксономічну структуру родини Melanopsidae є далеко не однаковими (Стадниченко, 1987; Старобогатов, Алексенко та Левина, 1992; Csányi, 1994; Čejka, 1999; Zeki, 1999; Fischer, 1999; Анистратенко та Анистратенко, 2001). Це зумовлене тим, що раніше для диференціювання видів використовувались лише їхні якісні і мірні морфологічні (конхіологічні) ознаки, а поза увагою залишались випадки конхіологічної мінливості, які можуть бути наслідком фенотипового поліморфізму, зумовленого модифікацією генів під дією факторів середовища. Тому вирішення питань систематики потребує застосування більш чітких методів видової ідентифікації і у першу чергу – генетичних і молекулярних, що дозволяє встановити еволюційно-генетичну дискретність таксонів, які являють собою предмет наукової дискусії.

Більш детального аналізу потребують і питання поширення цих тварин в Україні, їх аутокології, демекології, особливостей життєвих і репродуктивних циклів. Адже зарегулювання стоку рівнинних річок призвело до порушення стабільних високопродуктивних річкових екосистем і перетворення їх на депресивні низькопродуктивні гідроценози. При цьому реофільні компоненти, до яких слід віднести і чорнушкових, у найбільшій мірі потерпіли від зменшення швидкості течії, дефіциту кисню, зростання органічного забруднення середовища. Все це, безумовно, повинно відбитися на географічному поширенні і аутокології чорнушкових. Що стосується популяційної структури цих тварин, їх життєвих і репродуктивних циклів, то і дотепер ці аспекти їх біології у межах України залишаються практично не вивченими.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційну роботу виконано на кафедрі зоології, біологічного моніторингу та охорони природи Житомирського державного університету імені Івана Франка як складову частину опрацьовуваної її колективом комплексної теми

«Тваринний світ України (систематика, поширення, екологія, біологія) в умовах глобальних змін клімату Землі» (№ держреєстрації 0112U002263).

Мета і завдання дослідження. Метою роботи було з'ясування сучасного стану фауни чорнушкових України з подальшим уточненням особливостей їх екології і біології. Для досягнення означеної вище мети було поставлено такі основні завдання:

1. За низкою конхіологічних та анатомічних ознак визначити межі міжвидової мінливості чорнушок.
2. Провести мультилокусний аналіз на рівні алозимів.
3. Встановити філогенетичні стосунки і визначити рівень генетичної дивергенції шляхом секвенування локусу CO-I.
4. Уточнити сучасне географічне поширення видів у межах України.
5. За допомогою GIS-програмування спрогнозувати можливий просторовий розподіл видів в умовах подальшого підвищення температури.
6. З'ясувати аутокологічні особливості кожного з видів і побудувати їх екологічні спектри.
7. Встановити найголовніші демографічні показники.
8. За допомогою гістологічних методів охарактеризувати основні етапи життєвих циклів молюсків.

Об'єкт дослідження – молюски родини Melanopsidae.

Предмет дослідження – видовий склад, географічне поширення, аутокологія, демекологія, життєві цикли.

Методи досліджень – загальноприйняті методи польових зоологічних і гідроекологічних досліджень; морфометричні, конхіологічні, анатомічні і гістологічні методи, генетичне маркування і секвенування ДНК; багатофакторний аналіз; базовий та багатовимірний статистичний аналіз.

Наукова новизна роботи. На підставі результатів морфометричного аналізу низки анатомічних структур, алозимного аналізу і секвенуванням ДНК доведено, що родина Melanopsidae в Україні представлена двома видами – *Esperiana esperi* (Férussac, 1823) і *Microcolpia daudebartii* (Prevost, 1821), генетична дивергенція яких відповідає родовому рівню. Це, у свою чергу, свідчить про неправомірність точки зору про наявність в Україні шести видів даних родів. Показано сучасне поширення видів у межах України. Наголошено при цьому на найважливіших змінах, котрі відбувалися у цьому плані з моменту першого знаходження цих тварин на теренах України. Спрогнозовано скорочення ареалів та їх фрагментація за умови підвищення середньорічної температури у наступні 30–50 років. Показані спільні і відмінні для *E. esperi* і *M. daudebartii* межі витривалості щодо абіотичних факторів водного середовища (температури, швидкості течії води, глибини, характеру субстрату, активної реакції водного середовища, мінералізації, газового режиму його, рівня забруднення води органічними речовинами і вмісту у ній завислих речовин). Встановлено також, які саме з екологічних факторів будуть для цих молюсків визначальними у різних

ландшафтно-кліматичних зонах України. На основі отриманих результатів побудовано їх екологічні спектри. Охарактеризовано просторову, статеву, вікову структуру популяцій видів родини Melanopsidae. Встановлено значення низки найважливіших із демографічних показників. Вперше описано анатомічні особливості статевої системи *M. daudebartii*. Охарактеризовано перебіг життєвих і репродуктивних циклів у моллюсків родини Melanopsidae за умови існування їх у річках, що належать до різних природно-географічних зон України – лісової Поліської і Степової зони.

Практичне значення отриманих результатів. Результати роботи можуть бути використані для складання таблиць, ключів для визначення моллюсків родини Melanopsidae при написанні визначників, посібників, методичних рекомендацій. Отримані дані щодо екологічної пластичності видів чорнушкових і демографічних показників їх популяцій можуть бути застосовані у створенні системи моніторингу природних водних об'єктів. Крім того, вони можуть бути використані як біологічні індикатори у санітарній гідробіології.

Особистий внесок здобувача. Дисертацію виконано на кафедрі зоології, біологічного моніторингу та охорони природи Житомирського державного університету імені Івана Франка. Участь авторки полягала у самостійній постановці завдань, вирішення яких забезпечило реалізацію мети дослідження, а також у підборі необхідних для цього методів. Зібрана, проаналізована та узагальнена пошукова література з теми дослідження. Самостійно проведено польові збори і спостереження та лабораторне опрацювання матеріалу. Особисто авторкою здійснено морфологічне (конхіологічне і анатомічне) опрацювання матеріалу і всі дослідження по з'ясуванню аутокологічних і демекологічних особливостей досліджуваних тварин. Алозимний аналіз проведено у лабораторії цитогенетики та еколого-генетичного моніторингу стану довкілля Житомирського державного університету імені Івана Франка (особистий внесок авторки – 40%), а секвенування ДНК – у лабораторії «Синтол» (Всеросійський НІІ сільськогосподарської біотехнології РАСГН, Москва). Математична обробка ДНК послідовностей виконана у лабораторії відділу загальної та прикладної ентомології Інституту зоології НАН України. Картографічну обробку даних здійснено на базі відділу еволюційно-генетичних основ систематики Інституту зоології НАН України імені І. І. Шмальгаузена (особистий внесок автора – 90%). Самостійно проведено осмислення, аналіз, інтерпретацію та узагальнення отриманих результатів, виконано їх статистичну обробку, сформульовано остаточні висновки. При написанні дисертації авторкою її не порушено прав співавторів.

Апробація результатів дисертації Основні положення дисертації доповідалися і обговорювалися на щорічних звітних науково-практичних конференціях Житомирського державного університету імені Івана Франка: «Біологічні дослідження 2011», «Моллюски: Результати, проблеми і перспективи» (2012), «Моллюски: Результати, проблеми і перспективи

досліджень» (2016), на Міжнародних науково-практичних конференціях «Молодь і поступ біології» (Львів 2010, 2011), «Биология – наука XXI века» (Пушино, 2010), «Проблемы экологии: чтения памяти профессора М. М. Кожова» (Иркутск, 2010), «XXVII Krajowe Seminarium Malakologiczne «Problemy współczesnej malakologii» (Toruń – Tleń, 2011), «Теоретичні та практичні аспекти оології в сучасній зоології» (Київ, 2011), «Україна – наукова» (Київ, 2011), «Розвиток наукових досліджень 2011» (Полтава, 2011)., «Наукові дослідження – теорія та експеримент 2012» (Полтава, 2012, 2013), «Ключови въпроси в съвременной наука – 2012» (София, 2012), «Сучасні аспекти природничої музеології» (Київ, 2012), «Биоразнообразие и устойчивость живых систем» (Белгород, 2014), «Prospects of world science – 2014» (Глухов, 2014), «Areas of scientific thought 2015/2016», на Всеукраїнських науково-практичних конференціях «Інноваційний потенціал української науки - XXI» (Запоріжжя, 2011–2012), «Біологічні дослідження – 2017» (Житомир, 2017).

Публікації. За темою дисертації опубліковано 33 роботи, із них 8 статей представлені у фахових виданнях, які рекомендовані Міністерством освіти і науки України, 2 з них входять до бібліографічного списку системи «Scopus» і 21 робота – у вигляді матеріалів і тез наукових конференцій різного рангу, з них 5 у закордонних виданнях (Великобританія, Польща, Болгарія, Росія).

Структура дисертації. Дисертаційна робота включає вступ, 8 розділів, висновки, список використаної літератури, до якого входять 170 першоджерел (з них 125 кирилицею і 75 латиницею), а також додатки. Загальний обсяг роботи становить 147 сторінок. У роботі 25 оригінальних рисунків, 28 таблиць і 20 фотографій.

Подяки. Висловлюю щиру подяку своєму науковому керівникові д. б. н., професору А. П. Стадниченко за надання теми дослідження, цінні поради та рекомендації, допомогу, всебічну підтримку і натхнення у виконанні роботи. Глибоко вдячна за постійну увагу до моєї роботи, підтримку і допомогу член-кореспонденту НАН України І. А. Акімову (Інститут зоології НАН України ім. І. І. Шмальгаузена). Висловлюю щиру вдячність за постійну увагу, рекомендації та цінні поради д.б.н., професору С. В. Межжеріну (зав. відділом еволюційно-генетичних основ систематики Інституту зоології НАН України ім. І. І. Шмальгаузена) і д.б.н. Корнеєву В. О. (зав. відділом загальної і прикладної ентомології Інституту зоології НАН України). Щира вдячність к. б. н. В. М. Титару (Інститут зоології НАН України ім. І. І. Шмальгаузена) за надання цінних порад при побудові картографічних моделей екологічної ніші. Щиро вдячна за допомогу у виконанні аналізів з біохімічного генного маркування завідувачому кафедри екології та природокористування ЖДУ д. б. н. О. В. Гарбару. За перегляд дисертації та надання деяких цінних літературних джерел дякую д. б. н. Н. М. Шуровій (Інститут морської біології НАН України). Дякую кандидатам біологічних наук С. Г. Погребняку

(Національний науково-природничий музей НАН України, Київ) за допомоги при роботі з малакологічними колекціями установи, Ю. В. Тарасовій (ЖДУ) за надання важливих консультацій і порад у зборі та обробці живого матеріалу. Висловлюю подяку за всебічну підтримку викладачам, аспірантам, і лаборантам кафедри зоології, біологічного моніторингу та охорони природи природничого факультету Житомирського державного університету імені Івана Франка. Особлива подяка моїм рідним та близьким за прояви безмежного терпіння і всебічну підтримку.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

Огляд літератури. Розділ присвячено аналізу літературних відомостей, котрі стосуються історії дослідження, питань фауни і таксономії родини Melanopsidae. Особливу увагу було приділено літературним даним, які стосуються конхіологічної і анатомічної будови цих тварин, а також питанням щодо історії вивчення їх поширення, екології і трематодофауни (Жадин, 1952; Здун, 1976; Черногоренко, 1983; Grossu, 1986; Анистратенко та Анистратенко, 2001, Першко, 2003). Зазначаються і відомості, що стосуються цитогенетичних характеристик молюсків представленої родини. У цьому розділі зроблено акцент на тому, що на сьогоднішній день немає єдиної точки зору щодо видового складу родини чорнушкових фауни України.

Матеріал та методика досліджень

Матеріалом слугували власні збори (272 проби, 2462 екз.), здійснені протягом 2010–2014 рр. маршрутним методом. При цьому обстежено водойми в околицях 567 населених пунктів на територіях Одеської, Херсонської, Запорізької, Миколаївської, Вінницької, Хмельницької, Житомирської, Рівненської, Тернопільської, Львівської областей України. Окрім того, з квітня 2011 по жовтень 2011 р. (включно) було здійснено щомісячні спостереження і збір матеріалу на чотирьох стаціонарах – це р. Горинь (Гоща Рівненської обл.); Дунай (Вилкове) і Дністер (Маяки Одеської обл.); Дніпро (Херсон) (рис. 2.1.). Опрацьовано конхіологічні колекції чорнушок, які зберігаються у фондах Державного природничого музею НАН України (Київ) (352 екз.). Використано для анатомічного дослідження 2462 екз., з них 420 екз. для генного маркування, гістологічному дослідженню піддано 276 екз. молюсків. Вихідним матеріалом для дослідження були шість видів (у розумінні Я. І. Старобогатова) – *Microcolpia (Potamoctebiana) canaliculata* (Bourguignat, 1884), *M. (P.) ucrainica* (Starobogatov, Alexenko et Levina, 1992), *M. (P.) potamoctebia* (Bourguignat, 1870), *Fagotia (Dneprifagotia) danubialis* (Bourguignat, 1884), *F. (D.) berlani* (Bourguignat, 1884), *F. (D.) dneprensis* (Starobogatov, Alexenko et Levina, 1992). Для збору, транспортування та утримання в умовах лабораторії застосовано загальноприйнятні методики. Дослідження конхіологічних ознак проводили за такими параметрами: висота (ВЧ) і ширина черепашки (ШЧ), висота (ВВ) і ширина устя (ШВ), висота завитка (ВЗ), висота останнього оберту (ВОО), ширина першого оберту без врахування устя (ШОО), висота останнього оберту над устям (ВОО Н.В.), висота двох останніх обертів (В2ОО). На

основі лінійних мірних конхіологічних показників обраховано 7 індексів: ВЗ/ВЧ, ВВ/ШВ, ВВ/ВЧ, ШОО/ШВ, ВОО Н.В./ВОО, В2ОО/ВЧ. Генетичну частину роботи виконано на базі лабораторії цитогенетики і еколого-генетичного моніторингу стану довкілля Житомирського державного університету імені Івана Франка (керівник – д.б.н. О. В. Гарбар), методом електрофорезу у 7,5%-му поліакриламідному гелі та безперервній Трис-ЕДТА- Na_2 -боратній системі з рН = 8,5 протягом 1 год 20 хв при напрузі 200 V і силі струму 140 mA. У роботі було задіяно низку ферментів (неспецифічні естерази, малатдегідрогеназа, аспартатамінотрансфераза), що кодуються локусами, паралельна інтерпретація мінливості яких здійснена у відповідності до даних щодо алозимного аналізу моллюсків, отриманих раніше (Nagel et al., 1998). Для чорнушкових зібраних нами з популяцій, приурочених до різних річкових басейнів України і визначених за системою Я. І. Старобогатова, здійснено виділення геномної ДНК за стандартним протоколом із використанням набору ДНК-ЕКСТРАН-2 («Синтол» Кат № Ex-511). При здійсненні порівняльного аналізу використано часткові сіквенси мітохондріального гену – субдиниці I цитохром оксидази (COI). Його проведено із застосуванням моделі Maximum Composite Likelihood (Tamura et al., 2004). У всіх послідовностях проведено вирівнювання, а похибки і випадання нуклеотидів вилучено. Результати включено до генетичного банку даних (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/update.html>). Для виготовлення препаратів терток застосовано метод, запропонований Т. Я. Ситниковою і Я. І. Старобогатовим (1985). Для оцінювання лінійних параметрів зубів терток до уваги бралися наступні кількісні ознаки: ширина рахідального зуба (ШР); висота основи рахідального зуба (ВОР); висота ріжучої частини рахідального зуба (ВРР); ширина ініціального зуба (ШІ); висота ріжучої частини ініціального зуба (ВРІ); ширина латерального зуба (ШЛ); висота основи ініціального зуба (ВОІ) і ширина крайового зуба (ШК). Анатомічний розтин моллюсків проводили згідно загальноприйнятих методик. Розглядали і вимірювали довжину (ДБ) та ширину білкової (ШБ) і шкаралупової (ДШ; ШШ) залоз у самок і довжину (ДП) та ширину простати (ШП) у самців. Для побудови комп'ютерної моделі зв'язку моллюсків з їх місцеперебуванням та параметрами навколишнього середовища (температурою, вологістю, рослинністю і т. д.) ми скористалися пакетом геоінформаційних систем (ГІС) MapInfo Professional 7.8 SCP. Для визначення географічних координат окремих місцезнаходжень кожного з видів застосовано програму *Ozi Explorer* (версія 3.95.2). Дослідження умов гідрологічного і гідрохімічного режимів місцеперебувань *M. daudebartii* і *E. esperi* здійснювали керуючись методиками гідроекологічних (Арсан та ін., 2006) і гідробіологічних досліджень (Абакумов, 1983). Дослідження вікової структури популяцій моллюсків проведено за допомогою математико-статистичних методів, описаних С. С. Крамаренком та ін. (2003 р.). Гістологічні дослідження здійснено за загальноприйнятими методиками (Роскин, Левинсон, 1957;

Горальський, 2005). Фарбували зрізи гематоксиліном Гайденгайна-еозином. Цито- і картометрію, а також розрахунки об'єму ядер і клітин виконано за методикою, запропонованою К. Ташке (1980), з допомогою мікроскопу ЛОМО-МИКМЕД-1 (зб. 7×40). Фотографії робили за допомогою цифрової фотокамери «Nikon». Результати досліджень опрацьовано методами базової варіаційної статистики і за допомогою пакету прикладних статистичних програм STATISTICA 8. 0. та Microsoft Excel v. 9. 0.

Еволюційно-генетична дискретність видів родини Melanopsidae та її видовий склад. Алозимна мінливість молюсків родини Melanopsidae. Дослідженням алозимної мінливості шести локусів трьох ферментних систем (неспецифічних естераз, аспартатамінотрансферази, малатдегідрогенази) отримано результати, котрі з високим рівнем вірогідності вказують на те, що види, які були описані Старобогатовим зі співавторами (1992) (*F. danubialis*, *F. berlani* та *F. dneprensis* у межах роду *Fagotia*, в також *M. canaliculata*, *M. ucrainica*, *M. potamoctebia* у межах роду *Microcolpia*) за електрофоретичними спектрами та алельними пулами не відрізняються один від одного, що доводить їх повну генетичну ідентичність на рівні алозимів. Спостерігаємо чітку відмінність лише між видами *F. esperi* та *F. acicularis* у розумінні В. І. Жадина (1952) або видами *Esperiana esperi* та *Microcolpia daudebartii* у сучасному розумінні. Причому види *E. esperi* та *M. daudebartii* є чітко репродуктивно ізольованими, ступінь генетичних відмінностей між ними є дуже значним, адже спільними для них є лише один локус із шести досліджених (*Es-4^a*). Це рівень дивергенції видів різних родів, а, можливо, і різних підродів (табл. 1).

Таблиця 1

Алельний склад трьох ферментних систем при міжвидових порівняннях видів родини Melanopsidae за різними таксономічними уявленнями

| Локус | Алель | <i>M. daudebartii</i> | | | <i>E. esperi</i> | | |
|-------------|-------|------------------------|---------------------|------------------------|----------------------|----------------------|-------------------|
| | | <i>M. canaliculata</i> | <i>M. ucrainica</i> | <i>M. potamoctebia</i> | <i>F. danubialis</i> | <i>F. dneprensis</i> | <i>F. berlani</i> |
| <i>Es-1</i> | c | | | | 1 | 1 | 1 |
| | b | | | | 1 | 1 | 1 |
| | a | 1 | 1 | 1 | | | |
| <i>Es-2</i> | b | | | | 1 | 1 | 1 |
| | a | 1 | 1 | 1 | | | |
| <i>Es-3</i> | b | 1 | 1 | 1 | | | |
| | a | | | | 1 | 1 | 1 |
| <i>Es-4</i> | a | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Aat</i> | b | 1 | 1 | 1 | | | |
| | a | | | | 1 | 1 | 1 |
| <i>Mdh</i> | b | 1 | 1 | 1 | | | |
| | a | | | | 1 | 1 | |
| n | | 22 | 25 | 36 | 24 | 20 | 16 |

Секвенування нуклеотидних послідовностей мітохондріального гена COI. Порівняння особин різних видів, які були виділені Я. І. Старобогатовим з колегами (Старобогатов и др., 1992), – *F. danubialis*, *F. berlani*, *F. dneprensis* у межах роду *Fagotia*, в також *M. canaliculata*, *M. ucrainica*, *M. potamoctebia* у межах роду *Microcolpia*, показало, що вони є повністю ідентичними за послідовністю нуклеотидів. Це підтверджується і даними з алозимної мінливості. Все це свідчить про генетичну ідентичність та конспецифічність виділених цими авторами видів. Генетична дивергенція між видами *F. esperi* та *F. acicularis* (у широкому їх розумінні), а також їхня дивергенція від *Melanopsis* sp. знаходиться на дуже значному рівні, який відповідає рівню дивергенції видів різних родів (рис. 1.). Цей результат також чітко збігається з даними, що були отримані при аналізі алозимів.

Порівняння даних генетичної дивергенції Melanopsidae з дослідженнями молюсків з інших груп. У результаті дослідження представників родини, проведеного на рівні алозимів та секвенування послідовностей мітохондріального гена COI, підтвердилася концепція (Neubauer, 2016), згідно якої у фауні України мають бути поширені усього лише два види цієї родини. Причому є підстави вважати, що це представники не одного роду, а різних родів родини Melanopsidae.

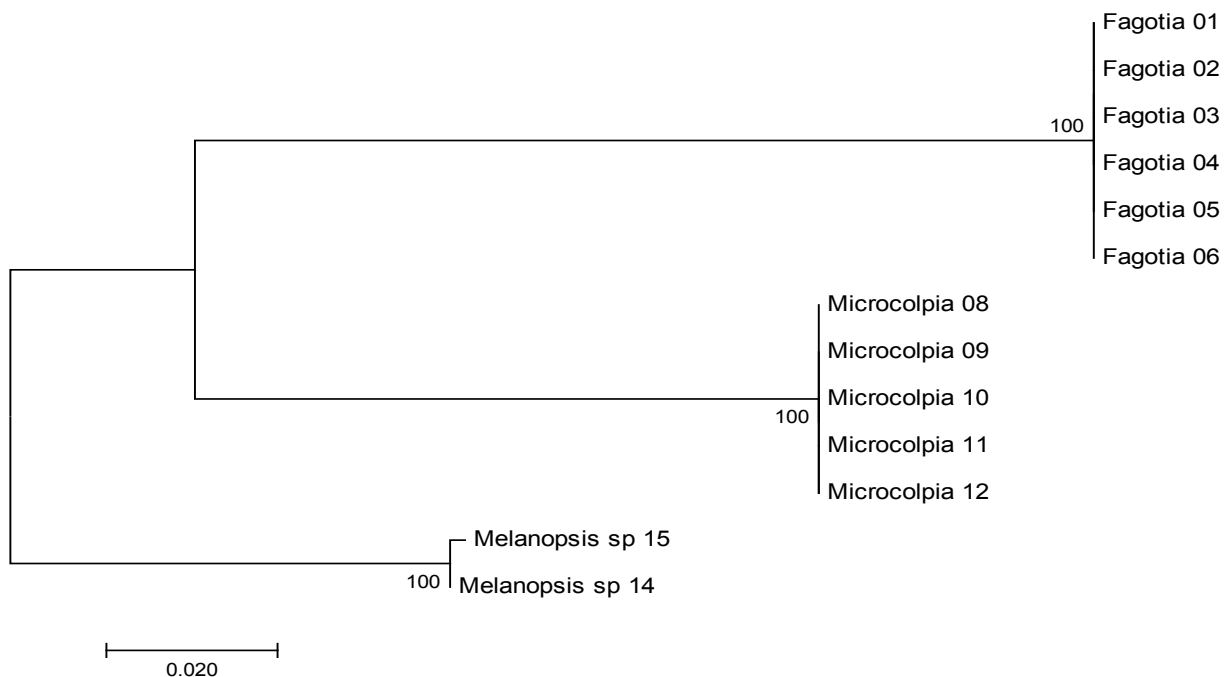


Рис. 1. Дендрограма (Maximum Composite Likelihood method) еволюційних відносин видів родини Melanopsidae, побудована за генетичними дистанціями (Tamura, Nei, 1993) розрахованими за заміщеними гомологічними нуклеотидними послідовностями гена COI.

Морфологічна мінливість видів родини Melanopsidae. Аналіз конхіологічних особливостей. Аналіз якісних конхіологічних ознак підтвердив, що варіювання забарвлення фону черепашки не може слугувати надійною ознакою для видової ідентифікації молюсків цієї родини. Хоча все

ж такі окремі його типи є переважаючими для кожного з її видів. У *M. daudebartii* конхіоліновий шар черепашки забарвлений у рогово-коричневий або чорний колір, причому під швом інтенсивність забарвлення зазвичай дещо світліша. Конхіоліновий шар кришечки у нього темнокоричневого або майже чорного кольору. Черепашка *E. esperi* з бурими або темно-червоними крапками плямисто секторального типу, розкиданими по ясножовтому фону. За результатами дискримінантного аналізу чітко диференціюються лише групи, що відповідають наявності двох видів родини Melanopsidae (табл. 2, рис. 2) – *M. daudebartii* і *E. esperi*.

Таблиця 2

Матриця класифікації за конхіологічними лінійними параметрами родини Melanopsidae (Discriminant analysis; linear discriminant function)

| № | Вид | % | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|---|------------------------|-------|----|----|---|----|---|---|
| 1 | <i>M. ucrainica</i> | 79,17 | 19 | 3 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| 2 | <i>M. canaliculata</i> | 31,58 | 11 | 6 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| 3 | <i>M. potamoctebia</i> | 18,18 | 6 | 3 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| 4 | <i>F. danubialis</i> | 91,30 | 0 | 0 | 0 | 21 | 1 | 1 |
| 5 | <i>F. dneprensis</i> | 45,45 | 0 | 0 | 0 | 6 | 5 | 0 |
| 6 | <i>F. berlani</i> | 50,00 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 4 |
| | У цілому | 59,38 | 36 | 12 | 6 | 31 | 6 | 5 |

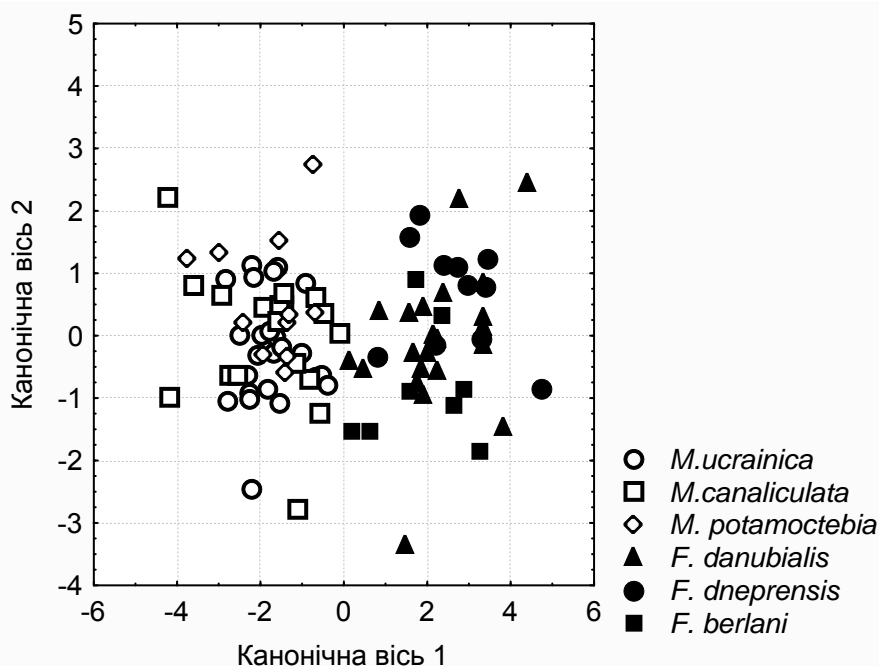


Рис. 2. Діаграма розсіяння вибірок видів родини Melanopsidae у полі перших двох канонічних функцій.

Аналіз будови терток. У ході проведеного дослідження встановлено, що тертка чорнушок ріпідоглосного типу. Радули усіх досліджуваних видів мають однакову формулу. Дискримінантний аналіз сукупності усіх виділених для дослідження лінійних ознак зубів молюсків родини *Melanopsidae* свідчить про низький ступінь надійності цих ознак (51%), тому кількісні показники їх будови не можуть бути використані для ідентифікації цих видів.

Географічне поширення і особливості ареалів молюсків родини *Melanopsidae* на території України. Поширення *M. daudebartii* і *E. esperi* в Україні і моделювання їх ареалів у відповідності до гіпотези екологічної ніші. Ареали видів складаються з двох ізолятів: північного, який менший за розмірами та охоплює басейни Прип'яті – Горині і її правого притоку Случа, і південного, значно більшого за площею, який простягається по басейнах Нижнього Дніпра, Нижнього Дністра і Нижнього Дунаю (рис. 3.).

Згідно проведеного аналізу у північній частині України наявні менш сприятливі умови для існування цих молюсків, на що вказує ймовірність їхнього перебування у підходящих для них стаціях від 0,17 до 0,33 порівняно з такими у її південній частині (0,33 – 0,50). Основними факторами успішного здійснення життєвого циклу цими молюсками в певному діапазоні абіотичної умов, у першу чергу, є наявність відповідного рівня температури у водному середовищі існування цих тварин. Різкі температурні коливання тягнуть за собою негативні зміни теплового виміру ніші, в якій перебувають *M. daudebartii* і *E. esperi*.

Екстраполяція сучасної моделі (рис. 4.) кліматичних умов на умови майбутнього прогнозує скорочення ареалів цих молюсків (зменшення їх площі з 15% до 11,5%) за рахунок зростання площ малоприсадатних територій для їх життєдіяльності (рис. 5.).

При цьому вирішальними з біокліматичних факторів для цих тварин при суттєвих змінах умов довкілля будуть температурна сезонність, середня температура найсухішого місяця року і кількість опадів найтеплішого кварталу останнього.

Аутекологія видів родини *Melanopsidae*. Гідрологічна і гідрохімічна характеристика середовища існування *M. daudebartii* і *E. esperi*. У ході дослідження для чорнушок встановлено екологічні преферендуми щодо низки абіотичних факторів середовища. Ці тварини є реобіонтами і реофілами. Вони витримують швидкість течії до 2 м/с. Найсприятливіші умови ці молюски знаходять на глибинах від 0,01 до 1,4 м. З настанням осінніх холодів вони здійснюють вертикальні міграції на глибини до 2 м. За нашими спостереженнями, температурний преферендум для *M. daudebartii* і *E. esperi* знаходиться у межах 15–25° С.

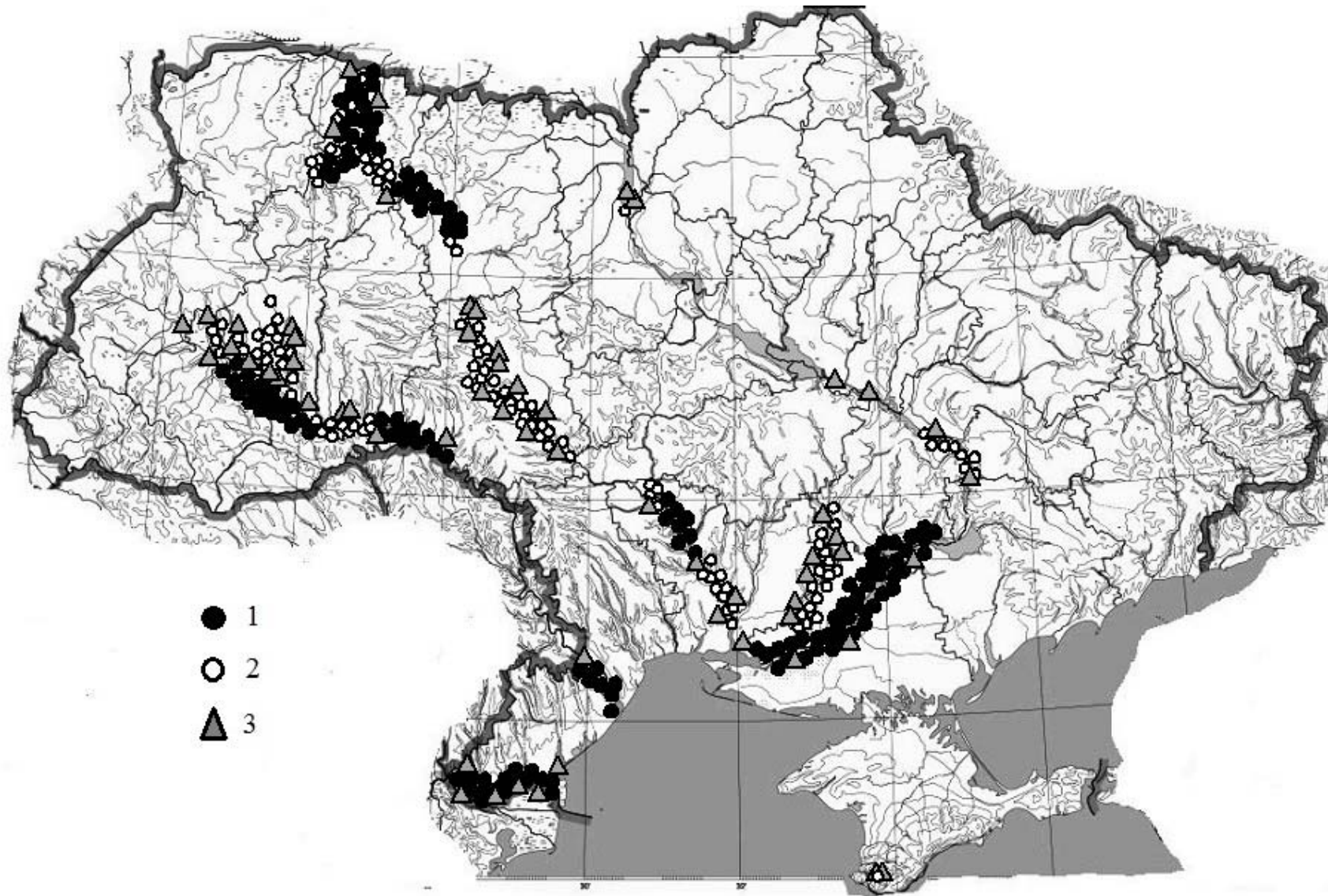


Рис. 3. Ареал молюсків родини Melanopsidae на території України: 1 – виявлено; 2 – не виявлено; 3 – літературні дані.

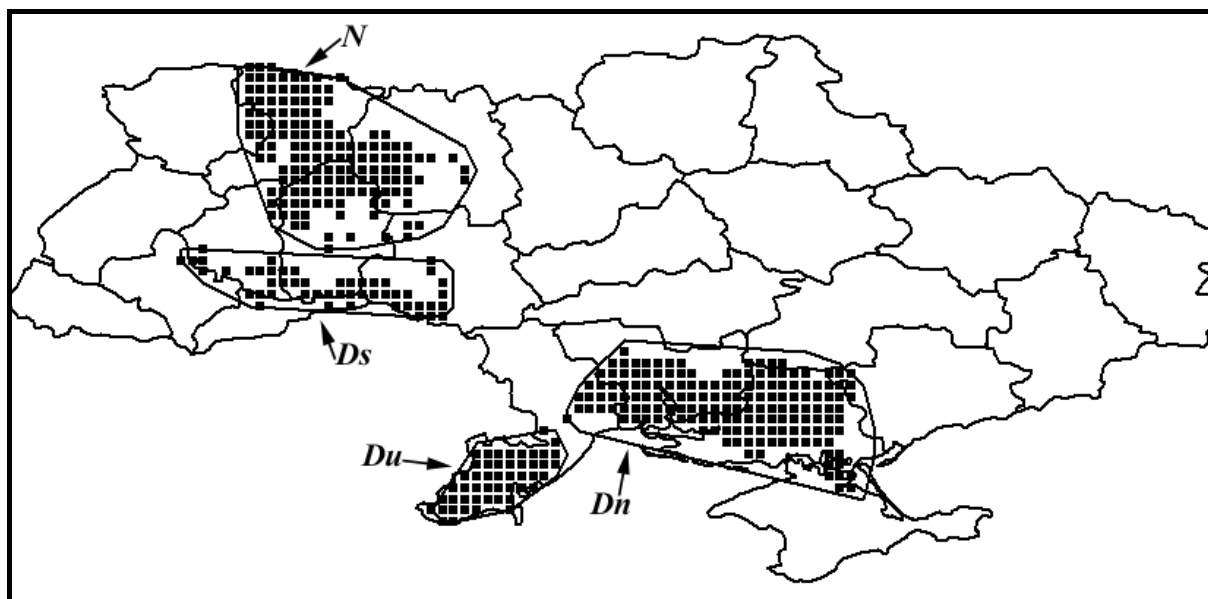


Рис. 4. Поширення *M. daudebartii* і *E. esperi* на території України за сучасних кліматичних умов: N – північ, Ds – Дністер, Du – Дунай, Dn – Дніпро.

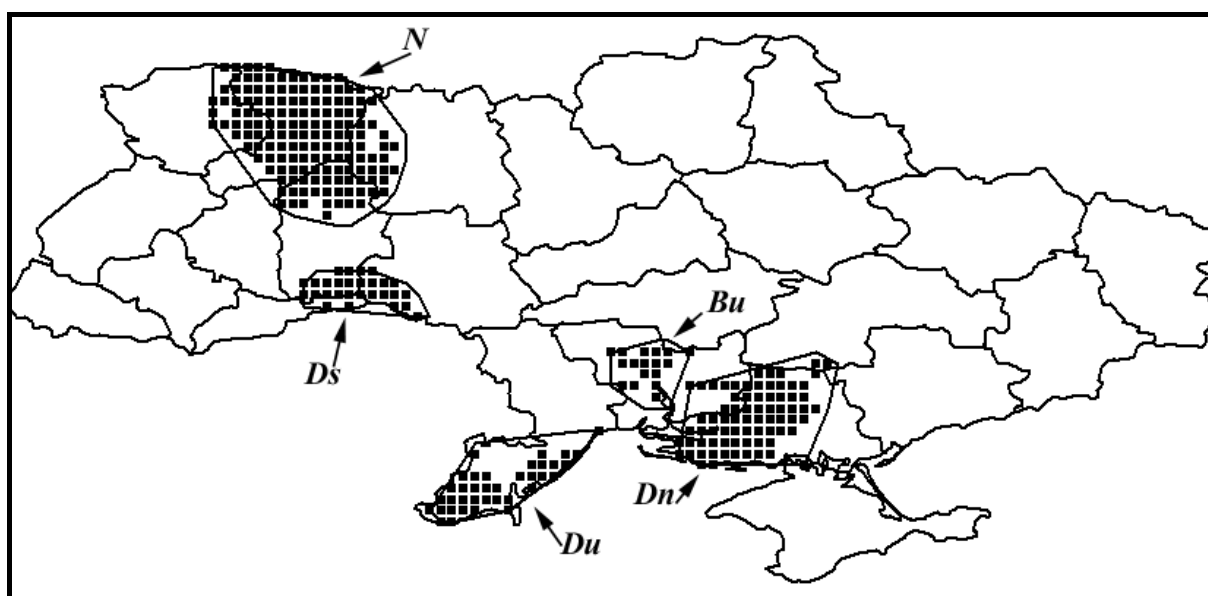


Рис. 5. Поширення *M. daudebartii* і *E. esperi* на території України за кліматичних умов 2050 р: N – північ, Ds – Дністер, Du – Дунай, Dn – Дніпро, Bu – Південний Буг.

Ці молюски віддають перевагу кам'янистим субстратам. І *M. daudebartii*, і *E. esperi* належать до групи стеноіонних організмів, оскільки у своєму поширенні вони зазвичай бувають приурочені до слабколужного та нейтрального середовища (рН 6–8,1). Досліджувані види є прісноводними стеногалінними тваринами, які поширені у слабкомінералізованих (100–200 мг/л) і середньомінералізованих (200–500 мг/л) водах. І *M. daudebartii*, і *E. esperi* – оксифільні тварини. Вони можуть слугувати біоіндикаторами

ступеня забруднення водойм органічними речовинами оскільки трапляються лише в β -мезосапробних зонах водотоків.

Вплив факторів навколишнього середовища на екологічні особливості *M. daudebartii* і *E. esperi*. Щільність поселення цих моллюсків (одночасно і їх біомаса) зростають щодо *M. daudebartii* у напрямку з півночі на південь і у зворотньому напрямку – для *E. esperi*. За щільністю поселення (як середньою, так і максимальною) *E. esperi* значно поступається *M. daudebartii*. У місцях знаходження останнього з них частка його популяцій, щільність населення яких не перевищує 10 екз./м², становить лише $\frac{1}{3}$ від загальної кількості особин, тоді як щодо *E. esperi* цей показник становить $\frac{1}{2}$.

Особливості екології популяцій видів родини Melanopsidae. Просторова структура популяцій *M. daudebartii* і *E. esperi*. Просторовий розподіл популяцій цих тварин – плямистий. Він належить до найпоширенішого розподілу організмів у просторі.

Статева структура популяцій *M. daudebartii* і *E. esperi*. Для популяцій цих видів характерна двостатевість з проявами у особин ознак статевого диморфізму. Останній, однак, не дозволяє з високим рівнем вірогідності диференціювати особини за статтю, оскільки одновікові самці і самки різняться лише за висотою їх черепашок. Співвідношення статей в українських популяціях чорнушок становить 1:1.

Вікова структура популяцій *M. daudebartii* і *E. esperi*. Популяції *M. daudebartii* і *E. esperi* належать до категорії поліциклічних популяцій, тобто таких, які складаються з особин кількох поколінь, а максимальна тривалість життя їх перевищує один рік. Задля оцінки сезонних змін вікового розмаїття популяцій чорнушкових було використано індекс вікової гетерогенності (V) (табл. 3).

Таблиця 3.

Індекс вікової гетерогенності (V, %) *M. daudebartii* і *E. esperi*

| Місяці | Горинь (Гоща Рівненської обл.) | Дунай (Вилкове Одеської обл.) | Дністер (Маяки Одеської обл.) | Дніпро (Херсон) |
|----------|--------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|--------------------|
| Травень | 1.91/1.87 | 2.16/2.52 | 2.05/2.28 | 1.95/2.46 |
| Червень | 2.86/2.62 | 2.00/2.58 | 2.75/2.57 | 2.68/2.88 |
| Липень | 2.74/2.81 | 1.42/2.20 | 1.70/2.37 | 1.76/2.76 |
| Серпень | 2.56/2.72 | 1.31/2.17 | 1.68/2.21 | 1.56/2.41 |
| Вересень | 2.37/2.73 | 1.22/1.96 | 2.03/2.08 | 1.52/2.33 |
| Жовтень | 2.00/1.75 | 1.24/1.92 | 1.87/1.99 | 1.57/2.04 |
| Листопад | - | 1.34/1.96 | 1.63/1.61 | 1.71/1.98 |

Примітка: чисельник – *M. daudebartii*, знаменник – *E. esperi*

Узагальнені відомості щодо вікового розмаїття усіх обстежених популяцій чорнушок засвідчують, що найвищим ступенем стабільності відзначається популяція *M. daudebartii* (V = 2,41%) північного ізоляту і всі,

без виключення, популяції *E. esperi* ($V = 2,18-2,40\%$) південного ізоляту. Щодо *E. esperi* північного ізоляту і всіх популяцій *M. daudebartii* південного ізоляту то значення індекса вікової гетерогенності для них набагато нижчі і становлять для першого з названих видів 1,53, а для другого – 1,53–1,96%. Пік народжуваності у *M. daudebartii* і *E. esperi* завжди припадає на кінець червня – липень. Це саме той період, коли з'являються особини нульового покоління. Смертність у популяціях цих тварин має два піки (рис. 6). Перший з них припадає на середину літа (час масової загибелі цьогорічок), а другий – на вересень (час природного відходу дворічних особин).

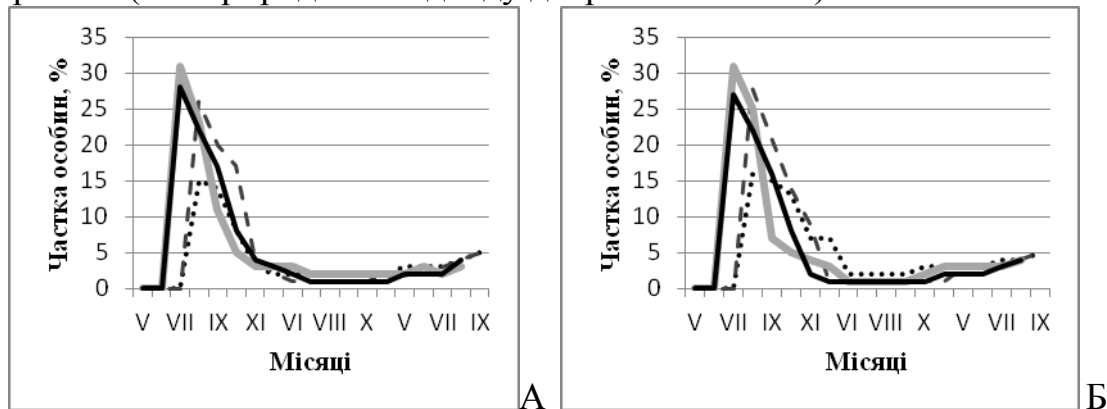


Рис. 6. Криві смертності у популяціях *M. daudebartii* (А) і *E. esperi* (Б): •••• – гориньська, □ □ □ – дніпровська, — — дунайська, — — дністерська.

Особливості репродуктивних циклів *M. daudebartii* і *E. esperi*.
Морфологія гонад *M. daudebartii* і *E. esperi*. Усі молюски родини Melanopsidae є роздільностатевими і мають примітивну і просто побудовану статеву систему (Старобогатов, Алексенко та Левина 1992; Анистратенко та Анистратенко, 2001; Стельмашук, Стадниченко та Іззатуллаєв, 2012). Гонодукт у них зазвичай сформований гонадіальним, ренальним, паліальним, бурсальним та цефалоподіальним відділами. Самці цих молюсків характеризуються афалічністю.

Вікові особливості і сезонні зміни гаметогенезу у популяціях *M. daudebartii* і *E. esperi*. Гаметогенез у *M. daudebartii* і *E. esperi* відбувається синхронно за однакових умов середовища у ході сперматогенезу і овогенезу. Дослідженням гістологічних зрізів статевих залоз цих молюсків з'ясовано, що це стадійний процес, який включає п'ять різних стадій зрілості гонад: початок гаметогенезу, активний гаметогенез, переднерестова, нерестова і післянерестова (нульова) стадії, які є характерними для певних сезонів року. Оскільки між стадіями гаметогенезу та температурними умовами простежується пряма залежність, то у популяціях південного ізоляту цих видів даний процес відбувається раніше порівняно з популяціями північного ізоляту (табл. 4).

За кількістю зрілих ооцитів встановлено час настання піків народжуваності. У гориньських і случанських популяціях чорнушок (північний ізолят) він припадає на липень, а у дніпровській, дністровській і

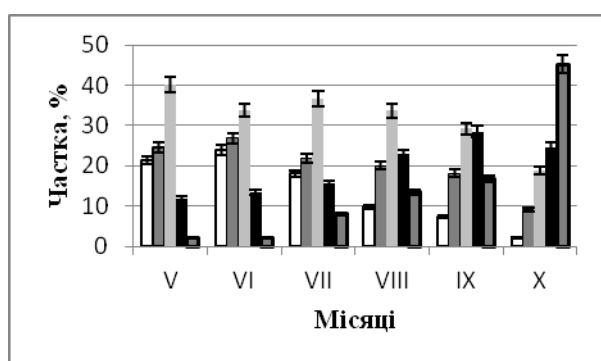
дунайській популяціях (південний ізолят) – на кінець червня – початок липня (рис. 7).

Таблиця 4.

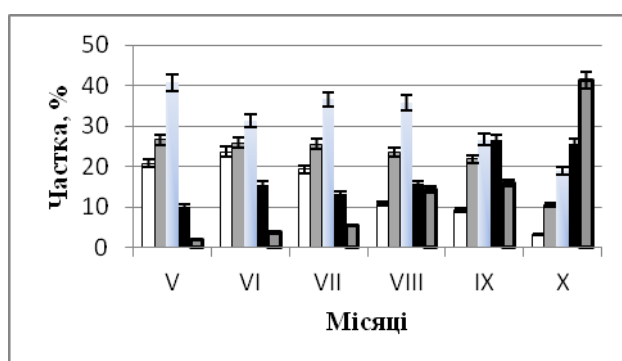
Терміни перебігу гаметогенезу у молюсків родини Melanopsidae з річок різних природногеографічних зон України

| Стадії гаметогенезу | Популяції північного ізоляту | Популяції південного ізоляту |
|-----------------------|-------------------------------------|---|
| | Термін перебігу | Термін перебігу |
| Початок гаметогенезу | початок травня до II його декади | кінець квітня - I декада травня |
| Активний гаметогенез | III декада травня – I декада червня | II декада травня – кінець III його декади |
| Переднерестова стадія | червень – I декада липня | кінець травня – до III декади червня |
| Нерестова стадія | Середина липня до III декади серпня | III декада червня – кінець липня |
| Післянерестова стадія | II декада вересня – початок травня | початок жовтня – II-III декади квітня |

Для *M. daudebartii* і *E. esperi* України встановлено тривалість періодів їх життєвих циклів. У обох видів найбільшою тривалістю відзначається передрепродукційний період, який тягнеться близько року. Наступний (репродукційний) період значно коротший – він охоплює 3–3,5 місяці, а останній (післярепродукційний) період становить 1–3 місяці (як крайня рідкість – до 7 місяців).

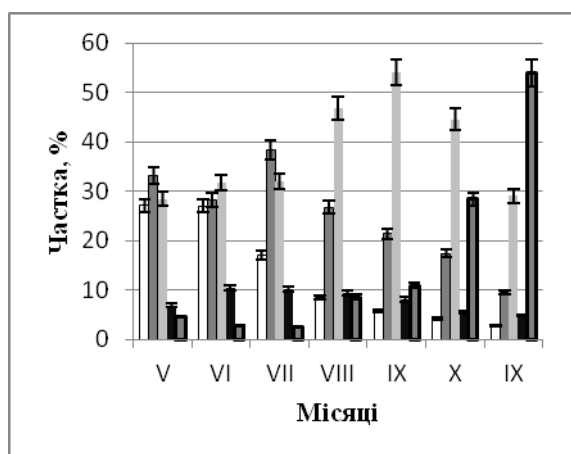


1

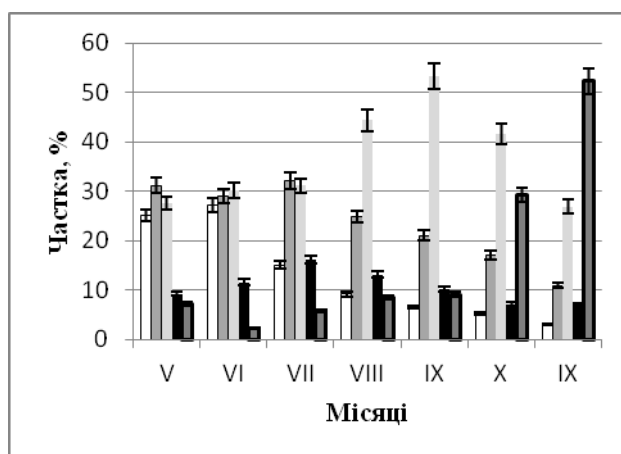


2

A

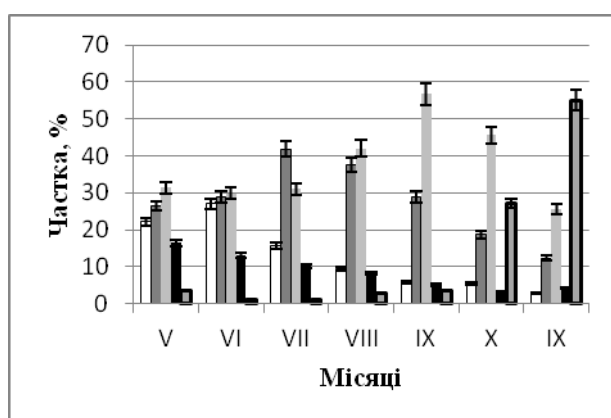


1

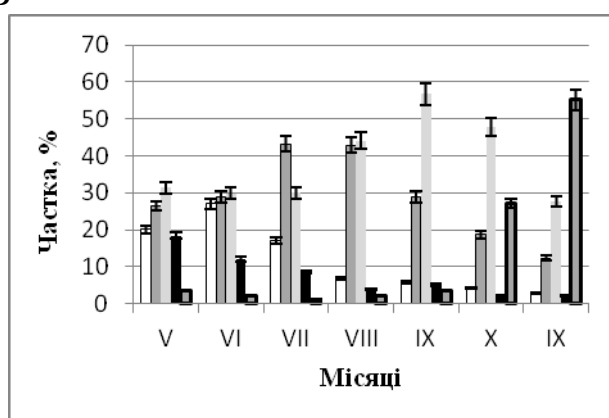


2

Б

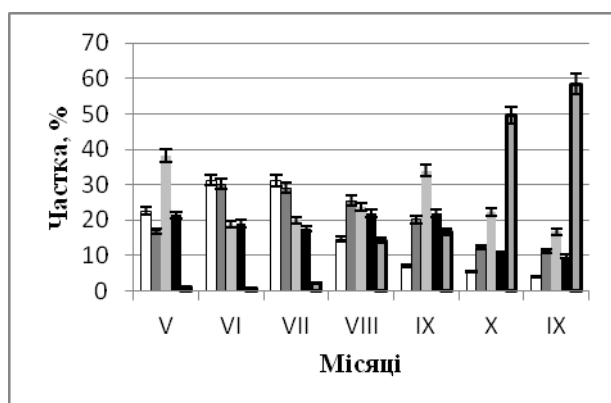


1

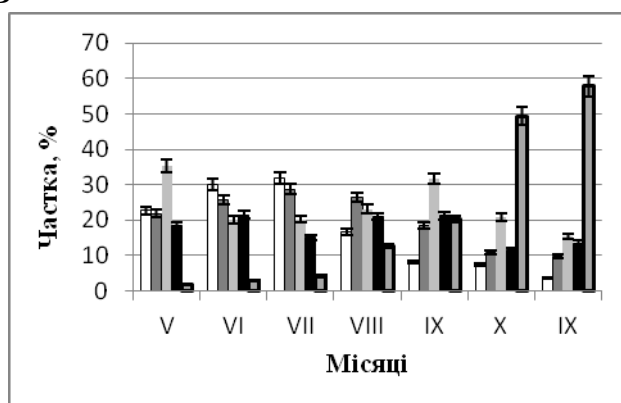


2

В



1



2

Г

Рис. 7. Відсотковий розподіл ооцитів у *M. daudebartii* (1) і *E. esperi* (2) на різних стадіях овогенезу: А – р. Горинь, с. Гоща Рівненської обл.; Б – р. Дніпро, м. Херсон; В – р. Дунай, с. Вилкове Одеської обл.; Г – р. Дністер, с. Маяки Одеської обл. □ - превітелогенез; ■ - вітелогенез; ■ - пізній вітелогенез; ■ - зрілі ооцити; ■ - дегенеруючі ооцити.

ВИСНОВКИ

Дисертацію присвячено встановленню видової структури родини Melanopsidae України; сучасного і прогнозованого на віддалене майбутнє поширення видів; з'ясуванню особливостей їх аутекології, популяційної біології, життєвих і репродукційних циклів.

1. Застосування морфометрії та генетичних методів (мультилокусного аналізу і секвенування гену COI) доводять існування у фауні України двох видів цієї родини – *Microcolpia daudebartii* і *Esperia esperi*, між якими наявний родовий рівень генетичної дивергенції.

2. За комплексом конхіологічних ознак види *M. daudebartii* і *E. esperi* розрізняються на рівні 100%. В їх межах відсутні будь-які таксономічні форми з визначеними межами морфологічної мінливості.

3. Найвищим рівнем вірогідності при видовій діагностиці відзначається співвідношення висоти черепашки до її завитка (рівень дискримінації – 99%).

4. Доведено, що ареали видів у межах України складаються з двох ізолятів: північного, який менший за розмірами та охоплює басейни Прип'яті – Горині і її правого притоку Случа, і південного, значно більшого за площею, який простягається по басейнах Нижнього Дніпра, Нижнього Дністра і Нижнього Дунаю.

5. Доведено значне скорочення в Україні площ ареалів обох видів за останні 75 років. Причому у випадку підвищення температури на підставі моделювання можна спрогнозувати подальше скорочення ареалів обох видів ще на 12–15% і навіть їх фрагментацію.

6. Згідно ГІС-моделювання біокліматичними факторами, що визначають поширення цих молюсків в Україні, є температурна сезонність, середня температура найсухішого місяця року і опади найтеплішого кварталу.

7. *M. daudebartii* і *E. esperi* – реофільні гідробіонти з вузькою екологічною пластичністю. Ці види трапляються переважно разом і мають майже однакові екологічні преферендуми. Виключення становить лише водневий показник (рН): у *M. daudebartii* діапазон його ширший (5,0–8,5 проти 7,6–8,5 у *E. esperi*).

8. У популяціях *M. daudebartii* зростання щільності населення відбувається у напрямку з півночі на південь, а у *E. esperi*, навпаки, з півдня на північ, що свідчить про різні температурні оптимуми у цих видів.

9. Найвищим ступенем стабільності характеризуються північні популяції *M. daudebartii* і південні популяції *E. esperi*, в яких спостерігаються індекси вікової гетерогенності вищі за 2%.

10. У *M. daudebartii* і *E. esperi* найдовшим є передрепродукційний період, який триває близько року. Репродукційний період займає 3–3,5 місяці, а післярепродукційний – 1–3 (як крайня рідкість – до 7 місяців).

11. Пік народжуваності у північних популяціях *M. daudebartii* і *E. esperi* припадає на липень, а у південних – на кінець червня - початок липня, що викликається деяким запізненням завершення сперматогенезу у північних популяціях. Смертність у популяціях має два піки. Перший з них припадає на середину літа – час масової загибелі цьогорічок. А другий пік має місце у вересні під час природного відходу старих дворічних особин.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ НАУКОВИХ РОБІТ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті, які опубліковані у наукових виданнях, що входять до наукометричної бази даних Scopus:

1. Tytar, V. M., Makarova, N. M. 2015. Distribution of the freshwater snail species *Fagotia* (Gastropoda, Melanopsidae) in Ukraine according to climatic factors. I *Fagotia esperi*. *Vestnik Zoologii*, 49, 341-350. (особистий внесок здобувача – збір матеріалу і написання тексту).

2. Макарова, Н. М. 2015. Поширення і деякі особливості екології молюсків роду *Fagotia* (Gastropoda, Pectinibranchia, Melanopsidae) у водоймах України. *Гидробиологический журнал*, 51, 5, 67-74. (особистий внесок здобувача – збір та аналіз матеріалу і написання тексту)

Публікації в інших фахових виданнях України:

3. Стадниченко, А. П., Стельмащук, Н. М. 2010. Молюски родини Melanopsidae (Gastropoda, Pectinibranchia) України: гістологія і гістохімія сполучної тканини і залозистого епітелія гепатопанкреаса. *Вісник Львівського університету*. Серія біологічна, 54, 222-230. (особистий внесок здобувача – збір та аналіз матеріалу і написання тексту).

4. Стадниченко, А. П., Скок, Т. Л., Стельмащук, Н. М. 2011. Збереження та відновлення видів молюсків України для екологічно збалансованого розвитку її прісноводної фауни – важливе завдання сучасної зоології. *Науковий вісник Волинського національного університету імені Лесі Українки*, 9, 76-81. (особистий внесок здобувача – збір матеріалу і написання тексту).

5. Стельмащук, Н. М., Стадниченко, А. П., Іззатуллаєв, З. І. 2012. *Fagotia acicularis* (Gastropoda, Pectinibranchia, Melanopsidae) України: розмноження і розвиток. *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка*. Серія біологічна, 2(51), 267-271. (особистий внесок здобувача – збір та аналіз матеріалу і написання тексту)

6. Гарбар, О. В., Стельмащук, Н. М., Гарбар, Д. А. 2012. Алозимна та морфологічна мінливість видів роду *Fagotia* Bourguignat, 1884 (Gastropoda, Pectinibranchia, Melanopsidae). *Наукові записки Тернопільського педагогічного університету імені Володимира Гнатюка*. Серія біологічна, 2 (51), 66-70. (особистий внесок здобувача – збір та аналіз матеріалу і написання тексту)

7. Макарова, Н. М. 2016. Родина Melanopsidae (Mollusca, Gastropoda, Pectinibranchia) України: видова структура і сучасний ареал. *Науковий вісник Ужгородського університету*. Серія біологічна, 40, 70-73.

(особистий внесок здобувача – збір та аналіз матеріалу і написання тексту).

8. Макарова (Стельмашук) Н. М. 2016. Деякі аспекти біології та демекології молюсків роду *Fagotia* (Gastropoda, Pectinibranchia, Melanopsidae) України. *Вісник Львівського університету*. Серія біологічна, 72, 140-148. *(особистий внесок здобувача – збір та аналіз матеріалу і написання тексту).*

9. Стельмашук, Н. М., Стадниченко, А. П. 2011. Що ми знаємо наразі про чорнушок (Mollusca, Pectinibranchia, Melanopsidae) України. *Вісник Львівського університету*. Серія біологічна, 57, 12-23. *(особистий внесок здобувача – збір та аналіз матеріалу і написання тексту)*

Тези та матеріали конференцій:

10. Тарасова, Ю. В., Лейченко, А. Н., Скок, Т. Л., Стельмашук, Н. М. 2010. Изменения пресноводной малакофауны Украины под влиянием антропогенных факторов. «Биология – наука XXI века»: сборник тезисов 14-ой Пушинской международной школы-конференции молодых ученых, 2010, Пушино. 2, 82-83. *(особистий внесок – написання тексту).*

11. Стадниченко, А. П., Гирин, В. К., Иваненко, Л. Д., Лейченко, А. Н., Скок, Т. Л., Мокрицкая, А. М., Сиваева, К. В., Стельмашук, Н. Н., Тарасова, Ю. В. 2010. Пресноводная малакофауна Украины в условиях глобального потепления климата Земли. «Проблемы экологии: чтения памяти профессора М. М. Кожова»: тезисы докладов международной научной конференции и международной школы для молодых ученых, 2010, Иркутск. 107. *(особистий внесок здобувача – написання тексту).*

12. Стельмашук, Н. М. Анатомія статевої системи *Fagotia acicularis* (Mollusca: Pectinibranchia: Melanopsidae). 2010. «Молодь і поступ біології»: збірник тез VI міжнародної наукової конференції студентів та аспірантів, 21-24 вересня, 2010 рік, Львів, 133-134. *(особистий внесок здобувача – збір та аналіз матеріалу і написання тексту).*

13. Скок, Т. Л., Стельмашук, Н. М. 2011. Екологічна характеристика р. Тясмин (Сміла Черкаської обл.) за 2011 рік. Матеріали восьмої міжнародної науково-практичної інтернет-конференції «Україна наукова», 2010, Київ: «ТК Меганом». 26-28. *(особистий внесок здобувача – збір матеріалу та написання тексту).*

14. Стельмашук, Н. М. 2011. Чорнушкові України. «Теоретичні та практичні аспекти оології в сучасній зоології»: Матеріали IV міжнародної науково-практичної конференції, 2011, Київ. 70-73. *(особистий внесок здобувача – збір та аналіз матеріалу і написання тексту).*

15. Стельмашук, Н. Н. Состояние фауны семейства Melanopsidae (Mollusca: Gastropoda: Pectinibranchia) Украины на современном этапе. 2011. «Розвиток наукових досліджень 2011»: Матеріали сьомої міжнародної науково-практичної конференції, 28-30 листопада, 2011 рік, Полтава. 68-69. *(особистий внесок здобувача – збір та аналіз матеріалу і написання тексту).*

16. Стельмащук, Н. М. 2011. Особливості поширення та екології *Fagotia esperi* і *Fagotia acicularis* (Mollusca: Pectinibranchia: Melanopsidae) на теренах України. «Молодь і поступ біології»: Збірник тез VII міжнародної наукової конференції студентів та аспірантів, 5-8 квітня, 2011 рік, Львів. 223. *(особистий внесок здобувача – збір та аналіз матеріалу і написання тексту)*.

17. Стельмащук, Н. М. 2011. Акваріумне утримання прісноводних молюсків роду *Fagotia* (Gastropoda: Pectinibranchia: Melanopsidae). Молода наука Волині: пріоритети та перспективи досліджень: Матеріали V Міжнародної науково-практичної конференції студентів і аспірантів, 10–11 травня, 2011 рік, Луцьк. 231-232. *(особистий внесок здобувача – збір та аналіз матеріалу і написання тексту)*.

18. Стельмащук, Н. М. 2011. Особливості поширення та екології молюсків роду *Fagotia* (Gastropoda: Pectinibranchia: Melanopsidae) України. Біологічні дослідження 2011. II науково-практична конференція: Матеріали доповідей, 2011, Житомир. 55-56. (а) *(особистий внесок здобувача – збір та аналіз матеріалу і написання тексту)*.

19. Стельмащук, Н. М. 2011. Особливості екології прісноводних молюсків родини Melanopsidae (Mollusca: Gastropoda: Pectinibranchia) фауни України. «Інноваційний потенціал української науки – XXI сторіччя». Х всеукраїнська науково-практична конференція: Збірник доповідей, 2011, Запоріжжя. 75-77. (б) *(особистий внесок здобувача – збір та аналіз матеріалу і написання тексту)*.

20. Stelmashchuk, N. 2011. Distribution of the mollusks of Melanopsidae family (Mollusca, Gastropoda, Pectinibranchia) in Ukraine. XXVII Krajowe Seminarium Malakologiczne «Problemy współczesnej malakologii, 6-8 kwietnia, 2011, Toruń – Tleń. 69-70. *(особистий внесок здобувача – збір та аналіз матеріалу і написання тексту)*.

21. Стельмащук, Н. М. 2011. Случанські популяції прісноводних молюсків родини Melanopsidae (Mollusca: Gastropoda: Pectinibranchia). «Інноваційний потенціал української науки – XXI сторіччя»: Збірник доповідей учасників дванадцятої Всеукраїнської науково-практичної конференції, 28 травня–6 червня, 2011 рік. Запоріжжя. 56-58. *(особистий внесок здобувача – збір та аналіз матеріалу і написання тексту)*.

22. Гарлінська (Лейченко), А. М., Тарасова, Ю. В., Скок, Т. Л., Стельмащук, Н. М. 2012. Зоологічний музей Житомирського державного університету імені Івана Франка. «Сучасні аспекти природничої музеології»: Матеріали II міжнародної науково-практичної конференції, 2012, Київ. 2, 26-27. *(особистий внесок здобувача – збір та аналіз матеріалу)*.

23. Стельмащук, Н. М., 2012. Овогенез *Fagotia acicularis* (Mollusca: Pectinibranchia: Melanopsidae) в умовах Українського Полісся. «Ключові въпроси в сьвременной наука – 2012»: Матеріали за VIII международна научна практична конференція, 17-25 април, 2012 года, София: «Бял ГРАД-

БГ». 42-43. *(особистий внесок здобувача – збір та аналіз матеріалу і написання тексту)*.

24. Стельмашук, Н. М., Скок, Т. Л. 2012. Оцінка якості води пониззя Дніпра та його притоки Інгульця. Збірник доповідей учасників п'ятнадцятої Всеукраїнської науково-практичної конференції «Інноваційний потенціал української науки – XXI сторіччя». 2012, Запоріжжя: вид-во Південноукраїнського гуманітарного альянсу. 45-47. *(особистий внесок здобувача – збір матеріалу і написання тексту)*.

25. Стельмашук, Н. М. 2012. Сперматогенез *Fagotia acicularis* (Mollusca: Pectinibranchia: Melanopsidae) в умовах Волинського Полісся. «Наукові дослідження – теорія та експеримент 2012»: Матеріали восьмої міжнародної науково-практичної конференції, 28-30 травня, 2012 рік, Полтава. 46-48. *(особистий внесок здобувача – збір та аналіз матеріалу і написання тексту)*.

26. Стельмашук, Н. М. 2013. Вплив якості води пониззя Дунаю на популяції молюсків родини *Melanopsidae* (Mollusca: Gastropoda: Pectinibranchia). «Наукові дослідження – теорія та експеримент 2012»: Матеріали дев'ятої міжнародної науково-практичної конференції, 29–31 травня, 2013 рік, Полтава. 99-101. *(особистий внесок здобувача – збір та аналіз матеріалу і написання тексту)*.

27. Стельмашук, Н. М. 2013. Оцінка якості води пониззя Дністра. «Інноваційний потенціал української науки – XXI сторіччя»: Збірник доповідей учасників вісімнадцятої Всеукраїнської науково-практичної конференції, 2013, Запоріжжя: вид-во Південноукраїнського гуманітарного альянсу. 26-29. *(особистий внесок здобувача – збір та аналіз матеріалу і написання тексту)*.

28. Ермошина, Т. В., Власенко, Р. П., Стельмашук, Н. М. 2014. Фауна антропогенно трансформированных ландшафтов Украинского Полесья «Биоразнообразие и устойчивость живых систем»: материалы XII международной научно-практической экологической конференции, 6–11 октября, 2014 год, Белгород. 131-132. *(особистий внесок здобувача – збір матеріалу)*.

29. Гарлінська, А. М., Васільєва, Л. А., Власенко, Р. П., Стельмашук, Н. М. 2014. Зміни видового складу і чисельності водних і наземних популяцій тварин при дії антропогенних факторів в сучасних екологічних умовах "Prospects of the science - 2014": materials of the X International scientific and practical conference. Biological Science, 2014, 7, 45-48. *(особистий внесок здобувача – написання тексту)*.

30. Стадниченко, А. П., Макарова, Н. М. 2015/2016. До видової структури родини чорнушкових (Mollusca, Gastropoda, Pectinibranchia, Melanopsidae) України. Materials of the XII International scientific and practical conference, "Areas of scientific thought", 2015/2016, 14, England & Wales: Science and education LTD. 25-26. *(особистий внесок здобувача – збір матеріалу і написання тексту)*.

31. Макарова, Н. М. 2016. Динаміка популяцій *Fagotia acicularis* і *Fagotia esperi* із водойм України. «Біологічні дослідження – 2016»: Матеріали VIII Всеукраїнської науково-практичної конференції, 10–11 березня, 2016 рік, Житомир: ПП «Рута». 174-175. (особистий внесок здобувача – збір та аналіз матеріалу і написання тексту).

32. Макарова, Н. М. 2017. *Microcolpia daudebartii acicularis* (Ferussac, 1823) фауни України і її систематичний статус. Збірник наукових праць VIII Всеукраїнської науково-практичної конференції з міжнародною участю «Біологічні дослідження - 2017», 14–16 березня, 2017 рік, Житомир. 88-90. (особистий внесок здобувача – збір та аналіз матеріалу і написання тексту).

АНОТАЦІЯ

Макарова Н. М. Чорнушкові (Mollusca: Pectinibranchia: Melanopsidae) України (фауна, систематика, поширення, екологія). – Рукопис. Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 – зоологія. – Інститут зоології імені І. І. Шмальгаузена НАН України, Київ, 2018.

Результати комплексного дослідження із застосуванням морфометрії, мультилокусного аналізу і секвенування гену COI підтверджують наявність в Україні двох видів чорнушкових (Melanopsidae) *M. daudebartii* і *E. esperi*, що мають між собою родовий рівень дивергенції. ГІС-моделювання ареалів обох видів встановило, що вирішальними факторами, які впливають на поширення цих моллюсків в Україні є температурна сезонність, середня температура найсухішого місяця року і опади найтеплішого кварталу. Для кожного з досліджених видів визначено екологічні преферендуми за найважливішими абіотичними чинниками навколишнього середовища (температура, швидкість течії, глибина, рН). Встановлено умови гідрологічного і гідрохімічного режимів місцеперебувань *M. daudebartii* і *E. esperi*. Наведено показники частоти трапляння, щільності поселення і біомаси обох видів для усіх крупних річок України. Вперше з'ясовано особливості перебігу життєвих циклів *M. daudebartii* і *E. esperi* в умовах лісової Поліської і Степової природно-географічних зон України. Охарактеризовано просторову, статеву і вікову структури їх популяцій і вплив на їх абсолютну чисельність і щільність населення народжуваності і смертності. На підставі результатів власних досліджень встановлено, що у життєвих циклах цих видів наявні три періоди, найтривалішим з яких є період передрепродукційний – близько року. Виявлено, що популяції *M. daudebartii* і *E. esperi* належать до типу поліциклічних. Найбільша стабільність вікового розмаїття притаманна північним популяціям. Доведено, що пік чисельності у популяціях чорнушок припадає на той період, коли масово з'являються цьогорічки. Демографічні показники у популяціях моллюсків родини Melanopsidae підпадають сезонним змінам. Встановлено, що народжуваність у південних популяціях значно вища порівняно з такою у популяціях північних. Показники смертності найвищі для цьогорічок.

Ключові слова: моллюски, Melanopsidae, морфологічна мінливість, алозимна мінливість, секвенування, поширення, екологічні особливості, демографічні показники.

АННОТАЦІЯ

Макарова Н. Н. Чернушковые (Mollusca: Pectinibranchia: Melanopsidae) України (фауна, систематика, распространение, экология). – Рукопись. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.08 – зоология. – Институт зоологии имени И. И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев, 2018.

Результаты комплексного исследования с применением морфометрии, мультилокусного анализа и секвенирования гена COI подтверждают присутствие в Украине двух видов чернушек – *M. daudebartii* і *E. esperi*, которые отличаются родовым уровнем дивергенции. При видовой диагностике видов высоким уровнем достоверности также отмечается соотношение высоты ракушки к ее завитку с уровнем дискриминации – 99%. Согласно исследований доказано, что ареалы двух видов в пределах Украины состоят из двух изолированных друг от друга частей: северной (бассейн Припяти – Горынь и ее правого притока Случи) и южной (бассейн Нижнего Днестра, Нижнего Днестра и Нижнего Дуная). ГИС-моделирование ареалов этих видов показало, что наиболее благоприятными факторами, которые определяют распространение этих моллюсков в Украине, являются температурная сезонность, средняя температура наиболее сухого месяца года и осадки наиболее теплого квартала. На основании моделирования спрогнозировано дальнейшее сокращение на 12–15 % площадей ареалов в Украине для *M. daudebartii* и *E. esperi* вплоть до их фрагментации. Для каждого из видов чернушек определены экологические предпочтения по важнейшим абиотическим факторам среды их обитания (температура, скорость течения, глубина, pH). Установлены условия гидрологического и гидрохимического режимов местообитаний *M. daudebartii* і *E. esperi*. Приведены показатели частоты встречаемости, плотности населения и биомассы популяций обоих видов для территории Украины. Впервые установлены особенности протекания жизненных циклов *M. daudebartii* и *E. esperi* в условиях лесной Полесской и Степной природно-географических зон Украины. Охарактеризованы пространственная, половая и возрастная структуры их популяций и влияние на абсолютную численность и плотность населения рождаемости и смертности этих видов. На основании результатов собственных исследований установлено, что в жизненных циклах этих моллюсков имеются три периода, из которых наиболее длительным является предрепродуктивный - около года. Обнаружено, что популяции *M. daudebartii* і *E. esperi* относятся к типу полициклических. Наиболее стабильными являются северные популяции. Доказано, что пик численности попадает на тот период, когда появляются сеголетки. Демографические показатели популяций моллюсков семейства Melanopsidae зависят от сезона. Установлено, что рождаемость в южных популяциях более высокая в

сравнении с таковой в популяциях северных. Показатели смертности наиболее высоки для особей нулевого поколения.

Ключевые слова: моллюски, Melanopsidae, морфологическая изменчивость, алозимная изменчивость, секвенирование, распространение, экологические особенности, демографические показатели.

SUMMARY

Makarova N. M. *Microcolpia daudebartii* and *Esperiana esperi* (Mollusca: Pectinibranchia: Melanopsidae) in Ukraine (fauna, taxonomy, distribution, ecology). – Manuscript. Thesis for the scientific degree of Candidate in Biological Sciences, speciality 03.00.08 – zoology. – Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev, 2018.

The results of a comprehensive study using morphometry, allozyme analysis and mitochondrial COI of research the existence of two species *M. daudebartii* and *E. esperi* in Ukraine. It is confirmed, genetic divergence of which corresponds to the level of the single genera. The areal GIS-modelling of two species used were of climate, and the “mean temperature seasonality” “mean temperature of driest quarter” and “precipitation of warmest quarter” were three of the most important factors in predicting habitat suitability this mollusks and they distribution. For each species of the shellfish we determined the ecological preferences according to the most important abiotic factors of the environment: temperature, current speed, depth, water clarity, nature of the substratum, active reaction of aquatic environment. Hydrological and hydrochemical regimes of their habitats are established, these species ecological spec are made. The indices of these two species occurrence, population density and biomass in all major rivers of Ukraine are given. For the first time peculiarities of *M. daudebartii* and *E. esperi* life cycles in Ukrainian woodland and steppe geographical zones are established. The spaceous, sex and age structures of their populations and the influence on their population number and density, birth and mortality rates are characterized. According to our research data, the longest of their life cycles is the prereproduction period – about one year. It is educed that populations of *M. daudebartii* and *E. esperi* are polycyclic. Among them the most-stability of age-old variety Northern populations are. It is well-proven that the peak of quantity is falls on that the period, when yearlings appear mass. The demographics of the southern populations it is higher that such of the north populations. The mortality rate among of the yearlings are greatest.

Key words: mollusks, Melanopsidae, morphological variability, alosym variability, sequencing analysis of mitochondrial COI, distribution, ecological peculiarities, demographic indicators