

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

Кваліфікаційна наукова  
праця на правах рукопису

**МАКАРОВА НАТАЛІЯ МИКОЛАЇВНА**

УДК 594.32:574.2:576.89

**ДИСЕРТАЦІЯ**

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

03.00.08 – зоологія

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук

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

---

**Макарова Н. М.**

Науковий керівник: Стадниченко Агнеса Полікарпівна,  
доктор біологічних наук, професор

Київ – 2018

## 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) *Microcolpia daudebartii* (Férussac, 1823) і *Esperiana esperi* (Prevost, 1821), що мають між собою родовий рівень дивергенції. ГІС-моделювання ареалів обох видів встановило, що вирішальними факторами, які впливають на поширення цих молюсків 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 молюсків 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:** молюски, Melanopsidae, морфологічна мінливість, алозимна мінливість, секвенування, поширення, екологічні особливості, демографічні показники.

#### СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ 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., Стельмашук, 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., Стельмашук, 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. Стельмашук, Н. М., Стадниченко, А. П., Изатуллаев, 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., Стельмашук, 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 asicularis* (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. Стельмашук, 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. Стельмашук, 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. Стельмашук, 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. Стельмашук, Н. М. 2011. Особливості екології прісноводних молюсків родини Melanopsidae (Mollusca: Gastropoda: Pectinibranchia) фауни України. «Інноваційний потенціал української науки – XXI сторіччя». X 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. Стельмашук, Н. М. 2011. Случанські популяції прісноводних молюсків родини Melanopsidae (Mollusca: Gastropoda: Pectinibranchia).

«Інноваційний потенціал української науки – ХХІ 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., Стельмашук, 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. Стельмашук, Н. М., 2012. Овогенез *Fagotia acicularis* (Mollusca: Pectinibranchia: Melanopsidae) в умовах Українського Полісся. «Ключові вправи в сьвременной наука – 2012»: Матеріали за VIII міжнародна 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 – ХХІ 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. Стельмащук, 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., Стельмащук, Н. М. 2014. Фауна антропогенно трансформированих ландшафтов Украинского Полесья «Биоразнообразие и устойчивость живих 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., Стельмащук, 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*).

## ЗМІСТ

ВСТУП.....	12
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ.....	19
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕННЯ.....	33
РОЗДІЛ 3. ЕВОЛЮЦІЙНО-ГЕНЕТИЧНА ДИСКРЕТНІСТЬ ВИДІВ РОДИНИ MELANOPSIDAE .....	44
3.1. Алозимна мінливість молюсків родини Melanopsidae.....	45
3.2. Секвенування нуклеотидних послідовностей мітохондріального гена COI.....	49
3.3. Порівняння даних з генетичної дивергенції Melanopsidae з дослідженнями інших груп молюсків.....	54
РОЗДІЛ 4. МОРФОЛОГІЧНА МІНЛИВІСТЬ ВИДІВ РОДИНИ MELANOPSIDAE.....	56
4.1. Аналіз конхіологічних особливостей .....	57
4.2. Аналіз будови терток молюсків.....	65
РОЗДІЛ 5. ГЕОГРАФІЧНЕ ПОШИРЕННЯ І ОСОБЛИВОСТІ АРЕАЛІВ МОЛЮСКІВ РОДИНИ MELANOPSIDAE НА ТЕРИТОРІЇ УКРАЇНИ.....	72
5.1. Поширення <i>M. daudebartii</i> і <i>E. esperi</i> в Україні і моделювання їх ареалів у відповідності з гіпотезою екологічної ніші.....	73
РОЗДІЛ 6. АУТЕКОЛОГІЯ ВИДІВ РОДИНИ MELANOPSIDAE.....	84
6.1. Гідрологічна і гідрохімічна характеристика існування <i>M. daudebartii</i> і <i>E. esperi</i> .....	84
6.2. Вплив факторів навколишнього середовища на <i>M. daudebartii</i> і <i>E. esperi</i> .....	103
РОЗДІЛ 7. ОСОБЛИВОСТІ ЕКОЛОГІЇ ПОПУЛЯЦІЇ ЧОРНУШКОВИХ....	106
7.1. Просторова структура популяцій родини Melanopsidae.....	106
7.2. Статева структура популяцій <i>M. daudebartii</i> і <i>E. esperi</i> .....	107
7.3. Вікова структура популяцій <i>M. daudebartii</i> і <i>E. esperi</i> .....	108
РОЗДІЛ 8. ОСОБЛИВОСТІ РЕПРОДУКТИВНИХ ЦИКЛІВ МОЛЮСКІВ РОДИНИ MELANOPSIDAE.....	119

8.1. Морфологія гонад <i>M. daudebartii</i> і <i>E. esperi</i> .....	120
8.2. Вікові особливості і сезонні зміни гаметогенезу у популяціях <i>M. daudebartii</i> і <i>E. esperi</i> .....	124
ВИСНОВКИ.....	132
СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ.....	134
ДОДАТКИ.....	157

## ВСТУП

**Актуальність теми.** Чорнушкові - червононогі молюски родини Melanopsidae H. Adams, A. Adams, 1854 є ендеміками Дунайсько-Донської зоогеографічної провінції Палеарктики. В водах України ці реофільні тварини поширені у прибережних ділянках великих річок, які входять до складу гідромережі Правобережжя. Попри незначні розміри вони відіграють важливу роль у річкових гідроекосистемах, оскільки їх популяції є досить чисельними і щільними. Чорнушкові беруть участь у самоочищенні природних водоймищ, є компонентами кормової бази риб, слугують облігатними проміжними хазяями трематод [16, 27–28].

Протягом двох століть молюски родини Melanopsidae фауни України час від часу ставали об'єктами досліджень, однак на цей час систематизованих даних щодо їх біології та екології накопичилося небагато. Зазвичай це лаконічні відомості, які містяться в фауністичних, гідробіологічних та паразитологічних узагальненнях. І лише у монографії серії «Фауна України» [5] наведено узагальнюючу їх характеристику. Головна проблема вивчення чорнушкових полягає у неодностайності поглядів різних дослідників на їх таксономічну структуру. Так згідно уявлень традиційної систематики середини ХХ ст. в фауні України мають бути присутні лише два види одного роду [23]. Залучення корпоративного метода призвело до нової концепції, згідно якої в водах України представлені два роди, в кожному з яких містяться по три види [5; 96]. Однак ця точка зору не підтримана західноєвропейськими дослідниками [148–149; 153; 174; 177]. За їх уявленням чорнушкові річок Чорноморського басейну представлені двома видами, що належать до двох родів. Такі протиріччя у поглядах не дають можливості проводити повноцінні біологічні та екологічні дослідження. Для того щоб остаточно вирішити спірні таксономічні проблеми виникає необхідність застосування генетичних методів (каріотипування,

мультилокусний аналіз на рівні алозимів, аналіз заміщень нуклеотидних послідовностей ДНК).

З огляду на невирішені питання систематики цієї групи, деталізації потребують і питання географічного поширення, особливості їх аут- і демекології, життєвих циклів. Адже антропогенне навантаження на водні системи України, що у першу чергу зумовлене зарегулюванням стоку майже всіх рівнинних річок, призвело до порушення річкових екосистем, що історично склалися, і перетворення їх на депресивні низькопродуктивні гідроценози. Причому особливих втрат зазнали їх реофільні компоненти, до яких відносяться і чорнушкові. Що стосується особливостей структури популяцій цих тварини і особливостей їх життєвих циклів, то й дотепер вони залишаються майже не дослідженими, а отже потребують спеціальної уваги дослідників.

**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 0112V002263).

**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 інших анатомічних ознак визначити межі міжвидової мінливості.
2. Провести мультилокусний аналіз на рівні алозимів.
3. Встановити філогенетичні стосунки і визначити рівень генетичної дивергенції шляхом секвенування локусу CO-I.
4. Уточнити 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* – черевоногі родини Melanopsidae.

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

*Методи досліджень* – польові зоологічні і гідроекологічні методи, морфометрія, електрофорез в поліакріламідному гелі, секвенування, статистичний аналіз, моделювання екологічної ніши.

**Наукова новизна отриманих результатів.** 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), рівень генетичної дивергенції яких відповідає родовому рівню. Показано сучасне поширення видів родини у межах України, із зазначенням найважливіших змін, котрі відбувалися у цьому плані з моменту першого знаходження цих молюсків на теренах України. Спрогнозовані скорочення ареалів та їх фрагментація за умови підвищення середньорічної температури у наступні 30–50 років XXI ст. Показані спільні і відмінні для *E. esperi* і *M. daudebartii* межі витривалості абіотичних факторів водного середовища (температури, течії води, глибини, характеру субстрату, активної реакції водного середовища, мінералізації, газового режиму водного середовища, рівню 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 екологічні спектри. У порівняльному плані проаналізовані просторова, статева, вікова структуру популяцій цих видів. Встановлено значення показників народжуваності і смертності. Вперше описано анатомічні особливості статевої системи *M. daudebartii*. Охарактеризовано перебіг життєвих і репродуктивних циклів у молюсків 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 можуть бути використані для складання ключів при написанні визначників прісноводних молюсків. Отримані дані щодо екологічної пластичності видів чорнушкових і демографічних показників можуть бути застосовані при створенні системи Всеукраїнського моніторингу природних водних об'єктів. Крім того вони можуть використовуватися у санітарній гідробіології як види-індикатори при встановленні ступеня забруднення водойм розчиненими у воді органічними речовинами.

**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 наукова література з теми дослідження. Самостійно проведено збір матеріалу, польові спостереження, лабораторне опрацювання матеріалу. Особисто авторкою здійснено морфологічне (конхіологічне і анатомічне) опрацювання матеріалу і всі дослідження по з'ясуванню аут екологічних і демекологічних особливостей досліджуваних тварин. Алозимний аналіз проведено в 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 НІ

сільськогосподарської біотехнології РАСГН, Москва). Математична обробка ДНК-послідовностей виконана в 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 у виданнях, які затверджені Міністерством освіти і науки України як фахові, 2 з них входять до міжнародної наукометричної бази «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 200 першоджерел (з них 123 на кирилиці і 77 латиницею), а також додатки. Загальний обсяг роботи становить 160 сторінок. У роботі 25 рисунків, 28 таблиць і 20 фотографій.

**Подяки.** Висловлюю щире подяку своєму науковому керівникові д. б. н., проф.. А. П. Стадниченко за надання теми дослідження, цінні поради та рекомендації, допомогу, всебічну підтримку і натхнення у виконанні нашої роботи. Глибоко вдячна за постійну увагу до моєї роботи, підтримку і допомогу член-кор. НАНУ І. А. Акімову (Інститут зоології НАН України ім. І. І. Шмальгаузена). Висловлюю щире вдячність за постійну увагу, рекомендації та цінні поради д.б.н., проф. С. В. Межжеріну (зав. відділом еволюційно-генетичних основ систематики Інституту зоології НАН України ім. І. І. Шмальгаузена) і д.б.н. В. О. Корнеєву (зав. відділом загальної і прикладної ентомології Інституту зоології НАН України). Щира вдячність к.б.н. ст. 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 завідуючому кафедрі екології ЖДУ д.б.н. О. В. Гарбару. За перегляд дисертації та надання деяких цінних літературних джерел дякую д.б.н. Н. М. Шуровій і д. б. н. В. М. Золотарьову (Інститут морської біології НАН України). Дякую кандидатам біологічних наук С. Г. Погребняку (Національний науково-природознавчий музей НАН України, Київ) за допомогу при роботі з малакологічними колекціями установи, Ю. В. Тарасовій (Житомирський державний університет імені Івана Франка)

за надання важливих консультацій і порад у зборі та обробці живого матеріалу. Висловлюю подяку викладачам, аспірантам, і лаборантам кафедри зоології природничого факультету Житомирського державного університету імені Івана Франка. Особлива подяка моїм рідним та близьким за прояви безмежного терпіння і всебічну підтримку.

## РОЗДІЛ 1

---

### ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

Попри те, що молюски родини Melanopsidae Н. Adams et A. Adams, 1854 є об'єктами дослідження вже близько двох століть, не всі належні до неї роди і види досліджені на сьогодні в однаковій мірі добре. Найдокладніше дослідженими є південноєвропейські, передне- і середнеазійські і північноафриканські види роду *Melanopsis* Férussac, 1807. Натомість українські представники родини Melanopsidae потребують всебічного дослідження як такі, які досліджені набагато менше, ніж види роду *Melanopsis*.

Родина Melanopsidae (чорнушкові) – прісноводні гребінчастозяброві молюски, які населяють річки та деякі інші проточні водойми Південної Європи, Передньої і Південно-Східної Азії, а, можливо, також Нової Каледонії і Нової Зеландії [95]. Ці молюски зазвичай мають видовжену овально-конічну черепашку з гострою верхівкою, опуклими обертами та устям, закритим кришечкою (остання з гострим кутом вгорі) [5, 18, 23, 66, 76, 127, 156].

Єдині представники цієї родини в Україні – *Microcolpia daudebartii* (Prevost, 1821) = syn.: *Fagotia acicularis* (Férussac, 1823) і *Esperiana esperi* (Férussac, 1823) = syn.: *F. esperi* (Férussac, 1823) – види, вперше описані А. Феруссаком [147] під назвами *Melanopsis acicularis* і *M. esperi*. Пізніше Ж. Бургін'я [134] відніс *F. esperi* разом з 20-ма, описаними до цього часу його синонімами, у рід *Fagotia*, а *F. acicularis* з 18-ма його синонімами – у рід *Microcolpia*. Ці два роди у свій час В. Венц [198] об'єднав у один рід – *Fagotia*. На сьогоднішній день прийнято належність вищеописаних видів до двох родів: *Microcolpia* Bourguignat, 1884 і *Esperiana* Bourguignat, 1887 [153, 174, 177, 188].

Невдовзі після опублікування першоописів *M. daudebartii* і *E. esperi* цих тварин було зазначено Е. Ейхвальдом [144] для території України, а саме для Волині і Поділля. Пізніше зоологи, малакологи, гідробіологи, паразитологи знаходили їх в Україні неодноразово. Так, І. А. Криницький [165] виявив їх у басейні Дніпра, а Ю. Семашко [184] – у басейні Південного Буга. Зауважимо, що останній з вищеназваних авторів навів у своїй праці не лише найхарактерніші конхіологічні ознаки цих тварин, але вперше і деякі з їх екологічних особливостей.

У другій половині ХІХ ст. з'явилися чисельні відомості щодо видового складу прісноводної малакофауни різних регіонів України. У той час роль координатора наукових досліджень виконував тут елітарний освітній заклад – Кременецька гімназія. У ній працював відомий природодослідник Г. Бельке, котрий був членом Краківського наукового товариства та деяких інших наукових товариств, які об'єднували природодослідників Києва. Цей автор навів [129] фауністичний список молюсків Поділля та Правобережного Придніпров'я. У ньому значаться *M. daudebartii* і *E. esperi* (з басейна Південного Буга). Істотним внеском у справу дослідження прісноводної малакофауни України, у тому числі і фауни чорнушок, стала монографія Я. Яхна [160], присвячена молюскам заходу України (переважно Бойківщини). Він не лише називає згадувані види чорнушок для Збруча і Серета, але й докладно описує методики збирання, транспортування, анестезії та фіксації молюсків. До нього ніхто з природодослідників такої інформації не подавав. Зазначимо, що на монографію Я. Яхна спирався З. Клессін, працюючи над зведенням результатів своїх наукових досліджень [139], присвячених молюскам Австро-Угорщини та Швейцарії. А це, як відомо, класична праця, до якої неодмінно звертаються усі малакологи і до наших днів.

Найвагомішим внеском у дослідження родини Melanopsidae в Україні в останній чверті ХІХ ст. стала низка праць Ю. Бонковського, котрі були узагальнені у його фундаментальній монографії [127]. Це була остання його

робота, яку автор через передчасну смерть, на жаль, не встиг оформити до кінця. Завдяки його другу М. Ломницькому ця монографія була завершена і вийшла друком. У ній Ю. Бонковський наводить ґрунтовні описи конхіологічних особливостей *M. daudebartii* і *E. esperi*, детально зупиняється на поширенні цих видів у басейні Дністра і найбільших його допливів (околиці Журавного, Миколаєва і Жидачева Львівської обл.), Збруча (Скала і Кудринці Тернопільської обл.) та Серета (вниз по течії від Тернополя), у Гніздечній (до Теребовлі), в Золотій і Гнилій Липах (Тернопільська обл.), а також подає коротку характеристику екологічних особливостей цих видів. Величезна заслуга Ю. Бонковського полягає в тому, що він впродовж свого короткого життя (1848–1887) зібрав чималі колекційні матеріали з теренів тодішніх Галичини і Поділля і частково – з Карпатського регіону. Вони і досі зберігаються у фондах Державного природничого музею НАН України (Львів). А монографія Ю. Бонковського не втратила своєї актуальності і донині: до неї постійно звертаються як українські, так і зарубіжні малакологи.

Початок ХХ ст. охарактеризувався на теренах України інтенсивним розвитком наукових досліджень – зоологічних, паразитологічних, гідробіологічних. У працях дослідників цього періоду описуються якісне різноманіття прісноводної малакофауни цього регіону, особливості її поширення і екології. Приділяється увага і питанням систематики і класифікації прісноводних молюсків, у тому числі і чорнушкових. Так, К. Ламперт у своїй монографії [44] описує зовнішню будову і деякі анатомічні особливості прісноводних молюсків. Віднісши *M. daudebartii* і *E. esperi* до ряду гребінчастозябрових (*Pectinibranchia*), він зазначив, що вони мають лише одну добре розвинену гребінчасту зябру (ктенидій), розміщену на спинній стороні тіла цих тварин. Окрім того, цей автор наводить відомості щодо форми та значення тертки (радули) для чорнушок, яких він відніс до групи стрічкоязикових (*taenioglossa*) молюсків. Цінним у роботі К. Ламперта

було і те, що він навів опрацьовану ним таблицю (ключ) для визначення видів прісноводних молюсків родини Melanopsidae.

У численних наукових публікаціях ХХ ст. йдеться про видовий склад чорнушок і особливості їх поширення та екології на території Правобережної України – басейна Дністра [5, 15, 18–19, 24, 27, 35, 60, 75–76, 87], Дунаю [5, 15, 18, 23, 66, 69–70, 75–76, 121 137, 147, 156], Південного Буга [5, 15, 18, 50, 60, 76], басейнів середнього та нижнього Дніпра [5, 18, 23, 25, 45, 49–50, 66, 68, 76]. Виявлено чимало місцезнаходжень чорнушок на території Волинського Полісся у басейні р. Прип'ять (Тучин, Козлин, Шубкове, Гориньград, Олександрія Рівненської обл.) [87].

Для діагностики видів молюсків родини Melanopsidae малакологи другої половини ХХ ст. застосовували якісні та кількісні характеристики черепашок цих молюсків, враховуючи при цьому форму, скульптурованість поверхні та її забарвлення, опуклість і характер обертів, глибину та ступінь скошеності шва, особливості будови кришечки [5, 17–18, 96].

Особливої уваги заслуговує монографія В. І. Жадіна [23], яка стала настільною книгою для багатьох вітчизняних малакологів. З представників родини Melanopsidae (тих, що зустрічаються на території України) він наводить два види – *F. acicularis* і *F. esperi*. В. І. Жадін подає відомості щодо морфологічних особливостей, поширення і екології цих тварин.

На початку другої половини ХХ ст. з'явилася дисертація (відповідно і автореферат) А. Л. Пуця [76], присвячена прісноводній малакофауні України. У складі її він наводить один рід *Fagotia* з двома видами – *F. acicularis* і *F. esperi*. Цей автор поділив територію України на три фауністично-малакологічних райони – південно-західний, південно-східний і північний. У межах першого з них саме і мешкають види роду *Esperiana*. За відомостями А. Л. Пуця, північно-східна межа ареалу чорнушок станом на 1956 рік проходила по лінії „...південніше Львова – північніше Хмельницького – Вінниці – Кіровограда – майже до устя річки Ворскли і вниз вздовж Дніпра, відступаючи на схід та охоплюючи пониззя річок Орель, Самара та Конка, а

там по Дніпру аж до його гирла ” [34, с. 10]. Цей дослідник описав ставлення чорнушок до дії на них низки абіотичних чинників середовища, а саме: швидкості течії, солоності, кисневого режиму, активної реакції середовища, рівня вмісту у воді органічних речовин та ін. А. Л. Путь був першим хто з’ясував, що для *M. daudebartii* і *E. esperi* оптимальним значенням рН є його показники від 7 до 9.

Використання нових підходів до вирішення проблем класифікації родини Melanopsidae дозволило наприкінці ХХ століття провести систематичну ревізію цієї групи. Її здійснив Я. І. Старобогатов зі співавторами [96]. В основу її лягли результати застосування впровадженого у малакологію Я. І. Старобогатовим компараторного методу аналізу, котрий базується на порівнянні геометричних характеристик черепашок різних видів молюсків. При цьому одночасно вимірюються декілька десятків параметрів, що відображають форму черепашки і характер наростання обертів її завитка. Як таксономічні ознаки при цьому використовуються також особливості тертки та будова її рахідального зуба [5, 96]. На основі проведених у такий спосіб досліджень згадані автори дійшли висновку, що *F. acicularis* і *F. esperi* – це види збірні. Вони переглянули класифікацію родини Melanopsidae, поділивши її на дві підродини – Fagotiinae (з родом Fagotia) і Melanopsinae (з родом Microcolpia). До роду Fagotia цими дослідниками було віднесено *Fagotia (Dneprifagotia) danubialis* (Bourguignat, 1884), *F. (D.) berlani* (Bourguignat, 1884), *F. (D.) dneprensis* (Starobogatov, Alexenko et Levina, 1992), а до роду Microcolpia – *Microcolpia (Potamoctebiana) canaliculata* (Bourguignat, 1884), *M. (P.) ucrainica* (Starobogatov, Alexenko et Levina, 1992), *M. (P.) potamoctebia* (Bourguignat, 1870) . Ці погляди Я. І. Старобогатова на класифікацію родини Melanopsidae підтримали його послідовники [5, 19, 86] (табл. 1).

На початку ХХІ ст. І. О. Першко [66] здійснила комплексне (конхіологічне, анатомічне, каріологічне, генетичне) дослідження Melanopsidae України з метою таксономічної ревізії видової структури цієї

родини. Методом біохімічного генного маркування вона довела, що *M. canaliculata*, *M. ucrainica*, *M. potamoctebia* є конспецифічними. Щодо *E. esperi*, то хоча цей вид генетично дослідженим нею не був, але авторка все ж таки припустила, що виділені Я. І. Старобогатовим із співавторами з *F. esperi* як самостійні три види (*F. danubialis*, *F. berlani*, *F. dneprensis*) швидше усього є його екоморфами. Західноєвропейські малакологи [137, 143, 145, 148–149, 153, 161, 174, 176, 185–188, ] також вважають, що родина чорнушкових у Причорномор'ї представлена усього лише двома видами – *M. daudebartii* і *E. esperi*.

Відомо [55, 96, 156], що усі представники родини Melanopsidae мають примітивну, дуже просто побудовану статеву систему. У них відкритий паліальний гонодукт і простора мантийна порожнина. Це стосується як *M. daudebartii*, так і *E. esperi* [5, 18, 96, 156, 189]. Згадані останніми дослідники стверджують, що вона є вкрай одноманітною у представників всіх родів цієї родини, не посідаючи жодних ознак, які дозволили би диференціювати цих тварин не тільки на видовому, але і на родовому рівні. Гонодукт у них зазвичай формують гонадіальний, ренальний, паліальний, бурсальний та цефалоподіальний відділи [5]. Паліальний відділ жіночої статевої системи утворений двома поздовжніми складками [55]. У самок він незамкнений. З правого боку ноги наявний крупний овопозитор. Бурсальний відділ попервах залягає в задній стінці мантийної порожнини, але потім, у процесі розвитку, добудовується трубками паліального походження. На початку паліального відділу яйцепроводу (на межі з ренальним чи відповідно з гонадіальним відділом) в нього впадає копулятивна сумка. Ренальний відділ – це видозмінений правий целомодукт, який редукується та перетворюється в подальшому на дистальний відділ статевої протоки.

Наголосимо на тому, що якщо загальні риси будови травної, видільної, кровоносної, нервової і статевої систем *E. esperi* відомі завдяки дослідженню угорського малаколога Л. Шуса [189], то щодо *M. daudebartii* такі відомості майже відсутні. Те ж саме стосується і кладок цих моллюсків [126]. Щодо



гістологічної будови органів чорнушок, то на сьогодні єдиним детально дослідженим в цьому плані органом є їх гепатопанкреас [89].

Таблиця 1.1

**Видовий склад родини Melanopsidae фауни України  
(за літературними відомостями)**

За В. І. Жадіним (1952)	За Я. І. Старобогатовим (1992); В. В. Аністратенком і О. Ю. Аністратенко (2001)
Родина <b>Melanopsidae</b> Н. Adams et A. Adams, 1854 Підродина <b>Melanopsinae</b> Рід <b>Fagotia</b> <i>F.(Microcolpia) acicularis</i> (Férussac, 1823)  <i>F.(Fagotia) esperi</i> (Férussac, 1823)	Родина <b>Melanopsidae</b> Н. Adams et A. Adams, 1854 Рід <b>Microcolpia</b> Bourguignat, 1884 Підрід <b>Potamoctebiana</b> Bourguignat, 1884 <i>Microcolpia canaliculata</i> Bourguignat, 1884 <i>Microcolpia ucrainica</i> Starobogatov, Alexenko, Levina, 1992 <i>Microcolpia potamoctebia</i> Bourguignat, 1870 Рід <b>Fagotia</b> Bourguignat, 1884 Підрід <b>Dneprifagotia</b> Starobogatov, Alexenko, Levina, 1992 <i>Fagotia danubialis</i> Bourguignat, 1884 <i>Fagotia berlani</i> Bourguignat, 1884 <i>Fagotia dneprensis</i> Starobogatov, Alexenko, Levina, 1992

Цікавою особливістю будови статеві системи чорнушок, як і інших представників родини Melanopsidae [5, 18, 66, 156], є відсутність у них парувального органу. Через це самців і самок чорнушкових неможливо

розрізнити за зовнішніми ознаками. І хоча їм у певній мірі притаманний статевий диморфізм, але він проявляється в такій формі, яка не дозволяє легко і просто диференціювати особин за статевою належністю через характерну їм афалічність. А саме: одновікові самці і самки зовні відрізняються лише загальними розмірами їх тіла (і черепашки).

Ретроспективний аналіз фауни чорнушкових України свідчить про те, що з моменту першого знаходження цих моллюсків в Україні і до наших днів відбулося суттєве зменшення загальної кількості їх популяцій, абсолютної чисельності їх і щільності населення. Так, у верхів'ї Дністра (Миколаїв і Жидачів Львівської обл.) з 60-их років ХХ ст. і до сьогодні ці моллюски стали тут повністю відсутніми тоді як наприкінці ХІХ ст. їх тут знаходив у чималих кількостях Ю. Бонковський [127]. У наші дні не відмічено знаходження жодної їх особини і на Вінничині (Хмільник, Летичів, Мізяків, Стрижавка, Браїлів, Вінниця, Брацлав), де наприкінці 30-их років ХХ ст., за свідченням Ю. Новицького [60], вони були широко розповсюджені. Подібною є і ситуація з чорнушками на Волині. Здійснення масштабної осушувальної меліорації на Західному Поліссі в 60-80-их роках минулого століття призвело тут як до збіднення видового різноманіття гідрофауни, так і біопродуктивності водних екосистем. Якщо раніше (у середині 60-их років ХХ ст.) густонаселені популяції чорнушок (*M. daudebartii* – до 400 екз./м<sup>2</sup>) були відмічені [87] у середній течії Горині (Тучин, Шубкове, Козлин Рівненської обл.), то в останні два десятиліття тут цих тварин вдавалося знайти далеко не кожного року, а якщо і вдавалося, то лише поодинокими екземплярами. Що ж стосується *E. esperi*, які раніше були тут малочисельними, то наразі на цьому відтинку згаданої вище річки вони стали вже вкрай рідкісними. У нижній течії Південного Буга останнім часом склалися для цих тварин дуже несприятливі умови в околицях Першотравенська (Миколаївська обл.), де 10 років назад чорнушок ще знаходили, хоча й у невеликих кількостях. Зараз вони трапляються тут дуже рідко і зазвичай поодинокими екземплярами.

Північна межа більшої (південної) частини їх ареалу (це – пониззя Дунаю, Дністра, Південного Буга, Дніпра) наприкінці 70-их років ХХ ст. проходила [86–87] по лінії Заліщики – Олександрія – Вінниця – Тальне – Дніпропетровськ. У сьогоднішній північна межа південної частини ареалу чорнушок, порівняно з 70-ми роками минулого століття, зсунулася далеко на південь. Нині вона виглядає так: Атаки – Могилів-Подільський – Первомайськ – Архангельське – Антонівка.

Основними причинами зникнення тут цих тварин є значна зарегульованість стоку річок, що призводить до сповільнення їх течії та забруднення промисловими та комунально – побутовими стічними водами. На Вінниччині, зокрема, внаслідок постійного забруднення Південного Буга промисловими стічними водами (підприємства хімічної, цукрової, харчової промисловості та ін.), а також неочищеними скидами комунального господарства створилися вкрай несприятливі умови для цих оксифільних видів. Окрім того, басейн Південного Буга – один із найпотужніших аграрних регіонів України. Обсяг недостатньо очищених стічних вод від сільського господарства, які потрапляють у природні водойми, сягає тут аж 35%, через що якість водних ресурсів цього річкового басейну з року на рік погіршується. Значна зарегульованість стоку річок у цьому регіоні призвела до сповільнення течії, що, у свою чергу, спричинилося до акумуляції у водних об'єктах різних за їх природою промислових відходів, токсичних для цих тварин.

Через антропогенне зрушення зоогеографічних бар'єрів у середині ХХ ст. гідрофауна Криму набула збідненого острівного характеру [73–74]. Вирішальну роль у цьому відіграли процеси інтродукції деяких гідробіонтів у кримські водосховища та побудова Північно-Кримського каналу.

У 1949 р., за відомостями С. Л. Делямуре [20], вперше з нижнього Дніпра у водосховища Криму було переселено декілька видів червононогих молюсків, у тому числі і 85 екз. *M. daudebartii* вселених у Бахчисарайське водосховище. Наприкінці 70-их років ХХ ст. спробу акліматизувати

моллюсків роду *Fagotia* у деяких водоймах південно-східної України та Криму здійснив П. А. Журавель [25]. Але в усіх цих випадках жодний з інтродукованих видів на новому місці не прижився.

У 2002 р. в річці Чорній і Чорнорічинському водосховищі було вперше виявлено *F. danubialis* (syn. *E. esperi* і *F. esperi*). Щільність поселення цих тварин, як свідчить Г. А. Прокопов [73], сягала тут близько 40 екз./м<sup>2</sup>. Цей автор припускає, що чорнушки, які тут раніше ніколи не зустрічались, швидше всього потрапили до водосховища при його зарибленні, а потім поширились далі по усьому водосховищу і по самій річці. У сьогоднішній ці тварини міцно закріпилися в екосистемі річки, особливо у верхів'ї Чорнорічинського каньону, і серед інших видів червононогих моллюсків є тут домінуючою групою тварин.

До початку XXI ст. у науковій літературі знаходимо нечисленні фрагментарні дані щодо екологічних особливостей чорнушок. Деяко детальніші, але все ж таки далеко не повні уривчасті відомості з екології *M. daudebartii* і *E. esperi* наявні у низці публікацій як вітчизняних [23, 25, 35, 45], так і зарубіжних [127, 129, 156, 160] зоологів. Найдокладнішими з них виявилися відомості, наведені А. В. Путем [76], які датовані 1956 роком. На сьогодні вони виявляються безнадійно застарілими через те, що на наш час непізнанно змінилося довкілля. При дослідженні моллюсків з прісноводних басейнів України встановлено [14] деякі особливості екології лише одного представника роду *Esperiana*, а саме *F. danubialis* (syn. *E. esperi* і *F. esperi*). Цитований останнім автор зазначає, що поданий моллюск є типово реофільним видом (швидкість течії 0,3–1,2 м/с), поширеним у руслових ділянках крупних річок України (Дунай, Дністер, Південний Буг, Дніпро) і начисто відсутній навіть у самих великих допливах цих водотоків. Ним відмічено також оксифільність цих тварин та приуроченість їх до β-мезосапробних зон водойм.

Перші відомості щодо трематодофауни моллюсків родини *Melanopsidae* українських популяцій належать В. І. Здуну [27–29]. Ним у *E. esperi*

встановлено 6 видів, а у *M. daudebartii* – 3 види трематод (табл. 1. 2). З них виявилися новими для науки *Cercaria pulsans* Zdun, 1952, *C. curta* Zdun, 1952 і *C. alia* Zdun, 1952. Преважна більшість (89%) знайдених ним паразитів перебувала на стадії партеніт (спороцисти, редії) і церкарій, менша частина (11%) – на стадії метацеркарій. Марити цих трематод переважно є паразитами корошових риб (родини Sanguinicolidae і Heterophyidae), земноводних (родини Plagiorchiidae і Heterophyidae), водоплавних і свійських птахів (родини Notocotylidae, Heterophyiidae, Plagiorchiidae), а також деяких видів ссавців, наприклад, ондатри (родини Heterophyidae і Plagiorchiidae).

Пізніше М. І. Черногоренко описала [120–121] від чорнушок із водосховищ Дніпра (Київське, Каховське, Кременчуцьке) *Xiphidiocercaria* sp. (Odening, 1971) (родина Lecithodendriidae). Вона з'ясувала [121], що екстенсивність інвазії молюсків родини Melanopsidae в Кілійській дельті Дунаю становить усього лише 1,6% і пояснила це наявністю у дослідженому нею біотопі вкрай несприятливих умов для личинок трематод (швидка течія і велика глибина).

Завдяки дослідженням В. М. Градовського [16; 19] трематодофауна цих молюсків поповнилася іще одним видом, а саме – *Cercaria* sp. (підгрупа *Virgulae*), виявленим ним у *F. danubialis*.

Наприкінці ХХ і на початку ХХІ ст., за дослідженнями західноєвропейських паразитологів [143, 161], у *M. daudebartii* і *E. esperi* з басейна Дунаю відзначено ще кілька видів трематод – *Philophthalmus hovorkai* Busa, 1956, *P. lucipetus* Rudolphi, 1819, *Parorchis acanthus* Nicoll, 1906.

Таблиця 1.2

## Трематодофауна молюсків родини Melanopsidae

Молюск	Трематоди	Автор
<i>M. daudebartii</i>	Ряд Echinostomida Родина Psilostomatidae	Здун, 1952, 1961

	Редії, церкарії <i>Cercaria pulsans</i> Zdun, 1952	
<i>M. daudebartii</i> <i>E. esperi</i>	Ряд Plagiorchiida Родина Plagiorchiidae Спороцисти, церкарії <i>C. alia</i> Zdun, 1952	Здун, 1952, 1961
<i>M. daudebartii</i> <i>E. esperi</i>	Ряд Plagiorchiida Родина Lecithodendriidae Спороцисти, церкарії <i>C. curta</i> Zdun, 1952	Здун, 1952, 1961
<i>M. daudebartii</i> <i>E. esperi</i>	Ряд Plagiorchiida Родина Heterophyidae Редії, церкарії <i>Metagonimus yokogawai</i> Katsurada, 1912	Здун, 1961
<i>M. daudebartii</i> <i>E. esperi</i>	Ряд Plagiorchiida Родина Plagiorchiidae Спороцисти, церкарії <i>C. subulo</i> Pagenstecheri, 1857	Здун, 1961
<i>M. daudebartii</i> <i>E. esperi</i>	Ряд Echinostomida Родина Notocotylidae Редії, церкарії <i>C. monostomi</i> Linstov, 1896	Здун, 1961
<i>M. daudebartii</i>	Ряд Plagiorchiida Родина Heterophyidae Редії, церкарії <i>C. lophocerca</i> Filippi, 1854	Здун, 1961
<i>M. daudebartii</i>	Ряд Strigeidida Родина Sanguinicolidae	Здун, 1961

<i>E. esperi</i>	Спороцисти, редії <i>Sanguinicola sp.</i>	
<i>M. daudebartii</i>	Ряд Plagiorchiida Родина Allocreadiidae Редії, церкарії <i>C. fuscicaudata sp.</i>	Здун, 1961
<i>M. daudebartii</i> <i>E. esperi</i>	Ряд Plagiorchiida Родина Lecithodendriidae Спороцисти, редії, церкарії <i>Xiphidiocercaria sp.</i> (Odening, 1971)	Чорногоренко, 1983
<i>E. esperi</i>	Підгрупа церкарій <i>Virgulae</i> Метацеркарії <i>Cercaria sp.</i> [3]	Градовський, 1999
<i>M. daudebartii</i> <i>E. esperi</i>	Ряд Echinostomida Родина Philophthalmidae Спороцисти, редії, церкарії <i>P. lucipetus</i> (Rudolphi, 1819)	Kanev et al., 1993
<i>M. daudebartii</i> <i>E. esperi</i>	Ряд Echinostomida Родина Philophthalmidae Спороцисти, редії, церкарії <i>Parorchis acanthus</i> (Nicoll, 1906)	Dimitrov et al., 2001;
<i>M. daudebartii</i> <i>E. esperi</i>	Ряд Echinostomida Родина Philophthalmidae Спороцисти, редії, церкарії <i>Philophthalmus hovorkai</i> (Busa, 1956)	Radew et al., 2004

Отже, на сьогодні остаточно не з'ясованим лишився видовий склад родини Melanopsidae. Незрозуміло було, скільки саме видів їх представлено у фауні України – 2 (*F. acicularis* і *F. esperi*) чи 6 (*M. canaliculata*, *M. ucrainica*,

*M. potamoctebia*, *F. danubialis*, *F. dneprensis*, *F. berlani*). Вимагають також дослідження особливості поширення чорнушок у межах України з урахуванням горизонтальної і вертикальної зональності терену досліджень, а також приуроченість їх до різних річкових басейнів України. Важливими стануть і анатомічні дослідження цих молюсків, оскільки хоча такі відомості щодо *E. esperi* і є, але їх не можна вважати цілком задовільними (по-перше, більша частина їх застаріла, по-друге, всі вони на сьогодні вкрай скупи). Екологічні дані щодо видів родини Melanopsidae дуже бідні (досі не з'ясовано їх екологічні спектри), а до того ж наявні з них стосуються лише *F. danubialis* (syn. *E. esperi* і *F. esperi*). Актуальним питанням на сьогодні є і дослідження життєвих циклів прісноводних молюсків. Адже загальновідомо, що чорнушкові підтримують стабільний хімічний склад води і підвищують самоочисні властивості природних водойм, а також відіграють чималу роль у поширенні трематодозів серед хребетних тварин. Повнота вищевказаних процесів у повній мірі визначається наявністю популяцій, а існування останніх неможливе без з'ясування їх виживаності, тривалості життя особин, смертності, інтенсивності розмноження. Особливості життєвих циклів у прісноводних молюсків найбільш повно і всебічно досліджено російськими малакологами Г. В. Берьозкіною і Я. І. Старобогатовим на прикладі легеневих молюсків [6]. Щодо об'єктів нашого дослідження то це питання залишається відкритим: жодні відомості такого плану на сьогодні відсутні. Доцільними є і подальші дослідження трематодофауни цих тварин, оскільки розселення по Україні антропохорних видів чорнушок може спричинитися до поширення на благополучних дотепер щодо трематодних інвазій теренах нових для цих молюсків паразитів.



## РОЗДІЛ 2

---

### МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

**Матеріал.** Матеріалом слугували власні збори (272 проби, 2462 екз.) здійснені протягом 2010 – 2014 років 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. З квітня по жовтень (включно) 2011 р. було здійснено щомісячні спостереження і збирання матеріалу на чотирьох стаціонарах – це р. Горинь (Гоща Рівненської обл.); Дунай (Вилкове) і Дністер (Маяки Одеської обл.); Дніпро (Херсон). (рис. 2.1.). Опрацьовано також конхіологічні колекції чорнушок, які зберігаються у фондах Зоомузею ННПМ НАН України (Київ) (352 екз.). Використано для анатомічного дослідження 2462 екз. чорнушок, з них 420 для генного маркування, а цитологічному дослідженню піддано 276 екз. 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).

**Методика збирання молюсків.** Молюски родина Melanopsidae – це звичайна складова річкового макрозообентосу України. Зазвичай вони трапляються на невеликих глибинах (0,05–2 м), тому збирали їх виключно вручну, керуючись загальноприйнятими гідробиологічними методами [22, 32]. Чорнушкові часто віддають перевагу кам'янистим субстратам і щільним донним відкладенням, тому для їх добування в межах літореофільних біотопів часом використовували сачки і сачки-скребачки (останніми

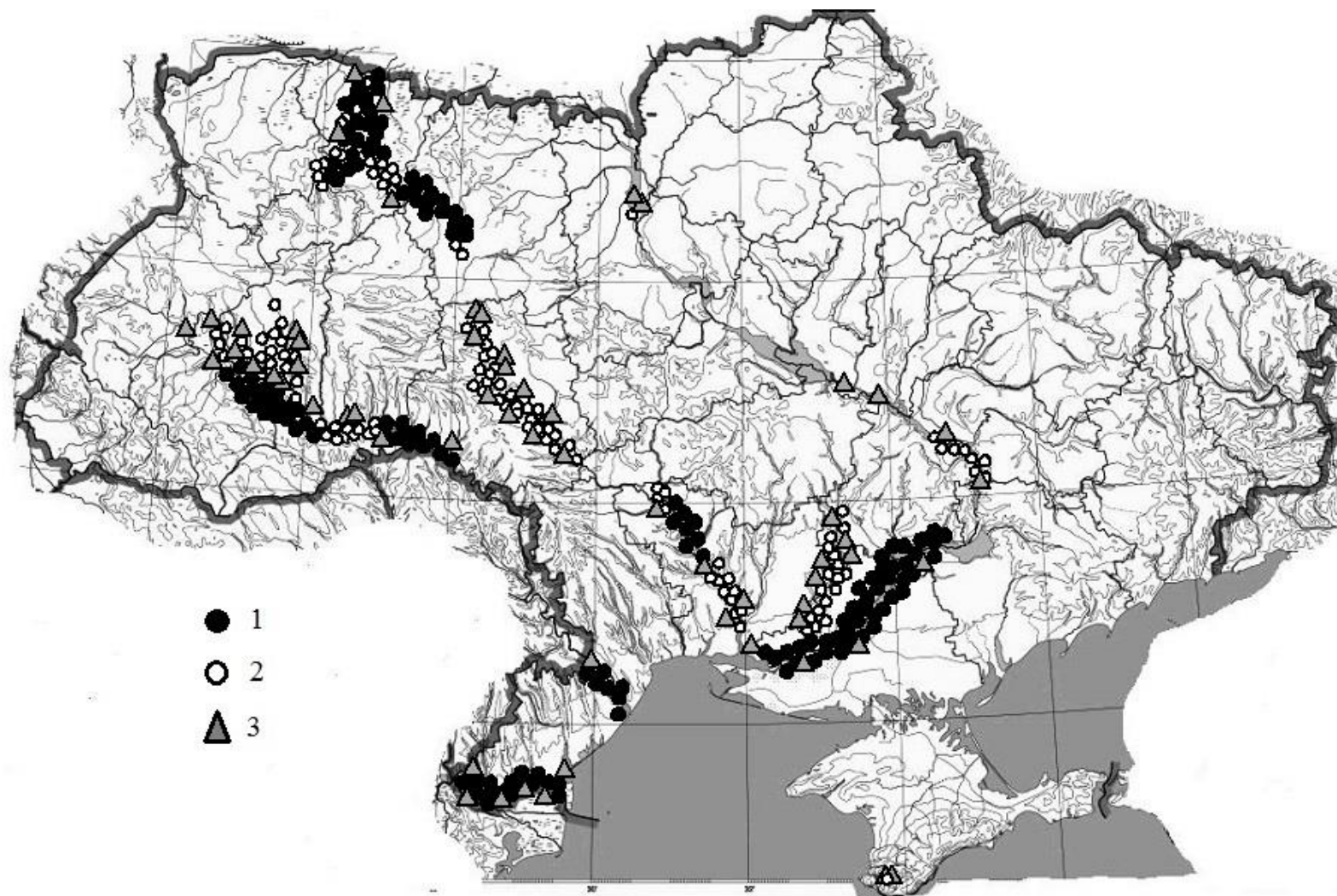


Рис. 2.1. Місця збору матеріалу на території України: 1 – виявлено; 2 – не виявлено; 3 – літературні дані.

зішкрябували із субстратів цих тварин разом із шаром донних відкладень). У швидкотекучих річках із кам'янистим дном ретельно оглядали каміння і на мілководдях збирали молюсків вручну. Таким способом добували чорнушкових і з прибережної напівзануреної і зануреної водної рослинності. Там, де зарості вищої водної рослинності були особливо густими, її виривали з корінням і вже на березі ретельно оглядали у пошуках чорнушок. На м'яких донних відкладеннях застосовували систему гідробіологічних сит.

При збиранні матеріалу неодмінно дотримувалися норм біологічної етики.

**Методика визначення щільності поселення і біомаси.** Щільність поселення чорнушкових визначали методом площадок (Жадин, 1938). При цьому застосовували дерев'яні рамки розміром 0,5 x 0,5 м.

Біомасу молюсків обчислювали з трьох ділянок водотоку, площа кожної з яких становила 1 м<sup>2</sup>. При цьому добутих молюсків спочатку злегка осушували фільтрувальним папером, а потім зважували на електронних вагах марки WPS 1200 C з точністю до 0.001 г у триразовій повторності.

**Методика транспортування молюсків.** Ретельне дотримання певних правил при транспортуванні молюсків із місць їх збору в лабораторію – необхідна умова для подальшого нормального життя останніх в умовах акваріумного утримання. Для транспортування чорнушкових до стаціонарної лабораторії застосовували пластмасові лотки (10 x 12 см, висотою 18 см) із дрібними отворами в кришках. На дно лотків уміщали шар піску (1–2 см), вистіляли його водною рослинністю і заливали їх шаром води товщиною 10–15 см. Оскільки ці молюски є реофілами і потребують великої кількості кисню, у посудину ємністю 1 л їх уміщали не більше ніж по 10–12 екз. За такої щільності посадки молюски непогано витримували транспортування протягом до 3-х діб. Іноді молюсків уміщали між шарами зволоженого поролону, котрий у свою чергу, вміщали в іншу тару (картонні або фанерні

коробки з продірявленими отворами в стінках задля уникнення перегріву тварин).

**Методика акваріумного утримання молюсків.** По транспортуванню до стаціонарної лабораторії (кафедра зоології, біологічного моніторингу та охорони природи ЖДУ імені Івана Франка) молюсків розміщували в акваріумах ємністю 50 л, заповнених водопровідною водою. Надалі, коли внаслідок випаровування води об'єм її зменшувався приблизно на  $\frac{1}{4}$ , з метою збереження певної норми стабільності умов її доливали в акваріум у такій же кількості. На дно акваріума уміщали шар добре прожареного річкового піска (3–4 см), а на нього – шар дрібно потрощеного щебня (2–5 см). Задля збагачення води киснем в акваріумах висаджували рослинність. Найкраще росли в них валіснерія, елодея, стрілолист. Загальновідомо, що у воді акваріума міститься невелика кількість розчиненого кисню. У результаті молюски рано чи пізно починають відчувати його нестачу. Аби вирішити цю проблему, використовували компресор марки Atman. Температуру води в акваріумах підтримували на рівні 20–22°C за допомогою терморегулятора. Активна реакція її коливалася в межах рН 7,7–8,2. Молюсків систематично підгодовували. Для цього використовували свіже або загодя висушене, а потім проварене протягом 10 хв листя салату латука і подрібнений круто зварений жовток курячих яєць. Ці молюски охоче споживають ретельно подрібнений корм для риб, зокрема дафній, яйця артемій. Як корм для них підходить також і просушене та розтерте у порошок молоде листя липи, тополі чи клену. Часом підгодовували чорнушок сумішшю (1:1:1) вівсяної муки та сухих дафній з додаванням потовченої у порошок крейди. Крім того, за рекомендацією В. М. Градовського [18], ми використовували для годування чорнушок і штучний корм (1:1:1), компонентами якого були добре перемішані до однорідної маси борошно, сухе молоко та натрієва сіль альгінової кислоти. Цю суміш ми витримували протягом доби під тягарем (1 кг) у 2%-ому розчині хлориду калію. Після того, як суміш набувала вигляду нерозчинних волокон, саме ними і підживлювали молюсків. Описані

вище умови виявилися оптимальними для утримання чорнушкових: за них вони можуть жити довго і нормально розмножуватись.

**Методика аклімації тварин.** Дослідження тварин здійснювали не раніше, ніж через 15 діб після доставки їх у лабораторію, як радить це робити В. В. Хлебович [118]. Адже саме стільки часу потрібно для того, аби відбулася аклімація їх до лабораторних умов середовища.

**Методика визначення молюсків.** Поскільки вихідним матеріалом при визначенні морфологічної мінливості і еволюційно-генетичної дискретності чорнушкових були 6 видів Melanopsidae (види у вузькому розумінні) для визначення їх ми скористалися ключами побудованими виключно на конхіологічних особливостях цих тварин. Вони опрацьовані В. В. Аністратенком і представлені у його монографії [5]. Пізніше, переконавшись, що видів Melanopsidae на Україні не 6, а 2 (це – види у широкому розумінні), надалі весь матеріал було визначено за таблицями для визначення, представленими у монографії В. І. Жадіна [23], а також керувалися при цьому роботами західноєвропейських дослідників [174;198].

**Методика генетичних досліджень молюсків.** Біохімічне генне маркування здійснювали методом електрофорезу у 7,5%-му поліакриламідному гелі Тріс-ЕДТА·Na<sub>2</sub>-боратній системі з рН = 8,5 протягом 1 год 20 хв при напрузі 200 V і силі струму 140 mA [175]. Електрофорез відпрацьовано на ферментах з водних екстрактів гомогенатів м'язів ноги молюсків. Визначали електрофоретичну мінливість спектрів таких ферментів: аспартатамінотрансферази (Aat), неспецифічних естераз (Es-1; Es-2; Es-3), малатдегідрогенази (Mdh), що кодуються відповідними локусами. Фарбування гелів проводили за стандартними гістологічними методиками, адаптованими для зафарбовування гелів [157]. Електрофореграми сканували. Генетичну частину роботи виконано на базі лабораторії цитогенетики і еколого-генетичного моніторингу стану довкілля Житомирського державного університету імені Івана Франка (керівник – д.б.н., проф. О. В. Гарбар).

**Методика визначення ДНК послідовностей.** Виділення геномної ДНК у чорнушкових здійснювалося згідно стандартного протоколу із застосуванням набору ДНК-ЕКСТРАН – 2 («Синтол» Кат. № Ех-511). Для аналізу було взято часткові сіквенси мітохондріального гену COI – субодиниці I цитохром оксидази довжиною 572 п.о. Відповідні послідовності гену були ампліфіковані LCO1490 5'–GGTCAACAATCATAAAGATATTGG–3', а також COI–H 5'–TCAGGGTGACSSAAAAAATCA – 3' для COI [170]. Реакція ампліфікації фрагменту COI проводилася за наступною циклограмою: 95°C 5хвилини, 35 циклів – 95°C 30 секунд, 50°C 60 секунд, 72° С 60 секунд. Реакційна суміш містила 10μl 2,5-кратної реакційної суміші («Синтол» Кат. № М-428), по 10пкМ праймерів і 50 нг геномної ДНК в загальному реакційному об'ємі 25 мкл.

Наступним кроком було ферментативне очищення сумішшю екзонуклеази I (Fermentas Кат № En 0581) і лужної фосфатази (СибЭнзим Кат. № E328). Опісля фрагменти секвенувалися у двох напрямках на генетичному аналізаторі ABI 3130x1 (Applied Biosystems).

У всіх генетичних послідовностях здійснено вирівнювання (Alignment), помилкові дані та випадання нуклеотидів виключено. Аналіз здійснено за допомогою пакету програми MEGA7 з використанням моделі Maximum Composite Likelihood [168; 193-196].

Отримані дані послідовностей після вирівнювання внесені до системи Genbank <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/update.html>.

**Методика конхіологічних досліджень.** Черепашки чорнушкових вимірювали за допомогою електронного штангенциркуля з точністю до 0,01 мм. Дослідження конхіологічних ознак здійснювали за такими параметрами: висота (ВЧ) та 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) (рис. 2.2.).

На основі лінійних мірних конхіологічних показників обраховано такі індекси: висота черепашки / ширина черепашки ( $VЧ/ШЧ$ ), висота завитка / висоти черепашки ( $VЗ/VЧ$ ), висота устя / ширина устя ( $ВВ/ШВ$ ), висота устя / висота черепашки ( $ВВ/VЧ$ ), ширина першого оберту без врахування устя / ширина устя ( $ШОО/ШВ$ ), висота останнього оберту над устям / висота останнього оберту ( $ВОО\ H.B./ВОО$ ), висота двох останніх обертів / висота черепашки ( $В200/VЧ$ ).

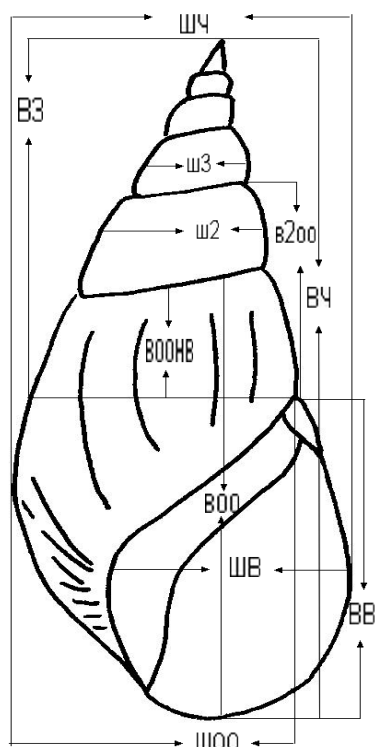


Рис. 2.2. Виміри черепашки чорнушок (схема):

$VЧ$  – висота черепашки;  $ШЧ$  – ширина черепашки;  $ВВ$  – висота устя;  $ШВ$  – ширина устя;  $VЗ$  – висота завитка;  $ВОО$  – висота останнього оберту;  $ШОО$  – ширина останнього оберту без врахування устя;  $ВОО\ H.B.$  – висота останнього оберту над устям;  $В200$  – висота двох останніх обертів.

При цьому, крім кількісних показників, враховувались і якісні конхіологічні характеристики, а саме: форма черепашки та її устя; забарвлення фону черепашки та характер малюнка на її поверхні; опуклість обертів і характер їх наростання; глибина і скошеність шва; особливості тангент-лінії.

**Методика виготовлення препаратів терток.** Препарати терток чорнушок виготовляли за методикою Я. І. Старобогатова і Т. Я. Ситникової [93]. У тварин видаляли глотку та уміщали її у розчин лугу ( $NaOH$  або  $KOH$ ) з подальшим її кип'ятінням доти, доки не розчиняться залишки усіх м'яких

тканин. Вивільнену тертку поміщали на предметне скельце і наносили на неї краплину 96%-ого етилового спирту. За допомогою препарувальних голок розміщували її потрібним чином і накривали препарат покривним скельцем. Згори на мікропрепарат ставили тягар масою 50-100 г і залишали його на 1–1,5 доби до повного випаровування спирту. Опісля покривне скельце окантовували клеєм («Суперклей» або «Момент»). Готовий мікропрепарат досліджували під мікроскопами "Біолам – Л-212" та „Мікмед” (зб. 10x90). Світлини зроблено фотокамерою Nikon Cool Pix S3100.

**Методика анатомічних досліджень.** Молюсків фіксували 50%-им розчином етилового спирту, змінюючи його 3 – 4 рази протягом доби. Опісля тварин поміщали на довготривале зберігання у 70%-ий етанол. Деякі дослідники [67] радять перед фіксацією анестезувати тварин. Задля цього ємності з молюсками заповнювали вкрай водопровідною водою, щільно накриваючи їх склом, а краї ємностей перед цим змащували вазеліном. За таких обставин молюски протягом кількох годин (5–12) гинули від нестачі кисню, а м'яке тіло їх при цьому розслаблялося, що у подальшому значно полегшувало препарування цих тварин.

Розтин молюсків проводили відповідно до загальноприйнятих методик [32]. Чорнушки мають твердостінну черепашку, тому м'яке тіло їх вивільняли з неї або шляхом її механічного руйнування, або "викручуванням" його з неї. Розглядали і замальовували особливості анатомії статевої системи цих молюсків. Вимірювали довжину (ДБ) та ширину білкової (ШБ) і шкаралупової (ДШ; ШШ) залоз у самок і довжину (ДП) та ширину простати (ШП) у самців.

**Методика моделювання екологічної ніші та ареалів видів.** Для побудови комп'ютерної моделі зв'язку молюсків між місцем перебування та параметрами навколишнього середовища (температурою, вологістю, рослинністю і т.п.) використовували пакет геоінформаційних систем (ГІС) MapInfo Professional 7.8 SCP [113–114; 140]. Для визначення географічних координат окремих місцезнаходжень виду було застосовано програму



*Ozi Explorer* (версія 3.95.2). Далі з бази даних, пов'язаної з конкретними географічними координатами, вилучали біокліматичну інформацію і складали таблицю середніх і граничних значень біокліматичних параметрів у межах ареалу. Так отримували повну екологічну характеристику виду, яку потім аналізували за допомогою методів багатовимірної статистики (факторний аналіз).

**Методика аутоекологічних досліджень.** У місці збору матеріалу визначали за загальноприйнятими методиками [22, 52] швидкість течії, глибину і прозорість води, температуру останньої і її рН. Температуру води визначали калібровочним ртутним термометром із ціною поділки 0,1-0,5°C. Визначення рН здійснювали за допомогою рН-метра моделі рНер 5 з точністю до 0,01. Швидкість течії вимірювали за допомогою поплавка та секундоміру. Глибину знаходження молюсків визначали складометром. Характер донних відкладень оцінювали візуально. Мінералізацію води визначали за допомогою гравіметричного методу [52–54]. Оксигенізацію води встановлювали за кількістю розчиненого кисню (метод Вінклера) і за вимірюванням в мг/л [54, 84].

**Методи аналізу вікової структури популяції.** Дослідження вікової структури популяцій молюсків здійснювали за допомогою математико-статистичних методів, описаних С. І. Крамаренком [4; 40]. Вікову структуру популяції багато в чому визначає рівень її вікового розмаїття, який математично обраховувався на підставі показника *вікової гетерогенності* ( $\nabla$ ) за формулою: 
$$\nabla = \frac{1}{\sum p_i^2},$$

Розрахунки основних демографічних показників параметрів популяції проводилася наступним чином.

Показники *виживаності* ( $l_x$ ) для кожного вікового класу  $x$ :  $l_x = \frac{f_x}{f_0}$ . На основі отриманих даних були побудовані криві виживаності.

Важливим показником демографічних процесів є *смертність* ( $d_x$ ), яку розраховували на основі різниці показників виживаності для двох послідовних вікових класів:

$$d_x = l_x - l_{x+1}.$$

Імовірність того, протягом якої стадії особина загине, визначали обчислюючи *питому смертність* ( $q_x$ ) за формулою:  $q_x = \frac{d_x}{l_x}$ .

Величина, яка є зворотною щодо питомої смертності, – це *питома виживаність* ( $p_x$ ), котра визначає ймовірність для тварин віку  $x$  дожити до віку  $x + 1$ . Її обчислювали за формулою:  $p_x = 1 - q_x$ .

**Методика гістологічного дослідження.** Шматочки тканин гепатопанкреаса разом із гонадою фіксували протягом доби рідиною Буена. Надалі протягом 10 діб проводили їх фіксацію 4%-им розчином нейтрального формаліну, а опісля, провівши матеріал через низку спиртів зростаючої концентрації (від 50 до 100%), заливали його у парафін загальноприйнятим методом [13; 79]. Фарбували зрізи гематоксиліном Гайденгайна-еозином. Товщина зрізів становила 6 мкм. Цито- і каріометрію виконували за методикою, запропонованою К. Ташке (1980), використовуючи при цьому мікроскоп ЛОМО-МИКМЕД-1 при збільшенні  $7 \times 40$ . Світлин виконано за допомогою цифрової фотокамери «Nikon».

**Методика визначення об'єму клітин та їх ядер.** Об'єм ядра визначали за формулою:  $V = \frac{\pi}{6} \times A \times B^2$  Для визначення об'єму клітин (ядер) використовували показники таблиці «Розрахунки об'єму ядер та клітин (мкм<sup>3</sup>)» [112]. На них по периферії горизонтальної та вертикальної ліній наведено цифрові показники (довжина і ширина) ядер, а цифри на місці їх пересічення є об'ємом досліджуваного об'єкта.

Ядерно-цитоплазматичне відношення (ЯЦВ) визначаюли за наступною формулою:

$$\text{ЯЦВ} = \frac{\text{Об'єм ядра}}{\text{Об'єм клітин} - \text{об'єм ядра}}$$

**Статистична обробка отриманих даних.** Отримані при дослідженні цифрові матеріали опрацьовані методами базової варіаційної статистики [43], а також за допомогою пакету прикладних статистичних цифрових програм STATISTICA 8. 0. та Microsoft Excel v. 9. 0.

**Ілюстративний матеріал.** Рисунки зроблено за допомогою рисувального апарата PA-4 і комп'ютерних програм Adode Illustrator і Smart Photo Refresha.

## РОЗДІЛ 3

### ЕВОЛЮЦІЙНО-ГЕНЕТИЧНА ДИСКРЕТНІСТЬ ВИДІВ РОДИНИ MELANOPSIDAE ТА ЇЇ ВИДОВИЙ СКЛАД

Протягом XIX і XX ст. всі дослідники родини Melanopsidae як вітчизняні [23, 69, 76, 127, 129, 144, 160, 164, 184], так і зарубіжні [126, 128, 139, 147, 156] дотримувалися тієї думки, що у Європі вона представлена усього лише двома видами – *F. acicularis* (Férussac, 1823) і *F. esperi* (Férussac, 1823). Згодом малакологи східноєвропейської наукової малакологічної школи Я. І. Старобогатов, Т. А. Алексенко, О. В. Левина, В. В. Аністратенко [5; 18; 96], дослідження якими Melanopsidae припало на кінець XX – початок XXI ст., провели ревізію цих поглядів. За їх уявленнями згадана вище родина включає два окремі роди і не два, а шість видів. Так, до роду *Fagotia* ними віднесено було три види: *F. (Dneprifagotia) danubialis* (Bourguignat, 1884), *F. (D.) berlani* (Bourguignat, 1884), *F. (D.) dneprensis* (Starobogatov, Alexenko et Levina, 1992). Стільки ж видів вони зарахували і до роду *Microcolpia*: *Microcolpia (Potamoctebiana) canaliculata* (Bourguignat, 1884), *M. (P.) ucrainica* (Starobogatov, Alexenko et Levina, 1992), *M. (P.) potamoctebia* (Bourguignat, 1870). Така роздрібнена класифікація була побудована на основі застосування для визначення видової належності цих тварин компараторного методу. Палким його прихильником був Я. І. Старобогатов [96].

Такі погляди на видовий склад родини Melanopsidae сприйняли далеко не всі малакологи. Зокрема їх категорично не підтримали західноєвропейські дослідники [148, 153, 172, 174, 177, 188] і багато хто з вітчизняних малакологів. Так, провівши комплексне конхіологічне, анатомічне, каріологічне і конхіологічне дослідження моллюсків родини *Melanopsidae*, І. О. Першко довела [66], що *M. canaliculata*, *M. ucrainica* і *M. potamoctebia* є конспецифічними, і через це, на її думку, їх слід об'єднати в один вид під

назвою *F. acicularis*. Щодо *F. esperi*, то ця авторка висловила припущення, що виділені Я. І. Стробогазовим зі співавторами з *F. esperi* як самостійні три види (*F. danubialis*, *F. berlani*, *F. dneprensis*), імовірно за все не є видами самостійними.

### 3.1. Алозимна мінливість молюсків родини Melanopsidae.

Наявні на сьогодні результати генетичних досліджень чорнушок є небагаточисельними [11; 66; 188]. Тому зрозумілою є доцільність дослідження алозимної мінливості видів родини Melanopsidae. З метою встановлення того, яка ж із існуючих у сьогодення систем цієї родини є адекватною і, було проведено дослідження еволюційно-генетичної дискретності її видів на підставі аналізу алозимів. Для цього було взято серію вибірок молюсків із чотирьох стаціонарних пунктів, що належать до трьох головних водозбірних басейнів України – Дніпровського, Дністровського та Дунайського (табл. 3.1.1), розміщених на території трьох адміністративних областей Правобережної України (Рівненської, Херсонської, Одеської).

Алозимну мінливість досліджено на прикладі трьох ферментних систем, які відзначаються високим ступенем чутливості при міжвидових порівняльних дослідженнях [11], а саме: неспецифічних естераз, аспартатамінотрансферази і малатдегідрогенази, генні пули яких представлені у відповідній таблиці (табл. 3.1.2). Для дослідження було використано наступні вибірки: з р. Горинь (с. Гоща Рівненської обл.), з Дніпра (Херсон), з Дунаю (с. Вилкове Одеської обл.), з Дністра (с. Маяки Одеської обл.) Всього проаналізовано шість локусів.

*Неспецифічні естерази* на отриманих електрофореграмах проявлялись чотирма зонами активності, які можуть розцінюватись як продукти відповідних локусів: *Es-1*, *Es-2*, *Es-3*, *Es-4* (рис. 3.1.1a). При цьому виявлено лише один спільний алель для двох досліджених видів *F. acicularis* = syn. *M. daudebartii* та *F. esperi* = syn. *E. esperi* - *Es-4*<sup>a</sup>, який був мономорфним у всіх досліджених популяціях. За трьома іншими локусами при порівняннях

видів у розумінні В.І. Жадіна [23] спостерігались альтернативні алельні варіанти.

Таблиця 3.1.1

**Пункти збору молюсків родини Melanopsidae  
використаних для алозимного аналізу**

Місце знаходження	Координати	Види*	n
р. Горинь, с. Гоща (Рівненська обл.)	50.600673, 26.669312	M. ucrainica M. canaliculata F. berlani	35
р. Дніпро, м. Херсон	46.63718, 32.610168	M. potamoctebia F. dneprensis F. berlani	34
р. Дунай, с. Вилкове (Одеська обл.)	45.402307, 29.586182	M. ucrainica M. potamoctebia F. berlani F. danubialis	38
р. Дністер, с. Маяки (Одеська обл.)	46.24444, 30.16232	M. canaliculata F. dneprensis F. danubialis	36

\* - види за Я.І. Старобогатовим та іншими [96].

Так, за локусами *Es-1* та *Es-2* у *F. esperi* фіксовані алелі, що кодують білкові продукти, які мають більш швидку електрофоретичну рухливість: це відповідно *Es-1<sup>a</sup>* та *Es-2<sup>a</sup>*, тоді як у *F. acicularis* фіксовані алелі з продуктами з меншою рухливістю – *Es-1<sup>b</sup>* та *Es-2<sup>c</sup>*. За локусом *Es-3* спостерігалась протилежна ситуація: у *F. esperi* виявився фіксованим алель, який кодує продукти з меншою рухливістю - *Es-3<sup>b</sup>*, а у *F. acicularis* – альтернативний алель *Es-3<sup>a</sup>*. Слід наголосити на тому, що за зазначеними чотирма локусами не встановлено відмінностей між видами, котрі були виділені або описані Я. І. Старобогатовим зі співавторами [96]. Таки наявні тільки між тими двома видами *Fagotia*, котрі відзначалися В. І. Жадіним, як види одного роду [23], а

західноєвропейськими дослідниками [153; 174; 177; 188] – як представники різних родів.

Таблиця 3.1.2

**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

*Аспартамінотрансфераза*. Цей фермент виявився представленим одним локусом (рис. 3.1.1б.). При цьому у обох досліджених видів спостерігалась фіксація альтернативних алелей - *Aat-1<sup>a</sup>* у *E. esperi* та *Aat-1<sup>b</sup>* - у *M. daudebartii*. Види, що були описані і обґрунтовані Я. І. Старобогатовим зі співавторами [96] за цим локусом також не вирізнялися.

*Малатдегідрогенеза.* Характер мінливості цього ферменту виявився подібним до ферменту попереднього. У *F. esperi* він представлений алелем *Mdh-1<sup>a</sup>*, тоді як у *F. acicularis* - *Mdh-1<sup>b</sup>* і між видами, що були описані чи обгрунтовані Я. І. Старобогатовим зі співавторами [96], за цим локусом також не вирізнялися.

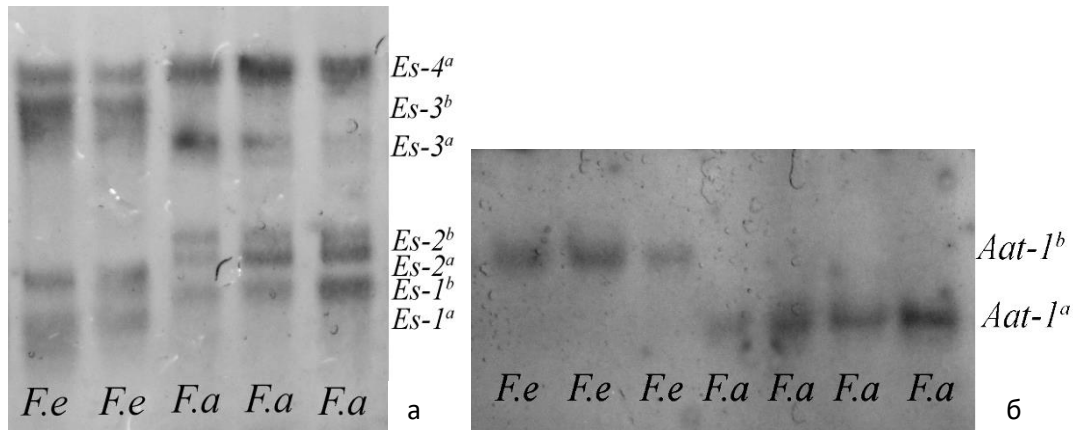


Рис. 3.1. Мінливість ферментів у видів родини Melanopsidae: а – неспецифічні естерази (локуси *Es-1*, *Es-2*, *Es-3*, *Es-4*), б – аспаратамінотрансфераза (*Aat*).

Отже, підводячи підсумок порівняльному аналізу електрофоретичних спектрів низки ферментів у представників родини Melanopsidae, представлених у фауні України, можна зробити такі узагальнення.

Види, що були описані і обгрунтовані Я. І. Старобогатовим зі співавторами (Т. Л. Алексєнко, О. В. Левина) – *F. danubialis*, *F. berlani*, *F. dneprensis* у межах роду *Fagotia*, а також *M. canaliculata*, *M. ucrainica*, *M. rotamoctebia* у межах роду *Microcolpia* – за електрофоретичними спектрами та алельними пулами не відрізняються один від одного, тобто не мають фіксацій альтернативних алелів і відповідно еволюційно-генетичної дискретності, що доводить їх повну генетичну ідентичність на рівні алозимів і відповідно конспецифічність у межах того, що ці дослідники вважають окремими родами.

Чіткі відмінності спостерігаються лише між видами *F. esperi* та *F. acicularis* у розумінні В.І. Жади́на [23] або видами *E. esperi* та



*M. daudebartii* у розумінні сучасних західноєвропейських дослідників [153; 174; 177; 188].

Види *E. esperi* та *M. daudebartii* чітко репродуктивно ізольовані, про що свідчать дослідження їхньої генетичної структури у сумісних поселеннях.

Ступінь генетичних відмінностей між видами є дуже значним, адже спільним для них є лише єдиний локус із шести досліджених. Це – рівень дивергенції видів різних родів, а, можливо, навіть різних підродин.

### **3.2. Секвенування нуклеотидних послідовностей мітохондріального гена COI**

Результати досліджень алозимної мінливості видів родини Melanopsidae мають обмежений характер, оскільки стосуються вони усього лише шести алозимних локусів. Саме тому систематичні відносини у цій родині не можна вважати остаточно з'ясованими. Для встановлення видового складу і видової структури родини Melanopsidae фауни України нами був використаний найсучасніший метод аналізу генетичної дивергенції, а саме метод секвенування нуклеотидних послідовностей мітохондріального гену першої субодиниці цитохромоксидази (локус COI). Для цього було задіяно матеріал від шести «видів» родини чорнушкових, визначених за Я. І. Старобогатовим та співавторами [96]. Молюсків було добуто в різних річкових басейнах України (Дунаю, Дністра, Південного Бугу, Дніпра, Прип'яті) (табл. 3.2.1). Крім власного матеріалу було використано дані з генетичного банку даних (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/update.html>) щодо гомологічної послідовності двох особин, визначених як *Melanopsis* sp. Цих особин застосовано як зовнішню групу видів, які достеменно належать до досліджуваної родини.

На підставі виявлених нуклеотидних заміщень у гомологічних послідовностях мітохондріального гену (цитохромоксидази довжиною 580 нуклеотидів за формулою (Tamura-Nei, 1993) було розраховано матрицю генетичних дистанцій (табл. 3.2.2), яка відображає кількість основних

заміщень між порівнюваними послідовностями. На підставі цієї матриці з використанням універсального алгоритму UPGMA було побудовано дендрограму (рис. 3.2.1), що відображає характер генетичних відмінностей між досліджуваними видами родини Melanopsidae.

Порівнянням особин різних видів, які були описані або виділені Я. І. Старобогатовим зі співавторами [96] – *F. danubialis*, *F. berlani*, *F. dneprensis* у межах роду *Fagotia*, в також *M. canaliculata*, *M. ucrainica*, *M. potamoctebia* у межах роду *Microcolpia* встановлено, що вони є абсолютно ідентичними за послідовністю нуклеотидів. Це підтверджує результати досліджень з алозимної мінливості, що надійно свідчать про генетичну ідентичність та конспецифічність цих «видів».

Таблиця 3.2.1

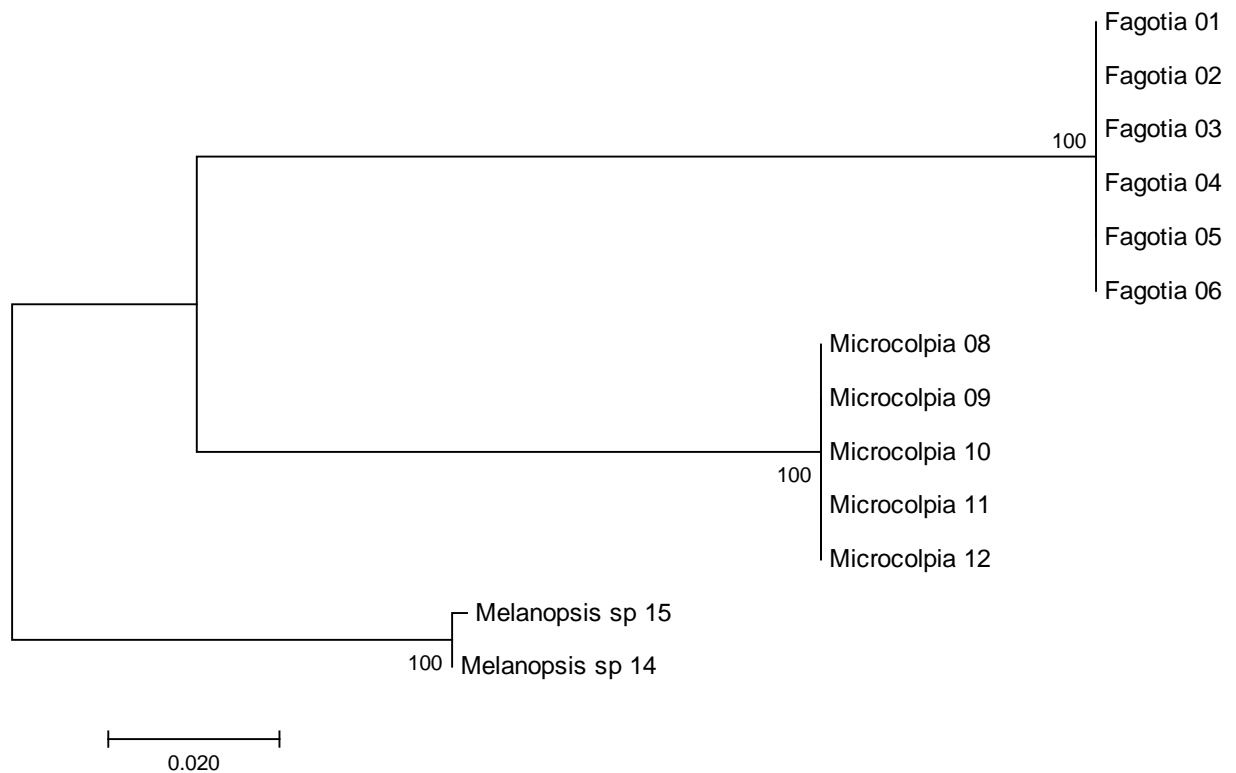
**Особини, що були використані для секвенування гену COI**

Молюск	Види за В.І. Жадіним (в дужках види визначені за Я. І. Старобогатовим [96])		Пункти збору
<i>E. esperi</i>	<i>F. esperi</i> ( <i>F. dneprensis</i> )	01	р. Дніпро, м. Херсон
	<i>F. esperi</i> ( <i>F. dneprensis</i> )	02	р. Дунай, с. Вилкове
	<i>F. esperi</i> ( <i>F. danubialis</i> )	03	р. Пд. Буг, м. Первомайськ
	<i>F. esperi</i> ( <i>F. danubialis</i> )	04	р. Горинь, с. Гоща
	<i>F. esperi</i> ( <i>F. berlani</i> )	05	р. Горинь, с. Гоща
	<i>F. esperi</i> ( <i>F. berlani</i> )	06	р. Дністер, с. Маяки
<i>M. daudebartii</i>	<i>F. acicularis</i> ( <i>M. canaliculata</i> )	08	р. Дніпро, м. Херсон
	<i>F. acicularis</i> ( <i>M. potamoctebia</i> )	09	р. Дунай, с. Вилкове
	<i>F. acicularis</i> ( <i>M. potamoctebia</i> )	10	р. Горинь, с. Гоща
	<i>F. acicularis</i> ( <i>M. ucrainica</i> )	11	р. Пд. Буг, м. Первомайськ
	<i>F. acicularis</i> ( <i>M. ucrainica</i> )	12	р. Дністер, с. Маяки

Згідно проведеного аналізу попарних порівнянь, які представлені у матриці генетичних дистанцій, у межах родини Melanopsidae чітко

виділяються три кластери. Причому у двох випадках у межах кластерів відсутні будь-які відмінності, а у третьому з них, який стосується *Melanopsis* sp., рівень дивергенції знаходиться на вкрай низькому рівні – він становить усього лише 0,002.

Не менш цікавими є і відмінності на рівні видів у розумінні В.І. Жадіна. Генетична дистанція у межах порівнянь *F. esperi* – *F. acicularis* – *Melanopsis* sp. коливається від 0,154 до 0,192, що відповідає дуже високому рівню нуклеотидних заміщень (близько 15-19%), і є надійним показником генетичної диференціації.



*Рис. 3.2.1.* Дендрограма (Maximum Composite Likelihood method), відображаюча еволюційні відношення видів родини Melanopsidae, побудована за генетичними дистанціями (Tamura-Nei, 1993), розрахованими за заміщеними гомологічними нуклеотидними послідовностями гена COI. Номера особин розшифровані в табл. 3.2.2.



Цікава особливість видів родини Melanopsidae прослідковується у структурі їх нуклеотидних замін. Загальновідомо, що чимало видів демонструють загальну преференцію G чи C або A чи T у третій позиції кодону. У чорнушкових спостерігаємо часті заміщення амінокислот G-A, T-C, C-T, тобто подвійний зв'язок у них заміщується потрійним (табл. 3.2.3).

Таблиця 3.2.3

**Структура нуклеотидних замін (за Tamura-Nei, 1993) між видами родини Melanopsidae на основі методу Maximum Composite Likelihood**

	A	T	C	G
A	-	1,28	0,7	23,59
T	0,89	-	13,49	0,67
C	0,89	24,77	-	0,67
G	31,06	1,28	0,7	-

Встановлено, що у ході аналізу 13 нуклеотидних послідовностей, куди також включено всі позиції кодону, частота нуклеотидних замін становить 25,03% (A); 36,23% (T); 19,73 (C) і 19,01 (G). Внаслідок виникнення водневих зв'язків азотисті основи нуклеотидів здатні утворювати парні комплекси: аденін-тимін і гуанін-цитозин при безпосередній взаємодії ланцюга нуклеїнових кислот. Така взаємодія відіграє ключову роль у ряді фундаментальних процесів зберігання і передачі генетичної інформації, а саме: реплікації ДНК, яка забезпечує передачу генетичної інформації при поділі клітини, транскрипції ДНК у РНК у процесі синтезу білків і т.д.

Отже, підводячи підсумок дослідженню з генетичної дивергенції на рівні нуклеотидних послідовностей, слід зазначити наступні обставини.

Види, що були визначені Я. І. Старобогатовим зі співавторами [96] як *F. danubialis*, *F. berlani*, *F. dneprensis* за нуклеотидними послідовностями повністю тотожні один одному. Те ж саме стосується і видів *M. canaliculata*, *M. ucrainica*, *M. potamoctebia* також виділених Я. І. Старобогатовим зі

співавторами [96]. Ці дані повністю збігаються з результатами алозимного аналізу.

Генетична дивергенція між видами *F. esperi* та *F. acicularis*, а також їхня дивергенція від видів *Melanopsis* sp. знаходиться на дуже високому рівні, який відповідає рівню дивергенції різних родів. Цей результат також чітко збігається з даними, що були отримані при аналізі алозимів.

### **3.3. Порівняння даних генетичної дивергенції Melanopsidae з дослідженнями інших груп молюсків**

Дослідження представників родини, проведене на рівні алозимів та секвенування послідовностей мітохондріального гена COI, підтверджує концепцію, згідно якої у фауні України присутні усього лише два види родини Melanopsidae. Причому є всі підстави стверджувати, що це представники не одного, а різних, причому, цілком можливо, навіть досить віддалених між собою родів. Для того, щоби у цьому переконатися, треба провести порівняльний аналіз рівнів генетичної дивергенції досліджуваної групи із іншою групою молюсків, яку було вже досліджено раніше застосуванням таких же генетичних методів. Для цього можливим є використання матеріалів, отриманих щодо двостулкових молюсків підродини Anodontinae, які були ретельно досліджені за допомогою алозимного аналізу та секвенування того ж самого гену [3, 169]. Слід зазначити, що рівень генетичної дивергенції біля 0,15-0,20 за двома локусами (COI та локусом, що кодує 16S рРНК) у цьому дослідженні був досягнутий при порівнянні його представників у межах двох підродин – Unioninae та Anodontinae, тоді як рівень дивергенції між представниками цих підродин лише за локусом COI, який є більш мінливим, був значно вищим і коливався у межах 0,200-0,220. У межах же підродин він змінювався на рівні 0,11-0,19. Слід наголосити на тому, що значення цього показника були отримані при попарних порівняннях представників різних родин однієї підродини.

Підводячи підсумок аналізу генетичних досліджень видового складу родини Melanopsidae України, стверджуємо, що вона представлена усього лише двома видами – *M. daudebartii* і *E. esperi*. Ці наші погляди цілком збігаються з такими переважної більшості як вітчизняних так і зарубіжних малакологів.

## РОЗДІЛ 4

### МОРФОЛОГІЧНА МІНЛИВІСТЬ ВИДІВ РОДИНИ MELANOPSIDAE

Традиційно склалося так, що при здійсненні таксономічної ревізії тієї чи іншої групи молюсків до уваги, перш за все, береться конхіологічний критерій. Так, зокрема, для видової діагностики молюсків родини Melanopsidae, які є об'єктами дослідження вже близько двох століть, усі малакологи задля встановлення видової належності цих тварин використовували найбільш виразні їх морфологічні (перш за все – конхіологічні) особливості. Однак, окрім конхіології, для уточнення ідентифікації видових таксонів у деяких групах молюсків мають певне значення і деякі анатомічні особливості цих тварин, зокрема, будова їх тертки. У черевоногих молюсків, окрім того, використовують іще і деякі деталі будови дистального відділу їх статевої системи, зокрема, мішка копулятивного органу і препуціума. Що стосується видів родини Melanopsidae, то використання згаданих останніми показників для них є неможливим, оскільки ці тварини є аліфатичними. Інші ж органи як чоловічої, так і жіночої статевої системи у всіх видів родини Melanopsidae ідентичні [96].

Протягом XIX і XX ст. всі дослідники родини Melanopsidae як вітчизняні [18; 23 – 29; 35; 45; 61; 70; 73–74; 76; 87; 127; 129; 160; 184], так і зарубіжні [126; 134; 139; 143 – 144; 146–149; 153; 156; 161; 164–165; 171; 174; 188] дотримувалися тієї думки, що в Європі до складу її входять усього лише два види – *F. acicularis* (Férussac, 1823) = *M. daudebartii* (Prevost, 1821) і *F. esperi* (Férussac, 1823) = *E. esperi* (Férussac, 1823). Східноєвропейські малакологи Я. І. Старобогатов, Алексенко, О. В. Левина [96], В. В. Аністратенко [5] дослідження якими Melanopsidae припали на кінець XX – початок XXI ст., наполягають на тому, що ця родина включає не 2, а 6 видів – *Fagotia (Dneprifagotia) danubialis* (Bourguignat, 1884), *F. (D.) berlani*



(Bourguignat, 1884), *F. (D.) dneprensis* (Starobogatov, Alexenko et Levina, 1992), *Microcolpia (Potamoctebiana) canaliculata* (Bourguignat, 1884), *M. (P.) ucrainica* (Starobogatov, Alexenko et Levina, 1992), *M. (P.) potamoctebia* (Bourguignat, 1870). В основу такої класифікації було покладено порівняння отриманих застосуванням ними компараторного методу дослідження деяких геометричних характеристик черепашок молюсків, а також особливостей будови рахідального зуба їх тертки. Саме їх і було використано задля видової ідентифікації цих тварин.

Такі погляди на видовий склад родини Melanopsidae поділяли, однак, не всі малакологи. Їх не підтримали західноєвропейські дослідники і більшість вітчизняних малакологів. Так, провівши комплексне конхіологічне, анатомічне, каріологічне дослідження молюсків родини Melanopsidae, І. О. Першко довела [66], що *M. canaliculata*, *M. ucrainica*, і *M. potamoctebia* є конспецифічними і через це їх слід об'єднати в один вид під назвою *F. acicularis*. Щодо *F. esperi*, то ця ж авторка припустила, що поділ Я. І. Стробогазовим зі співавторами *F. esperi* на три на їх погляд самостійні види (*F. danubialis*, *F. berlani*, *F. dneprensis*), швидше усього, такими не є. Отже, для з'ясування того, чи доцільним є розглядати на підставі лише морфологічних критеріїв згадані останніми три види Melanopsidae як види самостійні ми і здійснили комплексне конхіологічне, анатомічне і генетичне дослідження цих молюсків.

#### 4.1. Аналіз конхіологічних особливостей молюсків

Молюски родини Melanopsidae, як вже згадувалося вище, є об'єктами дослідження вже близько двох століть. Але незважаючи на цей факт, визначення видової належності їх на сьогодні є питанням вкрай нелегким. Протилежні погляди на видовий склад цього роду, а також відсутність єдиного підходу до визначення видів цієї родини створює низку проблем для дослідників цих тварин.

В усі часи малакологи задля видової діагностики цих молюсків використовували найбільш виразні їх морфологічні особливості, значну

увагу при цьому приділяючи конхіологічному критерію, зокрема, якісним характеристикам їх черепашок – забарвленню фона та характеру малюнка на поверхні обертів черепашки [5; 18; 23; 76; 127; 156; 184]. Протягом тривалого часу ці ознаки вважалися абсолютно надійними для диференціювання видів чорнушок. Іншої думки з цього приводу дотримується В. В. Аністратенко. У своїй монографії, яка присвячена класам Панцирних, або Хітонів і Черевонігих – Cyclobranchia, Scutibranchia і Pectinibranchia (Аністратенко, 2001), він наголошує на тому, що забарвлення фону черепашки не може визнаватися як достовірна ознака при таксономічній ревізії видів того чи іншого роду, в чому ми цілком погоджуємось з ним, маючи для цього цілком слушні підстави. Для розмежування видів вищезгаданого роду було проаналізовано якісні і кількісні конхіологічні характеристики цих тварин, які були уживані дослідниками раніше, зокрема, І. О. Першко (2006), і нові, обрані нами, які до цього часу з такою метою не використовувалися. Якісні та кількісні ознаки, які бралися нами до уваги при встановленні видової належності видів *M. daudebartii* і *E. esperi* наведені у таблиці 4.1.1. А для ступеня надійності цих показників ми проаналізували їх із використанням методів багатовимірної статистики, застосування яких дозволяє розмежовувати види з високим ступенем достовірності.

Вихідним матеріалом для здійснення класифікації молюсків родини Melanopsidae на основі конхіологічного дослідження стали шість видів, які визначаються за самостійні Я. І. Старобогатовим зі співавторами (1992) і В. В. Аністратенком [5], перелік яких наведено вище. Виконано комплексний аналіз конхіологічних ознак черепашок особин трьох видів роду *Fagotia* і трьох видів роду *Microcolpia* з урахуванням нових, досі не застосовуваних кількісних ознак і лінійних параметрів.

У різних біотопах забарвлення черепашки у межах одного і того ж виду молюсків родини Melanopsidae дещо варіює. Це явище проілюстроване нами рисунком 4.1.1 і таблицею 4.1.2. Слід відзначити, однак, що і в молюсків,

зібраних у межах однієї і тієї ж водойми, фон черепашки також нерідко дещо відрізнявся.

Таблиця 4.1.1

**Конхіологічні ознаки узяті до уваги при визначенні видів чорнушкових**

Якісні ознаки	Кількісні ознаки	Індекси
Форма черепашки і устя, характер малюнка на поверхні черепашки, колір конхіолінового пояска кришечки	Висота черепашки (ВЧ), ширина черепашки (ШЧ), висота устя (ВУ), ширина устя (ШУ), висота завитка (ВЗ), висота останнього оберту (ВОО), ширина останнього оберту (ШОО), висота останнього оберту над устям (ВОО), висота двох останніх обертів (В2ОО), ширина третього знизу оберта (ШЗ) і ширина другого знизу оберта (Ш2)	ВЧ/ШЧ, ВЧ/ВЗ, ВЧ/ВОО, ВЧ/ВУ, ВУ/ШУ, ШОО/ШУ, ВЧ/В2ОО, ШЗ/Ш2

Таке варіювання забарвлення фону черепашки не може слугувати, однак, надійною ознакою для видової ідентифікації молюсків цієї родини. Для систематичної ревізії роду недостатньо наявності лише деяких морфологічних ознак черепашки, необхідне комплексне дослідження конхіологічних, анатомічних і генетичних ознак, про що йдеться в одній з наших публікацій [11].

Згадаємо, однак, про те, що хоча характер забарвлення фону черепашок *Esperiana* і *Microcolpia* не є видоспецифічним критерієм, все ж таки окремі його типи є переважаючими для кожного виду. 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* натомість завжди буває з бурими або темночервоними крапками плямисто секторального типу, розкиданими по

ясножовтому фоні. Конхіоліновий шар кришечки тонкий, забарвлений у коричневий колір.

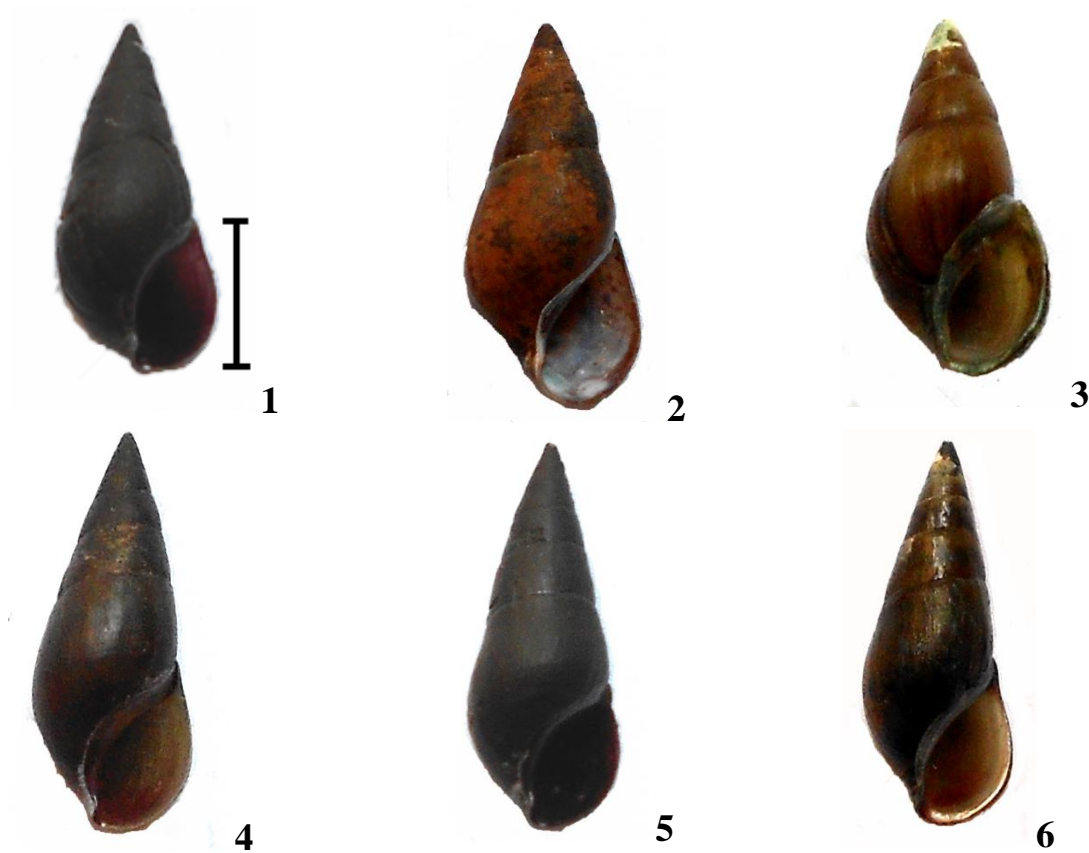


Рис. 4.1.1. Забарвлення фону черепашок у видів родини Melanopsidae:

**1** – *E. esperi* (Дніпро, Херсон); **2** – *E. esperi* (Південний Буг, Первомайськ Миколаївської обл.); **3** – *E. esperi* (Дністер, Маяки Одеської обл.); **4** – *M. daudebartii* (Дунай, Вилкове Одеської обл.); **5** – *M. daudebartii* (Горинь, Гоща Рівненської обл.); **6** – *M. daudebartii* (Дніпро, Херсон). Масштабна лінія – 1 см.

Основні лінійні показники, отримані нами з конхіологічних параметрів молюсків родини Melanopsidae, наводимо у таблиці 4.1.3.

Далі подаємо результати кількісних конхіологічних досліджень, які були здійснені за допомогою методів багатовимірної статистики. Загальновідомо, що вони дозволяють оцінити ступінь надійності вищезгадуваних конхіологічних показників і достовірно таксономічно розмежувати види.

Таблиця 4.1.2

## Мінливість забарвлення фону черепашки у видів родини Melanopsidae

Вид	Місцезнаходження	Забарвлення
<i>M. daudebartii</i>	р. Дніпро, Херсон; р. Горинь, Гоща Рівненської обл.	Темнокоричневе або чорне
	р. Дунай, Вилкове Одеської обл.	Темножовте
<i>E. esperi</i>	р. Дніпро, Херсон; р. Дунай, Вилкове Одеської обл.	Темножовте з бурими крапками
	р. Дніпро, Херсон; р. Дунай, Вилкове, Одеської обл.	Темнокоричневе з чорним нальотом

Результати дискримінантного аналізу (табл. 4.1.4., рис. 4.1.2.) доводять відсутність морфологічної диференціації видів у вузькому розумінні. У більшості випадків надійність дискримінації не перевищує 50% при загальному рівні дискримінації 60%. Чітко диференціюються лише групи, що відповідають наявності двох видів родини Melanopsidae у широкому розумінні.

Таблиця 4.1.3

**Основні лінійні конхіологічні параметри молюсків родини Melanopsidae**

Параметр	<i>M. ucraïnica</i>		<i>M.canaliculata</i>		<i>M.potamoctebia</i>		<i>F. danubialis</i>		<i>F. dneprensis</i>		<i>F. berlani</i>	
	М	м	М	м	М	м	М	м	М	м	М	м
ВЧ	16,54	13,66	18,14	12,92	19,81	13,66	21,94	11,9	18,09	15,88	16,55	10,9
ШЧ	7,74	5,16	7,73	4,95	7,01	5,33	6,94	4,99	9,02	6,44	7,92	5,04
ВУ	7,75	2,46	7,82	6,12	7,59	5,71	6,99	5,07	8,50	6,57	8,21	6,67
ШУ	4,29	3,32	4,51	3,55	4,46	3,48	4,16	3,59	4,68	4,08	4,44	3,99
ВЗ	12,10	8,01	11,38	7,42	12,44	7,76	9,67	5,98	10,28	6,81	9,84	7,55
ВОО	11,04	8,08	11,43	5,55	10,88	8,33	12,85	7,34	11,92	8,85	12,84	5,95
ШОО	6,00	4,07	6,69	4,59	6,35	4,28	6,47	4,72	6,76	5,10	6,48	6,06
ВООн.в.	3,66	2,18	3,68	2,24	2,79	2,01	3,35	2,83	3,39	2,31	3,22	2,49
В2ОО	5,79	4,41	6,01	4,78	5,87	3,99	5,33	4,44	5,70	2,28	6,50	4,61
ШЗ	3,10	2,18	2,97	2,02	2,79	2,10	2,98	2,91	3,47	2,36	3,33	2,32
Ш2	4,23	3,33	3,92	3,10	3,84	3,09	4,63	3,81	4,27	4,02	4,60	3,75

Таблиця 4.1.4

**Матриця класифікації за конхіологічними лінійними параметрами  
молюсків 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
	<b>У цілому</b>	59,38	36	12	6	31	6	5

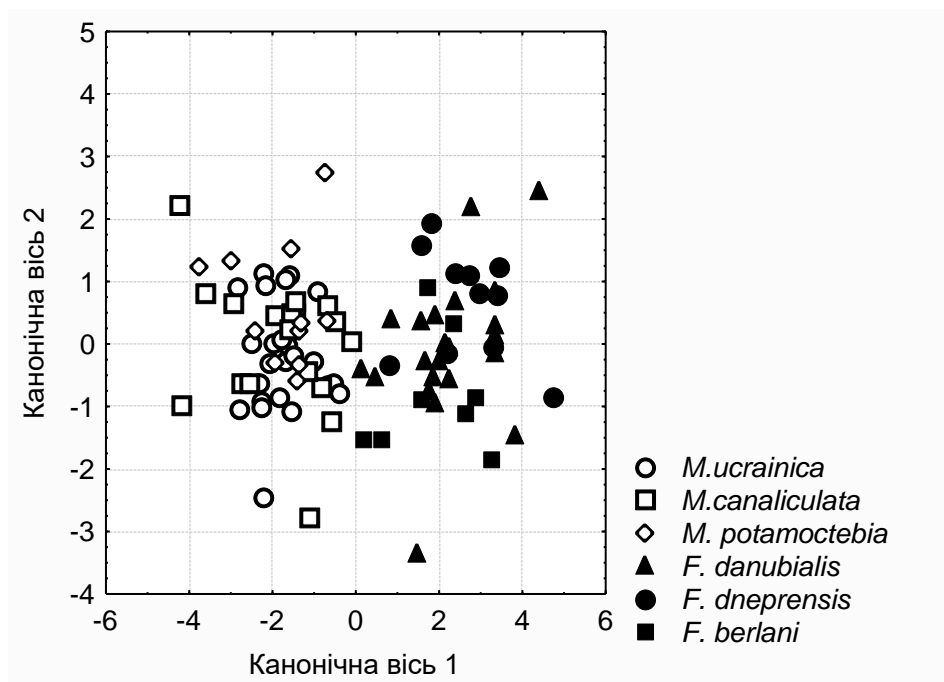


Рис. 4.1.2. Діаграма розсіяння вибірок видів родини Melanopsidae в полі перших двох канонічних функцій.

Аналіз морфологічної мінливості *M. daudebartii* і *E. esperi* свідчить про їх добру розмежованість. У цьому випадку загальний рівень дискримінації становить майже 99%. При цьому значення єдиної канонічної функції найкраще корелюють із співвідношенням висоти черепашки до висоти завитка (ВЧ/ВЗ), що дозволяє використовувати цей параметр для видової діагностики (табл. 4.1.5.). Тобто ці дані свідчать про чітке відмежування за цими ознаками молюсків *M. daudebartii* і *E. esperi* та невідповідності запропонованим раніше шести видам.

Таблиця 4.1.5

**Вірогідні кореляції першої канонічної функції та конхіологічних параметрів видів родини Melanopsidae у широкому розумінні**

Параметри	Функція 1
ШЧ	-0,52
ВВ	-0,67
ШВ	-0,62
ВЗ	0,46
ВОО	-0,65
ШОО	-0,48
В2ОО	-0,25
ШЗ	0,33
ВЧ/ШЧ	0,76
ВЧ/ВЗ	-0,82
ВОО/ШОО	-0,27

Як видно із наведеного нижче графіка (рис. 4.1.3.), цей параметр дає досить чіткий хіатус, дозволяючи коректно розмежувати більшість особин досліджених видів.



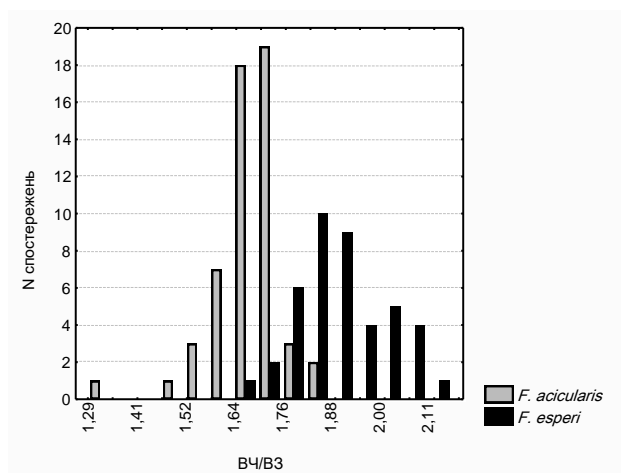


Рис. 4.1.3. Розподіл значень індексу ВЧ/ВЗ у видів родини Melanopsidae.

## 4.2. Аналіз будови терток моллюсків

Для систематики червононогих моллюсків (представники родини *Melanopsidae* не є виключенням), малакологи, окрім конхіологічних ознак, вагомого значення надають і деяким анатомічним особливостям цих тварин, зокрема, будові їхньої радули (тертки) [5; 96]. Ознайомлення з літературними джерелами [5; 96] свідчить, що для здійснення таксономічної ревізії цієї групи моллюсків дослідниками до уваги бралися лише описові, якісні ознаки будови рахідального зуба представників родини *Melanopsidae*, оцінювані візуально, «на око». Кількісні особливості їх будови при цьому, зазвичай, не враховувалися. Відтак доцільним, на наш погляд, є проведення порівняльного аналізу будови радул видів роду *Fagotia* = *Esperiana* на підставі дослідження їх кількісних параметрів із застосуванням сучасних методів варіаційної статистики, оскільки порівняльний аналіз будови радул видів роду *Microcolpia* був проведений І. О. Першко [66]. Було отримано результати, що свідчать про повну відсутність будь-яких відмінних ознак між *Microcolpia* (*Potamoctebiana*) *canaliculata* (Bourguignat, 1884), *M. (P.) ucrainica* (Starobogatov, Alexenko et Levina, 1992), *M. (P.) potamoctebia* (Bourguignat, 1870). Тому вихідним матеріалом для дослідження будови терток родини *Melanopsidae* стали 3 види (у розумінні Я. І. Старобогатова та

В. В. Аністратенка) – *Fagotia (Dneprifagotia) danubialis* (Bourguignat, 1884), *F. (D.) berlani* (Bourguignat, 1884), *F. (D.) dneprensis* (Starobogatov, Alexenko et Levina, 1992). У вузькому розумінні їх об'єднують в один вид – *E. esperi*. Матеріал для цього дослідження було зібрано в теплі сезони 2011–2012 рр. у водотоках Правобережної України.

Тертка у всіх чорнушок ріпідоглосного типу. Вона являє собою склеропротеїнову пластинку (базальна мембрана) віялоподібної форми (рис. 4.2.1.), яка у вигляді конічного «комірця» обгортає язик.

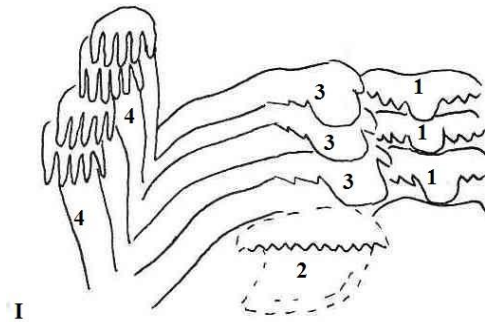
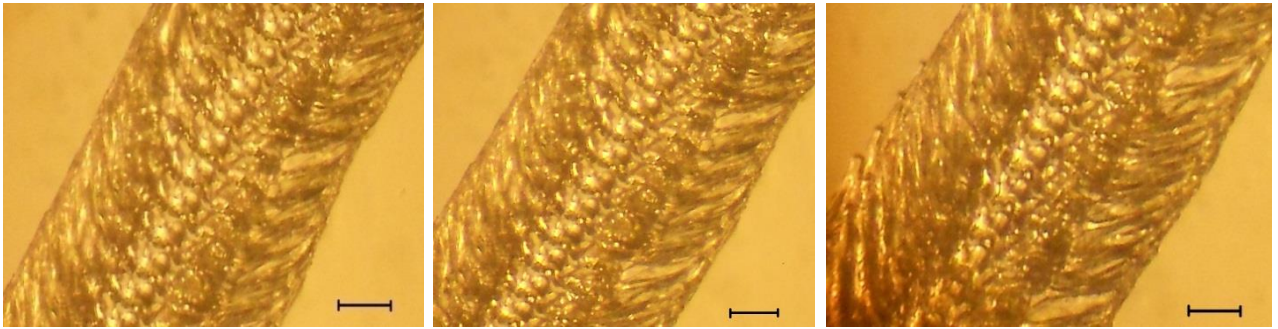


Рис. 4.2.1. Фрагмент будови тертки молюсків родини Melanopsidae:

I – різні типи зубів: 1 – рахідальні зуби; 2 – ініціальний зуб; 3 – латеральні зуби; 4 – маргінальні зуби.

На мембрані розміщені пластинки – зуби. Тертка усіх обстежених видів чорнушок (до уваги бралися особини, висота черепашки яких становила 15,51 – 19,83мм) довга і складається з 100–140 поперечних рядів зубів та дев'яти рядів зубів повздовжніх. Кожний поперечний ряд її є симетричним і утворений чотирма типами зубів. Віялоподібна радула молюсків роду *Esperiana* має два поздовжніх перегини: перший – між рахідальним і ініціальним зубом, а другий – між латеральним і маргінальним крайовим зубом. Формула тертки цих молюсків має такий вигляд:  $2M \div [(L) + I] \div R \div [I + (L)] \div 2M$  (M – маргінальні (крайові) зуби);  $\div$  - перегин; L – латеральний зуб; I – ініціальний зуб; R – рахідальний зуб (рис. 3.3.2.).



А  
 Б  
 В  
 Рис. 4.2.2. Мікрофотографії радул чорнушкових роду *Eesperiana*:

А – *F. berlani* – Дніпро, Херсон; Б – *F. danubialis* – Дунай, Вилкове Одеської обл.; В – *F. dneprensis* – Дністер, Маяки Одеської обл. Масштаб 1:1000.

Кожен зуб тертки складається з основи, якою він кріпиться до склеропротеїнової пластинки – базальної мембрани, і власне ріжучого краю. У центрі поперечного ряду розміщений рахідальний зуб. Він прямокутної форми, ширина його ріжучої частини значно більша за ширину основи. У всіх трьох обстежених видів рахідальний зуб широкий, має зазубрений ріжучий край (3/1/3). На ньому розміщені по три зубці з кожного боку від великого виступаючого вперед середнього зубця. Бічні зубці в напрямку від середнього зуба до краю зубної пластинки плавно зменшуються у розмірах (рис. 4.2.3.). У чорнушок рахідальний зуб на початкових стадіях онтогенезу відсутній. Процес його формування відбувається значно пізніше внаслідок розходження ініціальних зубів, які спочатку відіграють роль основних функціонуючих елементів тертки у видів даного роду.

Ініціальні зуби широкі, з багатозубчастими ріжучими частинами (рис. 4.2.3.), які виступають уперед і є ширшими за основу цих зубів. Кожний ініціальний зуб має своєрідну «підставку», до якої кріпиться масивний латеральний зуб.

Латеральні зуби схожі за формою з рахідальними, вони такі ж широкі, масивні, потужні, мають виступаючі вперед багаторіжучі частинки (2–3/1/2–3) (рис. 4.2.3.). Крайові (маргінальні) зуби (їх два – зовнішній і внутрішній)

хоча й звужені, але досить міцні, мають вигляд подовгуватих пластинок з тоненькими ріжучими зубчиками по краю (4–5+4–5) (рис. 4.2.3.).

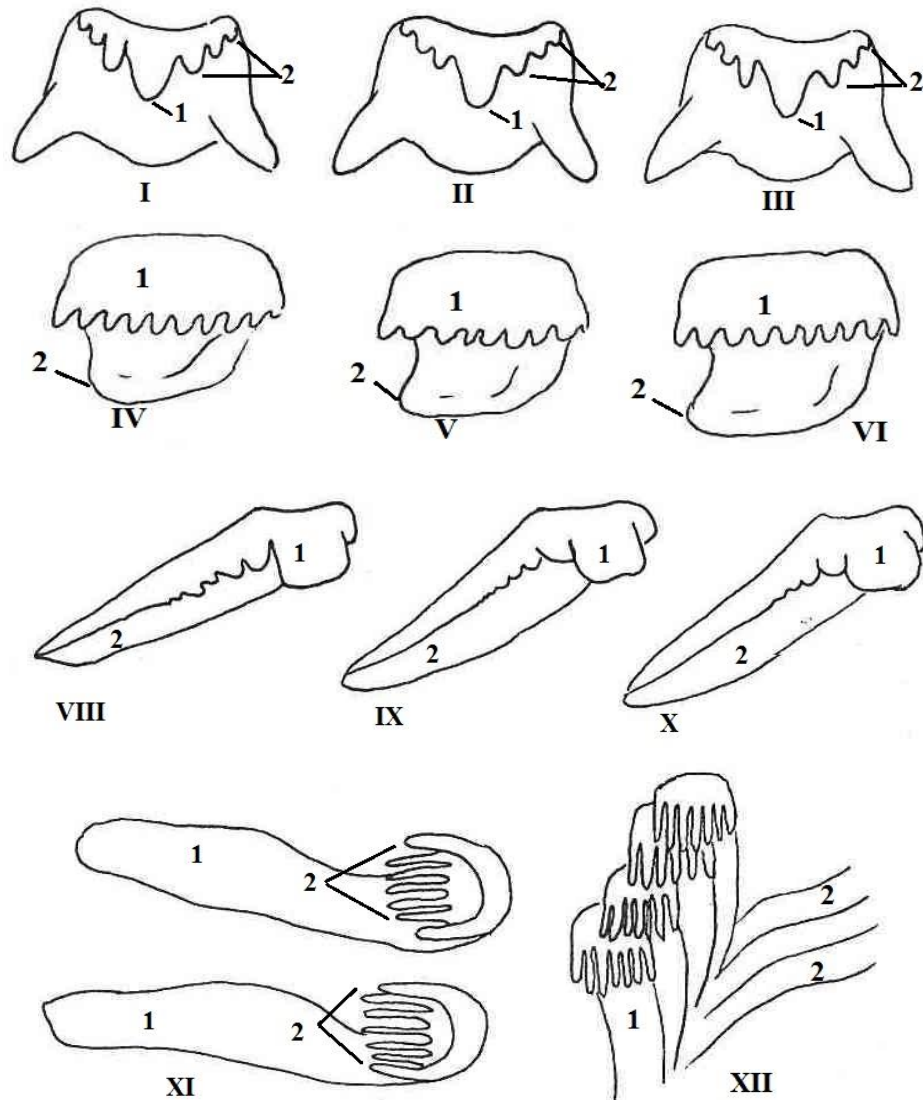


Рис. 3.2.3. Схематична будова зубів тертки молюсків роду *Esperiana*:

I – III – рахідальні зуби *F. danubialis* (I), *F. berlani* (II), *F. dneprensis* (III); 1 – середній зубець ріжучого краю; 2 – ріжучий край зуба (3/1/3).

IV – VI – ініціальні зуби *F. danubialis* (IV), *F. dneprensis* (V), *F. berlani* (VI); 1 – багаторіжучі ріжучі зубчики; 2 – «підставка».

VIII – X – латеральні зуби *F. danubialis* (VIII), *F. berlani* (IX), *F. dneprensis* (X); 1 – багаторіжучі частинки (2–3/1/2–3) зуба, 2 – основа зуба.

XI – маргінальні зуби *F. danubialis*, *F. dneprensis*, *F. berlani*; 1 – основа зуба, 2 – «щіточка» з ріжучих зубчиків (4–5+4–5); XII 1 – маргінальні зуби; 2 – латеральні зуби.

Робочий хід радули чорнушок – це рух одонтофора назад при одночасному просуванні вперед базальної мембрани, що забезпечують власне радулярні м'язи – протрактори і ретрактори. Кожна група зубів виконує притаманну їй функцію. У своїй сукупності зуби утворюють своєрідний апарат, за допомогою якого відбувається зішкрябування корму до ротової порожнини та його часткове перетирання. За допомогою ріжучих країв рахідальних, ініціальних і латеральних зубів відбувається згрібання кормового матеріалу, який кріпиться до субстрату, а численні маргінальні зуби змітають до рота кормові частинки. До складу кормової бази чорнушкових входять одноклітинні водорості, рослинний та тваринний детрит. У роті тварини відбувається часткове перетирання детриту, який у вигляді дрібних фрагментів поступово просувається з ротової порожнини у глотку. З часом зуби на передньому кінці радули від постійної роботи зношуються, випадають і заковтуються моллюском разом з їжею. А на їх місці знову формуються нові зуби. Формула зубів і морфологічні їх особливості досліджених нами видів моллюсків і таких *E. esperi* з водойм Угорщини є ідентичними [144].

З лінійних параметрів зубів нами 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). Середні значення основних кількісних параметрів зубів радули чорнушок наведено у таблиці 4.3.1.

Дискримінантний аналіз усієї сукупності кількісних характеристик радул досліджуваних нами чорнушок свідчить про відсутність диференціації між *F. danubialis*, *F. berlani* і *F. dneprensis*. Як видно з таблиці 4.2.2. та рисунка 4.2.4., надійність використаних нами ознак відзначається таким ступенем, який є недостатнім для розмежування цих трьох груп моллюсків. Вони не відокремлюються один від одного за обома канонічними вісями (що

чітко проілюстровано на рисунку 4.2.4.), та і загальний рівень дискримінації між ними малий: він становить усього лише 51%. Отже, елементи будови тертки у всіх трьох досліджуваних видів молюсків є однаковими, тому кількісні показники їх будови не можуть бути використані для ідентифікації видів.

Таблиця 4.2.1

**Кількісні характеристики зубів радули молюсків роду *Esperiana* (мкм)**

Вид		ШР	ВРР	ВОР	ШІ	ВРІ	ШЛ	ВОІ	ШК
<i>F. dneprensis</i>	x	3,6	1,5	1,8	6,2	3,42	3,79	3,7	5,6
	m <sub>x</sub>	0,06	0,05	0,04	0,04	0,04	0,06	0,07	0,05
<i>F. danubialis</i>	x	3,6	1,5	2	6,1	3,6	4,1	3,4	5,9
	m <sub>x</sub>	0,06	0,04	0,04	0,04	0,06	0,06	0,06	0,05
<i>F. berlani</i>	x	3,2	1,49	1,8	6,5	3,2	3,92	3,9	5,5
	m <sub>x</sub>	0,06	0,03	0,04	0,05	0,05	0,06	0,07	0,05

Таблиця 4.2.2

**Матриця класифікації з кількісними характеристиками зубів терток видів роду *Esperiana* (Discriminant analysis; linear discriminant function)**

(ряди: класифікації, що спостерігаються, колонки: передбачені класифікації)

Вид	Лінійні розміри черепашок, мм	№	I	II	III	%
<i>F. berlani</i>	15,84–18,97	I	10	31	10	43
<i>F. danubialis</i>	15,51–19,23	II	12	11	17	57
<i>F. dneprensis</i>	16,15–19,83	II	18	4	13	52
<b>Кількість екз.</b>	—————	126	40	46	40	51

При дослідженні якісних характеристик зубів радули молюсків роду *Esperiana* було виявлено деякі відмінності. Так, у *F. dneprensis* ріжуча частина рахідального зуба виявилася трохи довшою порівняно з *F. berlani* і

*F. danubialis*. Форма латерального зуба *F. danubialis* дещо відрізняється від такої у інших видів – зовнішній край його у цих тварин більш заокруглений і ширший. Ріжуча частина ініціального зуба у *F. danubialis* порівняно з іншими двома видами менше виступає над основою ініціального зуба. А у *F. berlani* і *F. danubialis* латеральні зуби розміщені більш компактно, ніж у *F. dneprensis*. Та ці якісні розбіжності не є настільки суттєвими аби вони могли слугувати надійними показниками для видової ідентифікації чорнушок.

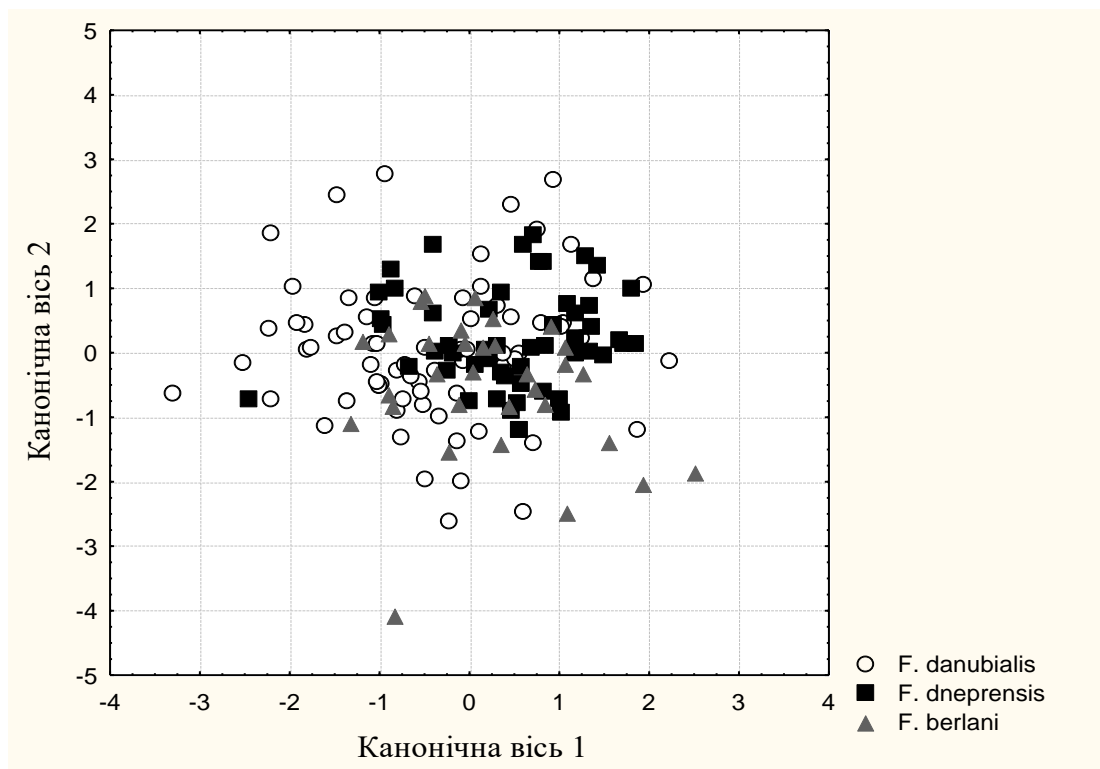


Рис. 4.2.4. Розподіл екземплярів *F. berlani*, *F. danubialis*, *F. dneprensis* (Discriminant analysis; linear discriminant function) за кількісними характеристиками зубів терток у площині перших двох канонічних осей.

## РОЗДІЛ 5

---

### ГЕОГРАФІЧНЕ ПОШИРЕННЯ І ОСОБЛИВОСТІ АРЕАЛІВ МОЛЮСКІВ РОДИНИ MELANOPSISIDAE НА ТЕРИТОРІЇ УКРАЇНИ

З моменту першої знахідки *M. daudebartii* і *E. esperi* в Україні [144] їх чисельність і щільність населення зазнали різкого зниження через вплив безлічі антропогенних чинників на середовище існування цих тварин. Така тенденція поступово посилюється у зв'язку із теперішніми інтенсивними змінами клімату. Через це не виключена можливість, що у майбутньому ці види можуть опинитися в категорії «під загрозою зникнення» і потрапити до одного з наступних видань Червоної книги України. Оскільки ці водні безхребетні є невід'ємними компонентами ланцюгів живлення у гідроекосистемах, то їх розподіл у просторі у значній мірі визначається антропогенною трансформацією гідрохімічних і гідрологічних умов водойм регіонів їх поширення. Тому терміново необхідними стають подібні дослідження та опрацювання на основі їх результатів стратегій збереження таких видів, у тому числі і об'єктів нашого дослідження – *M. daudebartii* і *E. esperi*, щоби у подальшому можна було би уникнути високої ймовірності їх вимирання і зміни річкових гідроекосистем України у майбутньому. Адже втрата таких видів зменшить неоднорідність середовища проживання рослин і тварин, а також викличе загальне зниження регіонального біорізноманіття. Нині задля природоохоронних стратегій збереження видів широкого розповсюдження набув метод «моделювання екологічної ніші». Він дозволяє спрогнозувати наперед, чи навпаки, реконструювати клімат минулого і отримати модель просторового розподілу придатних територій для існування кожного конкретного виду. У залежності від оптимального значення умов, можливо отримати скорочення, чи зміщення ареалу, а якщо кліматичні умови вийдуть за межі толерантності виду, то ареал може і зовсім зникнути. Тому



отримані результати досліджень, які представлені в цьому розділі дисертації, є вкрай важливими, особливо в умовах потужної сучасної антропогенної трансформації довкілля, внаслідок чого відбувається скорочення площ ареалів багатьох видів, у тому числі й ареалів *M. daudebartii* і *E. esperi*.

### **5.1. Поширення *M. daudebartii* і *E. esperi* в Україні і моделювання їх ареалів у відповідності з гіпотезою екологічної ніші**

Відомо, що *M. daudebartii* і *E. esperi* розповсюджені в межах Дунайсько-Донської зоогеографічної провінції [95]. Ці молюски виявлені нами у руслових ділянках усіх крупних швидкотечучих водойм Правобережної України – Дунаю, Дністра, Південного Буга, Нижнього Дніпра, а також в річках значно меншого масштабу, які належать до басейну Прип'яті – Горині і її правої притоки Случі. Цікавою особливістю поширення *M. daudebartii* і *E. esperi* є «розірваність» їх ареалів. Вони складаються із двох ізолятів: північного, який менший за розмірами та охоплює басейни середньої течії Горині, і південного, значно більшого за площею, який охоплює пониззя (лише де-не-де частково і середню течію) річок північного Причорномор'я [86]. Зазвичай обидва ці види трапляються разом у межах свого ареалу (рис. 5.1.1.).

Протягом останніх 75 років відбулося значне скорочення площ ареалів *M. daudebartii* і *E. esperi*. Про це красномовно свідчать відомості про знаходження цих молюсків, отримані з літературних джерел, і співставлення цих даних з результатами наших власних досліджень. Причому в повному обсязі це скорочення торкнулося лише південної частини ізоляту цих видів. Якщо раніше північна межа останнього проходила вздовж лінії Заліщики – Олександрія – Вінниця – Тальне – Дніпропетровськ [88], то на сучасному етапі східна половина цього ареалу суттєво піднялася на північ, а західна дещо змістилася у південному напрямку і має такий вигляд (рис. 5.1.1.): Атаки – Могилів-Подільський – Канівське вдсх. – Первомайськ – Архангельське – Антонівка [50].



Рис. 5.1.1. Ареали *M. daudebartii* і *E. esperi* на території України.

Однією з найвагоміших причин цього є сучасні зміни клімату і як наслідок їх – антропогенна трансформація водного середовища на теренах поширення *M. daudebartii* і *E. esperi*. Зарегулювання стоку річок, яке призвело до уповільнення їх течії, відіграло провідну роль у деградації, а подекуди і у повному знищенні популяцій цих реофільних тварин.

Таблиця 5.1.1

**Основні біокліматичні параметри для *M. daudebartii* і *E. esperi***

<b>Біокліматичний показник</b>	<b>Акронім</b>	<b>Середня</b>	<b>Мінімальна</b>	<b>Максимальна</b>
Середньорічна температура	<i>bio1</i>	8.44	7.08	11.42
Середній місячний температурний діапазон	<i>bio2</i>	8.48	6.43	9.69
Ізотермічність ( <i>bio2/bio7</i> ) (x 100)	<i>bio3</i>	0.263	0.220	0.290
Температурна сезонність (STD* x 100)	<i>bio4</i>	0.030	0.027	0.032
Максимальна температура найтеплішого місяця	<i>bio5</i>	24.90	23.34	28.64
Мінімальна температура найхолоднішого місяця	<i>bio6</i>	-7.59	-8.80	-2.80
Річний температурний діапазон ( <i>bio5-bio6</i> )	<i>bio7</i>	32.39	28.78	35.23
Середня температура наймокрішого кварталу	<i>bio8</i>	17.84	16.78	20.56
Середня температура найсухішого кварталу	<i>bio9</i>	-1.78	-2.98	11.91
Середня температура найтеплішого кварталу	<i>bio10</i>	18.62	17.23	21.36
Середня температура найхолоднішого кварталу	<i>bio11</i>	-2.51	-4.05	1.24
Середньорічна кількість опадів	<i>bio12</i>	596.5	356.0	700.0
Опади наймокрішого місяця	<i>bio13</i>	19.2	9.4	23.2
Опади найсухішого місяця	<i>bio14</i>	6.4	4.6	8.3
Сезонність опадів (CV)*	<i>bio15</i>	0.342	0.152	0.431
Опади наймокрішого кварталу	<i>bio16</i>	224.8	110.0	271.7
Опади найсухішого кварталу	<i>bio17</i>	97.0	71.4	115.8
Опади найтеплішого кварталу	<i>bio18</i>	224.0	108.0	259.1
Опади найхолоднішого кварталу	<i>bio19</i>	103.0	77.5	120.7
* STD – ст. похибка; CV – варіація				

Для виявлення чіткої картини зрушень в обрисах ареалів цих видів було проаналізовано 19 біокліматичних показників [113, 197] із зазначенням

середніх та граничних значень біокліматичних параметрів для *M. daudebartii* і *E. esperi* (табл. 5.1.1). Оскільки ареали популяції обох видів молюсків зазвичай «накладаються» один на другий аналіз ролі біокліматичних параметрів є спільним для них через те, що вони в однаковій мірі впливають на розподіл і поширення цих видів тварин.

У поданій вище таблиці наведено біокліматичний профіль для обох видів із зазначенням мінімальних, максимальних і середніх значень для всіх змінних. Даний профіль становить собою вузьку підмножину змінних, які отримані з 500 точок багатокутних шарів, що накладаються на територію України. Наприклад, діапазон щорічної середньої температури (bio1) у місцезнаходженнях обох видів молюсків становить від 7,08 до 11,42° С (з середнім показником 8,65±0,19), у той час як для всієї території України він широко варіює від 3,69 до 11,93 ° С (8,18±0,06). Аналогічною є картина і для інших біокліматичних параметрів, які впливають на умови поширення *M. daudebartii* і *E. esperi*. Виявлено, що в ніші існування цих тварин (набір даних, який охоплює усі біокліматичні показники місцезнаходжень цих молюсків) 90% дисперсії припадають на три основні компоненти (табл. 5.1.2). Перший компонент становить 62,8% від загальної дисперсії і позитивно корелює з опадами (bio12, bio13, bio15, bio16, bio18), він є обернено пропорційним до температурних змінних (bio1, bio5, bio6, bio8, bio9, bio10, bio11). Особливо чітким є цей вплив у теплий період року. І другий, і третій компоненти (загальна дисперсія 15,5% і 11,3%) пов'язані виключно із змінними, які виражають однорідність температури протягом року, але в зворотному порядку. Так, другий компонент негативно корелює з температурною сезонністю (bio4) і діапазоном річної температури (bio7), у той час як третій компонент відображає позитивну кореляцію з середньомісячною температурою (bio2) і ізотермічністю (bio3).

Отримані значення в моделі MaxEnt показали, що найважливішими параметрами, які визначають розподіл ареалу молюсків, є bio18 (опад найтеплішого місяця) і bio4 (температурна сезонність). Такі біокліматичні

параметри як bio9 (середня температура найсухішого місяця) і bio6 (мінімальна температура найхолоднішого місяця) є менш визначальними порівняно з попередніми для розподілу і поширення *M. daudebartii* і *E. esperi*. Внесок решти параметрів є менш значимим для моделі поширення цих молюсків (табл. 5.1.3).

Таблиця 5.1.2

**Біокліматичні фактори на основі аналізу трьох основних компонентів (Кореляція > 0,70; змінні від 0 до 1 – позитивні значення кореляції компонентів; змінні між -1 до 0 – негативні значення кореляції)**

Акронім	Аналіз основних компонентів		
	I	II	III
<i>bio1</i>	<b>-0.94</b>	0.22	0.09
<i>bio2</i>	0.03	-0.38	<b>0.92</b>
<i>bio3</i>	0.17	0.11	<b>0.97</b>
<i>bio4</i>	-0.03	<b>-0.99</b>	-0.10
<i>bio5</i>	<b>-0.90</b>	-0.28	0.22
<i>bio6</i>	<b>-0.87</b>	0.44	-0.08
<i>bio7</i>	-0.17	<b>-0.90</b>	0.39
<i>bio8</i>	<b>-0.92</b>	-0.15	-0.11
<i>bio9</i>	<b>-0.78</b>	-0.20	-0.39
<i>bio10</i>	<b>-0.96</b>	-0.11	0.03
<i>bio11</i>	<b>-0.87</b>	0.43	0.08
<i>bio12</i>	<b>0.87</b>	0.12	0.09
<i>bio13</i>	<b>0.87</b>	0.12	0.18
<i>bio14</i>	0.57	0.15	0.14
<i>bio15</i>	<b>0.88</b>	0.10	0.19
<i>bio16</i>	<b>0.88</b>	0.12	0.15
<i>bio17</i>	0.38	0.08	-0.03
<i>bio18</i>	<b>0.91</b>	0.10	0.11
<i>bio19</i>	0.27	-0.08	-0.22
<b>Значення</b>	11.9	2.9	2.1
<b>% загальна дисперсія</b>	62.8	15.5	11.3
<b>% кумулятивна дисперсія</b>	62.8	78.3	89.6

У цілому модель MaxEnt при оцінюванні внеску біокліматичних параметрів щодо поширення цих молюсків вказує на важливість таких змінних як bio4, bio9 і bio18. По кожній з цих змінних було побудовано

графіки з кривими прогнозованої ймовірності оптимальних умов, які демонструють біологічну толерантність видів.

Сезонність температури (bio4) не є лінійно залежною (рис. 5.1.3). Найбільша вірогідність знайти *M. daudebartii* і *E. esperi* у тих місцях, де діапазон її значень перевищує 0,019 – 0,030. Різке спадання з піку 0,689 до 0,040 свідчить про те, що у таких місцях немає жодних умов для виживання і адаптації цих тварин. Отже для поширення чорнушкових є оптимальним діапазон значень цього показника у межах 0,029 – 0,031. З цього можна зробити висновок про те, що ці обидва види моллюсків мають відносно вузьку толерантність щодо дії на них обговорюваного чинника, оскільки на останню сильно впливає сезонність температури. Цей факт є особливо важливим в умовах постійних кліматичних змін, оскільки *M. daudebartii* і *E. esperi* повинні мати здатність адаптуватися до нових умов, аби уникнути у подальшому загрози зникнення.

Вірогідність взаємозалежності між *M. daudebartii* і *E. esperi* і bio9, також не є лінійною (рис. 5.1.4). У цьому випадку ця крива може розцінюватися як «дзвінок», який вказує на малі шанси адаптування цих тварин до нових умов, оскільки оптимальні значення сягають діапазону +1,20°C. Особливо це помітно на рисунку в діапазоні нижче 0. Одноразове зниження температури, особливо взимку, ставить цих тварин під загрозу виживання.

Загальновідомо, що температура є одним із найважливіший факторів у водних екосистемах, оскільки саме вона визначає хід усіх життєво важливих процесів в організмах. Не менш важливе значення має і режим опадів. Саме його зміна може призвести до небажаних змін у продуктивності екосистем, структурі середовища проживання і може негативно вплинути на подальший розподіл видів у просторі.

Таблиця 5.1.3

## Біокліматичні параметри, які визначають розподіл молюсків

Акронім	Показники важливості		
		Одна змінна	Без змінної
<i>bio1</i>	1.6	0.142	1.513
<i>bio2</i>	1	0.119	1.518
<i>bio3</i>	5.9	<b>0.440</b>	1.510
<i>bio4</i>	<b>10.9</b>	<b>0.564</b>	<b>1.485</b>
<i>bio5</i>	0.5	0.065	1.521
<i>bio6</i>	<b>9.8</b>	0.283	1.510
<i>bio7</i>	0.4	0.269	1.522
<i>bio8</i>	1.6	0.139	1.512
<i>bio9</i>	<b>13</b>	0.136	<b>1.427</b>
<i>bio10</i>	0.3	0.186	1.522
<i>bio11</i>	0.7	0.263	1.522
<i>bio12</i>	3.2	0.276	1.515
<i>bio13</i>	0.7	0.211	1.518
<i>bio14</i>	7.3	0.321	1.496
<i>bio15</i>	7.6	0.140	<b>1.434</b>
<i>bio16</i>	0.2	0.251	1.521
<i>bio17</i>	5.2	<b>0.333</b>	1.509
<i>bio18</i>	<b>23.3</b>	0.328	<b>1.454</b>
<i>bio19</i>	6.7	<b>0.514</b>	1.503

Крива *bio18* (опаді найтеплішого кварталу) є згладжуючим параметром, вона навіть може бути бімодальною (рис. 5.1.5). Пік значень припадає на 256,4 мм. О цій порі року достатня кількість опадів і навіть різке підвищення температури не несуть критичних наслідків для існування і виживання *M. daudebartii* і *E. esperi*.

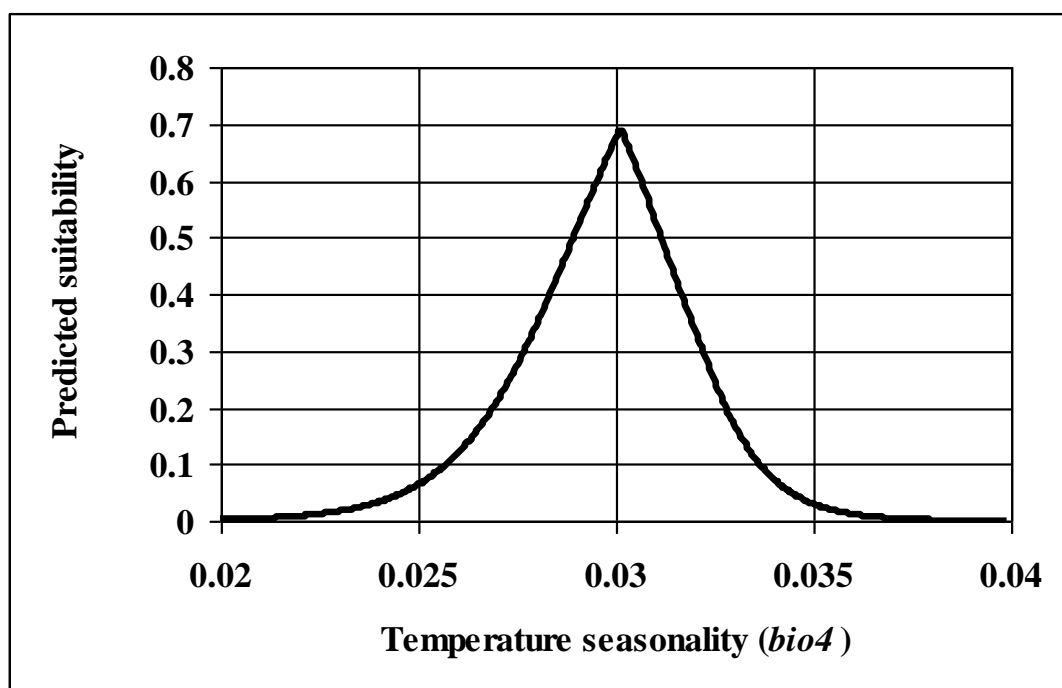


Рис. 5.1.3. Крива залежності від температурної сезонності (bio4).

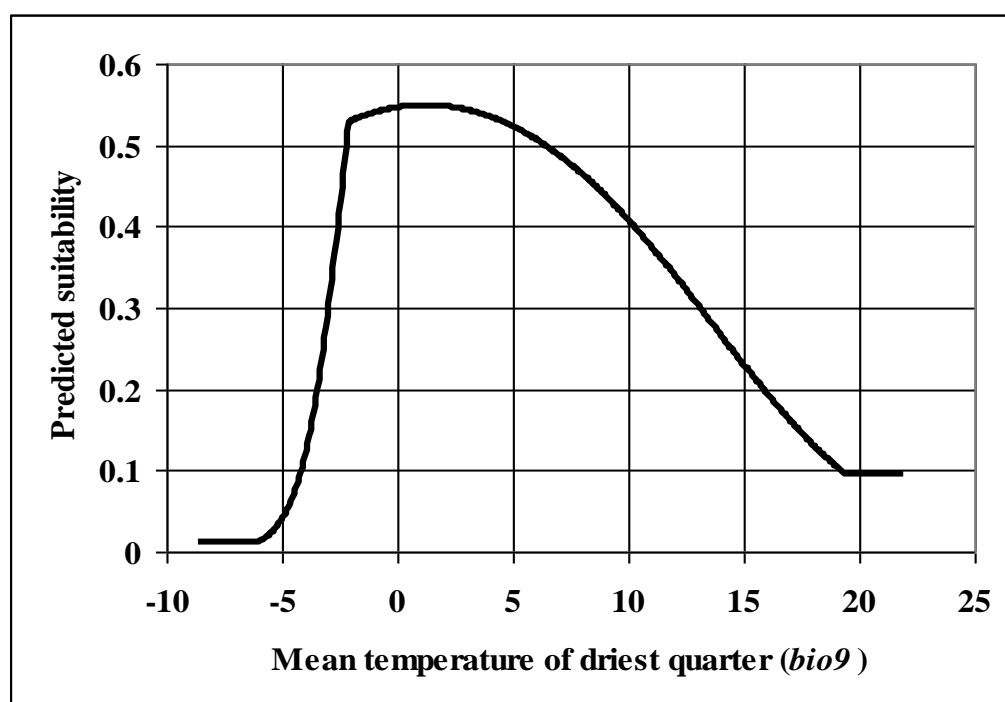


Рис. 5.1.4. Крива залежності від середньої температури найсухішого місяця (bio9).



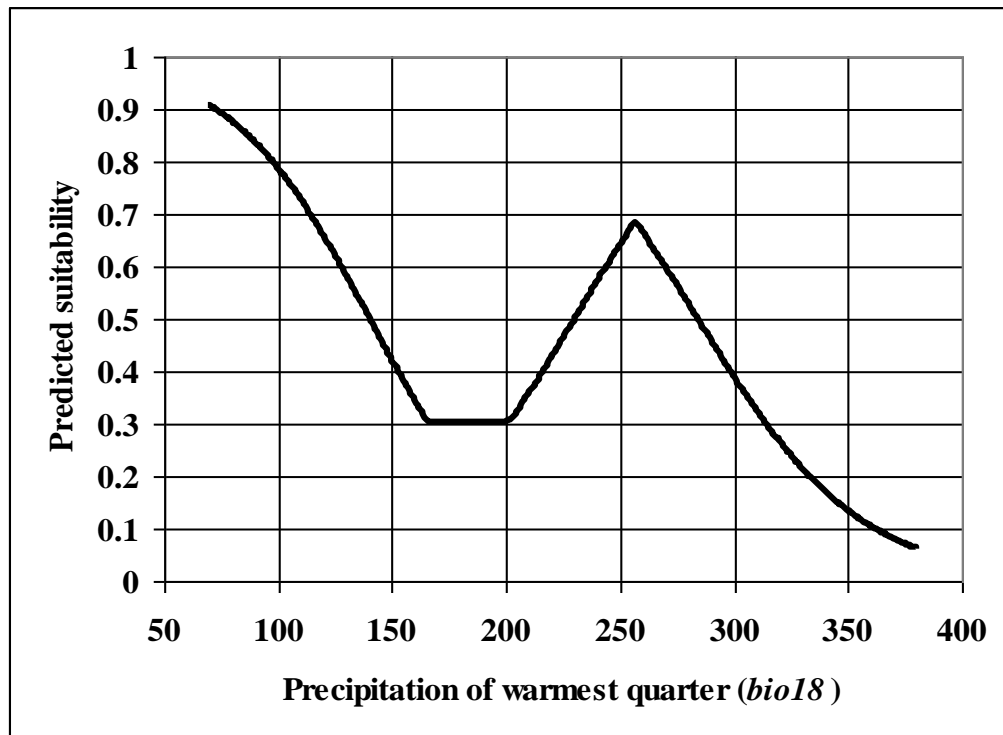


Рис. 5.1.5. Крива залежності від опадів найтеплішого кварталу (bio18).

На основі наявних матеріалів було побудовано системну базу точок (встановлених особисто місцезнаходжень обох видів) з географічними координатами, що дозволило провести подальше GIS-моделювання ареалу обох видів у відповідності до абіотичних умов, які є оптимальними для цих видів. Проектуючи дані на географічну площину, бачимо, що оптимальні умови для перебування *M. daudebartii* і *E. esperi* становлять лише 15% території сучасного ареалу (рис. 5.1.6). Оптимум значень відмічено у рефугіумі (північний ізолят ареалу – Рівненська обл. і частина Житомирської обл.) і значною мірою в Одеській області. Менш сприятливі умови відмічено для територій південного ізоляту – Миколаївської і Херсонської областей. Територія Вінницької і Тернопільської областей, де ще на початку ХХ ст. ці молюски були досить поширеними, наразі для них є малоприсадною, проте *M. daudebartii* і *E. esperi* все ж таки можуть траплятися тут, але тутешні умови для перебування їх не є оптимальними.

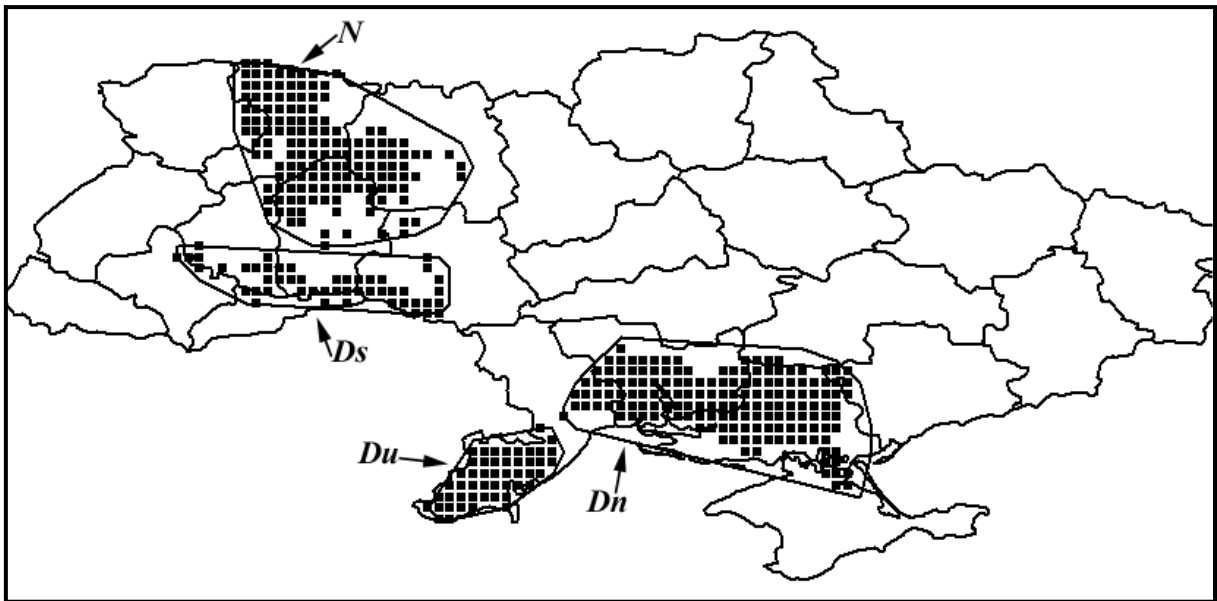


Рис. 5.1.6. Поширення *M. daudebartii* і *E. esperi* на території України за сучасних кліматичних умов: *N* – північ, *Ds* – Дністер, *Du* – Дунай, *Dn* – Дніпро.

Згідно проведеного аналізу у північній частині ізоляту наявні менш сприятливі умови для існування цих молюсків (0,1671 – 0,3341) порівняно з такими у її південній частині (0,3341 – 0,5012). Загалом можна стверджувати, що в умовах абіотичної ніші, у першу чергу є наявність відповідного рівня температури у водному середовищі є основним фактором для успішного здійснення життєвого циклу цих молюсків. І різкі зміни температурних коливань тягнуть за собою сильні негативні зміни теплового виміру ніші, в якій перебувають *M. daudebartii* і *E. esperi*. Особливу небезпеку ця ситуація може становити у майбутньому в умовах глобального потепління клімату Землі. Користуючись певною консервативністю екологічної ніші можна екстраполювати сьогоденну модель (рис. 5.1.6.) кліматичних умов на умови майбутнього. За таким прогнозом спостерігаємо скорочення ареалу цих молюсків (зменшення площі з 15% до 11,5%) за рахунок малоприсаєданих територій для цих тварин (рис. 5.1.7.). При цьому місця з відмінним поєднанням біокліматичних умов майже зникнуть зовсім. Північний ізолят ареалу *M. daudebartii* і *E. esperi* мало зміниться, порівняно з південним, де значною мірою спостерігається тенденція до розриву і повної ізоляції видів.

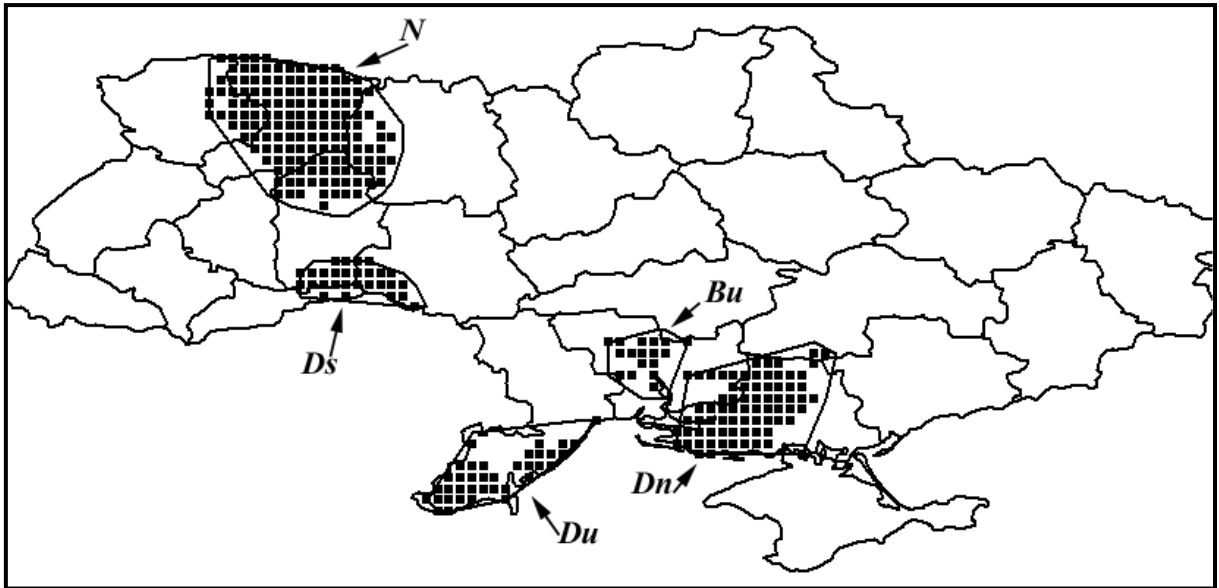


Рис. 5.1.7. Поширення *M. daudebartii* і *E. esperi* на території України за кліматичних умов 2050 р: *N* – північ, *Ds* – Дністер, *Du* – Дунай, *Dn* – Дніпро, *Bu* – Південний Буг.

## РОЗДІЛ 6

---

### АУТЕКОЛОГІЯ ВИДІВ РОДИНИ MELANOPSIDAE

Організми водного середовища завжди живуть у постійній системі екологічних зв'язків, у поєднаній взаємодії абіотичних (температура, донні відклади, мінералізація, активна реакція і сольовий режим водного середовища та ін.) і біотичних (паразитарна інвазія, хижацтво, симбіоз з іншими організмами, кормовий раціон) факторів середовища. Загальновідомо, що усі ці фактори навколишнього середовища впливають на живі організми комплексно, а не ізольовано один від одного. Цей зв'язок є взаємообумовленим, і зміна однієї системи зв'язків неминуче викликає зміну іншої. Наслідком такого взаємозв'язку стає або процвітання, або загибель гідробіонтів як на організменному, так і на популяційному рівні.

#### 6.1. Гідрологічна і гідрохімічна характеристика середовища існування *M. daudebartii* і *E. esperi*

**Фактор течії води.** Усі Melanopsidae – типові реофіли. Вони ведуть малорухомий спосіб життя і є мешканцями проточних водойм, де швидкість течії становить від 0,01 до 2 м/с. Найчастіше ці молюски трапляються в тих ділянках річок, де швидкість течії становить 1–1,5 м/с. Горинь і Случ – одні з таких річок, в окремих ділянках яких швидкість течії сягає 0,8 – 1,5 м/с. Так, в р. Случ (поблизу Новоград-Волинського і Городниці Житомирської обл.), де швидкість течії становить 1 м/с, щільність населення популяції *M. daudebartii* сягає 89 екз./м<sup>2</sup>. Порівняно з Горинню і Случем, Дністер, Дунай і Дніпро є набагато потужнішими і швидкоплиннішими річками. В окремих ділянках їх швидкість течії сягає 1,8–2 м/с. Найбільші скупчення чорнушок ми спостерігали у Дністрі (Маяки Одеської обл. і Могилів-Подільський Вінницької обл.) і Дніпрі (Каховка, Херсон), де у межень швидкість течії досягає значень від 0,7–1,5 м/с, а у повноводдя може сягати

до 2 м/с. Повноводдя, які зазвичай відбуваються у період весняно-літніх повеней, негативно впливають на популяції *M. daudebartii* і *E. esperi*. Адже під час повеней гине велика кількість кладок і дрібненьких ювенільних особин, що негативно впливає на абсолютну чисельність їх популяцій. Особливою формою впливу на чорнушок є хвильовий рух води. Дія прибою проявляється у всіх водосховищах Дніпровського каскаду. Наприклад, у Каховському водосховищі (Каховка Херсонської обл.) чорнушки прикріплюються до твердих субстратів, зокрема, до бетонних плит та валунів на боці протилежному течії. Але більша частина їх зосереджується тут усе ж таки у літоральних заростях водної рослинності, де хвильовий рух води виявляється менш нищівним для них.

Хоча *M. daudebartii* і *E. esperi* є реофілами, але *E. esperi* відмічена нами і у стоячій водоймі – озері Катлабух, що належить до дельти Дунаю. Правда, щільність поселення тут цих молюсків мала – становить усього лише до 8 екз./м<sup>2</sup>.

Течія води є надзвичайно важливим фактором, оскільки завдяки їй відбувається у певній мірі згладження температурної і кисневої стратифікацій, здійснюється формування різноманітної природи донних відкладів і винос з місцеперебувань кінцевих продуктів метаболізму гідробіонтів. На цих молюсків постійно діє поступальний рух води, але завдяки низці морфологічних пристосувань вони здатні протидіяти плину води і не зноситися течією. Насамперед до таких пристосувань належить обтічної форми з досить плоскими обертами черепашка, вісь якої щодо субстрату завжди розміщена під гострим кутом. Не менш важливе значення має і відносний розмір їх ноги (особливо площа підошви) та ступінь розвитку її мускулатури. Завдяки довгій і широкій підошві чорнушкові досить надійно прикріплюються до субстрату способом пневматичного присмоктування і завдяки цьому не змиваються течією і не відриваються від субстрату прибійними хвилями.

**Температурний фактор** є універсальним фактором абіотичної природи, оскільки саме він визначає перебіг усіх біохімічних процесів обміну речовин у всіх, без виключення гідробіонтів. Від меж коливань температури середовища залежать процеси росту, розмноження, розвитку і успішності зимівлі молюсків. Загальновідомим є той факт, що усі основні життєві процеси тварин підлягають закону Вант-Гоффа, і тому підвищення температури водного середовища до певної межі істотно прискорює інтенсивність процесів обміну речовин молюсків.

За нашими спостереженнями, температурний преферендум для *M. daudebartii* і *E. esperi* знаходиться у межах 15–25° С. Він є характерним не лише для чорнушок з лісової Поліської зони України, але і для них із Степової її зони також.

У 2010 році горинські і случанські чорнушки значно раніше порівняно з попередніми роками перейшли від активної життєдіяльності до стану «зимового сну» (гібернації). Це зумовили несприятливі погодні умови, а саме істотне похолодання, яке призвело до зниження температури води у річках. З настанням теплої пори року температура води підвищується і поступово зростає чисельність молюсків у прибережній зоні, де вода більш прогріта. За нашими даними, у р. Горинь (Гоща і Олександрія Рівненської обл.) при температурі води 10–12°С щільність поселення чорнушок на мілководді сягає 3–5 екз./м<sup>2</sup>, а у р. Случ (Новоград–Волинський Житомирської обл.) – 2–6 екз./м<sup>2</sup>. З підвищенням температури до 15–20°С і щільність поселення в них цих тварин зростає до 60–83 екз./м<sup>2</sup>. При подальшому підвищенні температури води (25–27°С) щільність поселення молюсків у прибережній зоні ще збільшується і становить для горинських популяцій чорнушок 90–93 екз./м<sup>2</sup> (Степань і Гоща Рівненської обл.).

Статевозрілі особини гориньських і случанських популяцій приступають до розмноження при температурі води 18–20 ° С. Цей процес у молюсків з північної частини їх ареалу розпочинається пізніше порівняно з особинами з його південної частини. Це явище напряму залежить від

погодних умов та кліматичних особливостей лісової Поліської і Степової ландшафтно-кліматичних зон регіону досліджень.

Останнім часом клімат України став більш деконтинентальним, з м'якшою і коротшою зимою, теплою довготривалою осінню та ранньою весною. Таке потепління спричинило певні зрушення у життєвих циклах чорнушок. Наприклад, восени 2012 року південні популяції *M. daudebartii* і *E. esperi* з Дунаю (Вилкове Одеської обл.) відійшли на зимівлю на 3 тижні пізніше порівняно з минулими роками. Тому навесні 2013 року процеси розмноження і відкладання кладок у цих популяціях молюсків розпочалися раніше, ніж колись. У зв'язку з цим у чорнушкових протягом вегетаційного періоду спостерігалось розмноження не одного (минулорічного), а двох поколінь (минулорічного і цього річного). А за умови спекотного літа (2012 р.) у дунайських *M. daudebartii* і *E. esperi* пришвидшився процес виходу молоді з кладок та інтенсивніше пройшли післяембріональний ріст і розвиток цього річного покоління.

Молодь, вийшовши з кладок, швидко росте, досягає статевої зрілості і у 2–3-місячному віці приступає до процесів розмноження. До того ж ці тварини у придонних шарах водотоків ведуть активний спосіб життя протягом усього зимового періоду. У межах свого біотопу вони продовжують активно рухатися і живитися відмерлим фітобентосом аж до настання весняного потепління. Внаслідок глобальних змін клімату і зростання середньомісячних і середньорічних температур в Україні відбулися суттєві зрушення не лише у репродуктивному циклі цих молюсків. З раннім досягненням статевої зрілості відбувається і значне скорочення тривалості життя особин із південних популяцій *M. daudebartii* і *E. esperi*. Ювенільні тварини можуть зимувати в пазухах листя водяних рослин (очерет, рогіз та ін.) або у сплетіннях коріння крупних водяних макрофітів. Це зазвичай є характерним для тварин із південних популяцій *M. daudebartii* і *E. esperi* (Дунай, Вилкове і Дністер, Маяки Одеської обл.). З настанням теплої пори року і підвищенням температури води, поступово зростає чисельність

моллюсків у прибережній зоні. Таке є характерним для популяцій чорнушок з Дунаю. У теплі дні спекотного літа щільність населення популяцій *M. daudebartii* і *E. esperi* у прибережній його зоні сягає 200–230 екз./м<sup>2</sup> (Кілія, Вилкове Одеської обл.).

**Глибина.** Усі, без виключення, гідробіонти пристосовані до дії на них гідростатичного тиску. Тому глибина водойм сама по собі не є для чорнушок обмежуючим фактором, однак, від неї залежать умови, які є необхідними для оптимального життя моллюсків. Все це у подальшому впливає на ступінь рухової активності та інтенсивність перебігу інших процесів життєдіяльності *M. daudebartii* і *E. esperi*. Гориньські та случанські популяції чорнушок не трапляються на глибинах більших ніж 2 м.

За нашими спостереженнями, оптимальними для оселення тут *M. daudebartii* і *E. esperi* є глибини близько 0,5 м. Причому ці моллюски здатні здійснювати сезонні вертикальні міграції. В теплі пори року чорнушки в таких місцях зустрічаються (Горинь, Гоца, Оржів, Тучин, Злазне Рівненської обл.; Случ, Городниця і Новоград–Волинський Житомирської обл.) на глибинах порядку від урізу води до 0,3–0,4 м. Щільність поселення їх тут становить 65–126 екз./м<sup>2</sup>. Глибина ж знаходження дніпровських, дністерських і дунайських популяцій *M. daudebartii* і *E. esperi* підпадає сезонним коливанням. У теплі сезони року вони переважно трапляються майже від урізу води і до глибини 0,2–0,4 м (щільність поселення тут їх становить 100–156 екз./м<sup>2</sup>), а з початком осінніх похолодань тварини мігрують на більші глибини.

Зона водойми, у якій глибина не перевищує 0,5 м, зазвичай добре прогрівається. Саме тут зосереджена найбільша кількість водної рослинності, швидкість осідання органічних та мінеральних часточок не надто велика, через що не відбувається надмірного замулення таких біотопів. Саме такі глибини є оптимальним для оселення чорнушок у теплі пори року. З настанням осінніх холодів вони мігрують на глибини до 2 м, де коливання температури менш відчутні, ніж на мілководді. Таке явище є досить



характерним для гориньських популяцій (Горинь, Гоща, Олександрія Рівненської обл.) і для південних популяцій *M. daudebartii* і *E. esperi* з Нижнього Дніпра (Херсон) та Дністра (Маяки Одеської обл.).

**Характер субстрату.** Багаточисельні популяції *M. daudebartii* і *E. esperi* ми знаходили у ділянках Горині, де нерідкими є виходи кам'янистих порід (р. Горинь, Тучин, Оржів, Шубкове Рівненської обл.). У річках з валунами і плиткими кам'янистими брилами на дні чорнушки нерідко трапляються як на поверхні їх, так і попід камінням. У Новоград–Волинському і Городниці (р. Случ) ці тварини зустрічаються і на щебнистих ділянках дна, а часом і на чистих щільних ґрунтах. Цим молюскам у певній мірі притаманна також і фітофільність: і вони трапляються нерідко на зануреній водянній рослинності прибережних мілководь (*Typha angustifolia*, *T. latifolia*, *Nymphaea alba*). У пониззі Дніпра (Херсон) ці молюски часто оселяються на нижній поверхні глечиків жовтих (*Nyphar lutea*) або у пазухах листя різноманітної водяної рослинності (*Potamogeton perfoliatus*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Sagittaria sagittifolia*, *Alisma plantago-aquatica*, *Carex acuta*, *Scirpus lacustris*). На півдні регіону (Дунай, Вилкове Одеської обл.) нерідко ми знаходили цих тварин на повстеподібних «подушках» із нитчастих водоростей (*Cladophora* Kuetz, *Spirogyra* Link). Явище фітофільності притаманне також і популяціям молюсків зі Случі (Городниця Житомирської обл.). Окрім того, ці тварини трапляються і на субстратах алохтонного походження – підводних бетонних спорудах, перегниваючих корчах і гіллі дерев, опалому листі, що в останні десятиліття стало звичайним явищем для забруднених у такий спосіб ділянок Горині (Дубровиця Рівненської обл.) і пониззя Дніпра (Каховка Херсонської обл.).

Річки Степової зони України носять типовий рівнинний характер. Є виходи на поверхню порід Українського кристалічного щита – здебільшого тут спостерігаються вапняки та мергелі. На півдні Причорноморської низовини поширені поди (степові блюдця) – неглибокі овальні зниження з плоским дном. Нерідко ці річки мають кам'яні брили на дні. Так, наприклад,

у Херсоні (Дніпро), а також поблизу смт. Маяки Одеської обл. (Дністер) чорнушок можна знайти як на кам'янистих скупченнях, так і попід ними. Досить часто *M. daudebartii* і *E. esperi* трапляються і на чистих щільних ґрунтах. Не уникають чорнушки, часом, оселення і на донних відкладеннях, серед яких віддають перевагу щєбнисто-мулистим, глинистим і глинистим із слабким намулом (частота трапляння – 45%). Зрідка, поодинокими екземплярами ці молюски трапляються і на м'яких мулистих донних відкладеннях (Дунай, Вилкове Одеської обл.; Дністер, смт. Заліщики Тернопольської обл.). Як правило, екземпляри, що приурочені до таких біотопів, відзначаються низькими темпами росту, оскільки такі типи донних відкладень несприятливі для існування на них цих тварин через рідку їх консистенцію та дефіцит кисню у придонних шарах води.

Загальновідомим є той факт, що рівень **активної реакції водного середовища (рН)** визначає можливість існування гідробіонтів у тих чи інших водоймах України. Чорнушкові також не є виключенням у цьому плані. Саме у середовищі перебування *M. daudebartii* і *E. esperi* цей фактор належить до групи надзвичайно важливих, визначальних, оскільки він суттєво впливає на інтенсивність перебігу обмінних процесів у цих тварин. При значних порушеннях значень цього абіотичного фактора зростає кисневий поріг, що негативно позначається на процесах життєдіяльності чорнушок. За ставленням до активної реакції середовища всі молюски поділяються на евриіонні – ті, які витримують широкі діапазони коливань рН (4–9) і стеноіонні – ті, діапазон коливань рН яких малий і не перевищує 6–8; 8–9,4. Загалом чорнушок можна віднести до стеноіонних організмів, оскільки їх виявлено у межах мезотипу цього фактора: трапляються вони переважно у слабкокислому, слабколужному та нейтральному середовищах (рН 6–8,1).

Діапазон коливань рН у Горині та Случі не є сталим, він змінюється як посезонно, так і протягом доби. Влітку при підвищенні температури повітря вдень коливання рН зростають і спричиняють підлужнення водного середовища. Особливо чітко це можна помітити у біотопах з багатою

водною рослинністю. Наприклад, в р. Горинь (Злазне Рівненської обл.) активна реакція водного середовища вдень зростає від 7,5 до 8,3, що спричиняє підлужнення води. Таке можливе за рахунок поглинання водною рослинністю великої кількості вуглекислого газу, необхідного для перебігу фотосинтезу. Тому подібні місцеперебування цих молюсків зазвичай є бідними в кількісному відношенні.

Досліджувані види молюсків з Дніпра, Дністра і Дунаю представлені тут олігогідрогеніонними організмами: вони віддають перевагу лужному середовищу (рН = 7,6–8,5). Проте діапазон значень активної реакції середовища, витримуваний особинами кожного з досліджуваних видів, неоднаковий, що добре ілюструється екологічними спектрами *M. daudebartii* і *E. esperi* (табл. 6.1.5.), а саме: у першого з них він значно ширший (5,0–8,5 проти 7,6–8,5).

**Мінералізація води.** Ще одним вирішальним фактором водного середовища для *M. daudebartii* і *E. esperi* є мінералізація води, яка обумовлює особливості водного і сольового обміну цих гідробіонтів.

У хімічному складі річкових вод рівнинної частини Правобережної України спостерігається чітка гідрохімічна зональність з просуванням від західних і північно-західних до східних і південно-східних кордонів країни. У цьому ж напрямі збільшується і мінералізація річкових вод [53, 54, 78]. У зоні мішаних лісів поширені прісні гідрокарбонатно-кальцієві води, в західних областях Лісостепової зони – прісні гідрокарбонатно-кальцієві, які з просуванням на схід поступово переходять у гідрокарбонатні кальцієво-магнієво-натрієві води. Води басейну Горині належать до середньомінералізованих (200–500 мг/л) прісних вод гідрокарбонатно-кальцієвого класу. У складі цих вод значно переважають лужноземельні катіони ( $\text{Ca}^{2+}$ ;  $\text{Mg}^{2+}$ ).

Для молюсків родини Melanopsidae з наявних у воді іонів металів найбільше значення мають іони  $\text{Ca}^{2+}$ . Загальновідомо, що молюски здатні накопичувати у своєму тілі кальцій, який вони поглинають із води. Такі

накопичення в сотні разів перевищують відсотковий вміст його у водному середовищі [53]. Іони  $\text{Ca}^{2+}$  накопичуються, у першу чергу, у черепащі моллюсків. Зазначимо, що у чорнушок спостерігається найбільша відносна товщина порцелянового шару черепашки серед інших прісноводних моллюсків України.

На межі Лісостепової і Степової природно-географічних зон України в хімічному складі річок переважають сульфати, а в Степовій зоні – сульфатно-хлоридні води змішаного катіонного складу [54]. У хімічному складі вод Дніпра, Південного Бугу, Дністра спостерігається гідрохімічна зональність, яка полягає, в основному, у збільшенні за течією кількості сульфатів і хлоридів лужних металів [78].

Досліджувані види моллюсків є прісноводними стеногалінними тваринами, які поширені в слабкомінералізованих (100–200 мг/л) (Дніпро, Антонівка Херсонської обл.) і середньомінералізованих (200–500 мг/л) водах. До речі у середньомінералізованих водах Дністра і Дунаю (Одеська обл.) щільність поселення *M. daudebartii* і *E. esperi* більша і сягає 156 екз./м<sup>2</sup>. Лише поодинокі екземпляри чорнушок трапляються у водах підвищеної мінералізації (до 1000 мг/л). Наприклад, у місці впадіння р. Інгул у Південий Буг (Садове Миколаївської обл.) за таких умов ми виявили *E. esperi* у кількості 3 екз/м<sup>2</sup>.

**Газовий режим водного середовища.** Чорнушки – тварини оксифільні. Кисень – один із найважливіших розчинних газів, які постійно присутні в поверхневих водах, режим якого у значній мірі визначає хіміко-біологічний стан водойми. Концентрація кисню у природних водах України коливається у межах від 0 до 14 мг  $\text{O}_2$ /л. Основними джерелами надходження кисню у воду є атмосферне повітря та фотосинтез, який здійснюється водними рослинами. При виникненні дефіциту кисню у воді чорнушки швидко гинуть, тому вони і надають перевагу тим біотопам, де оксигенізація води не менша 7 мг  $\text{O}_2$ /л (р. Случ). У басейні Горині діапазон значень цього

показника коливається протягом різних сезонів, але загалом знаходиться у межах 8–11 мг O<sub>2</sub>/л.

У притоках Дніпра, Дністра і Дунаю рівень оксигенізації води значно менший порівняно з основним руслом цих річок. Саме це може бути однією з причин відсутності в них молюсків родини Melanopsidae.

Окрім кисню, у прісних водах Дніпра, Дністра, Дунаю постійно присутній вуглекислий газ. У річках Правобережної України його вміст сягає 130 мг/л [37]. У великих кількостях він є небезпечним для життя молюсків, оскільки викликає підкислення середовища, яке є згубним для чорнушок. У водоймах, де вміст розчиненого вуглекислого газу у воді є високим, але не загрозливим для життя молюсків, у чорнушок нерідко відбувається корозія черепашок (найчастіше – їх верхівок). Таке явище ми спостерігали, зокрема, у нижній течії Дніпра (Антонівка Херсонської обл.) і в пониззі Дунаю (Ізмаїл Одеської обл.).

**Фактор забруднення води органічними речовинами.** Існування тієї чи іншої групи гідробіонтів у певному біотопі залежить від ступеня сапробності водойми, який визначається кількісним вмістом у воді розчинених органічних речовин. Оцінку ступеня сапробності води визначають опосередковано – за її окислюваністю (перманганатною і біхроматною). Вона тісно пов'язана з гідрологічним режимом річки, зростає із збільшенням вмісту у воді органічних речовин, кількісні показники яких повторюють хід рівня води. Значення перманганатної і біхроматної окислюваності дають змогу отримати орієнтовну уяву про якісний склад органічної речовини у воді та спрогнозувати її подальший можливий вплив на основні процеси життєдіяльності гідробіонтів.

За нашими даними, молюски роду *Esperiana* і *Microcolpia* можуть слугувати біоіндикаторами ступеня забруднення водойм органічними речовинами, оскільки поширені вони лише в β-мезосапробних зонах водотоків. Води таких річок є помірно забрудненими органічними речовинами. Наразі такими є переважна більшість річок Правобережжя

України, зокрема, і Случ в околицях Новоград-Волинського (Житомирська обл.). Ступінь окислюваності води в них не перевищує 15 мг  $O_2$ /л. Вода у такій зоні сапробності характеризується відсутністю продуктів розщеплення білків, незначним вмістом сірководню та відсутністю продуктів окислення аміаку – азотної і азотистої кислот. Такі водойми є найсприятливішими для існування в них *M. daudebartii* і *E. esperi*

Підвищений вміст органічних речовин, зокрема, гумусових сполук, у річках, що належать до басейну Прип'яті, визначається певною заболоченістю території. Їх наявність у воді спричиняється до підвищення у ній концентрації амонійного азоту (0,315–1,7 мг N/дм<sup>3</sup>) та феруму (до 2,175 мг/дм<sup>3</sup>). Концентрація заліза у річках цього басейну поступово зменшується в осінній період. Проте в р. Горинь спостерігається протилежна картина. Так, в Степані і Оржеві (Рівненська обл.) його концентрація в літній період була найвищою і становила 2,175 мг/дм<sup>3</sup>. У молюсків з цих біотопів спостерігалась незначна корозія верхніх обертів черепашок.

**Вміст у воді завислих речовин.** Протягом останніх десятиліть значно зросло антропогенне навантаження на річкову мережу України, що значно змінило стан її водотоків. Забруднення навколишніх вод побутовими та промисловими скидами, процеси континентальної ерозії та наявність значної кількості алохтонного матеріалу спричинили збільшення вмісту завислих речовин у воді і зниження показників її прозорості. Тепер часто-густо сонячні промені не можуть проникати на достатню глибину у водойми і тим самим погіршуються умови для розвитку малакофауни, зокрема, і для молюсків родини Melanopsidae, які, будучи активними фільтраторами, нерідко відіграють провідну роль у процесах самоочищення водойм.

Щоквартальний гідробіологічний і гідрохімічний аналіз проб води з Горині (Гоща Рівненської обл.) показав наявність у ній деяких відхилень від санітарно-гігієнічних норм (згідно ГДК<sub>рибгосп</sub>). Дані цих аналізів наведено у таблиці 6.1.1. Швидше всього такі відхилення пов'язані з наявністю великої кількості сільськогосподарських угідь поблизу Гощі та інших населених

пунктів, які розташовані по берегах Горині і інтенсивно використовуються для вирощування овочевих, зернових і технічних культур.

Таблиця 6.1.1

**Щоквартальні гідрологічні і гідрохімічні показники Горині  
(Гоща Рівненської обл.) за 2011 р.**

Показник	I квартал	II квартал	III квартал	IV квартал	ГДК за СанПиН 2.2.4-171-10
t °С	7	16	28	10	-
Запах (бал)	3	2	2	2	2
Прозорість (см)	17	16	15	17	18
Кольоровість (град.)	35	42	45	41	-
Розчин. кисень (мг/дм <sup>3</sup> )	8	7	11	10,5	>4
pH	8,5	7,8	8	8,4	6,5-8,5
Зависи (мг/дм <sup>3</sup> )	7	8,8	15	9,5	-
Сухий залишок (мг/дм <sup>3</sup> )	445	865	<b>1025</b>	<b>1025</b>	1000
ХСК (мг/дм <sup>3</sup> )	13	15	<b>21</b>	15	15
БСК-5 (мг/дм <sup>3</sup> )	2	2,6	<b>4,9</b>	<b>2,29</b>	2,26
Амоній (мг/дм <sup>3</sup> )	0,25	0,36	0,34	0,29	2,6
Нітрити (мг/дм <sup>3</sup> )	0,35	0,2	0,21	0,29	3,1
Нітрати (мг/дм <sup>3</sup> )	1,7	0,26	0,36	2,6	44
Хлориди (мг/дм <sup>3</sup> )	226	240	152	310	325
Сульфати (мг/дм <sup>3</sup> )	395	497,3	400,01	485	500
Залізо (мг/дм <sup>3</sup> )	0,4	0,39	0,35	0,4	0,4
Лужність (мг-екв/дм <sup>3</sup> )	3,8	3,8	4,4	4,5	-
Твердість (мг-екв/дм <sup>3</sup> )	5,0	4,4	4,8	6,5	7
Кальцій (мг/дм <sup>3</sup> )	51,1	50	54,5	60	-
Магній (мг/дм <sup>3</sup> )	44,1	38,7	42,9	59,5	-
Фосфати (мг/дм <sup>3</sup> )	0,1	0,15	0,32	0,27	3,7
СПАР (мг/дм <sup>3</sup> ) <sub>п</sub>	0,04	0,05	0,02	0,03	0,1
Мідь (мг/дм <sup>3</sup> )	0,8	1	0,9	0,9	1
Цинк (мг/дм <sup>3</sup> )	0,87	0,56	0,48	0,78	1

**Примітка:** в таблицях 5.1.1–5.1.4 жирним шрифтом виділено показники, значення яких перевищують ГДК<sub>рибгосп</sub>.

Води пониззя Дністра, Дунаю і Дніпра належать до β-мезосапробної зони водотоків. Вода Кілійської дельти Дунаю має підвищену

каламутність, яка обумовлена значним вмістом у ній завислих часточок та наносів. Вона тут забруднена органічними речовинами, має підвищений вміст біогенних елементів та деяких важких металів. Завислі частинки обумовлюють високу каламутність води і в той же час вони є активним адсорбентами, на яких концентруються важкі метали і інші поллютанти. Із зменшенням швидкості течії останні осідають на дно та акумулюються в організмі прісноводних молюсків. Саме тому озера-лимани, які належать до Кілійської дельти Дунаю, несприятливі для існування в них чорнушок.

Води середньої течії Дністра є більш забрудненими порівняно з нижньою його течією. У середній течії ріки вміст хімічностійких органічних речовин значною мірою залежить від скидання в неї промислових і побутових стоків. Ці показники можуть дещо змінюватись не тільки протягом доби, а і протягом декількох годин. Наприклад, коливання біхроматної окислюваності води нижче Дністровського водосховища змінювалось протягом доби від 7,7 до 21,6 мг  $O_2/дм^3$ . В таких біотопах *M. daudebartii* і *E. esperi* не живуть. У нижній течії Дністра вода менш забруднена органічними речовинами, оскільки вони осаджуються у водосховищах, що розташовані вище.

Вода Південного Бугу поблизу Первомайська і нижче за течією має підвищений вміст розчиненої органіки (близько 20 мг  $O_2/л$ ). Завдяки цьому у нижній частині річки зростає вміст сульфатів натрію і калію, а також ця ділянка водотоку має підвищену твердість води (6,2 ммоль/ $дм^3$ ). Саме ці чинники негативно вплинули на умови існування тут чорнушок: останні майже повністю зникли з тих біотопів, де раніше були досить поширеними [18–19]. На якість води та поширення *M. daudebartii* і *E. esperi* у Південному Бугу також істотно впливає зарегульованість його стоку і забруднення скидами недостатньо очищених промислових відходів. У басейні річки нараховується близько 190 водосховищ. Робота гідроелектростанцій змінює динаміку водних мас річки і, як наслідок, спричиняє формування зовсім інших екосистем, ніж це мало місце до зарегулювання річкового стоку.



Значне антропогенне навантаження на водні ресурси басейнів Дністра, Дунаю і Дніпра, а також недостатня увага, яка приділяється питанням охорони їх водних ресурсів від різного роду скидів, є основною причиною забруднення річок та їх приток. Основні джерела забруднення Дністра – це відходи підприємств нафтовидобувної, деревообробної, цукрової, паперово-целюлозної промисловості і скиди комунально-побутових об'єктів. Крім того, води Дністра забруднюються і відходами від сільського господарства – фенольними сполуками, сульфатами, хлоридами, фосфатами, сполуками азотної групи, важкими металами. Високий вміст кисню в річці веде до інтенсивного окислення органічних речовин, процес якого можна спостерігати на Дністрі у вигляді появи суцільного білого шумовиння з настанням світлої частини доби. На спокійних ділянках річки, котрі досить часто чергуються із швидкоплинними, шумовиння збивається в піну брудножовтого кольору і осідає на дно. А далі значна частина вищезгадуваних солей зв'язується з органікою і відбувається процес анаеробного розкладу, який також негативно впливає на екологічний стан середовища. На цих відтинках річки нами не було відмічено жодного екземпляру молюсків родів *Esperiana* і *Microcolpia*..

З отриманих нами результатів (табл. 6.1.2) чітко видно, що у пункті стаціонарного дослідження чорнушок відхилення від норми спостерігається за одним гідрологічним (сухий залишок) і п'ятьма гідрохімічними показниками (ХСК, БСК-5, хлориди, сульфати, іони заліза).

Таблиця 6.1.2

**Щоквартальні гідрологічні і гідрохімічні показники Дністра  
(Маяки Одеської обл. ) за 2011 р.**

Показник	I квартал	II квартал	III квартал	IV квартал	ГДК за СанПиН 2.2.4-171-10
t °С	7	16	28	10	-
Запах (бал)	2	2	3	2	2
Прозорість (см)	19	16	14	18	18
Кольоровість (град.)	37	38	45	40	-
Розчин. кисень (мг/дм <sup>3</sup> )	9	7	14	8,5	>4
pH	7,6	8,4	8,1	8,3	6,5-8,5
Зависи (мг/дм <sup>3</sup> )	8	9,6	20	12,9	-
Сухий залишок (мг/дм <sup>3</sup> )	445	<b>1025</b>	<b>1642</b>	<b>3000</b>	1000
ХСК (мг/дм <sup>3</sup> )	<b>19</b>	<b>20</b>	<b>27,8</b>	<b>65</b>	15
БСК-5 (мг/дм <sup>3</sup> )	<b>4</b>	<b>3,1</b>	<b>5,1</b>	<b>7,9</b>	2,26
Амоній (мг/дм <sup>3</sup> )	0,35	0,46	0,44	0,3	2,6
Нітрити (мг/дм <sup>3</sup> )	0,25	0,05	0,01	0,25	3,1
Нітрати (мг/дм <sup>3</sup> )	1,59	0,26	0,36	2,6	44
Хлориди (мг/дм <sup>3</sup> )	<b>2226</b>	<b>340</b>	52	<b>710,1</b>	325
Сульфати (мг/дм <sup>3</sup> )	<b>595</b>	<b>697,3</b>	100,01	<b>785</b>	500
Залізо (мг/дм <sup>3</sup> )	0,4	<b>0,59</b>	0,39	<b>0,5</b>	0,4
Лужність (мг-екв/дм <sup>3</sup> )	4,8	4,8	4,5	4,5	-
Твердість (мг-екв/дм <sup>3</sup> )	4,0	4,4	4,5	6,1	7
Кальцій (мг/дм <sup>3</sup> )	51,1	50	54,5	60	-
Магній (мг/дм <sup>3</sup> )	45	38,5	40,9	60,2	-
Фосфати (мг/дм <sup>3</sup> )	0,07	0,1	0,3	0,28	3,7
СПАР (мг/дм <sup>3</sup> )п	0,02	0,05	0,03	0,03	0,1
Мідь (мг/дм <sup>3</sup> )	0,9	<b>1</b>	<b>1,2</b>	0,9	1
Цинк (мг/дм <sup>3</sup> )	0,9	0,5	0,46	0,58	1

Відходи від різноманітних підприємств нафтовидобувної, цукрової, паперово-целюлозної промисловості, скиди комунально-побутових об'єктів, відходи від сільського господарства – фосфати, сульфати, хлориди, нітрати, важкі метали значно погіршують якість води у басейні Дунаю. Згідно аналізу щоквартальних досліджень у басейні цієї річки значення ГДК перевищують

хлориди, сульфати, ХСК і БСК. Це наочно проілюстроване у таблиці, що подана нижче.

Таблиця 6.1.3

**Щоквартальні гідрологічні і гідрохімічні показники Дунаю  
(Вилкове Одеської обл. ) за 2011 р.**

Показник	I квартал	II квартал	III квартал	IV квартал	ГДК за СанПиН 2.2.4-171-10
t °С	7	16	26	12	-
Запах (бал)	2	3	3	2	2
Прозорість (см)	17	15	13	18	18
Кольоровість (град.)	38	37	43	40	-
Розчин. кисень (мг/дм <sup>3</sup> )	10	9	14	12,3	>4
pH	8,1	8,5	8,2	8,5	6,5-8,5
Зависи (мг/дм <sup>3</sup> )	9,5	10,4	19	12,9	-
Сухий залишок (мг/дм <sup>3</sup> )	997	<b>1027</b>	<b>1208</b>	<b>1195</b>	1000
ХСК (мг/дм <sup>3</sup> )	<b>25</b>	<b>50</b>	<b>115</b>	<b>63</b>	15
БСК-5 (мг/дм <sup>3</sup> )	<b>5,1</b>	<b>12,01</b>	<b>7,8</b>	<b>6,9</b>	2,26
Амоній (мг/дм <sup>3</sup> )	0,45	0,53	0,44	0,29	2,6
Нітрити (мг/дм <sup>3</sup> )	0,55	0,65	1	0,9	3,1
Нітрати (мг/дм <sup>3</sup> )	2,57	1,26	1,44	2,3	44
Хлориди (мг/дм <sup>3</sup> )	<b>1253</b>	<b>585</b>	321	<b>346</b>	325
Сульфати (мг/дм <sup>3</sup> )	<b>595</b>	<b>597,3</b>	<b>635,8</b>	<b>708,1</b>	500
Залізо (мг/дм <sup>3</sup> )	0,4	0,39	0,39	0,39	0,4
Лужність (мг-екв/дм <sup>3</sup> )	4,8	4,8	4,6	4,5	-
Твердість (мг-екв/дм <sup>3</sup> )	4,3	4,5	4,6	5,9	7
Кальцій (мг/дм <sup>3</sup> )	55,1	50	60,5	60	-
Магній (мг/дм <sup>3</sup> )	35	36,5	40,1	57,2	-
Фосфати (мг/дм <sup>3</sup> )	0,09	0,25	1,3	0,97	3,7
СПАР (мг/дм <sup>3</sup> ) <sub>п</sub>	0,02	0,06	0,04	0,03	0,1
Мідь (мг/дм <sup>3</sup> )	0,9	1	0,9	0,9	1
Цинк (мг/дм <sup>3</sup> )	0,9	0,7	0,86	0,68	1

Основні джерела забруднення Дніпра – це відходи промислових підприємств і скиди комунально-побутових об'єктів. На сучасному етапі ділянка Дніпра від Херсона і нижче підпадає значному і різнобічному

антропогенному тиску. Це як гірничорудна і металургійна промисловості, так і хімічна її галузь, інтенсивне зрошувальне землеробство. Усе це, взяте разом, призводить до різких змін не лише у гідрохімічному, а й у гідрологічному режимі річки (табл. 6.1.4).

Таблиця 6.1.4

**Щоквартальні гідрологічні і гідрохімічні показники Дніпра  
(Херсон) за 2011 р.**

Показник	I квартал	II квартал	III квартал	IV квартал	ГДК за СанПиН 2.2.4-171-10
t °С	7	15	28	10	-
Запах (бал)	1	2	3	2	2
Прозорість (см)	20	17	14	17	18
Кольоровість (град.)	38	38	405	40	-
Розчин. кисень (мг/дм <sup>3</sup> )	11	9,5	7	8,25	>4
pH	8,0	8,21	8,1	8,21	6,5-8,5
Зависи (мг/дм <sup>3</sup> )	8	4	9,5	8,9	-
Сухий залишок (мг/дм <sup>3</sup> )	445	<b>1627</b>	425	<b>3000</b>	1000
ХСК (мг/дм <sup>3</sup> )	<b>27,9</b>	<b>30,05</b>	<b>20</b>	<b>64,5</b>	15
БСК-5 (мг/дм <sup>3</sup> )	<b>6,2</b>	<b>8,0</b>	<b>3,1</b>	<b>8,0</b>	2,26
Амоній (мг/дм <sup>3</sup> )	0,35	0,46	0,44	0,3	2,6
Нітрити (мг/дм <sup>3</sup> )	0,15	0,05	0,01	0,25	3,1
Нітрати (мг/дм <sup>3</sup> )	1,59	0,26	0,36	2,6	44
Хлориди (мг/дм <sup>3</sup> )	<b>2086</b>	<b>340,11</b>	52	<b>710</b>	325
Сульфати (мг/дм <sup>3</sup> )	<b>600</b>	<b>687,4</b>	101,01	<b>725</b>	500
Залізо (мг/дм <sup>3</sup> )	0,4	<b>0,48</b>	0,39	<b>0,5</b>	0,4
Лужність (мг-екв/дм <sup>3</sup> )	4,8	4,8	4,5	4,5	-
Твердість (мг-екв/дм <sup>3</sup> )	4,3	4,4	4,5	6,3	7
Кальцій (мг/дм <sup>3</sup> )	50,1	51	54,5	59,6	-
Магній (мг/дм <sup>3</sup> )	40	38,5	40,9	59,2	-
Фосфати (мг/дм <sup>3</sup> )	0,05	0,1	0,25	0,28	3,7
СПАР (мг/дм <sup>3</sup> )п	0,02	0,04	0,03	0,03	0,1
Мідь (мг/дм <sup>3</sup> )	<b>4</b>	<b>3,1</b>	<b>1,9</b>	<b>3,0</b>	1
Цинк (мг/дм <sup>3</sup> )	0,7	0,5	0,42	0,51	1

До того ж відходи від промислових підприємств і скиди побутово-комунальних комбінатів роблять воду Дніпра солонуватою (гідрокарбонатно-сульфатно-хлоридного складу групи натрію). Для чорнушок такі умови є поки що задовільними. Але в подальшому посилена антропогенна трансформація може призвести до надмірного засолення водного середовища і, як наслідок, до деградації тут популяцій *M. daudebartii* і *E. esperi*.

Колообіг речовин у басейнах річок Правобережної України зумовлює характер формування у водоймах вмісту органічних речовин, і активну роль у цьому відіграють антропогенні чинники. Як вже згадувалося вище, протягом останніх десятиліть спостерігається тенденція до систематичного надходження у водойми забруднювачів різної природи, серед яких чимало таких, які характеризуються хронічними токсичними ефектами. Вони змінюють електролітичні показники води, її іонну силу, кислотність і окисно-відновний потенціал. Саме ці зміни визначають функціональний та метаболічний статус *M. daudebartii* і *E. esperi*, призводячи до зникнення їх із особливо забруднених біотопів. За результатами аналізів проб води зі стаціонарних точок їх відбору, водойми Поліської і Степової зон України належать до IV класу забруднення і характеризуються помірним антропогенним навантаженням, рівень якого близький до сталості екосистеми в цілому.

На підставі результатів власних досліджень наводимо екологічні спектри молюсків родів *Esperiana* і *Microcolpia* фауни України.

Таблиця 6.1.5

Екологічні спектри *M. daudebartii*

Фактор	Оліготип	Мезотип	Політип
Температура		■	
Швидкість течії		■	■
Глибина	■	■	■
pH	■	■	
Мінералізація води	■	■	■
Оксигенізація води		■	
Окислюваність		■	

- Віддають перевагу  
 ■ Зустрічаються рідше  
 ■ Зустрічаються поодинокими екземплярами

Таблиця 6.1.6

Екологічні спектри *E. esperi*

Фактор	Оліготип	Мезотип	Політип
Температура		■	
Швидкість течії		■	■
Глибина	■	■	■
pH	■	■	
Мінералізація води	■	■	■
Оксигенізація води		■	
Окислюваність		■	

- Віддають перевагу  
 ■ Зустрічаються рідше  
 ■ Зустрічаються поодинокими екземплярами

**Примітка.** В екологічних спектрах прийнято таку градацію факторів водного середовища [23]: *температура* (оліготип < 15°, мезотип – 15–25°, політип 25 та >), *швидкість течії* (оліготип < 0,1 м/с, мезотип – 0,1–1,0 м/с, політип 1,0 м/с та >), *глибина* (оліготип < 0,1 м, мезотип – 0,1–1,0 м, політип 1,0 м та >), *активна реакція середовища* (оліготип < 7, мезотип – 7–9,

політип 9 та >), *мінералізація води* (оліготип < 250 мг/л, мезотип – 250–1000 мг/л, політип 1000 мг/л та >), *оксигенізація води* (оліготип < 10%, мезотип – 10–50%, політип 50% та >), *окислюваність* (оліготип < 10 мг О/л, мезотип – 11–20 мг О/л, політип 20 мг О/л та >).

## 6.2. Вплив факторів навколишнього середовища на

### *M. daudebartii* і *E. esperi*

Сукупною дією факторів водного середовища визначаються для кожного з місцеперебувань *M. daudebartii* і *E. esperi* значення таких показників як частота трапляння, щільність поселення і біомаса. Ці відомості представлені у таблиці 6.2.1.

Щодо щільності поселення цих моллюсків (одночасно і їх біомаси), то спостерігається чітко виражена тенденція до зростання значення цих показників для *M. daudebartii* в напрямку з півночі на південь і у зворотньому напрямку – для *E. esperi* (табл. 5.1.5). Так, середня щільність поселення першого з них у Горині (Гоща Рівненської обл.) втричі перевищує таку у Дніпрі (Херсон). Що ж стосується другого із згаданих вище видів, то отримане для нього значення обговорюваного показника для Дніпра перевищує таке для Горині в 2,6 рази. Максимальні значення щільності поселення, зареєстровані нами для України, які стосуються *M. daudebartii*, становлять 57 екз./м<sup>2</sup> (Горинь, Гоща Рівненської обл.) і 58 екз./м<sup>2</sup> (Дунай, Ізмаїл Одеської обл.). Півстоліття назад максимальне значення цього показника для Горині (Тучин Рівненської обл.) сягало 400 екз./м<sup>2</sup> [88].

Таблиця 6.2.1

Частота трапляння (%), щільність поселення (екз./м<sup>2</sup>) і біомаса (г/м<sup>2</sup>) *M. daudebartii* і *E. esperi*  
у річкових басейнах України

Басейн	<i>M. daudebartii</i>				<i>E. esperi</i>			
	Частота трапляння	Щільність поселення $\frac{\text{lim}}{M \pm m}$	Біомаса		Частота трапляння	Щільність поселення $\frac{\text{lim}}{M \pm m}$	Біомаса	
			загальна	м'якого тіла			загальна	м'якого тіла
Горинь	61,11	$\frac{1-57}{33,39 \pm 1,19}$	4,54±0,91	1,13±0,92	20,96	$\frac{1-10}{3,79 \pm 0,11}$	0,87±0,79	0,21±0,09
Дунай	63,63	$\frac{21-42}{28,60 \pm 1,43}$	5,89±1,01	1,44±0,05	54,54	$\frac{40-58}{51,20 \pm 1,13}$	10,13±1,13	2,44±1,15
Дністер	17,00	$\frac{22-51}{28,4 \pm 1,67}$	5,22±1,34	1,26±0,87	17,8	$\frac{34-55}{31,28 \pm 1,24}$	6,78±1,19	1,78±0,09
Південний Буг	10,00	9,00	1,67	0,44	10,00	$\frac{19-31}{2,50 \pm 0,37}$	5,33	1,23
Нижній Дніпро	30,00	$\frac{9-28}{11,41 \pm 1,03}$	4,36±0,71	1,11±0,63	30,00	$\frac{5-29}{10,41 \pm 0,93}$	3,06±0,89	0,85±0,53



Зазначимо, що *E. esperi* за щільністю поселення (як середньою, так і максимальною) значно поступається *M. daudebartii*: у місцях знаходження останнього з них частка його популяцій, щільність населення яких не перевищує 10 екз./м<sup>2</sup>, становить лише 1/3 від загальної кількості особин, тоді як щодо *E. esperi* цей показник становить 1/2. Найпотужнішими виявилися щодо обох видів дунайські популяції – як за середніми значеннями обговорюваного показника, так і за амплітудою його коливання (табл. 6.2.1.).

Отримані нами дані згідно екологічних особливостей молюсків родів *Esperiana* і *Microcolpia* є новими і знайшли відображення у наших публікаціях [49, 100, 102–103, 108; 110–111].

## РОЗДІЛ 7

---

### ОСОБЛИВОСТІ ЕКОЛОГІЇ ПОПУЛЯЦІЙ ЧОРНУШКОВИХ

Популяція є складною системою, в якій постійно відбуваються зміни її кількісного і вікового складу. Її просторова, вікова, статеві структури та динаміка зміни чисельності напряду визначаються системою зв'язків факторів довкілля, які формують кожен окрему популяцію. Загальновідомо, що усі чинники навколишнього середовища впливають на живі організми комплексно, а не ізольовано один від одного. Цей взаємозв'язок є обумовленим і зміна однієї системи зв'язків неминуче викликає зміну іншої. Результатом такого взаємозв'язку стає або процвітання, або загибель певної популяції. Тому дослідження розмірно-вікової структури популяцій *M. daudebartii* і *E. esperi* дозволить з'ясувати особливості перебігу і залежності їх життєвих циклів від кліматичних, гідрологічних і гідрохімічних факторів середовища в умовах двох природно-географічних зон України, де поширені молюски родини Melanopsidae – Лісової Поліської і Степової.

Як вже згадувалося попередню, ареали *M. daudebartii* і *E. esperi* є розірваними. Тому доцільним для встановлення розмірно-вікової структури і вивчення демографічних процесів популяцій чорнушок було обрати такі водойми в околицях чотирьох населених (стаціонарних) пунктів Правобережної України, які розміщені у басейнах великих річок (Горинь, Дніпро, Дністер, Дунай), що протікають у Лісовій Поліській і Степовій природно-географічних її зонах.

#### 7.1. Просторова структура популяцій родини Melanopsidae

Просторовий розподіл популяцій молюсків *M. daudebartii* і *E. esperi* – плямистий (агрегований). Такий розподіл є характерним для особин, які утворюють чіткі і виразні скупчення в певних ділянках біотопу і є відсутніми або нечисленними на ділянках інших. Він належить до типу найбільш поширеного розподілу організмів у просторі. Значний вплив на формування

плямистого розподілу особин зумовлює нерівномірність умов навколишнього середовища в межах біотопу, внутрішньовидові і міжвидові зв'язки. Максимальна агрегованість особин *M. daudebartii* і *E. esperi* проявляється, як правило, при середніх значеннях щільності популяцій цих моллюсків.

## 7.2. Статеві структура популяцій. *M. daudebartii* і *E. esperi*

Загальновідомим є той факт, що у тваринному світі домінують роздільностатеві (гонохоризм) види [141]. Не є виключенням у цьому відношенні і *M. daudebartii* і *E. esperi*. Популяції цих видів характеризуються двостаттевою структурою з проявами у цих видів статевого диморфізму. Але останній у моллюсків родини Melanopsidae проявляється в такій формі, яка не дозволяє диференціювати особини за статтю, а саме: одновікові самці і самки відрізняються лише загальними розмірами їх тіла (і черепашки) (табл. 7.2.1.).

До того ж, самців і самок *M. daudebartii* і *E. esperi* неможливо розрізнити за зовнішніми ознаками через цікаву особливість будови статевої системи – відсутність у них парувального органу [156, 189]. В усіх обстежених нами українських популяціях чорнушок співвідношення статей становило 1:1, або було дуже близьким до цього (табл. 7.2.1.).

Таблиця 7.2.1.

### Статевий диморфізм у *M. daudebartii* і *E. esperi*

Річка	Місце знаходження	n	Співвідношення висоти і ширини черепашки		Співвідношення статей ♂/♀
			♀	♂	
Горинь	Гоща (Р.)		2,6:1	2,2:1	1:1
Дністер	Маяки (Од.)		2,4:1	2,1:1	1:1
Дунай	Вилкове (Од.)		2,4:1	2,2:1	1:1
Дніпро	Херсон		2,6:1	2,2:1	1:1

Примітка: Р. – Рівненська, Од. – Одеська області.

Цей показник має дуже важливе екологічне значення. Адже він безпосередньо пов'язаний із потенціалом розмноження популяцій чорнушок, а отже, суттєво впливає на життєздатність річкових екосистем в цілому.

### **7.3. Вікова структура популяцій *M. daudebartii* і *E. esperi***

Чорнушки з річок Лісової Поліської природно-географічної зони України (Горинь, Случ ) переходять від стану зимового анабіозу до активної життєдіяльності зазвичай у третій декаді квітня – на початку травня. У Степовій зоні України це відбувається по-різному на її заході і сході. Так, у Дніпрі (Херсон) це явище є характерним для другої декади квітня. Навесні, коли температура води перевищить + 8° С, *M. daudebartii* і *E. esperi* активно приступають до процесу розмноження.

Початок першого яйцекладіння в Горині і Случі припадає переважно на другу декаду травня, у Дніпрі – на першу його декаду, а у Дністрі і Дунаї – на третю декаду квітня. Самки за допомогою овопозитора відкладають поодинокі дрібненькі кладки (2,60±0,02 мм), переважно на кам'янистий субстрат або на листя водної рослинності. Кладки ясножовтого кольору, вкриті щільною шкірястою синкапсульною оболонкою, як це характерно для всіх мезолімничних видів. Кожна кладка зазвичай містить дві яйцеклітини [97], близько 1 мм в діаметрі кожна з них. Яйцеклітини відмежовані одна від одної міжкапсулярними тяжами, які в подальшому зникають. Яйцеві капсули формуються у верхніх відділах паліального яйцепроводу. Запліднена яйцеклітина оточена секретом білкової залози – це білковий матрикс яйцевої капсули. Він містить всі необхідні для розвитку зародка поживні речовини, а еластична мембрана капсули захищає його від несприятливих умов середовища. Синкапсульний матрикс утворений за рахунок секрету нїдаментальної (шкаралупової) залози. Синкапсула має подовгуватий відросток (своєрідну ніжку), за допомогою якого кладки прикріплюються до субстрату.

Через 3–3,5 тижні з капсул вилуплюється молодь. Для молюсків родів *Esperiana* і *Microcolpia* характерний непелагічний тип розвитку – у них відсутня личинкова стадія. Ювенільні особини залишають синкапсулу через попередньо сформований отвір у термінальній частині кладки. Черепашки особин, які щойно вийшли із кладок, складаються з трьох обертів. Довжина такої черепашки становить близько 1,7 мм, а ширина – 1,2 мм. Одразу після виходу молоді з кладок починає змінюватися форма їх черепашок і їх забарвлення, яке стає тьмяножовтим. У подальшому процесі розвитку молюсків устя їх черепашок витягуються, формується кут вгорі і починають наростати один за одним її оберти. Характерний для дорослих чорнушок коричнево-червоний пігмент на черепашці у ювенільних особин спочатку проявляється дифузно, а потім при довжині її близько 5 мм з'являється характерний для них малюнок.

У кожній із популяцій *Esperiana* і *Microcolpia* щорічно з'являється лише одна нова (нульова) генерація. Пік народжуваності у горинських і случанських популяціях чорнушок припадає на липень, тоді як у дніпровській, дністровській і дунайській популяціях – на третю декаду червня – початок липня. Максимальною народжуваністю (частка новонароджених від загальної кількості особин у популяціях) характеризуються південно-західні популяції *M. daudebartii* і *E. esperi* – дністровські і дунайські (38,3 і 35% відповідно), для дніпровської популяції *E. esperi* цей показник становить 27, для горинської популяції *M. daudebartii* – 22%.

Смертність новонароджених особин у обох видів молюсків, як і у всіх семелопаричних видів тварин [141], дуже висока. Особливо це проявляється протягом самих перших декад після виходу молюсків із кладок. Через незначні розміри тіла і зумовлену цим ненадійність прикріплення молоді в річкових умовах до субстрату (скельні, вапнякові породи, валуни, фітобентос) остання, будучи нерідко підхопленою швидкою течією, «вимивається» нею у нижні ділянки річок, гинучи при цьому через різні

обставини у масових кількостях. Вживає, лишаючись у цей період у біотопах, займаних «материнськими» популяціями, лише дуже незначна частка найменш уразливих особин, яким в силу тих чи інших причин удається успішно витримати ці початкові етапи природного відбору. Проте ця складова частина популяцій *M. daudebartii* і *E. esperi* і надалі становить собою найбільш уразливу їх вікову групу, частка якої у складі останніх від початку літа до осені прогресуючи зменшується. Так, у жовтні особини цієї вікової категорії становлять у складі популяцій 7,12–10,45, а у листопаді – усього лише 4,38 – 6,98%.

Віковий розподіл у популяціях чорнушкових – важливий аспект структури останніх, оскільки ним висвітлюється співвідношення чисельності особин різних вікових класів і поколінь, від якого залежить здатність популяцій до розмноження. Популяції *M. daudebartii* і *E. esperi* належать до категорії популяцій поліциклічних, тобто популяцій таких, які складаються з представників кількох поколінь, а максимальна тривалість життя особин зазвичай перевищує один рік. Сезонні зміни вікового складу популяцій *M. daudebartii* і *E. esperi* представлені на графіках частотних гістограм розподілу (рис. 7.3.1 і 7.3.2). На них видно, що максимальна тривалість життя особин обох видів чорнушок становить 2 роки. Щорічно склад їх популяцій представлений цьогорічками, одно- і дворічками, тобто має місце явище «перекриття» поколінь. Задля математичної оцінки сезонних змін вікового розмаїття популяцій цих молюсків нами використано індекс вікової гетерогенності (табл. 7.3.1).

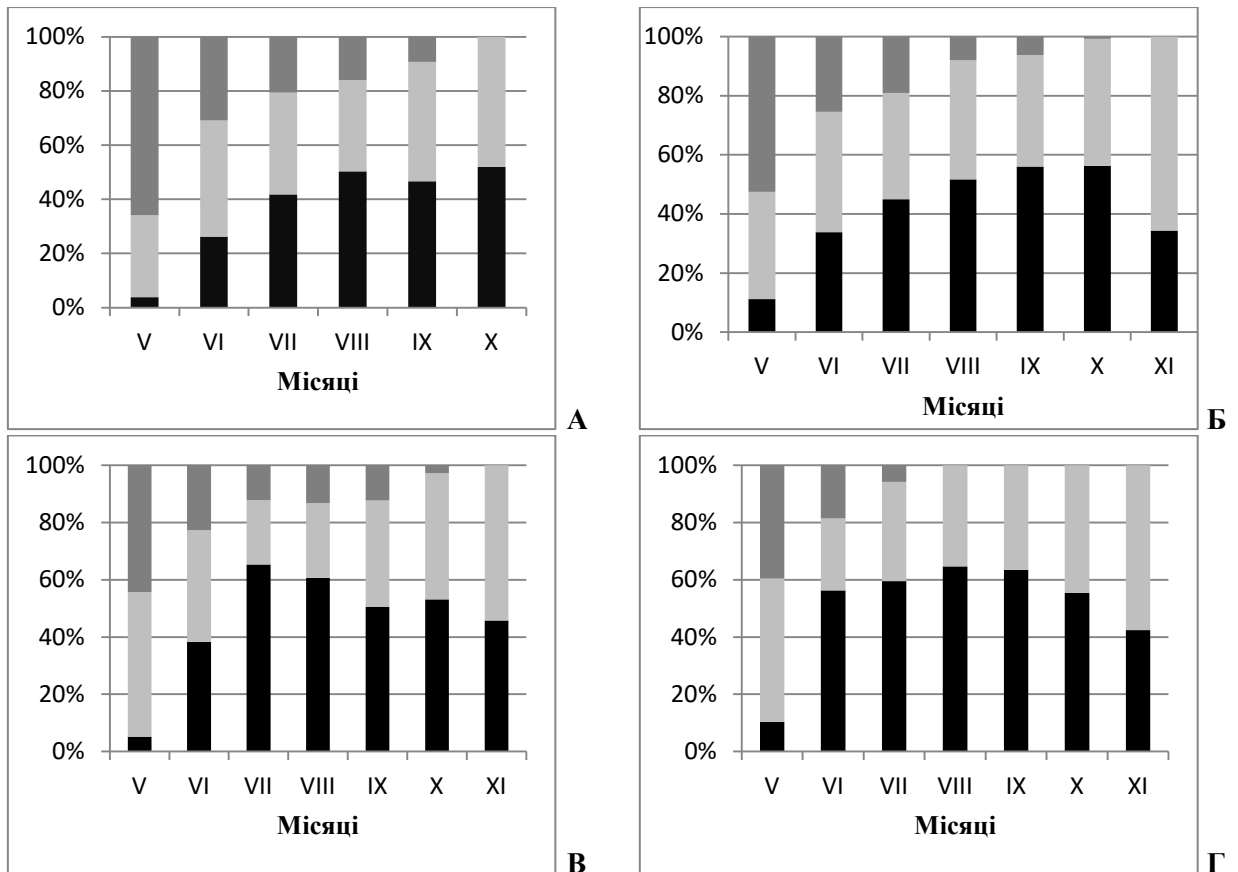


Рис. 7.3.1. Сезонні зміни вікового складу популяцій *M. daudbartii*: А – Горинь (Гоща Рівненської обл.); Б – Дніпро (Херсон); В – Дністер (Маяки Одеської обл.); Г – Дунай (Вилкове Одеської обл.)

■ - цьогорічки; ■ - однорічки; ■ - дворічки.

Серед усіх досліджених нами українських популяцій найбільшим віковим розмаїттям відзначаються поліські популяції *M. daudbartii* і *E. esperi*, а серед популяцій степових – усі такі *E. esperi*. Рівень вікової гетерогенності популяцій характеризує реакцію їх на пресинг відбору, спрямованість і інтенсивність якого визначають їх вікову структуру. Чим вищим є рівень вікової гетерогенності, тим стабільнішою є популяція.

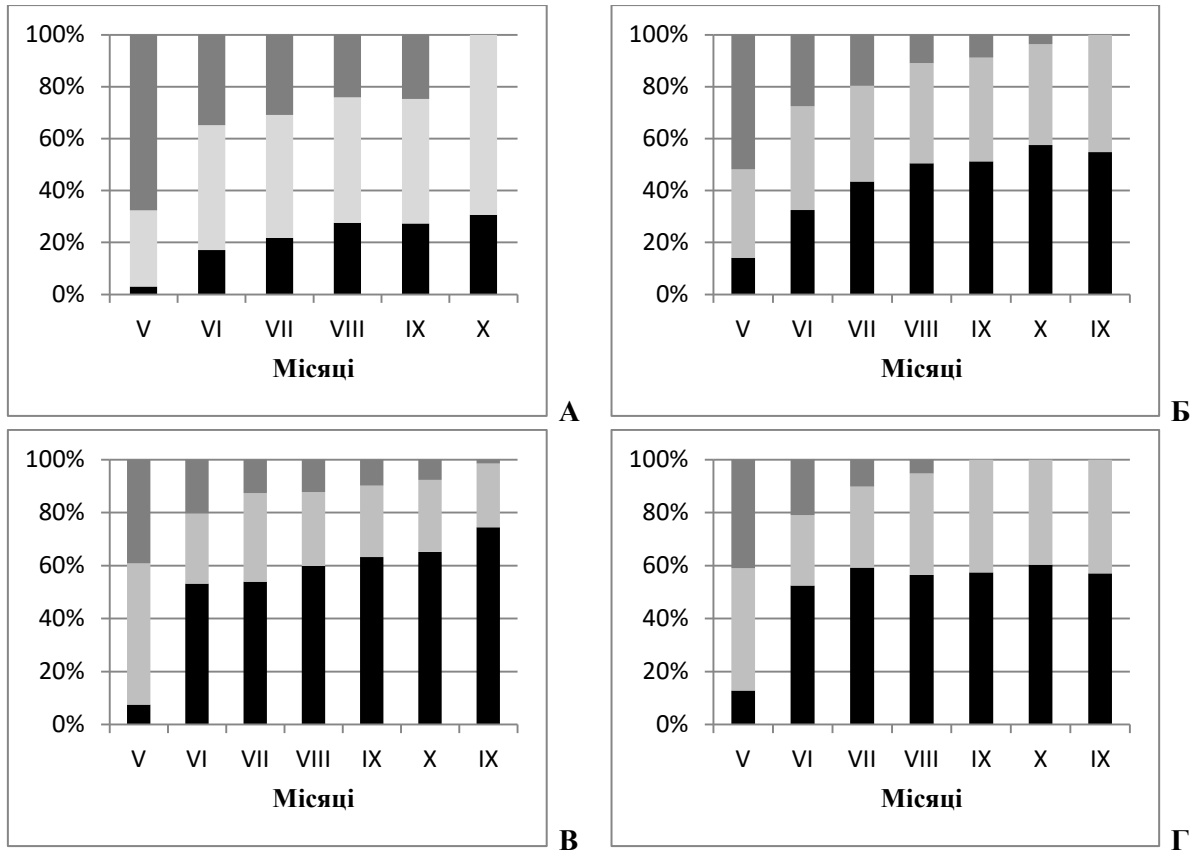


Рис. 7.3.2. Сезонні зміни вікового складу популяцій *E. esperi*: А – Горинь (Гоща Рівненської обл.); Б – Дніпро (Херсон); В – Дністер (Маяки Одеської обл.); Г – Дунай (Вилкове Одеської обл.)

■ -цьогорічки; ■ - однорічки; ■ - дворічки.



Таблиця 7.3.1

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	2,16	2,05	1,95
	1,87	2,52	2,28	2,46
Червень	2,86	2,00	2,75	2,68
	2,62	2,58	2,57	2,88
Липень	2,74	1,42	1,70	1,76
	2,81	2,20	2,37	2,76
Серпень	2,56	1,31	1,68	1,56
	2,72	2,17	2,21	2,41
Вересень	2,37	1,22	2,03	1,52
	2,73	1,96	2,08	2,33
Жовтень	2,00	1,24	1,87	1,57
	1,75	1,92	1,99	2,04
Листопад	-	1,34	1,63	1,71
		1,96	1,61	1,98

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

Зумовлене це тим, що особини з різних вікових груп відзначаються неоднаковою витривалістю щодо впливу на них однакового ступеня вираженості абіотичних, біотичних і антропогенних чинників навколишнього середовища. Тому різновікові групи молюсків і характеризуються значеннями таких демографічних показників як народжуваність і смертність. А абсолютна чисельність населення популяцій, як і щільність населення кожної з них, є результатом сукупної дії низки демографічних процесів, які в них відбуваються. Узагальнені відомості щодо вікового розмаїття усіх обстежених нами популяцій чорнушок засвідчують, що найвищим ступенем стабільності відзначається гориньська популяція *M. daudebartii* ( $V = 2,41\%$ ) і всі, без виключення, степові популяції *E. esperi* ( $V = 2,18\text{--}2,40\%$ ). Щодо гориньських *E. esperi* і всіх степових популяцій *M. daudebartii*, 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%. Однак і тут умови життя для цих видів є досить сприятливими, про що свідчить щомісячна наявність в складі їх популяцій усіх вікових груп тварин.

Стабільність вікового складу популяцій *M. daudebartii* і *E. esperi* є, однак, показником відносним, оскільки демографічна ситуація в них підпадає час від часу значним змінам, які істотно залежать від величин народжуваності і смертності. Пік чисельності (отже і щільність населення) у популяціях чорнушкових завжди має місце в кінці червня – липні (рис. 7.3.3). Це той період, коли масово з'являються особини нульового покоління – цьогорічки. Кількість їх визначає швидкість зміни чисельності популяцій цих видів молюсків. Смертність в їх популяціях графічно описується (рис. 7.3.4) двовершинною кривою, перший пік якої припадає на середину літа (час масової загибелі цьогорічок), а другий (набагато нижчий порівняно з першим) – на вересень (час масового природного відходу старих дворічних особин).

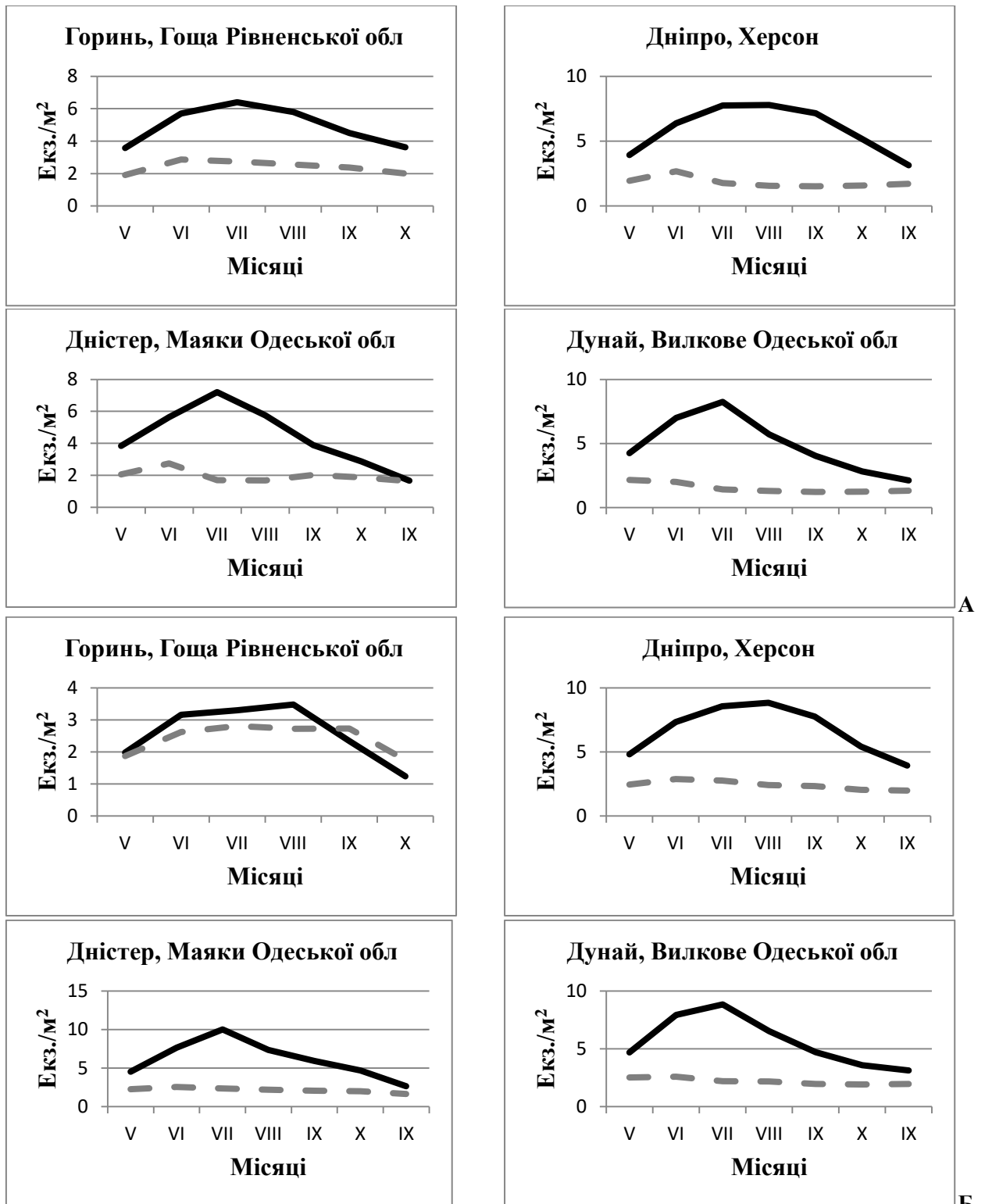


Рис. 7.3.3. Сезонні зміни щільності населення (екз./м<sup>2</sup>) популяцій *M. daudebartii* (А) і *E. esperi* (Б): щільність населення, екз./м<sup>2</sup> – суцільна лінія; індекс вікової гетерогенності – пунктир.

Для *M. daudebartii* і *E. esperi* характерна семилпарична репродуктивна стратегія. Наочним підтвердженням цього є криві виживаності цих молюсків

(мал. 7.3.5.), які графічно демонструють масову загибель особин на ювенільній стадії.

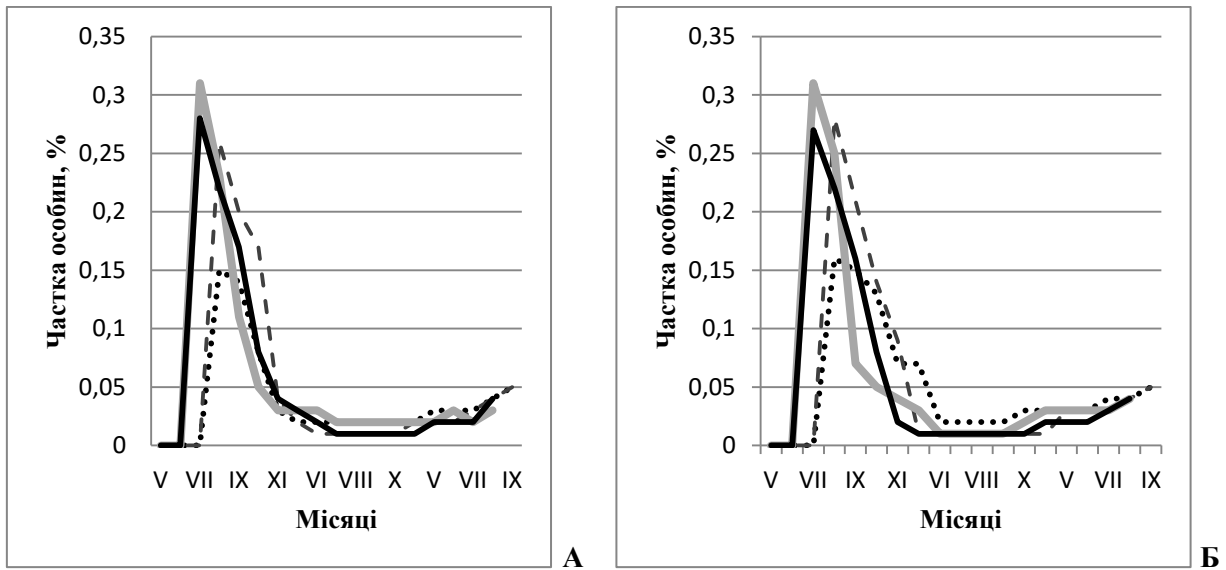


Рис. 7.3.4. Криві смертності у популяціях *M. daudebartii* (А) і *E. esperi* (Б): ..... – гориньська, ---- – дніпровська, — – дунайська, — – дністерська.

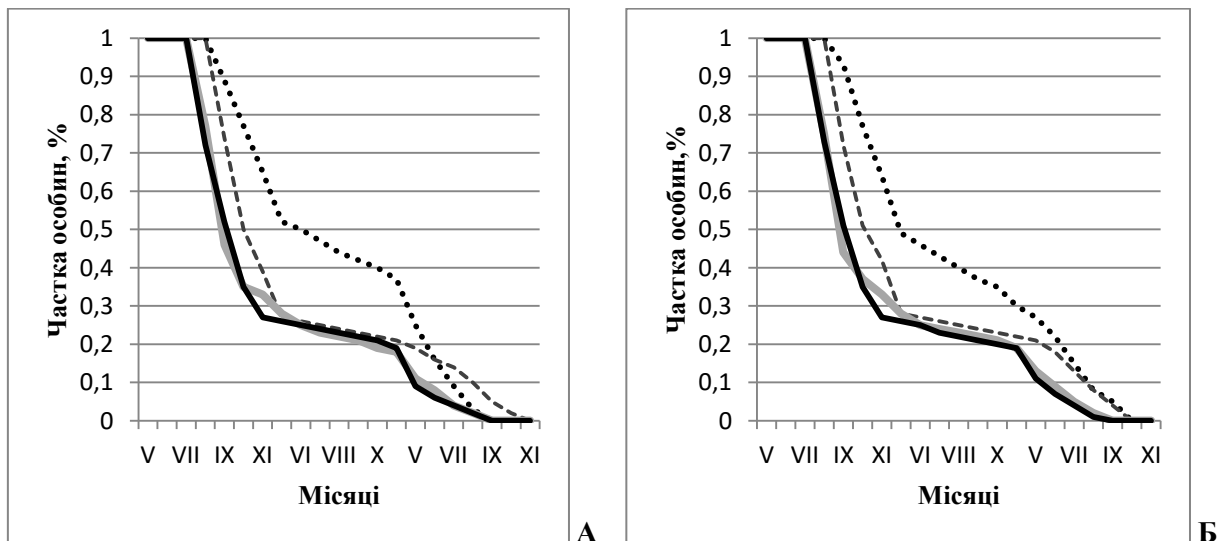


Рис. 7.3.5. Криві виживаності у популяціях *M. daudebartii* (А) і *E. esperi* (Б): ..... – гориньська, ---- – дніпровська, — – дунайська, — – дністерська.

Для більш чіткої і докладної характеристики демографічної ситуації в популяціях *M. daudebartii* і *E. esperi* нами було використано показник питомої смертності. Він за значенням є стійким показником, який визначає ймовірність того, протягом самої якої вікової стадії молюски загинуть (рис.

7.3.6). Ця величина, як і питома виживаність (обернена до питомої смертності) (рис. 7.3.7.) вказує на те, що не всі особини цьогорічного покоління досягнуть наступної вікової стадії. Це відображено на графіках, які наведено нижче (рис. 7.3.6, 7.3.7).

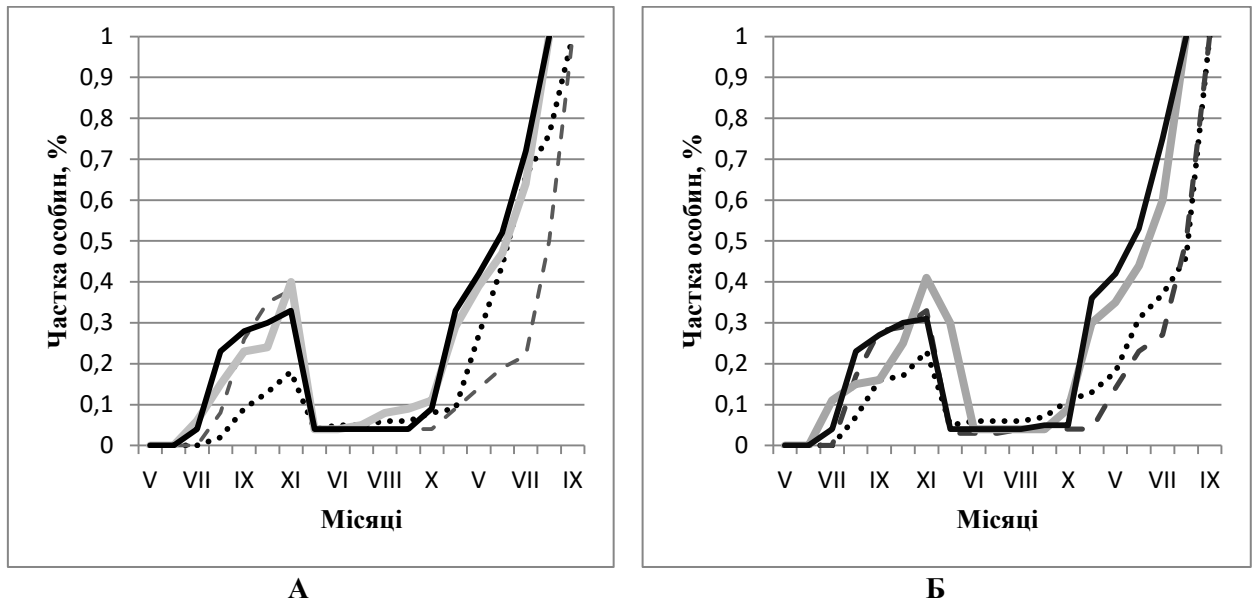


Рис. 7.3.6. Криві питомої смертності у популяціях *M. daudebartii* (А) і *E. esperi* (Б): •••• – гориньська, – – – – дніпровська, — — — — дунайська, — — — — дністерська.

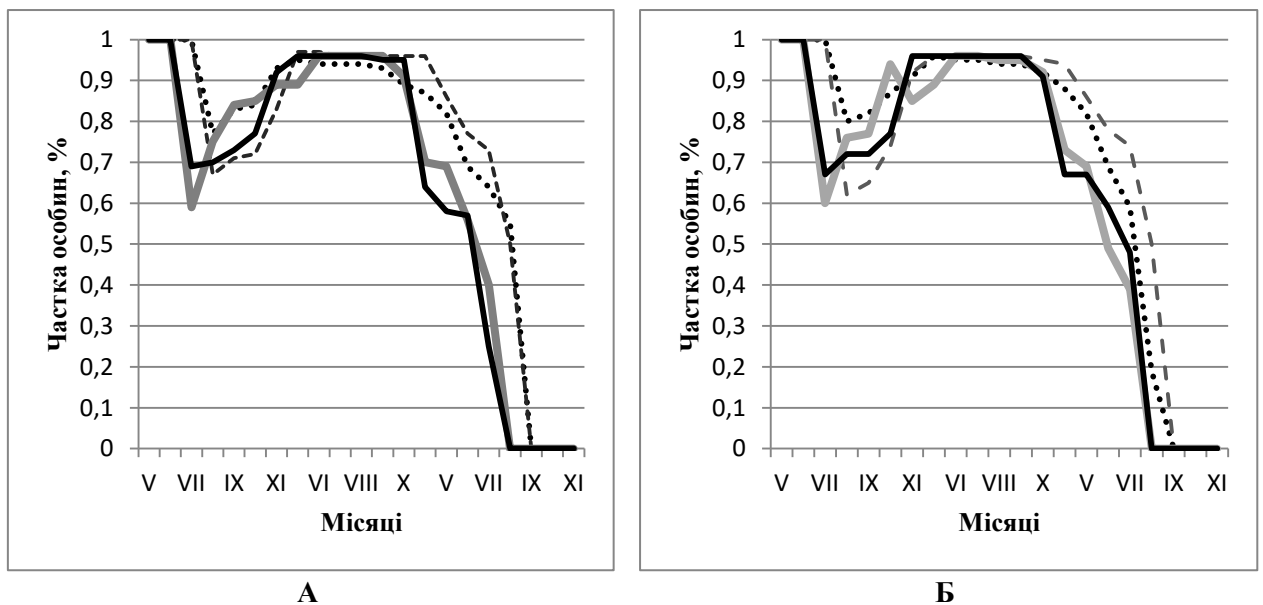


Рис. 7.3.7. Криві питомої виживаності у популяціях *M. daudebartii* (А) і *E. esperi* (Б): •••• – гориньська, – – – – дніпровська, — — — — дунайська, — — — — дністерська.

Тривалість існування особин, які належать до різних вікових груп, неоднакова. Як вже зазначалося вище, значна кількість цьогорічок з ряду причин гине одразу після народження. Ті ж із них, яким вдається благополучно перезимувати і приступити до розмноження (однорічки), – це той фонд популяції, який забезпечує у цей період зростання її чисельності. По завершенні розмноження, ще до виходу на зимівлю, багато особин цієї вікової категорії гине. Частина ж їх відмирає під час зимівлі (хворі або інтенсивно інвазовані паразитами особини). Тому в популяціях *Esperiana* і *Microcolpia* дворічні особини представлені переважно поодинокими екземплярами. Нерідкісними є і такі випадки, коли у складі популяцій чорнушок виявити дворічок взагалі не вдається, і в подальшому це не дозволяє належним чином спрогнозувати для цих моллюсків популяційно-екологічну ситуацію. Адже загальновідомо, що для здійснення таких прогнозів необхідною є наявність у складі популяцій усіх, без виключення, вікових груп тварин.

Найтривалішим у чорнушок є передрепродукційний період – він триває близько року. Репродукційний період становить 3–3,5, а після репродукційний – 1–3 місяці (вкрай рідко до 7 місяців).

## РОЗДІЛ 8

---

### ОСОБЛИВОСТІ РЕПРОДУКТИВНИХ ЦИКЛІВ

#### МОЛЮСКІВ РОДИНИ MELANOPSIDAE

Життєвий цикл – це сукупність фаз розвитку, по завершенні яких організм досягає статевої зрілості і має змогу дати початок новому поколінню. У молюсків родини *Melanopsidae* він доволі простий. Починається він з процесу запліднення, далі відбувається ембріональний розвиток, потім настає ювенільна фаза, а за нею – фаза зрілості, опісля особини приступають до статевого розмноження і завершується життєвий цикл їх смертю. Отже статевий цикл є вкрай важливою і невід’ємною складовою життєвого циклу кожної тварини. Закономірності життєвого циклу чорнушок являють собою комплекс адаптацій до розмноження в умовах континентальних водойм. Ці умови є далеко не стабільними, а повсякчас мінливими і не завжди сприятливими для цих тварин стосовно щодо особливостей гідрологічного і гідрохімічного режимів їх місцеперебувань. Процес адаптації до таких умов водного середовища сформувався у цих молюсків протягом довготривалої еволюції, що дозволяє популяціям *M. daudebartii* і *E. esperi* виживати у несприятливих наразі екологічних умовах.

Для встановлення конкретних етапів статевого циклу чорнушкових необхідно простежити за сезонними гістологічними змінами їх гонад. Посезонні спостереження за станом зрілості гонад *M. daudebartii* і *E. esperi* протягом всіх стадій їх репродуктивного циклу раніше не проводились. А без цього неможливим є встановлення вікових та сезонних особливостей розмноження чорнушок, оскільки такі дані необхідні для розуміння багатьох процесів, які відбуваються у водних екосистемах, компонентами яких ці молюски є. Дослідження специфіки цих процесів в умовах різних природно кліматичних зон України є неможливим без знання особливостей будови статевої системи і статевої поведінки *M. daudebartii* і *E. esperi*.

### 8.1. Морфологія гонад *M. daudebartii* і *E. esperi*

Відомо [5; 55; 96; 152; 171; 189], що усі представники родини Melanopsidae мають примітивну, дуже просто побудовану статеву систему. У них відкритий паліальний гонодукт і простора мантийна порожнина. Це стосується як *M. daudebartii* так і *E. esperi* [5, 55, 126, 131, 150, 152, 189].

Гонодукт у Melanopsidae зазвичай сформований із гонадіального, ренального, паліального, бурсального та цефалоподіального відділів [5]. Паліальний відділ жіночої статевої системи незамкнений і утворений двома поздовжніми складками [55, 131]. З правого боку ноги наявний крупний овопозитор. Бурсальний відділ попервах залягає в задній стінці мантийної порожнини, але потім, у процесі розвитку, добудовується трубками паліального походження. На початку паліального відділу яйцепроводу (на межі з ренальним чи, відповідно, з гонадіальним відділом) в нього впадає копулятивна сумка. Ренальний відділ – це видозмінений правий целомодукт, який редукується та перетворюється у подальшому на дистальний відділ статевої протоки.

Щодо гістологічної будови органів чорнушок, то на сьогодні єдиним детально дослідженим у цьому плані органом є їх гепатопанкреас [89].

І *M. daudebartii* і *E. esperi* – роздільностатеві тварини. Цікавою особливістю будови статевої системи всіх Melanopsidae [18; 23; 33; 55; 66; 96; 131; 152, 156], є їх аліфатичність. Через це самців і самок неможливо впевнено розрізнити, без їх анатомування. Але все ж таки їм притаманний статевий диморфізм, хоча і проявляється він у такій формі, яка не дозволяє надійно диференціювати особин за статевою належністю. А саме: одновікові самці і самки відрізняються загальними їх розмірами. Деталі анатомічної будови статевої системи чорнушок з'ясовані на сьогодні лише для *E. esperi* [189]. Що ж стосується *M. daudebartii*, то такі відомості щодо нього вперше були наведені нами [97].

З'ясовано, що чоловіча статеву систему представлено у нього сім'яником, сім'япроводом, сім'яним міхурцем і простатою (рис. 8.1.1.).



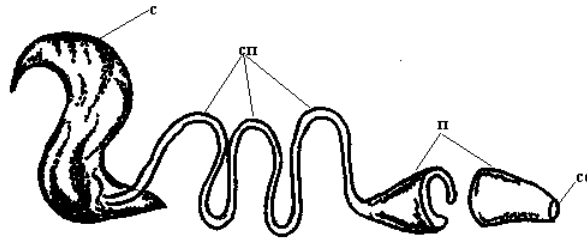


Рис. 8.1.1. Схема будови органів розмноження самців *M. daudebartii*:

с – сім'яник; сп – сім'япровід; п – простата; со – чоловічий статевий отвір.

Сім'яник один, витягнуто-овальної форми, розміщений на зовнішній поверхні апікальної частини гепатопанкреаса. Він альвеолярної будови, складається з численних каналців, які впадають у тонкий і довгий покручений сім'япровід, котрий тягнеться вздовж колумелярного стовпчика черепашки, описуючи при цьому S-подібну криву.

Вбік від сім'япровода у вигляді більш-менш витягнутого жолобка відходить округлий сім'яний міхурець. Його стінка утворена стовпчастими війчастими клітинами. Основна функція його полягає у довготривалому збереженні життєздатності зрілих сперматозоїдів.

Далі сім'япровід заходить у мантийну порожнину і сильно розширюється утворюючи простату. Остання щільно прилягає до перикардія. Вона еліптичної, овальної, інколи мішкоподібної форми, фолікулярна за будовою. Стінки її утворені одношаровим миготливим епітелієм, між клітинами якого розміщені залозисті клітини. Секрет простати активізує запліднюючу здатність сперматозоїдів. Проксимальний її відділ різко звужується і переходить у тонку трубку – сім'япровід, який відкривається чоловічим статевим отвором на голові поблизу основи правого щупальця. Зрілі чоловічі статеві продукти самці випускають безпосередньо у воду. Пізніше вони з током води надходять у мантийну порожнину самок.

Жіноча статева система *M. daudebartii* включає яєчник, яйцепровід, білкову та шкаралупову залози, сім'яприймач і сім'яприймаючу кишеню (рис. 8.1.2.).

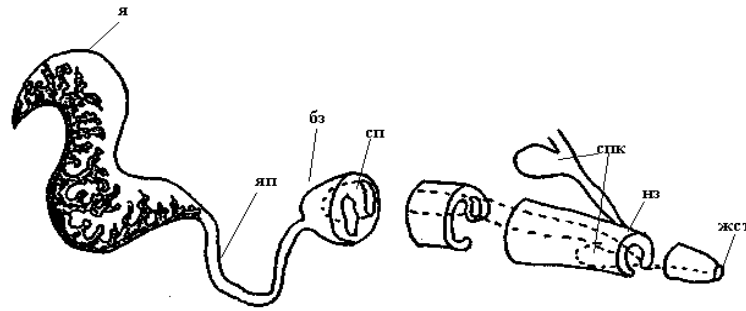


Рис. 8.1.2. Схема будови органів розмноження самок *M. daudebartii*: **я** – яєчник; **яп** – яйцепровід; **бз** – білкова залоза; **сп** – сім'яприймач; **спк** – сім'яприймаюча кишеня; **нз** – нідаментальна (шкаралупова) залоза; **жст** – жіночий статевий отвір.

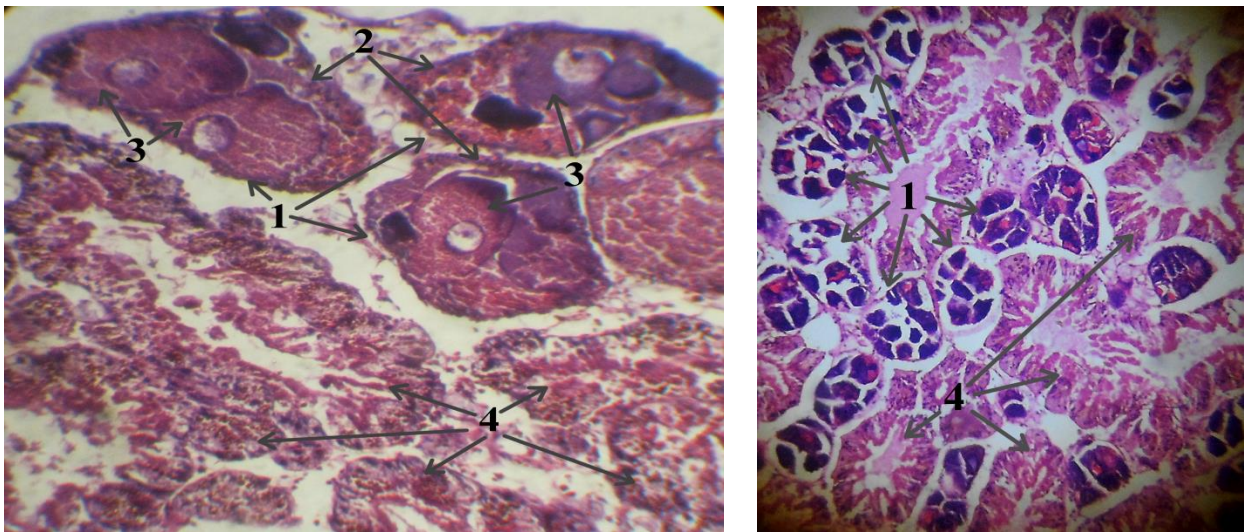
Яєчник (він один) білого кольору, еліптичний або ланцетоподібний, фолікулярний за будовою і розміщений на другому-третьому обертах гепатопанкреаса.

На сьогодні достеменно відомо, що статева залоза усіх гастропод має ацинарну будову. Не являють собою виключення у цьому плані і чорнушки. Кількість ацинів у статевозрілих особин *E. esperi* коливається у межах 20 – 28 [189], а у *M. daudebartii*, як встановлено вперше нами [97], - від 20 до 30.

Ацини *M. daudebartii* і *E. esperi* циліндричної форми, їх стінки утворені плоским одношаровим епітелієм (ретикулярна тканина), який відділений від порожнини гонади базальною мембраною, під якою розміщені еластинові волокна різної товщини (рис. 8.1.3.).

Яєчник відкривається у довгий та вузький покручений канал – яйцепровід. Вбік від останнього, поблизу нирки, від нього відходить білкова залоза. Вона зазвичай ниркоподібної форми, фолікулярна за структурою. Стінки її вистелені миготливим епітелієм, під яким лежить шар однотипних залозистих клітин. Секрет білкової залози формує капсульну оболонку яєць. Шкаралупова (нідаментальна) залоза за формою і розмірами майже така ж, як і білкова залоза, лежить у правій половині мантийної порожнини. Утворена вона секретуючими клітинами. Відкривається нідаментальна залоза

короткою протокою біля грушеподібного сім'яприймача. Основна функція його – накопичення і збереження сперми партнера.



А Б  
Рис. 8.1.3. Гістологічний будова статевої залози самок молюсків родини Melanopsidae (120×180; гематоксилін-еозин):

А – *M. daudebartii*; Б – *E. esperi* (Горинь, Гоца Рівненської обл.) 1 – ацини гонади самок; 2 – стінки ацинів; 3 – ооцити; 4 – ацини гепатопанкреаса.

Оогонії, відділившись від гермінативного (зародкового) епітелію, амебоїдними рухами переміщуються до центру ацина, де, прикріпившись до його дна, стають ооцитами. В останніх протікає мейоз, зокрема, його профаза, і діакінез. У процесі росту ооцита виділяють два періоди: перший – превітелогенез (стадія малого росту), який характеризується збільшенням кількості цитоплазми та локалізацією органел навколо ядра; і другий – вітелогенез (стадія великого росту) – накопичення і формування жовтка. Ооцити на стадії превітелогенезу дрібні і прозорі, а на стадії вітелогенезу вони крупнішають і стають темнішими за рахунок жовтка.

У самців сперматогонії формуються і ростуть у тій ділянці сім'яника, де знаходиться кільце зародкового епітелію, тобто у так званій ділянці сперматогенезу. Відділившись від базальної мембрани, вони одразу вступають у контакт з клітинами Сертолі, котрі виконують функцію

проліферації чоловічих прогамет, які надалі перетворюються на сперматозоїди.

Проведені нами дослідження показали, що гаметогенез у *M. daudebartii* і *E. esperi* українських популяцій проходить синхронно і характеризується циклічним розвитком гамет протягом теплого періоду року. Восени, у період проліферації оогоніїв, а також навесні, у період активного гаметогенезу стінки гонодуктів спадаються. У період же нересту гонодукт навпаки сильно розтягнутий і складок на його стінках не спостерігається. Дозрівання гонад у цьогорічок відбувається повільніше порівняно з однорічками і дворічками. Статевої зрілості *M. daudebartii* і *E. esperi* досягають у віці близько року при висоті черепашки 10 – 12 мм.

Відомості щодо особливостей гаметогенезу, який перебігає у гонадах цих тварин в умовах різних природно-географічних зон України, є новими.

## **8.2. Вікові особливості і сезонні зміни гаметогенезу у популяціях *M. daudebartii* і *E. esperi***

Гаметогенез у *M. daudebartii* і *E. esperi* характеризується циклічним розвитком гамет протягом теплого періоду року. Дослідженням гістологічних зрізів статевої залози цих молюсків з'ясовано, що це стадійний процес, який включає п'ять стадій зрілості гонад: початок гаметогенезу, активний гаметогенез, переднерестова, нерестова і післянерестова (нульова) стадії, які є характерними для певних сезонів року. Перша з цих стадій характеризується початком гаметогенезу – у обох статей починається процес утворення гамет. В ацинусах самок наявні оогонії і дрібні ооцити (рис. 8.2.2). У самців формуються сперматогонії і сперматоцити (рис. 8.2.3). Ця стадія триває з квітня до початку травня. На початку першої стадії стінки ацинів потовщені, під кінець її вони повністю заповнюються гаметами і помітно тоншають (рис. 8.2.2). Друга стадія характеризується активним гаметогенезом. Вона триває протягом двох – трьох тижнів і звичайно припадає на травень. Багаточисельні ооцити щільно прилягають до ацинів

(рис. 8.2.2), а у самців спостерігаються гамети, які перебувають на різних стадіях сперміогенезу (рис. 8.2.3).

У самців у центрі ацинів спостерігається велика кількість зрілої сперми. Гонади збільшуються в розмірах. Якщо у цей час звільнити молюска від черепашки, то візуально можна визначити стать тварини. На третій стадії (переднерестова) ацини гонад самок сильно збільшуються у розмірах. Вони заповнені зрілими ооцитами, котрі досягли вже максимальних розмірів (рис. 8.2.2). В ацинах гонад самців переважають зрілі сперматозоїди, які орієнтовані хвостовими частинами до центру ацинів (рис. 8.2.3). Стінки останніх тоншають настільки, що стають ледве помітними. Ацини гонад дуже щільно прилягають один до одного. Ця стадія триває з червня до початку липня. Опісля настає нерестова стадія. Вона зазвичай припадає на липень. В кінці червня – на початку липня у однорічних особин *M. daudebartii* і *E. esperi* з'являються поодинокі кладки. У міру виходу зрілих статевих продуктів відбувається швидке дозрівання нових статевих клітин. Остання стадія – післянерестова (нульова) триває з кінця вересня до кінця квітня. За цей період зазвичай в ацинах у обох статей гамет не спостерігається. Зрідка, однак, у невеликої кількості особин наявні поодинокі залишкові гамети, які поступово дегенерують (рис. 8.2.2). На нульовій стадії стінки ацинів спадаються, стаючи при цьому складчастими. Початок і завершення усіх стадій гаметогенезу залежать від сезонних змін температури водного середовища. Особливо чітко це простежується на процесах овогенезу. Сперматогенез у *M. daudebartii* і *E. esperi*, порівняно з овогенезом, протікає у коротші терміни. В зимові місяці у самців спостерігається період спокою гонад. До грудня – січня сперматозоїди цитолізуються, тоді як у гонадах самок протягом тривалого періоду часу можуть спостерігатися дегенеруючі ооцити.

У молюсків з різних ландшафтно-кліматичних зон України процеси гаметогенезу на співпадають у часі. Це, безумовно пов'язане з дією температурного фактора. В горинських і случанських популяціях чорнушок

пік народжуваності припадає на липень – найтепліший місяць року, тоді як у дніпровській, дністровській і дунайських популяціях – на третю декаду червня – початок липня (оскільки тут раніше температура повітря досягає оптимальних значень для вилуплення молоді із кладок)( табл. 8.2.1).

Таблиця 8.2.1

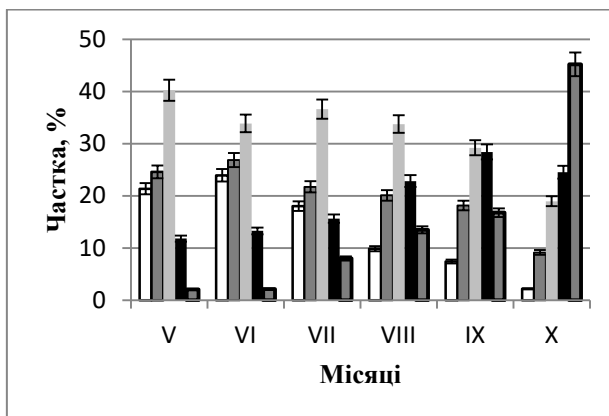
**Терміни перебігу гаметогенезу у молюсків родини Melanopsidae з річок різних природно географічних зон України**

<i>Стадії гаметогенезу</i>	<b>Поліська зона</b>	<b>Степова зона</b>
	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

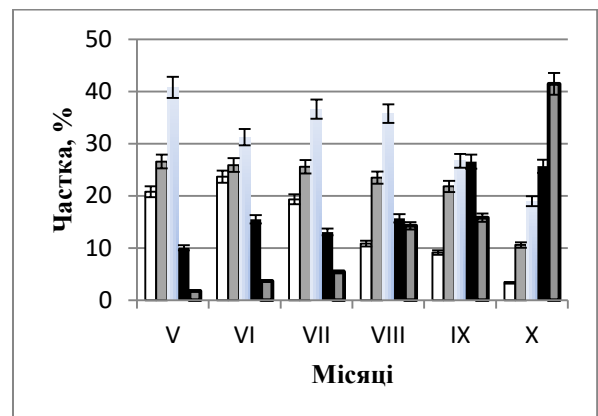
Така чітка циклічність розвитку гамет і відкладання кладок в українських популяціях *M. daudebartii* і *E. esperi* дозволяє цим тваринам максимально збільшити свою плодючість і ефективно використати репродуктивний потенціал популяції.

Впродовж всієї активної життєдіяльності у гонадах *M. daudebartii* і *E. esperi* одночасно наявні і жіночі, і чоловічі гамети різного ступеня зрілості. Ранні ооцити у чорнушок переважають на початку репродуктивного періоду (рис. 8.2.1). Вони домінують на початку літа у молюсків з усіх природно-географічних зон України, але найвища їх частка у південних популяціях

*M. daudebartii* і *E. esperi* (27, 11 – 31,27%). Кількість ооцитів на стадії превітелогенезу може коливатися протягом всього репродукційного періоду. Їх відсотковий вміст є нестабільним. Вочевидь це пов'язане з тим, що вони відіграють роль своєрідного резервного фонду. Фоликулярні ооцити у молюсків з північних популяцій з'являються на початку літа. Кількість їх досягає найвищих показників лише у червні (25,91 – 26,84%), тоді як у особин з південних популяцій вони є вже у травні і домінують протягом червня – липня (28,62 – 43,21%). А подекуди можуть траплятися і в серпні. Це – пік народжуваності. Така особливість зумовлена підвищенням температури навколишнього середовища у південних регіонах України. Дегенеруючі ооцити трапляються повсякчас, але найвищого піку кількість їх досягає у вересні – жовтні у північних *M. daudebartii* і *E. esperi* та в жовтні – листопаді у особин південних популяцій цих молюсків.

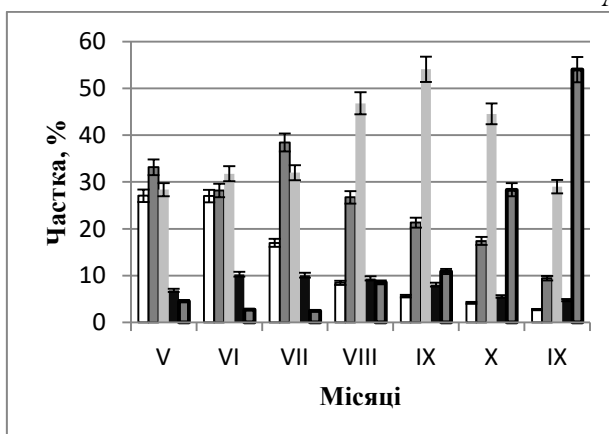


1

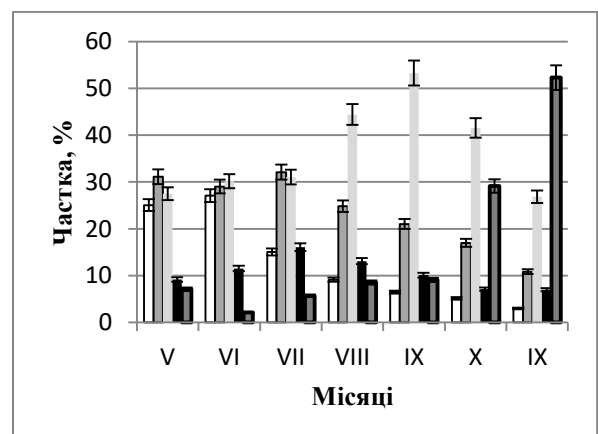


2

A



1



2

Б

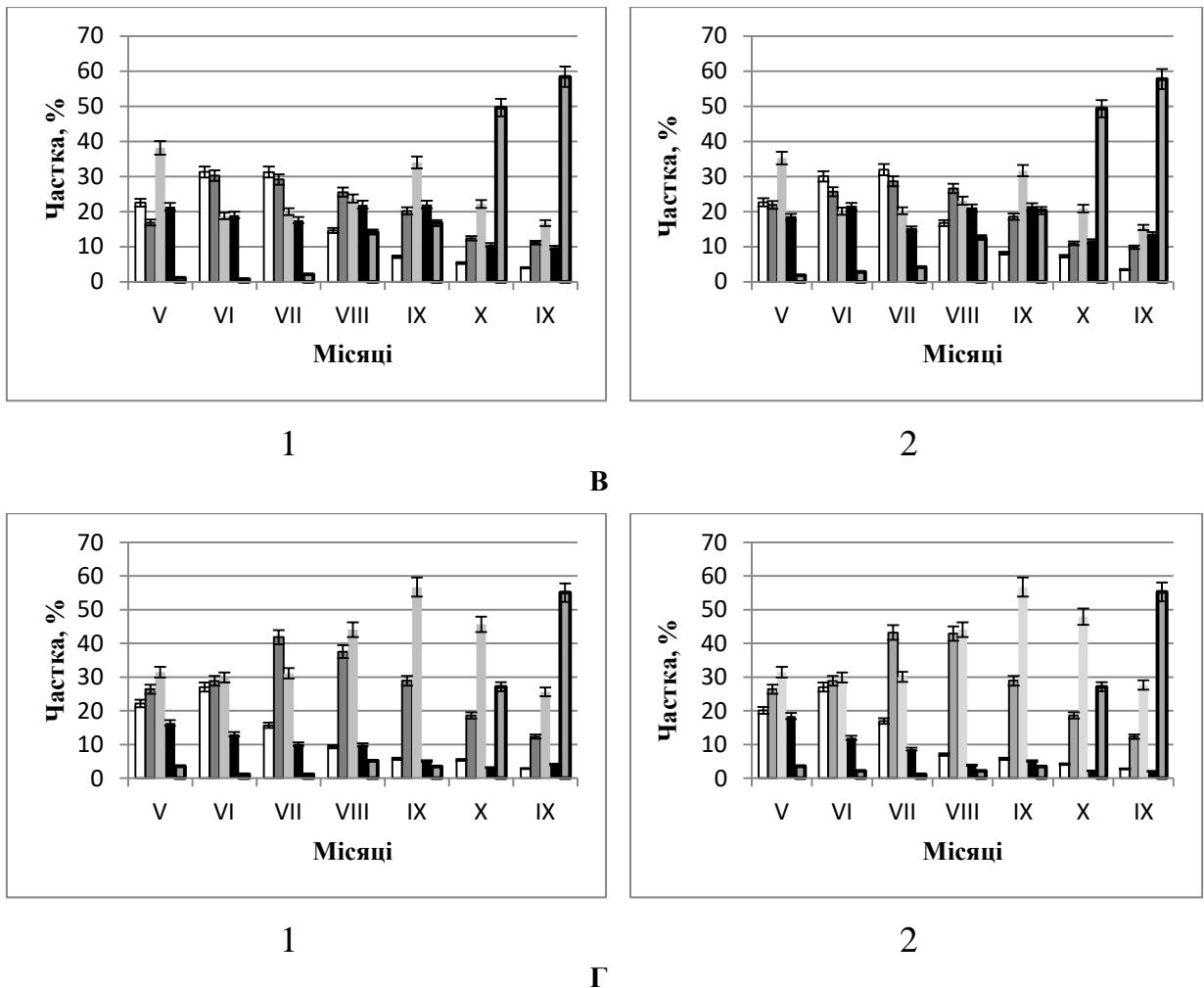


Рис. 8.2.1. Відсотковий розподіл ооцитів *M. daudebartii* і *E. esperi* на різних стадіях овогенезу впродовж теплого сезону року:

1 – *M. daudebartii*; 2 – *E. esperi*; А – Горинь, Гоща Рівненської обл.; Б – Дніпро, Херсон; В – Дунай, Вилкове Одеської обл.; Г – Дністер, Маяки Одеської обл. □ - превітелогенез; ■ - вітелогенез; ■ - пізній вітелогенез; ■ - зрілі ооцити; ■ - дегенеруючі ооцити.

Статеве дозрівання та овуляція у чорнушок із Степової ландшафтно-кліматичної зони починається раніше і перебігає швидше, порівняно з молюсками з річок Лісостепу (табл. 8.2.2). Це може бути наслідком більш пізнього виходу останніх із стану зимового анабіозу.



Таблиця 8.2.2

**Терміни перебігу оогенезу у молюсків родини Melanopsidae з річок  
різних природно географічних зон України**

<i>Стадії оогенезу</i>	<b>Поліська зона</b>	<b>Степова зона</b>
	Термін перебігу	Термін перебігу
Превітелогенез	I декада травня – кінець його останньої декади	остання декада квітня – кінець I декади травня
Вітелогенез	остання декада травня – I-II декади червня	II декада травня – початок I декади червня
Пізній вітелогенез	кінець III декади червня - липень	червень – до середини липня
Зрілі ооцити	серпень – початок вересня	липень – кінець III декади серпня
Дегенеруючі ооцити	III декада вересня-травень	жовтень – II-III декади квітня

Протягом оогенезу змінюється ядерно-цитоплазматичне співвідношення ооцитів. На фолікулярній стадії його рівень зменшується, але перед овуляцією зростає, і майже завжди перевищує частку клітин на стадії превітелогенезу.

Сперматогенез у *M. daudebartii* і *E. esperi* є доволі простим, він здійснюється протягом всього періоду активності тварин і характеризується поступовим наростанням статевих клітин до осені і тривалим періодом спокою надалі (рис. 8.2.3), (табл.8.2.3). Самці стають статевозрілими і можуть продукувати гамети наприкінці весни наступного року. Як вже згадувалося вище, характерною особливістю чорнушок є відсутність у них парувального органу, тому самці вивільняють свої статеві продукти у воду, а останні з токами води потрапляють до тіла самок. Таким чином відбувається запліднення у *M. daudebartii* і *E. esperi*.

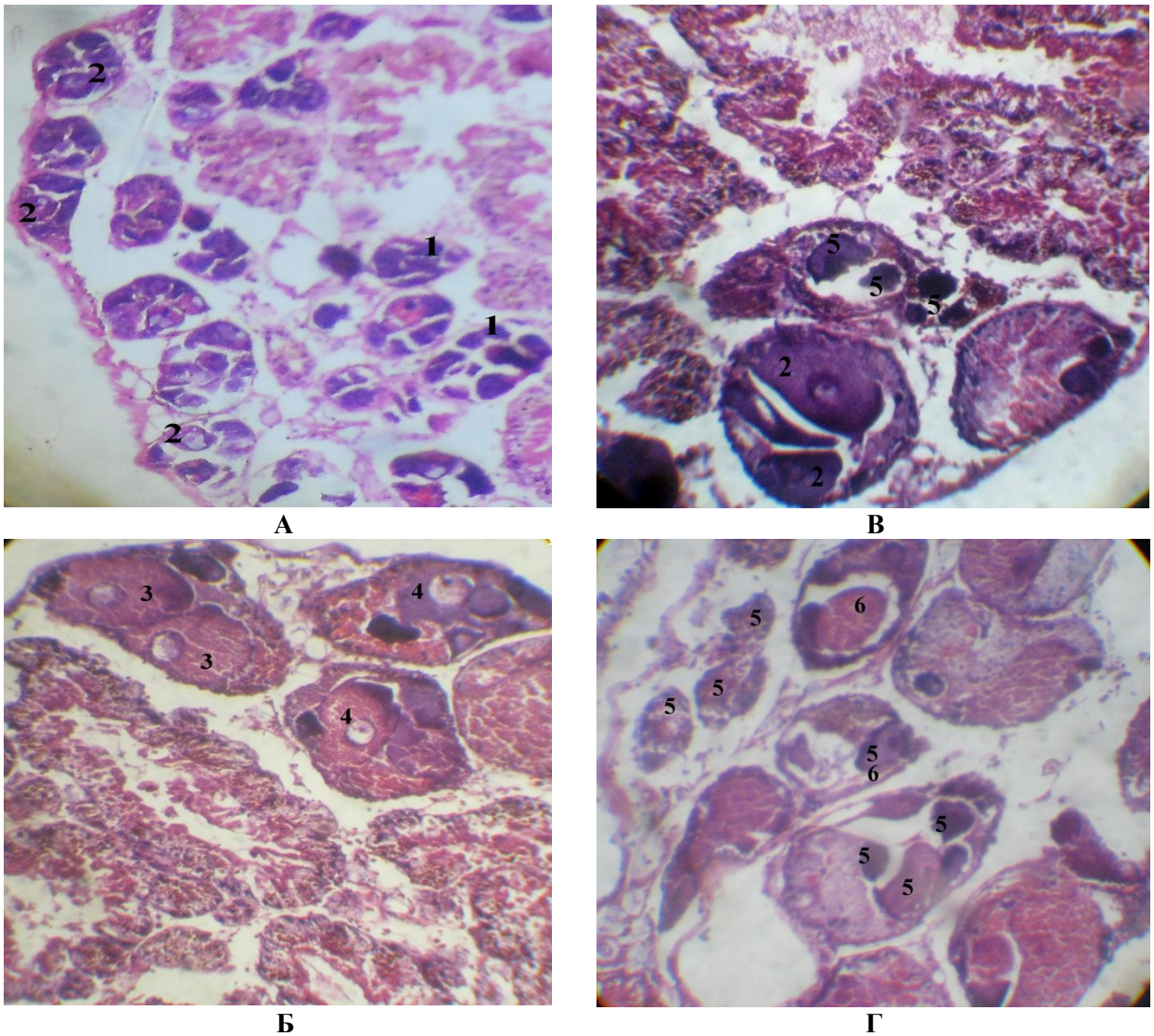


Рис. 8.2.2. Гістологічна будова жіночих статевих клітин молюсків родини Melanopsidae на різних стадіях зрілості ( $\times 120$  і  $\times 180$ ; гематоксилін-еозин):

А, Б – *M. daudebartii* (Горинь, Гоца Рівненської обл); В, Г – *E. esperi* (Дністер, Маяки Одеської обл.) 1 – оогонії; 2 – ооцити на різних стадіях; 3 – ооцити на стадії прівітелогенезу; 4 – ооцити на стадії вітелогенезу; 5 – дегенеруючі ооцити; 6 – ооцит після овуляції.

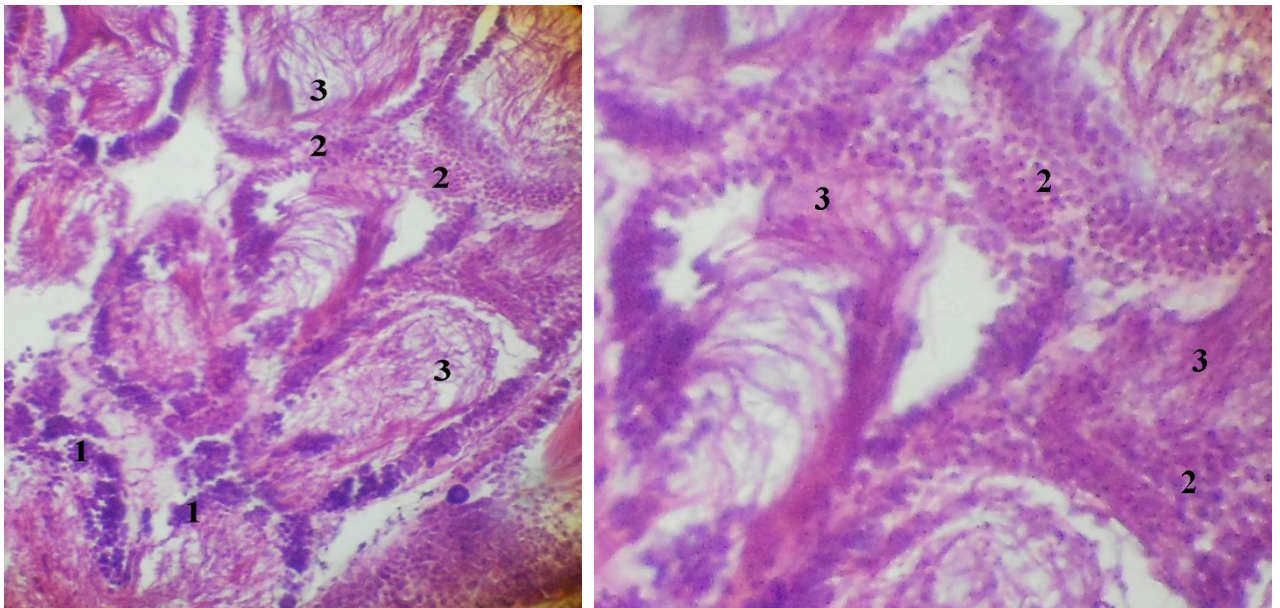


Рис. 8.2.3. Гістологічна будова чоловічих статевих клітин молюсків *M. daudebartii* (Дніпро, Херсон) на різних стадіях зрілості (120 × 180; гематоксилін-еозин): 1 – сперматоцити; 2 – сперматиди; 3 – сперматозоїди.

Таблиця 8.2.3

**Терміни перебігу сперматогенезу у молюсків родини Melanopsidae з річок різних природно географічних зон України**

<i>Стадії сперматогенезу</i>	<b>Поліська зона</b>	<b>Степова зона</b>
	Термін перебігу	Термін перебігу
Сперматоцити	I декада травня – III декада травня	II-III декади квітня – II декади травня
Сперматиди	остання декада травня – II декади червня	II декада травня – початок I декади червня
Сперматозоїди	кінець червня - липень	I-II декади червня – до середини липня
Зрілі статеві клітини	II декада серпня – початок II декади вересня	кінець липня – кінець III декади серпня
Період спокою	кінець вересня, початок жовтня - травень	жовтень - III декада квітня

## ВИСНОВКИ

Дисертацію присвячено встановленню видової структури родини Melanopsidae України; сучасного і прогнозованого на віддалене майбутнє поширення видів; з'ясуванню особливостей їх аутокології, 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 *Esperiana 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 моллюсків 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 (pH): 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 ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Аксенов С. И. Вода и ее роль в регуляции биологических процессов / С. И. Аксенов. – М.: Наука, 1990. – 117 с.
2. Алимов А. Ф. Элементы теории функционирования экосистем / А. Ф. Алимов. – СПб.: ЗИН РАН, 2000. – 147 с.
3. Аллозимная и конхиологическая изменчивость перловиц рода *Unio* (*Bivalvia*, *Unionidae*) в Украине / С. В. Межжерин, Л. А. Васильева, Е. И. Жалай [и др.] // Вестн. зоологии – 2011. – Т. 42, вып. 4. – С. 307–319.
4. Аналіз структури популяцій / [Шебанін В. С. , Мельник С. І., Крамаренко С. І., Ганганов С. С.]. – Миколаїв: МДАУ, 2008. – 239 с.
5. Анистратенко В. В. Класс Панцирные, или Хитоны, класс Брюхоногие – *Cyclobranchia*, *Scutibranchia* и *Pectinibranchia* / В. В. Анистратенко, О. Ю. Анистратенко. – К.: Велес, 2001. – 240 с.
6. Березкина Г. В. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков / Г. В. Березкина, Я. И. Старобогатов // Тр. зоол. ин-та АН СССР, 1988. – Т. 174.- 306 с.
7. Богачев В. В. Материалы к истории пресноводной фауны Евразии / В. В. Богачев. – К.: Изд-во Академии Наук УРСР, 1964. – 376 с.
8. Боровиков В. П. STATISTICA® - Статистический анализ и обработка данных в среде WINDOWS® - / В. П. Боровиков, И. П. Боровиков – М.: Информационно-издательский дом «Филинь», 1997. – 608 с.
9. Боровиков В. П. Популярное введение в программу STATISTICA / Боровиков В. П. – М.: КомпьютерПресс, 1998. – 267 с.
10. Вода питна. Гігієнічні вимоги до якості води централізованого господарсько-питного водопостачання: ДержСанПін. – К.: МОЗ України, 1997. – 7 с.
11. Гарбар О. В. Алозимна та морфологічна мінливість видів роду *Fagotia Bourguignat*, 1884 (*Gastropoda*, *Pectinibranchia*, *Melanopsidae*) / О. В.

Гарбар, Н. М. Стельмащук, Д. А. Гарбар // Наукові записки Тернопільського педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: біологія. Спеціальний випуск: «Молюски: Результати, проблеми і перспективи». – 2012. - № 2 (51). – С. 66–70.

12. Гончар О. М. Гідрохімічний режим та оцінка якості води річки Дністер (Подільська частина) / О. М. Гончар // Науковий збірник «Гідрологія, гідрохімія і гідроекологія». – К.: ВГЛ «Обрії», 2007. – Т. 12. – С. 164–172.
13. Горальський Л. П. Основи гістологічної техніки і морфо функціональні методи досліджень у нормі та при патології. Навчальний посібник / Л. П. Горальський, В. Т. Хомич, О. І. Кононський. – Житомир: «Полісся», 2005. – 288 с.
14. Градовский В. М. Особенности распространения некоторых пресноводных гребнежаберных моллюсков (Pectinibranchia) Украины / В. М. Градовский // Вестник зоологии. – 2001. – №6. – С. 85–89.
15. Градовский В. М. Распространение и некоторые особенности экологии моллюсков семейства Melanopsidae и Lithoglyphidae (Gastropoda, Pectinibranchia) в водотоках Правобережной Украины / В. М. Градовский // Вестник зоологии, 1998. – Т. 32. – № 4. – С. 67–75.
16. Градовський В. М. The role of Melanopsidae (Mollusca: Gastropoda: Pectinibranchia) in the European epidemiological situation / В. М. Градовський, А. П. Стадниченко // Abstracts World Congress of Malacology, 1998. – P. 128.
17. Градовський В. М. Таблиці для визначення молюсків родин Lithoglyphidae, Melanopsidae, Bithyniidae / В. М. Градовський // Вісн. Житомир. держ. ун-ту імені Івана Франка, 2002. - № 10. – С. 30–32.
18. Градовський В.М. Молюски родин Melanopsidae, Lithoglyphidae, Bithynidae (Gastropoda: Pectinibranchia) Правобережної України (фауна, поширення, екологія): автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд.

- біол. наук: спец. 03.00.08 „Зоологія” / В.М. Градовський. – Житомир, 2000. – 20 с.
19. Гураль Р. Видовий склад прісноводних черевоногих молюсків басейну верхів'я Дністра / Р. Гураль // Вісник Львів. Ун-ту. – Серія біологічна. – 2003. – Вип. 33. – С. 104–109.
  20. Делямуре С. Л. Природа Крыма. Рыбы пресных водоемов / С. Л. Делямуре. – Из-во Крым, Симферополь, 1966. – С. 3–66.
  21. Джуртубаев М. Моллюски бентоса Дунайской протоки Большая Репида / М. Джуртубаев, Ю. Джуртубаев, И. Радионов // Вісник ОНУ. – 2010. – Том 15, випуск 6. – С. 67–73.
  22. Жадин В. И. Методы гидробиологического исследования / В. И. Жадин. – М.: Высш. шк., 1960. – 189 с.
  23. Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР / В. И. Жадин. – М.–Л. : Изд-во АН СССР, 1952. – 376 с.
  24. Журавель П. А. Пресноводные моллюски юго-востока Украины / П. А. Журавель // Растительный и животный мир юго-востока Украины. – Днепропетровск: Из-во Днепропетр. ун-та, 1953. – Ч. 2. – С. 3–10.
  25. Журавель П. А. К экологии моллюсков рода *Fagotia* из термального водоема ГРЭС в зоне Днепровского водохранилища / П. А. Журавель // сб. Вопросы рыбохозяйственного освоения и санитарно – биологического режима водоемов Украины – 1970. – С. 74–75.
  26. Забокрицька М. Р. Характеристика антропогенного навантаження в басейні р. Західний Буг / М. Р. Забокрицька, В. І. Осадчий // Гідрологія, гідрохімія і гідро екологія – 2003. – Т. 5. – С. 218–225.
  27. Здун В. І. Личинки трематоди в молюсках родини *Melanopsidae* нижньої течії Дністра / В. І. Здун // Наук. зап. природнич. Музею Ін-ту агробіол. АН УРСР – 1952. – Т. 2. – С. 93–113.
  28. Здун В. І. Личинки трематоди в прісноводних молюсках України / В. І. Здун. – К.: Вид-во АН УРСР, 1961. – 141 с.



29. Здун В. И. Моллюски рода *Fagotia* в притоках р. Припяти / В. И. Здун // Биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира Белоруссии. – Минск, 1976. – С. 17.
30. Зміни видового складу і чисельності водних і наземних популяцій тварин при дії антропогенних факторів в сучасних екологічних умовах / А. М. Гарлінська, Л. А. Васільєва, Р. П. Власенко, Н. М. Стельмашук та ін. // "Prospects of the science - 2014": materials of the X International scientific and practical conference. Biological Science. – 2014. Vol. 7. – P. 45–48.
31. Зоологічний музей Житомирського державного університету імені Івана Франка / А. М. Гарлінська (Лейченко), Ю. В. Тарасова, Т. Л. Скок, Н. М. Стельмашук та ін. // Сучасні аспекти природничої музеології: Матеріали II міжнародної наук.-практ. конф. – Київ, 2012. - №. 2. – С. 26–27.
32. Иванов А. В. Большой практикум по зоологии беспозвоночных / А. В. Иванов, Ю. И. Полянский, А. С. Мончадский. – М.: Гос. Изд-во «Советская Наука», 1946. – Т. 2. – 631 с.
33. Иззатуллаев З. И. Род *Melanopsis* (Gastropoda: Pectinibranchia) и его представители, обитающие в водоемах СССР / З. И. Иззатуллаев, Я. И. Старобогатов // Зоол. журн. – 1984. – Т. 63, вып. 10. – С. 1471–1483.
34. Изменения пресноводной малакофауны Украины под влиянием антропогенных факторов / Ю. В. Тарасова, А. Н. Лейченко, Т. Л. Скок, Н. М. Стельмашук // Биология – наука XXI века: сб. тез. 14-ой Пущинской междунар. shk.-конф. молодых ученых. – Пущино, 2010. Т. 2. – С. 82–83.
35. Іванчик Г. С. Вплив антропічних факторів на якісну і кількісну зміну зообентосу верхньої течії рік Серет, Прут і Дністер / Г. С. Іванчик // тези міжвуз. конф., присвяч.. 25-річчю воз'єд. Північної Буковини з УРСР. – Чернівці, 1965. – С. 217–219.
36. Каплин В. Т. Превращение органических соединений в водоемах / В. Т. Каплин // Гидрохимические материалы – 1967. – Т. 65. – С. 207–225.

37. Клименко В. Г. Гідрологія України: Навчальний посібник для студентів-географів / В. Г. Клименко. – Харків: ХНУ імені В. Н. Каразіна, 2010. – 124 с.
38. Кожова О. М. Введение в гидробиологию / О. М. Кожова. – Красноярск: Изд-во ун-та, 1987. – 244 с.
39. Константинов А. С. Общая гидробиология / А. С. Константинов. – 4 е изд. – М.: Высш. шк., 1986. – 472 с.
40. Крамаренко С. С. Математичні методи в екології. Навчальний посібник / С. С. Крамаренко. – Миколаїв, 2003. – 232 с.
41. Кур'янова С. О. Аналіз екологічного стану вод української частини річки Дунай / С. О. Кур'янова, К. К. Боровська // Вісник Одес. держ. екол. ун-ту. – 2011. – вип. 11. – С. 40–45.
42. Кучерявий В. П. Екологія / В. П. Кучерявий. – Львів: Світ, 2000. – 500 с.
43. Лакин Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1973 – 343 с.
44. Ламперт К. Жизнь пресных вод / К. Ламперт. – СПб.: изд-во Ф. Давриена, 1900. – 500 с.
45. Ліндгольм В. А. До виучування малакофавни нижньої течії р. Дніпра / В. А. Ліндгольм // Зб. праць Дніп. біол. Станції – 1929. – Т. 11, Вип. 3. – С. 113–143.
46. Макарова (Стельмашук) Н. М. Деякі аспекти біології та демекології молюсків роду *Fagotia* (Gastropoda, Pectinibranchia, Melanopsidae) України / Н. М. Макарова (Стельмашук) // Вісник Львів ун-ту. – 2016. – Сер. біол. – Вип. 72. – С. 140–148.
47. Макарова Н. М. *Microcolpia daudebartii acicularis* (Ferussac, 1823) фауни України і її систематичний статус / Н. М. Макарова // Збірник наукових праць VIII Всеукраїнської науково-практичної конференції з міжнародною участю «Біологічні дослідження - 2017», 14–16 березня 2017. – Житомир – 2017 П. П. Рута. – С. 88–90.
48. Макарова Н. М. Динаміка популяцій *Fagotia acicularis* і *Fagotia esperi* із водойм України / Макарова Н. М. // «Біологічні дослідження – 2016»:

- матеріали VIII Всеукраїнської наук.-практ. конф., (Житомир, 10–11 бер. 2016 р.). – Житомир: ПП «Рута», 2016. – С. 174–175.
49. Макарова Н. М. Поширення і деякі особливості екології моллюсків роду *Fagotia* (Gastropoda, Pectinibranchia, Melanopsidae) у водоймах України / Н. М. Макарова // Гидробиол. журн. – 2015. – том 51, № 5. – С. – 67–74.
  50. Макарова Н. М. Родина Melanopsidae (Mollusca, Gastropoda, Pectinibranchia) України: видова структура і сучасний ареал / Н. М. Макарова // Наук. Вісник Ужгород. ун-ту. – 2016. – Сер. біол. – 40. С. 70–73.
  51. Межжерин С. В. Репродуктивная изоляция двух викарных форм перловицы овальной *Unio crassus* Philipsson, 1788 (Bivalvia, Unionidae) с низким уровнем генетической дифференциации / С. В. Межжерин, Л. Н. Янович, Е. И. Жалай и др. // Доповіді національної академії наук України – 2013. – 2. С. – 138–142.
  52. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / О. М. Арсан, О. Я. Давидов, Т. М. Дяченко. – К.: Логос, 2006. – 408 с.
  53. Методика екологічної оцінки якості поверхневих вод за відповідними категоріями / Романенко В. Д, Жукинський В. М., Оксіюк О. Г. та ін.. – К.: Символ–Т, 1998. – 28 с.
  54. Методичний посібник з визначення якості води / В. І. Щербак, Е. О. Аристархова, Г. Є. Бойко, Ю. Л. Гучок та ін. – К. – 2002, - 51 с.
  55. Миничев Ю. С. Подклассы Брюхоногих моллюсков и их филогенетические отношения / Ю. С. Миничев, Я. И. Старобогатов // Зоол. журн. – 1979. Т. LVIII, вып. 3. – С. 293–304.
  56. Миронов С. С. Новые виды моллюсков в морских и континентальных водах Крыма / С. С. Миронов, Н. В. Шадрин, В. А. Гринцов // Экол. моря. – 2002. – Т.63, №6. – С. 500–508.
  57. Моллюски придунайського озера Котлабух / М. М. Джуртубаев, Ю. М. Джуртубаев, И. И. Радионов, М. А. Заморова // ZOOCENOSIS – 2009. Биоразнообразие и роль животных в экосистемах: материалы V

- Международной научной конференции (ДНУ, 12–16.10.2009 р.). – Днепропетровск: Лира, 2009. – С. 188–190.
58. Нетрусов А. И. Экология микроорганизмов / под. ред.. А.И. Нетрусова / А. И. Нетрусов, Е. А. Бонг – Осмоловская, В. М. Горленко. – М.: Изд. центр «Академия», 2004. – 272 с.
59. Никаноров А. М. Гидрохимия / А. М. Никаноров. – Л.: Гидрометеиздат, 1989. – 352 с.
60. Новицький О. Ю. Молюски Вінницької та Кам'янець-Подільської областей / О. Ю. Новицький // Зб. праць зоол. муз. АН УРСР. – 1938. – № 21-22. – С. 139–152.
61. Першко І. Комплексний аналіз конхіологічних ознак черепашок особин родів *Fagotia* і *Microcolpia* (Pectinibranchia, Melanopsidae) / І. Першко // Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна, 2003. – Вип. 33. – С. 91–98.
62. Першко І. О. *Fagotia danubialis* та *Microcolpia canaliculata* в р. Случ (особливості поширення та екології) / І. О. Першко, Ю. Бондарчук // Матеріали II міжнародної науково-практичної конференції «Динаміка наукових досліджень «2003», 2003. – С. 44.
63. Першко І. О. Значення конхіологічних ознак в систематиці родів *Fagotia* і *Microcolpia* (Pectinibranchia, Melanopsidae) / І. О. Першко // Матеріали Міжнародної науково-практичної конференції «Наука і освіта 2003», 2003. – Т. 3. – С. 14.
64. Першко І. О. Конхіологічні та каріологічні особливості *Microcolpia* (*Potamoctebiana*) *canaliculata* Bourguignat, 1884 (Mollusca: Pectinibranchia, Melanopsidae) / І. О. Першко // Вісник ДАУ, 2004. – № 1. – С. 277–281.
65. Першко І. О. Перше знаходження *Fagotia danubialis* (Mollusca: Pectinibranchia, Melanopsidae) в Случі / І. О. Першко, Ю. М. Бондарчук // Вісн. Житомир. пед. ун-ту, 2002. - № 10. – С. 100–101.
66. Першко І. О. Систематична структура родин *Vithyniidae*, *Lithoglyphidae*, *Melanopsidae* (Mollusca, Gastropoda, Pectinibranchia) за результатами конхіологічних, анатомічних та каріологічних досліджень: автореф.

- дис...канд. біол. Наук: 03.00.08 / Першко І О; М-во освіти і науки України. – К., 2006. – 20 с.
67. Пирс Э. Гистохимия теоретическая и прикладная / Э. Пирс.- М.: Изд-во иностран. лит-ры, 1962. – 962 с.
68. Плигин Ю. В. Новые данные о расширении ареалов беспозвоночных солоноватоводного комплекса в водохранилищах Днепра / Ю. В. Плигин, С. Ф. Матчинская // Гидробиол. журн. – 2001. – Т. 37, № 6. – С. 36–39.
69. Полищук В. В. Моллюски Дуная, его заливов и взморья в пределах СССР / В. В. Полищук // Моллюски. Вопросы теоретической и прикладной малакологии. – М.–Л., 1965. – Сб. 2. – С. 85–86.
70. Поліщук В. В. Гідрофауна пониззя Дунаю в межах України / В. В. Поліщук. – К.: Наук. думка, 1974. – 420 с.
71. Похиленко А. П. Сезонна динаміка груп макрозообентосу проливу Комсомольський (м. Дніпропетровськ) / А. П. Похиленко, А. І. Дворецький // ZOOCENOSIS – 2009. Біорізноманіття і роль тварин в екосистемах: матеріали V Міжнародної наукової конференції (ДНУ, 12–16.10.2009 р.). – Дніпропетровськ: Ліра, 2009. – С. 192–193.
72. Пресноводная малакофауна Украины в условиях глобального потепления климата Земли / Стадниченко А. П., Гирич В. К., Иваненко Л. Д., Лейченко А. Н., Скок Т. Л., Мокрицкая А. М., Сиваева К. В., Стельмашук Н. Н., Тарасова Ю. В. // Проблемы экологии: чтение памяти проф. М. М. Кожова : тезисы докл. междунар. науч. конф. и междунар. шк. для мол. ученых. – Иркутск, изд-во Иркутского гос. ун-та, 2010. – С. 107.
73. Прокопов Г. А. Пресноводная фауна р. Черной / Г. А. Прокопов // Вопросы развития Крыма. Проблемы экологии Крыма. Инвентаризация Крымской области : науч. – практ. дискус. аналит. сб. – Симферополь: Таврия-Плюс, 2003. – Вып. 15. – 328 с.

74. Пузанов И. И. По несхоженному Крыму / И. И. Пузанов. – М.: Государственное Изд-во географической лит-ры, 1960. – С. 3–285.
75. Путь А. Л. До пізнання фауни прісноводних молюсків Української РСР / А. Л. Путь // Праці Ін-ту зоології АН УРСР – 1957. – Т. 14. – С. 95–111.
76. Путь А. Л. Пресноводные моллюски УССР: автореф дис. ... канд. биол. Наук 03.00.08 / Путь А. Л. – Л., 1956. – 20 с.
77. Рауп Д. Основы палеонтологии / Д. Рауп, С. Стенли. – М.: Мир, 1974. – 390 с.
78. Романенко В. Д. Основы гидроэкологии / В. Д. Романенко. – К.: Генеза, 2004. – 664 с.
79. Роскин Г. И. Микроскопическая техника / Г. И. Роскин, Л. Б. Левинсон. – М.: Советск. наука, 1957. – 467 с.
80. Санитарные правила и нормы охраны поверхностных вод от загрязнения: СанПин № 4630-88. – М.: Минздрав СССР, 1988. – 69 с.
81. Сверлова Н. Зоогеографічний склад сучасної фауни червоногих молюсків (Gastropoda) Західної частини Подільської височини / Н. Сверлова, Р. Гураль // Вісник Львів. ун-ту. Серія географічна. – 2004. – Вип. 30. – С. 288–293.
82. Северо-Западная часть Черного моря: биология и экология / под ред. К. А. Виноградова. – К.: Наукова думка, 2006. – 211 с.
83. Скок Т. Л. Екологічна характеристика р. Тясмин (Сміла Черкаської обл.) за 2011 рік / Т. Л. Скок, Н. М. Стельмашук // Матеріали восьмої міжнародної науково-практичної інтернет-конференції «Україна наукова». – Київ : «ТК Меганом», 2011. – С. 26–28.
84. Сніжко С. І. Оцінка та прогнозування якості природних вод: Підручник / С. І. Сніжко. – К.: Ніка Центр, 2001. – 264 с.
85. Сон М. О. Моллюски вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья / М. О. Сон. – Одесса: Друк, 2007. – 132 с.
86. Стадниченко А. П. Збереження та відновлення видів молюсків України для екологічно збалансованого розвитку її прісноводної фауни –

- важливе завдання сучасної зоології / А. П. Стадниченко, Т. Л. Скок, Н. М. Стельмашук // Науковий вісник Волинського національного університету імені Лесі Українки – 2011. – № 9. – С. 76–81.
87. Стадниченко А. П. К распространению и экологии видов рода *Fagotia* (Gastropoda, Pectinibranchia, Melanopsidae) на Украине / А. П. Стадниченко // Деп в УкрНИИНТИ. – 1987. – № 154, Ук87. – 12 с.
88. Стадниченко А. П. Вплив антропогенної трансформації навколишнього середовища на стан прісноводної малакофауни України / А. П. Стадниченко, А. М. Богачова, Ю. В. Шубрат // Вісник ДАУ. – 2008. – № 1. – С. 139–146.
89. Стадниченко А. П. Гистологическое и гистохимическое изучение строения гепатопанкреаса моллюсков рода *Fagotia* (Pectinibranchia, Melanopsidae) / А. П. Стадниченко // Деп. в УкрНИИНТИ. – 08.01.1988. – № 155, Ук1988. – 12 с.
90. Стадниченко А. П. До видової структури родини чорнушкових (Mollusca, Gastropoda, Pectinibranchia, Melanopsidae) України / А. П. Стадниченко, Н. М. Макарова // Materials of the XII International scientific and practical conference, "Areas of scientific thought", 2015/2016. – Volume 14. С. 25–26.
91. Стадниченко А. П. Збереження та відновлення видів молюсків України для екологічно збалансованого розвитку її прісноводної фауни – важливе завдання сучасної зоології / А. П. Стадниченко, Н. М. Стельмашук, Т. Л. Скок // Наук. вісн. Волин. націон. ун-ту імені Лесі Українки. Біол. науки. – 2011. – Вип. 9. – С. 76–81.
92. Стадниченко А. П. Молюски родини Melanopsidae (Gastropoda, Pectinibranchia) України: гістологія і гістохімія сполучної тканини і залозистого епітелія гепатопанкреаса / А. П. Стадниченко, Н. М. Стельмашук // Вісн. Львів. ун-ту. Серія біологічна. – 2010. – Вип. 54. – С. 222–230.

93. Старобогатова Я. И. Новый простой метод приготовления препаратов радулы моллюсков / Я. И. Старобогатов, Т. Я. Ситникова // Труды Зоологического ин-та АН СССР – 1985. – Т. 135. – С. 20–21.
94. Старобогатов Я. И. Общие закономерности возникновения и развития озер. История озер СРСР / Я. И. Старобогатов, М. В. Толстикова. – Л.: Наука, 1986. – С. 156–165.
95. Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов / Я. И. Старобогатов. – Л.: Наука, 1970. – 371 с.
96. Старобогатов Я. И. Роды *Fagotia* и *Microcolpia* (Gastropoda, Pectinibranchia, Melanopsidae) и их представители в современной фауне / Я. И. Старобогатов, Т. Л. Алексенко, О. В. Левина // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1992. – № 97, вып. 3. С. – 57–72.
97. Стельмашук Н. М. *Fagotia acicularis* (Gastropoda, Pectinibranchia, Melanopsidae) України: розмноження і розвиток / Н. М. Стельмашук, А. П. Стадниченко, З. И. Иззатуллаев // Наук. зап. Терноп. націон. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. біол. – 2012. – Вип. 2(51). – С. 267–271.
98. Стельмашук Н. М. Служанські популяції прісноводних молюсків родини Melanopsidae (Mollusca: Gastropoda: Pectinibranchia) / Н. М. Стельмашук // Інноваційний потенціал української науки – ХХІ сторіччя: збірник доповідей учасників дванадцятої Всеукраїнської науково-практичної конференції (Запоріжжя 28 травня – 6 червня 2011 року). – Запоріжжя: ПГА, 2011. – С. 56–58.
99. Стельмашук Н. М. Анатомія статевої системи *Fagotia acicularis* (Mollusca: Pectinibranchia: Melanopsidae) / Н. М. Стельмашук // Молодь і поступ біології: збірник тез VI міжнародної наукової конференції студентів та аспірантів (Львів, 21-24 вересня 2010 року). – Львів, 2010. – С. 133–134.
100. Стельмашук Н. М. Вплив якості води пониззя Дунаю на популяції молюсків родини Melanopsidae (Mollusca: Gastropoda: Pectinibranchia) /



- Н. М. Стельмашук // Наукові дослідження – теорія та експеримент 2012: матеріали дев'ятої міжнародної наук.-практ. конф., (Полтава, 29–31 трав. 2013 р.), Полтава, 2013. – С. 99–101.
101. Стельмашук Н. М. Овогенез *Fagotia acicularis* (Mollusca: Pectinibranchia: Melanopsidae) в умовах Українського Полісся / Н. М. Стельмашук // Ключові въпроси в съвременной наука – 2012: матеріали за VIII международна научна практична конференция (София, 17-25 април 2012 года). – София: «Бял ГРАД-БГ», 2012. – С. 42–43.
102. Стельмашук Н. М. Оцінка якості води пониззя Дніпра та його притоки Інгульця / Н. М. Стельмашук, Т. Л. Скок // Збірник доповідей учасників п'ятнадцятої Всеукраїнської науково-практичної конференції «Інноваційний потенціал української науки – XXI сторіччя». – Запоріжжя: вид-во Південноукраїнського гуманітарного альянсу, 2012. – С. 45–47.
103. Стельмашук Н. М. Оцінка якості води пониззя Дністра / Н. М. Стельмашук // «Інноваційний потенціал української науки – XXI сторіччя»: збірник доповідей учасників вісімнадцятої Всеукраїнської наук.-практ. конф., (Запоріжжя, 2013 р.). – Запоріжжя: вид-во Південноукраїнського гуманітарного альянсу, 2013. – С. 26–29.
104. Стельмашук Н. М. Сперматогенез *Fagotia acicularis* (Mollusca: Pectinibranchia: Melanopsidae) в умовах Волинського Полісся / Н. М. Стельмашук // Наукові дослідження – теорія та експеримент 2012: матеріали восьмої міжнародної науково-практичної конференції (Полтава, 28-30 травня 2012 року). – Полтава, 2012. – С. 46–48.
105. Стельмашук Н. М. Чорнушкові України / Н. М. Стельмашук // Теоретичні та практичні аспекти оології в сучасній зоології: мат. IV між нар. наук.-практ. конф. – Київ: Фітосоціоцентр, 2011. – С. 70–73.
106. Стельмашук Н. М. Що ми знаємо наразі про чорнушок (Mollusca, Pectinibranchia, Melanopsidae) України / Н. М. Стельмашук, А. П.

- Стадниченко // Вісн. Львів. ун-ту. Серія біол. – 2011. – Вип. 57. – С. 12–23.
107. Стельмашук Н. Н. Состояние фауны семейства Melanopsidae (Mollusca: Gastropoda: Pectinibranchia) Украины на современном этапе / Н. Н. Стельмашук // Развитие научных исследований 2011: материалы седьмой международной научно-практической конференции (Полтава, 28-30 листопада 2011 року). – Полтава, 2011. – С. 68–69.
108. Стельмашук Н. Особенности поширення та екології *Fagotia esperi* і *Fagotia acicularis* (Mollusca:Pectinibranchia: Melanopsidae) на теренах України / Н. Стельмашук // Молодь і поступ біології: збірник тез VII міжнародної наукової конференції студентів та аспірантів (Львів, 5-8 квітня 2011 року). – Львів, 2011. – С. 223.
109. Стельмашук Н.М. Акваріумне утримання прісноводних молюсків роду *Fagotia* (Gastropoda: Pectinibranchia: Melanopsidae) / Н. М. Стельмашук// Молода наука Волині: пріоритети та перспективи досліджень: матеріали V Міжнародної науково-практичної конференції студентів і аспірантів (Луцьк, 10–11 травня 2011 року) – Луцьк, 2011. –С. 231–232.
110. Стельмашук Н.М. Особенности екології прісноводних молюсків родини Melanopsidae (Mollusca: Gastropoda: Pectinibranchia) фауни України / Н.М. Стельмашук // інноваційний потенціал української науки – XXI сторіччя. X всеукр. наук-практ. конф.: збірник допов. – Запоріжжя: ПГА, 2011 – С. 75–77. (б)
111. Стельмашук Н.М. Особенности поширення та екології молюсків роду *Fagotia* (Gastropoda: Pectinibranchia: Melanopsidae) України / Н. М. Стельмашук // Біологічні дослідження 2011. II наук-практ. конф.: матеріали допов. – Житомир: ЖДУ ім. І. Франка, 2011 – С. 55–56. (а)
112. Ташке К. Введение в количественную цито-гистологическую морфологию / К. Ташке. – Бухарест: изд-во АН СССР, 1980. – 191 с.

113. Титар В. М. Аналіз ареалів у видів: підхід, заснований на моделюванні екологічної ніші / В. М. Титар // Вестн. зоол. – 2011. – Окр. вип. № 25. – 96 с.
114. Титар В. М. Моделирование ареалов и очагов иксодовых клещей в условиях глобальных изменений климата / В. М. Титар // «Достижения и перспективы развития современной паразитологии»: науч.-практ. конф. – Витебск : ВГМУ, 2006. – С. 356–360.
115. Трохимець В. М. Методика комплексних моніторингових досліджень гідробіонтів у водоймах різного типу / В. М. Трохимець // Рибогосподарська думка України – 2011. – № 1. – С. 16–23.
116. Фауна антропогенно трансформированных ландшафтов Украинского Полесья / Т. В. Ермошина, Л. А. Васильева, А. П. Выскушенко и др. // «Биоразнообразие и устойчивость живых систем»: материалы XIII Международной науч.-практ. экол. конф., (Белгород, 6–11 окт. 2014 г.). – Белгород, 2014. – С. 131–132.
117. Хижняк М. І. Методологія вивчення угруповань водяних організмів / М. І. Хижняк, Євтушенко М. Ю – К.: Вид-во Український фіто соціологічний центр, 2014.- 269 с.: іл.
118. Хлебович В. В. Акклимация животных организмов / В. В. Хлебович. – Л.: Наука:Ленингр. отд-ние, 1981. – 136 с.: ил.; 21 см.
119. Цалолихин С. Я. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий / С.Я. Цалолихин – Спб.: Наука, 2004. – 528 с.
120. Черногоренко М. И. Личинки трематод в моллюсках Днепра и его водохранилищ / М. И. Черногоренко. – К.: Наук. думка, 1983. – 210 с.
121. Черногоренко М. И. Эколого-паразитологическая характеристика моллюсков Килийской дельты Дуная / М. И. Черногоренко // Вестн. зоологии – 1967. – С. 71–76.
122. Чернявская А. П. Химический состав воды Дуная / А. П. Чернявская, А. И. Денисова, И. И. Бабич // Водные ресурсы – 1993. – Т. 20, № 4. – С. 440–446.

123. Шидловський І. В. Історія музейної справи та зоологічних музеїв університетів України / за ред. Й. В. Царика / Ігор Шидловський. – Львів: ЛНУ імені Івана Франка, 2012. – 112 с. – (Серія «Біологічні студії»).
124. A molecular phylogeography approach to biological invasions of the New World by parthenogenetic Thiarid snails / B. Facon, J – P. Pointier, M. Claubrecht, C. Poux, P. Jarne, P. David // *Molecular Ecology* – 2003. – 12. – С. 3027–3039.
125. A statistical explanation of MaxEnt for ecologist / J. Elith, S. J. Phyllips, T. Hastie et al. // *Diversity and Distribution* – 2011. – 17 (1) – P. 43–57.
126. Ankel W. E. Beobachtungen über Eiablage und Entwicklung von *Fagotia esperi* (Férussac) / W. E. Ankel // *Archiv für Molluskenkunde* – 1928. – 60. – P. 251–256.
127. Bąkowski J. Mieczaki / J. Bąkowski – Lwow: Muz. im. Dzieduszyckich we Lwowe, 1891. – 264 s.
128. Bandel K. The Late Cretaceous gastropod fauna from Ajka (Bakony Mountains, Hungary): a revision / Klaus Bandel, Frank Riedel // *Ann. Naturhist. Mus (Wien, December)*. – 1994. – 96A. – С. 20–21.
129. Belke G. Quelques mots sur le climat et la faune de Kamienie-Podolski / G. Belke // *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou* – 1853. – T. 26, № 2. S. 410–437.
130. Beran L. Aquatic Molluscan fauna (Mollusca) of the Korana river (Croatia) / L. Beran // *Nat. Croat.* – 2013. – Vol. 22, No 2. – P. 223–234.
131. Bilgin F. H. Studies on the functional anatomy of *Melanopsis praemorsa* (L.) and *Zemelanopsis trifasciata* (Gray) / F. H. Bilgin // *Proc. Malacol. Soc.* – 1973. – 41. P. 379–393.
132. Blank I. Using ecological niche modeling to predict the distributions of two endangered amphibian species in aquatic breeding sites / I. Blank, L. Blaustein // *Hydrobiologia* – 2012. – 685 (1). – P. 121–134.

133. Bonham-Garter G. Geographic information systems for geoscientists. Modelling with Gis / G. Bonham-Garter // Computer method in Geosciences – 1994. – 13.
134. Bourguignat J. R. Historie des Melaniens du Systeme Europeen / J. R. Bourguignat // Ann. Malac. – 1884. – 2. – S. 168.
135. Busby J. R. Bioclim – a bioclimatic analysis and prediction system / J. R. Busby, C. R. Margules, M. P. Austin // Nature Conservation: Cost Effective Biological Surveys and data Analysis – 1991. – P. 64–68.
136. Čejka T. Vodné mäkkýše (Mollusca) Podunajska / T. Čejka, M. Ševčíková // Folia faunistica Slovaca – 1999. – 4. – S. 27–32.
137. Cioboiu O. Gastropoda in the Danube – Carpathian hydrographic space: possible impact of climate change / Olivia Cioboiu // 38<sup>th</sup> IAD Conference (Dresden, Germany, June 2010). – Dresden, 2010. – 1–6.
138. Clecom-Liste Österreich (Austria) [Electronic resource]. – 2011. – Access mode: <http://www.weichtiere.at/clecom/> December–2011/(last access: 12. 05. 2017). – Title from the screen.
139. Clessin S. Die Mollusken – Fauna Oesterreich, Ungarns und der Schweiz / S. Clessin // Bauer und Raspe. - Nürnberg, 1887. – 320s.
140. CliMond: Global high resolution historical and future scenario climate surfaces for bioclimatic modeling / D. J. Criticis, B. I. Webber, A. Leriche et al // Methods in Ecology and Evolution – 2012. – 3 (1). – P. 53–64.
141. Cole L. C. The Population Consequences of Life History Phenomena / L. C. Cole // The Quarterly Review of Biology – 1954. – Vol. 29, No 2. – P. 103–137.
142. Csányi B. The macrozoobenthon community of the Danube between Rajka and Budapest / B. Csányi // Miscnea zool. hung. – 1994. – 9. – P. 105–116.
143. Dimitrov V. Chaemotaxy of the cercariae of *Parorchis acanthus* (Nicoll, 1906) (Trematoda: Philophthalmidae) on materials collected in the USA / V. Dimitrov, T. Huspeni, I. Kanev // Exper. Pathology and Parasitology – 2001. – 4/5. – P. 7–12.

144. Eichwald E. Naturhistorische Skizze von Lithauen, Volhynien und Podolien in geognostisch-mineralogischer, botanischer und zoologischer Hinsicht / E. Eichwald – Wilna: A. Zawadzki, 1830. – 256 s.
145. Fauna Europaea Project. Checklist of the land and freshwater Gastropoda of Hungary. Prepared by Ruid A Bank. [Electronic resource]. – 2011. – Access mode: <http://www.faunaeur.org/>./july 2011/ (last access: 16.03.16). Title from the screen.
146. Fehér Z. A scoring method for the assessment of rarity and conservation value of the Hungarian freshwater molluscs / Z. Fehér, G. Majoros, A. Varga // *Heldia*. – München, Oktober. 2004. – 6. – C. 1–14.
147. Férussac A. E. J. P. J. F. d'Audebard. Monographie des espèces vivantes et fossiles du genre mélanopside, *Melanopsis*, et observations géologiques à leur sujet / A. E. J. P. J. F. d'Audebard Férussac // *Mémoires de la Société d'Histoire Naturelle de Paris*, 1823. – Pl, VII-VIII. – 132–164.
148. Fischer W. Beiträge zur Kenntnis der rezenten und fossilen Melanopsidae II <sup>1)</sup> Über die Verbreitung und Entwicklung der Gattung *Esperiana* BOURGUIGNAT (Gastropoda: Prosobranchia: Melanopsidae) in Mitteleuropa / W. Fischer // *Nachrichtenblatt der Ersten Vorarlberger Malakologischen Gesellschaft*. – Rankweil, 1994. – P. 14–18.
149. Fischer W. Erstnachweis von *Corbicula fluminea* (O. F. Müller 1774) (Mollusca: Bivalvia: Corbiculidae) aus Österreich, sowie ein Nachweis von lebenden *Microcolpia daudebartii acicularis* (Férussac, 1823) (Mollusca: Gastropoda: Melanopsidae) aus Bad Deutsch-Altenburg (NÖ, Österreich) / W. Fischer, P. Schultz // *Club Conchylia Information* – 1999. – 31 (3/4). – S. 23–26.
150. Fischer W. Beiträge zur Kenntnis der Molluskenfauna Österreichs I *Microcolpia acicularis* (A. Férussac 1823) und *Theodoxus danubialis* (C. Pfeiffer 1828) in Ostösterreich / W. Fischer // *Club Conchylia Inf.* – 1992. – 24 (1). – S. 12–13.

151. Flow regime, temperature and biotic interactions drive differential declines of Trout species under climate change / S. J. Wenger, D. J. Isaak, C. H. Luce et al. // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* – 2011. - 108 (34). – 14175–14180.
152. Fretter V. *A British Prosobranch Molluscs* / V. Fretter, A. Graham. – London: Ray Society, 1962. – 640 p.
153. Fűkőh L. Adatok az egri édesvizi mészkő üledékek pleisztocén Mollusca – faunájához / L. Fűkőh // *Malakologiai Tájékoztató (Malacol. Newsl.)* – 2012. – 30. – P. 21–30.
154. Georgiev D. Freshwater snails (Mollusca: Gastropoda) of Bulgaria: an updated annotated checklist / D. Georgiev, Z. Hubena // *Folia Malacol.* – 2013. – 21 (4). – P. 237–263.
155. Glöer P. New Freshwater molluscs species found in the Romanian fauna / Peter Glöer, Ioan Sirbu // *Heldia* – 2005. – Vol. 6, part 5/6. – P. 229–238.
156. Grossu A. V. *Gastropoda Romaniae 1 (Prosobranchia si Opisthobranchia)* / A. V. Grossu. – Bucuresti, 1986. – 524 p.
157. Harris H. *Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics* / H. Harris, D. A. Hopkinson. – Amsterdam: North-Holland, 1976. – 257 p.
158. Harzhaeser M. Synopsis of the Late Miocene mollusk fauna of the classical sections Richardhof and Eickkogel in the Vienna Basin / Mathias Harzhauser, Herbert Binder // *Arch. Molluskenkunde* – 2004. – 133 (1/2). – C. 1–57.
159. Houbbrick R. S. Cerithioidean phylogeny / R. S. Houbbrick // *Malac. Rev.* – 1988. – Suppl. 4. – P. 88–128.
160. Jachno J. *Wiadomości faunicze* / J. Jachno // *Spraw. Komis. Fiziograph.* (Kraków). – 1870. – T. 4. – S. 37–40.
161. Kanev I. Redescription of *Philophthalmus lucipetus* (Rudolphi, 1819) (Trematoda: Philophthalmidae) with a discussion of its identity and characteristics / I. Kanev, P. Nollen, I. Vassilev // *Ann. Naturhist. Mus. Wien.* – 1993. – 94/95 B. – P. 11–34.

162. Karoly B. Area-analytical zoogeographic classification of the family Melanopsidae (Gastropoda: Prosobranchia) / B. Karoly // Nachrichtenblatt der Erstwn Vorarlberger Malakologischen Gesellschaft – 2004. – 12. – S. 30–36.
163. Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences / M. Kimura // J. Mol. Evol. – 1980. – 16. – P. 111–120.
164. Krol Z. Beitrag Zur Kenntniss der Mollusken-Fauna Galiziens / Z. Krol // Vehr. Zool. Bot Ges. – 1878. – Bd. 28. – S. 8–9.
165. Krynicky J. Conchilia tam terrestria, quam Fluviatilia et maribus adjacentibus Imperii Rossici indigena, quae pro mutia offereentur historiae naturalis cultiribus commutation / J. Krynicky // Bulletin de la Société Impériale des naturalists de Moscou – 1837. – (2). – S. 50–64.
166. Kumar S. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets / S. Kumar, G. Stecher, K. Tamura // Molecular Biology and Evolution – 2016. – 13. – P. 1870–1874.
167. Lisicky M. Mollusca Slovenska / M. Lisicky. – Bratislava: Vede vyd. Slov. akad. vied, 1991. – 350 s.
168. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance and Maximum Parsimony Methods / K. Tamura, D. Peterson, N. Peterson et al. // Mol. Biol. And Evol. – 2011. – 28. – P. 2731–2739.
169. Mezhzherin S. V. Genetic and morphological variability and differentiation of freshwater mussels (Bivalvia, Unionidae, Anodontinae) in Ukraine / S. V. Mezhzherin, L. M. Yanovich, E. I. Zhalay and all. // Vestnic zoologii – 2014. – 48(2). – C. – 99–110.
170. Molecular phylogenetic studies on Gastropoda based on six gene segments representing coding or non-coding and mitochondrial or nuclear DNA / D. J. Colgan, W. F. Ponder, E. Beacham et al. // Moll. Res. – 2003. – 23. – P. 123–148.



171. Morrison J. P. E. The Relationships of old and new world melanians / J. P. E. Morrison // Proceedings of the United States National Museum. – Washington, 1954. – Vol. 103. – No. 3325. – P. 358–359.
172. Nathan H. Ein interglacialer Schotter südlich Moosburg in Oberbayern mit *Fagotia acicularis* Ferussac (Melanopsenkies) / H. Nathan // Geologica Bavarica – 1953. – 19. – S. 315–334.
173. Nei M. Genetic distance between populations / M. Nei // Amer. Naturalist. – 1972. – 106. – P. 283–292.
174. Neubauer T. A. Paleobiogeography and historical biogeography of the non-marine caenogastropod family Melanopsidae / T. A. Neubauer // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology – 2016. – Vol. 444. – P. 124–143.
175. Peacock F. C. Serum proteinelectrophoresis in acrilamide gel patterns from normal human subjects / F. C. Peacock, S. L. Bunting, K. G. Queen // Science. – 1965. – Vol. 147. – P. 1451–1455.
176. Phylogeny and relationships of pleurotomariid gastropods (Mollusca: Gastropoda) and assessment based on partial 18S rDNA and cytochrome c oxidase I sequences / M. G. Harasewych, S. L. Adamkewicz, J. A. Blade et al. // Mol. Mar. Biol. Biotechnol. – 1997. – 6. – P. 1–20.
177. Population bottleneck triggering millennial-scale morphospace shifts in endemic thermal-spring melanopsids / I. A. Neubauer, M. Harzhauser, E. Georgopoulou, C. Wrożyna // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2014. – Vol. 414. – P. 116–128.
178. Posada D. Model selection and model averaging in phylogenetics: Advantages of akaike information criterion and Bayesian approaches over likelihood ratio tests / D. Posada, T. R. Buckley // Syst. Biol. – 2004. – 53. – P. 793–808.
179. Reischütz P. L. Zur Verbreitung von *Fagotia acicularis* in Österreich / P. L. Reischütz, F. J. Stojaspal // Mitt. dtsh. malak. Ges. – 1971. – 2 (21). – S. 306–307.

180. Research Fronts 100 Top Ranked Specialties in the Sciences and Social Sciences Compiled by Thompson Reuters in cooperation with the National Science Laboratory, Chinese Academy of Sciences (NSCL) – 2014. – Annual report. – 62 p.
181. Results of investigating the macroinvertebrate community of the Danube River on the sector Upstream from the Iron Gate / M. Paunovič, V. Simič, Dunia Jakovčev-Todorovič, Bojana Stojanovič // Arch. Biol. Sci. – Belgrade, 2005. – 57(1). – C. 59–61.
182. Schütt H. The Danubian character of the mollusk fauna of the Sapance Gölü (Marmara region, Turkey) / H. Schütt // Zoology of the Middle East – 1988. – 2. – S. 78–85.
183. Sesen R. The Freshwater prosobranch snails *Fagotia* in Turkey / R. Sesen, H. Schütt // Diek Üniversitesi Ziya Gökalp Eğitim Fakültesi Dergisi, 2009. – 12. – P. 202 – 206.
184. Siemaschko J. Deithac zur kenntniss der konchylien russlands / J. Siemaschko // Sociêtê Impêriale desnaturalistes – 1847. – XX. P. 94–97.
185. Sîrbu I. Native Relict versus Alien Molluscs in Thermal Waters of North-Western Romania, Including the First Record of *Melanoides tuberculata* (O. F. Müller, 1774) (Gastropoda: Thiaridae) from Romania / Ioan Sîrbu, Ana-Maria Benedek // Acta zool. Bulg. – 2017. – 69 (1). – P. 31–36.
186. Sîrbu I. On the Brink of Extinction: fate of the Petea thermal lake (Romania) and its endemic species / I. Sîrbu, A. Gagiù, M. Benedek // Tentacle – 2013. – No 21. – P. 34–36.
187. Sîrbu T. The freshwater Mollusca fauna from Banat (Romania) / T. Sîrbu, M. Sîrbu, A. Benedek // Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle “Grigore Antipa”. – 2010. – Vol. LIII. – P. 21–43.
188. Smolen M. Molecular phylogeny and estimated time of divergence in the Central European Melanopsidae: *Melanopsis*, *Fagotia* and *Holandriana* (Mollusca: Gastropoda: Cerithioidea) / M. Smolen, A. Falniowski // Folia Malacologica – 2009. – Vol. 17(1). – P. 1–9.

189. Soós L. Anatomie der Ungarischen Melaniiden / L. Soós // Allattani Közlemények – 1936. – 33. P. 103–128.
190. StatSoft, Inc. (2001) Электронный учебник по статистике. Москва, StatSoft WEB: <http://www.statsoft.ru/home/textbook/default.htm>
191. Stefan H. G.. Stream temperature estimation from air temperature / H. G. Stefan, E. B. Preud'homme // Journal of the American Water Resources Association – 1993. – 29 (1). – P. 27–45.
192. Stelmashchuk N. Distribution of the mollusks of Melanopsidae family (Mollusca, Gastropoda, Pectinibranchia) in Ukraine / N. Stelmashchuk // XXVII Krajowe Seminarium Malakologiczne «Problemy współczesnej malakologii (Toruń – Tleń, 6-8 kwietnia 2011). – Toruń – Tleń, 2011. – pp. 69-70.
193. Takahashi K. Efficiencies of fast algorithms of phylogenetic inference under the criteria of maximum parsimony, minimum evolution and maximum likelihood when a large number of sequences are used / K. Takahashi, M. Nei // Mol. Biol. Evol. – 2000. – 17. – P. 1251–1258.
194. Tamura K. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees // K. Tamura. M. Nei // Molecular Biology and Evolution – 1994. – 10. – P. 512–526.
195. Tamura K. Prospects for inferring very large phylogenies by using the neighbor-joining method / K. Tamura, M. Nei, S. Kumar // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 2004. – 101. – P. 11030–11035.
196. The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools / J. D. Thompson, T. J. Gibson, F. Plewniak et al. // Nucleic Acids Res. – 1997. – 24. – P. 4876–4882.
197. Tytar V. Distribution of the freshwater snail species Fagotia (Gastropoda, Melanopsidae) in Ukraine according to climatic factors. I Fagotia esperi / V. Tytar, N. Makarova // Vestn. Zool. – 49. P. 341 – 350.

198. Welter-Schultes F. W. European Non-marine Molluscs, a Guide for Species Identification / F. W. Welter-Schultes // Planet Poster Editions, Göttingen – 2012/ – 760 p.
199. Yang Z. Maximum likelihood trees from DNA sequences: A peculiar statistical estimation problem / Z. Yang, N. Goldman, A. Friday // Syst. Biol. – 1995. – 44. – P. 384–399.
200. Zeki Y. M. Türkiye Prosobranchia (Gastropoda: Mollusca) Türleri ve Zoocoğrafic Yayılışlari 1 Talti ve Aci Sular / Yildirim M. Zeki // Tr. J. of Zoology – 1999. – 23(3). – S. 877–900.

Додаток А. Криві залежності розподілу молюсків родини Melanopsidae від другорядних біокліматичних факторів.

