NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF UKRAINE • I. I. SCHMALHAUSEN INSTITUTE OF ZOOLOGY

Vestnik zoologii

Отдельный выпуск

№ 37

2019

SCIENTIFIC JOURNAL • FOUNDED IN 1967 • BI-MONTHLY JOURNAL • KYIV

ЗМІСТ

Вступ 7

Розділ1. Аналіз систематики і видового складу перлівнецевих фауни України 9
1.1. Систематичні концепції 9
1.2. Аналіз алозимів 9
1.3. Філогенетичний аналіз за мітохондріальними генами 14
1.4. Ситуація *Unio stevinianus* 19

Розділ 2. Поширення, динаміка і фрагментація ареалів перлівнецевих в Україні 23
2.1. Розподіл видів по річковим системам 24
2.2. Ареал *Unio tumidus* 25
2.3. Ареал *Unio pictorum* 29
2.4. Ареал *U. (superspecies crassus)* 32
2.5. Ареал *Anodonta anatina* 35
2.6. Ареал *Anodonta cygnea* 39
2.7. Ареал *Pseudoanodonta complanata* 42
2.8. Ареал *Sinanodonta woodiana* 45

Розділ 3. Структура популяцій популяцій перлівнецевих 49
3.1. *U. tumidus* 49
3.2. *U. pictorum* 51
3.3. *U. (superspecies crassus)* 53
3.4. *A. anatina* 55
3.5. *A. cygnea* 57
3.6. *P. complanata* 58
3.7. *S. woodiana* 60

Розділ 4. Особливості репродукції 62
4.1. Гермафродитизм перлівнецевих як явище 62
4.2. Причини і наслідки гермафродитизму у перлівнецевих 66

Розділ 5. Загальні тенденції динаміки ресурсів перлівницевих та проблеми їх охорони 72

Висновки 77

Література 79

Додатки 86

© I. I. Schmalhausen Institute of Zoology, NAS of Ukraine, 2019

Засновники (видавці) — Національна академія наук України
(вул. Володимирська, 54, Київ, 01030 Україна) та
Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України
(вул. Б. Хмельницького, 15, Київ, 01030, Україна)

Затверджено до друку вченою радою
(протокол № 13, 20.12.2019)

Адреса редакції:

Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України
вул. Б. Хмельницького, 15, Київ, 01030 Україна

Редактор Н. С. Филимонова
Комп'ютерна верстка О. Цудзинович

Підписано до друку 25.12.2019. Формат 70×108/16. Папір офсетний. Гарн. Minion Pro.
Ум. друк. арк. 8,4. Обл.-вид. арк. 8,7. Тираж 100 прим. Зам № 5849 від 26.12.2019.

Оригінал-макет підготовано редакцією журналу «Вестник зоологии»

Віддруковано ВД «Академперіодика» НАН України
вул. Терещенківська, 4, м. Київ, 01004
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 544 від 27.07.2001

Національна академія наук України
Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена

Л. М. Шевчук, Л. А. Васильєва, М. М. Пампура, С. В. Межжерін

ПЕРЛІВНЕЦЕВІ (UNIONIDAE) УКРАЇНИ: РЕСУРСНА ОЦІНКА (ЧИСЕЛЬНІСТЬ, ДИНАМІКА АРЕАЛІВ, ОСОБЛИВОСТІ РЕПРОДУКЦІЇ)

Київ–2019

УДК 594.1:57.017.5:574.9

Перлівнецеві (Unionidae) України: ресурсна оцінка (чисельність, динаміка ареалів, особливості репродукції). Шевчук, Л. М., Васильєва, Л. А, Пампура, М. М., Межжерін, С. В. — Протягом 2007–2012 рр. були проведені дослідження систематичних відносин на базі сучасних генетичних підходів, динаміки ареалів та чисельності популяцій більше ніж за 100-річний період, а також вивчено особливості репродукції з використанням гістологічних методів дослідження гонади. Доведено, що в фауні України присутні шість аборигенних видів (*Unio pictorum, U. tumidus, U. crassus, Anodonta anatina, A. cygnea, Pseudoanodonta complanata*), що класифікуються у дві підродини (Anodontinae та Unioninae), а також інвазивний вид *Sinanodonta woodiana*, якій належить до еволюційно відокремленої групи східноазійських беззубок. Геногеографічний та філогеографічний аналізи підтверджують адекватність для деяких аборигенних видів концепції надвидових комплексів. У першу чергу це стосується *U.* (*superspecies crassus*), якого можна розглядати таким, що складається з гірської та рівнинної форм, які є репродуктивно ізольованими. За останні 100 років відбулося різке скорочення та помітна фрагментація ареалів усіх аборигенних видів. Звуження ареалів сталося, перш за все, за рахунок їх південних меж: Нижнього Дніпра і більшості дніпровських водосховищ, Нижнього Дністра, річок басейну Азовського моря та Криму. На Нижньому Дунаї зник *U. crassus*, різко скоротилася представленість *A. cygnea*, стала масовою *S. woodiana*. В найбільшій мірі редукувалися ареали *A. cygnea, P. complanata, U. crassus.* У кращому разі в 5–10 разів знизилися і показники щільності поселень, які у середині XX ст. складади десяткі і сотні, а інколи і тисячі особин на 1 м^2. Тоді як сучасні максимальні показники дуже рідко перевищують 10 ос./м^2. Одначасно урахування скорочення поширення та зменшення щільності поселень приводять до висноку, що ресурси аборигенних перлівнецевих зараз складають від 0,1 до 2 % в залежності від виду у порівнянні з початком XX ст. Занепад популяцій перлівнецевих в Україні співпадає з панєвропейською ситуацію, однак має значно більші масштаби У всіх видів європейських перлівнецевих є певна частка особин, статева залоза яких складається одночасно з жіночих та чоловічих ацинусів, співвідношення між якими коливається в дуже широких межах без тенденцій до переважання. Найвищий рівень гермафродитизму зафіксований у *S. woodiana* — 49 % всіх особин. У європейських беззубок він коливався в межах 28–33 % на рівні видів, а у перловиць — від 12 до 22 %. Оскільки будь-які кореляції між щільністю поселень та рівнем гермафродитизму на видовому рівні не були виявлені, то здатність особини до одночасного продукування гамет різного типу слід вважати конституціональною особливістю перлівнецевих. Однак ступінь прояву гермафродитизму може бути відповідю на дію окремих екологічних чинників або відображити певну стохастичніить функціонування статевого апарата. До Червоної книги пропонується занесення трьох найвразливіших видів: *U. crassus, A. cygnea* та *P. complanata* за категоріями «вразливий».

Ключові слова: перлівнецеві, Unionidae, систематика, географічне поширення, структура і чисельність популяцій, гермафродитизм, охорона видів.

Pearl Mussels (Unionidae) of Ukraine: Resources Assessment (Population Sizes, Dynamics of Areas, Breeding Features). Shevchuk, L. M., Vasilieva, L. A., Pampura, M. M., Mezhzherin, S. V. — Studies of systematic relationships within European pearl mussels based on modern genetic approaches, areas dynamics and population densisties over more than 100 years, as well as breeding features using histological methods of gonadal examination were conducted during 2007–2012. It is proved that there are six native species (*Unio pictorum, U. tumidus, U. crassus, Anodonta anatina, A. cygnea, Pseudoanodonta complanata*) in the fauna of Ukraine, classified in two subfamilies (Anodontinae and Unioninae), and the invasive species of *Sinanodonta woodiana*, which belongs to the evolutionarily separated East Asian group of freshwater mussels. Genogeographic and phylogeographic analyses confirm the adequacy for some native species of the concept of super-species complexes. Firstly, this concerns *U.* (*superspecies crassus*), which can be considered as consisting of mountain and plain forms that are reproductively isolated. Over the last 100 years, there has been a sharp reduction and marked fragmentation of the areas of all native species. The narrowing of the areas occurred primarily due to their southern borders: the Lower Dnipro and most of the Dnipro reservoirs, the Lower Dniester, the rivers of the Azov Sea and Crimea. In the Lower Danube, *U. crassus* disappeared, the representation of *A. cygnea* sharply reduced and *S. woodiana* became a mass. Areas of *A. cygnea, P. complanata, U. crassus* were reduced to the greatest extent. In the best case, the density of populations also decreased by 5–10 times, which in the middle of the twentieth century were tens and hundreds and sometimes thousands of specimens per m^2. While current maximum figures rarely exceed 10 specimens per m^2. At the same time, taking into account the decline in the spread and the decrease in the density of populations lead to the conclusion that the resources of native pearl mussels are now 0,1 to 2 % depending on the species compared with the beginning of the twentieth century. The decline of pearl mussels' populations in Ukraine coincides with the Paneuropean situation, but is much larger. All species of European pearl mussels have a certain proportion of individuals whose sex gland consists of both female and male acinus, the ratio of which varies widely, with no tendency to overpower. The highest level of hermaphroditism was observed in *S. woodiana* — 49 % of all individuals. In European swan mussels, it fluctuated within 28–33 % at the species level, and in pearl mussels — from 12 to 22 %. Since no correlation between settlement density and the level of hermaphroditism at the species level has been detected, the ability of an individual to produce gametes of different types simultaneously should be considered a constitutional feature of pearl mussels. However, the degree of manifestation of hermaphroditism may be a response to the action of individual environmental factors or reflect certain stochasticity and functioning of the sexual apparatus. It is suggested to list three the most fragile mussels: *U. crassus, A. cygnea and P. complanata* to the Red Book of Ukraine as "vulnerable" species.
Key words: pearl mussels, Unionidae, taxonomy, geographic distribution, population structure and size, hermaphroditism, species protection.

ВСТУП

Двостулкові молюски родини перлівницевих Unionidae є одними з найбільших за размірами довгоцикличними видами безхребетних. У першій половині XX ст їх можна було вважати одними з наймасовіших гідробіотнтів внутрішніх водойм України, які історично відігравали неабияку роль в саморегуляції річкових екосистем. Однак наприкінці XX ст. їх популяції в Європі стали різко зменшувати чисельність, а ареали фрагментуватися і скорочуватися. В перші десятиліття XXI ст. цей процес значно поглибився (Cuttelod et al., 2011). Подібна ситуація спостерігається і у внутрішніх водах України (Мельниченко та ін., 2006; Гураль, Гураль-Сверлова, 2008; Янович и др., 2008; Пампура, 2013). Попередні дослідження показали (Мельниченко та ін., 2006), що щільність популяцій у місцях, де перлівницеві ще збереглися, в середньому зменшилася на порядок і більше. При цьому половину видів аборигенної фауни вже цілком можна вважати зникаючими, а отже їх місце — у Червоній книзі України (Корнюшин, 2002; Korniushin et al., 2002; Гураль-Сверлова, Гураль, 2009).

Очевидно, що такі високопродуктивні організми, як двостулкові молюски, в минулому відігравали значну роль у біоценозах, більш того, в якості видів-домінантів, певною мірою формували їх «під себе». Тому деградація популяцій цих фільтраторів не могла не позначитися на загальному стані гідроекосистем. Причому справа не тільки в випаданні з трофічних зв'язків продуктивної групи консументів першого і другого порядку, а й у порушенні ряду зв'язків, що базуються на тісних симбіотичних взаємодіях. Відомо, що перлівницеві є хазяями партеніт і личинок трематод, паразитичних водяних кліщів, а також вступають у тісні коменсальні відносини з деякими видами риб і безхребетних. Отже, різке скорочення чисельності популяцій перлівницевих не могло не позначитися як на чисельності пов'язаних із ними видів, так і на характері біоценотичних зв'язків у водних екосистемах.

Доступність перлівницевих як об'єкта дослідження і їх роль в екосистемах стали причинами пильної уваги до цієї групи молюсків. У результаті ресурсні дослідження перлівницевих покладені в основу систем біологічного скринінгу та офіційного екологічного моніторингу річкових екосистем низки країн Європейського Союзу (Zettler, Jueg, 2007; Mcivor, Aldridge, 2007).

Особливе питання — характер відтворення популяцій молюсків. Зокрема йдеться не тільки про зміни в індивідуальній плодючості, але й про перехід від нормального амфіміксису до автоміксису, який може здійснюватися лише за умови значного рівня гермафродитизму. Подібна ситуація спостерігається в сучасних популяціях перлівнецевих України (Янович и др., 2010). Можна припустити, що причиною ма-

сового гермафродитизму стала відповідь на вкрай низьку щільність популяцій, за умови якої підтримання нормального рівня зигот можно досягти лише за рахунок самозапліднення. Однак для молюсків це є лише «формальним» вирішенням проблеми, адже самозапліднення — це прямий шлях до гомозиготизації потомства і інбридної депресії на популяційному рівні з усіма несприятливими наслідками.

Отже, ресурсне дослідження перлівницевих, що стосується таких питань як чисельність і щільність популяцій, динаміка і фрагментація ареалу, ефективність розмноження повинно розглядатися не тільки як цікава наукова задача, але й важлива прикладна. У сучасній ситуації, коли ці двостулкові втратили ключову роль у прісноводних гідроекосистемах їх ресурсне дослідження отримує особливий сенс. Перлівницевих слід розглядати як модельний дослідницький об'єкт, при вивченні якого можна вирішити дві взаємопов'язані концептуальні задачи: виявити загальні закономірності адаптації видів, котрі раніш відігравали ключову роль в екосистемах, а зараз опинилися на межі зникнення, і розробити на підстві ресурсних оцінок цих видів систему біоіндикації річкових екосистем.

РОЗДІЛ 1. АНАЛІЗ СИСТЕМАТИКИ І ВИДОВОГО СКЛАДУ ПЕРЛІВНЕЦЕВИХ ФАУНИ УКРАЇНИ

1. 1. Систематичні концепції. Таксономія європейських перлівнецевих в останні 50 років була ареною постійних дискусій. Погляди на систематику групи, які близькі до сучасних і можуть бути поширені на фауну України, були висловлені ще В. І. Жадіним (1938, 1952). Згідно з його уявленнями в водних системах України має нараховуватися 10 видів двох родів (табл. 1). Згодом Я. І. Старобогатов (1971, 1984) здійснив ревізію групи на підставі більшої деталізації морфологічних діагностичних ознак і відповідно збільшив кількість таксонів. На першому етапі ця концепція була підтримана багатьма вітчизняними дослідниками (Стадниченко, 1984). Загалом для фауни України вона навела 21 вид, що належать до п'яти родів. Ця систематична концепція, однак, не була сприйнята дослідниками інших європейських країн, які притримуються ідеї «широких видів» (Piechocki, Dyduch-Falniowska, 1993; Glöer, Meier-Brook, 1998; Nagel et al., 1996, 1998). Згодом до цих поглядів прийшли і вітчизняні фахівці з систематики прісноводних двостулкових (Корнюшин, 2002). Загалом ці дослідники вважають за доцільне виокремлення лише шести видів, що належать до двох родів різних підродин Unionidae (табл. 1).

Слід зазначити, що еволюційно і популяційно-генетичні дослідження, які стосувалися цих молюсків і здійснені на матеріалах популяцій з Західної Європи, принципово підтримали саме цю концепцію (Nagel et al., 1998).

Тим не менш, спеціальні генетичні дослідження з метою уточнення видового складу з урахуванням ревізії Я. І. Старобогатова (1971, 1977) не проводилася, а тому має сенс все ж таки додатково провести подібні систематичніі дослідження на підставі сучасних методів генного маркування.

1. 2. Алозимний аналіз. Серед ідентифікованих 10 локусів, які мають надійну інтерпретацію, чотири виявилися мінливими: *Mdh*, *Pgm*, *Es*-3, *Es*-4. Причому три перші характеризувалися як внутрішньовидовою, так і міжвидовою мінливістю, локус *Es*-4 у особин *U. crassus* s. l. мав фіксацію унікального алеля.

Генетична дивергенція між видами перлівниць була оцінена за допомогою генетичних дистанцій (Nei, 1972). Для цього було використано 8 локусів, гомологічность яких була встановлена для всіх видів. Загалом рівень генетичної дивергенції був оцінений між 16 таксонами видового рівня, що передбачався прихільниками вузької коцепції (Старобогатов, 1971, 1977; Стадниченко, 1984). Йдеться про наступні таксони: "*Anodonta zellensis*" (*A.z.*), "*A. cygnea*" (*A. c.*), "*A. stagnalis*" (*A.s.*), "*Colletopterum*

Таблиця 1. Таксономічна структура родини Unionidae фауни Західної та Центральної Європи за різними авторами

Жадин (1938)	Старобогатов (1971, 1977) Стадниченко (1984)	Piechocki, Dyduch-Falniowska (1993) Glöer, Meier-Brook (1998) Nagel et al. (1996, 1998) Корнюшин (2002)
Unio tumidus	*U. tumidus*	*U. tumidus*
	U. conus	
U. pictorum	*U. rostratus*	*U. pictorum*
	U. pictorum	
	U. limosus	
	U. muelleri	
U. crassus	*Batavusiana crassa*	*U. crassus*
	B. nana	
	B. fuscula	
	B. irenjensis	
U. stevenianus	*B. musiva*	
Anodonta cygnea	*A. cygnea*	*A. cygnea*
	A. stagnalis	
A. cellensis	*A. zellensis*	
A. anatina	*Colletopterum piscinale*	*A. anatina*
	C. minimum	
A. piscinalis	*C. ponderosum*	
	C. subcirculare	
A. (Pseudoadonta) omplanata	*Pseudanodonta elongata*	*A complanata*
	P. kletti	
A. (P.) rossmaessleri	*P. complanata*	

ponderosum" (*C.po.*), "*C. piscinale"* (*C.pi.*), "*P. complanata"* (*P.c.*), "*P. elongata"* (*P.e*), "*P. kletti*" (*P.k.*), "*Sinanodonta woodiana"* (*S.w.*), "*U. tumidus"* (*U.t.*), "*U. conus"* (*U.c.*), "*U. pictorum" (U.p.), "U. rostratus*" *(U.r.),* "*Batavusiana nana*" *(B.n.),* "*B. fuscula*" *(B.f.),* а також *Unio stevenianus* (*U.st.*), видовий статус якого був постульований В. І. Жадіним (1938).

У таблиці 2 (Додаток) представлені алельні пули 8 локусів, за якими проводилися розрахунки генетичних дистанцій, що спочатку були представлені у вигляді матриці, яка була потім перетворена на фенограму (рис. 1).

Виходячи з фенограми, можна виділити три рівні генетичної дивергенції між таксонами перлівницевих за даними мультилокусного алозимного аналізу. Перший — це диференціація між представниками Unioninae, Anodontinae і *S. woodiana*. Через те, що спільних алелів у видів, що представляють ці три філетичні групи, майже не виявлено, значення генетичних дистанцій надзвичайно високі: від D_{Nei} = 5,04, як мінімум, і до позитивної нескінченності. Загалом це означає рівень дивергенції від родини і вище (Межжерин, Морозов-Леонов, 1995). Другий рівень — це дивергенція у межах Unioninae і Anodontinae. Причому значення дистанцій у різних групах — відрізняються. Так, середня генетична дистанція у межах Anodontinae становить D_{Nei} = 0,779 ± 0,051, а в межах Unioninae складає D_{Nei} = 0,538 ± 0,06, різниця між якими є статистично вірогідною. З точки зору таксономії такий результат виглядає цілком очікуємим, оскільки три види Anodontinae за різними поглядами представлені двома–трьома родами, а Unioninae — одним–двома. Третій рівень генетичних дистанцій стосується видів у розумінні Я. І. Старобогатова (1971), або географічних популяцій одного виду з точки зору уявлень більшості сучасних дослідників. Тут рі-

вень значень генетичних дистанцій не перевищує звичайний внутрішньовий рівень і коливається від 0 до 0,014, що відповідає рівню відмінностей популяцій за частотами поліморфних локусів. Виключення складає гірський вид беззубок *U. stevenianus,* якого виокремлював В. І. Жадін (1938, 1952), а західноєвропейські дослідники ототожнюють з *U. crassus*. Його генетична дивергенція відповідає низьким значенням видового рівня. Таким чином, дані алозимів у цілому підтверджують найбільш загальноприйняту таксономічну структуру європейських перлівнецевих, за виключенням виокремленості *P. complanata*, яку, очевидно, треба розглядати як представника окремого роду.

За рівнем гетерозиготності на рівні алозимів види перлівниць досить помітно відрізнялися один від одного. Популяції *U. tumidus* були мономорфними або близькими до цього стану ($H_{obs} = H_{exp} = 0{,}002$); *U. pictorum*, навпаки, стабільно високо поліморфними ($H_{obs} = 0{,}075$; $H_{exp} = 0{,}081$); *U. crassus* у цілому виявилися помірно мінливими (середні у вибірці показники гетерозиготності $H_{obs} = 0{,}022$ і $H_{exp} = 0{,}024$, хоча популяції Сіверського Донця та р. Чорної в Криму характеризувалися досить високим рівнем поліморфізму. Слід сказати, що отримані оцінки генетичної мінливості відповідають даним інших досліджень (Nagel et al., 1998), згідно з якими *U. tumidus* на рівні алозимів є вкрай консервативним, *U. pictorum* — високо поліморфним, а *U. crassus* — помірно мінливим. Очевидно, різний ступінь генетичного поліморфізму, виявлений у популяціях цих видів з України, для цих молюсків є не регіональною, а видоспецифічною характеристикою.

Рівень генетичного поліморфізму у чотирьох досліджених видів підродини Anadontibae був незначним. Найвищі значення гетерозиготності, що спостерігаються, відзначені у *P. complanata* (0,025), істотно менші в *A. cygnea* (0,013) і *A. anatina*

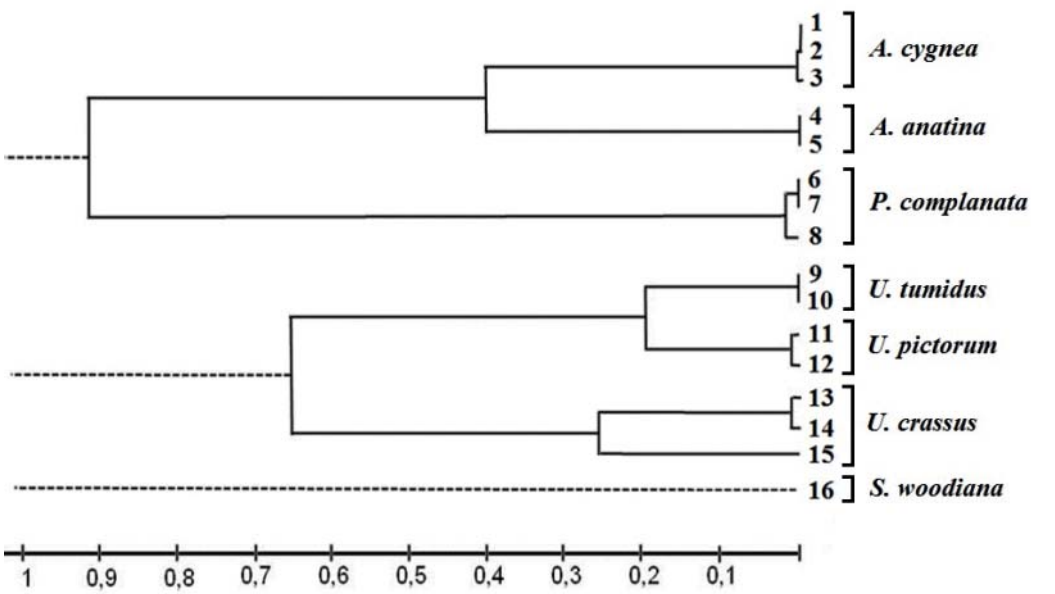

Рис. 1. Феногpама генетичних дистанцій (Nei, 1972), що побудована за алгоритмом UPGMA між визнаними видами (за дужками) і «видами» перлівницевих в розумінні Я. І. Старобогатова. 1 — *"A. cygnea"*, 2 — *"A. zellensis"*, 3 — *"A. stagnalis"*, 4 — *"C. ponderosum"*, 5 — *"C. piscinale"*, 6 — *"P. complanata"*, 7 — *"P. elongata"*, 8 — *"P. kletti"*, 9 —*"U. tumidus»*, 10 — *"U. conus"*, 11 — *"U. pictorum"*, 12 — *U. rostratus,* 13 — *B. nana,* 14 — *B. fuscula,* 15 — *U. stevenianus,* 16 — *S. woodiana.*

(0,008), а у *S. woodiana* був виявлений мономорфізм за всіма дослідженими локусами. При цьому рівень гетерозиготності, що очікується на підставі закону Харді–Вайнберга, за поліморфними локусами не відрізнявся від такого, що спостерігається. Такий самий низький рівень поліморфізму відзначений для західноєвропейських популяцій цих видів (Nagel, 1996) і, очевидно, є їх видовою особливістю. Потрібно звернути увагу на близькість значень гетерозиготності, що очікується, ту, що спостерігається, отриманих як для кожного з локусів, так і в цілому за всіма локусами для популяцій і видів. З одного боку, відсутність дефіциту гетерозигот дає підставу вважати, що у двостулкових молюсків відсутнє самозапліднення. З іншого — це відомі дані (Zouros et al., 1988), що у морських двостулкових молюсків дефіцит гетерозигот виявляється тільки у ювенільних особин, тоді як у дорослих, внаслідок елімінації високогомозиготних особин на ранніх стадіях постнатального розвитку, вже спостерігається рівне співвідношення гомо- і гетерозигот. Таку ситуацію цілком можна прогнозувати й у представників роду *Unio*, у яких через поширеність гермафродитизму (Янович та ін., 2010) цілком можливе самозапліднення, а інбредне потомство ще на личинкових стадіях елімінуються.

Локус *Mdh*-1 у популяціях *U. pictorum* представлений двома алелями — *Mdh*-1^{100} та *Mdh*-1^{110}, які розподіляються у межах європейського ареалу виду нерівномірно (рис. 2). Так, *Mdh*-1^{110} переважав або був фіксований у вибірках із водойм, що розміщуються південніше гірських систем Альп та Карпат, на південь від яких знаходиться Середньодунайська низовина і регіони Середземномор'я з достатньо м'яким кліматом. Тоді як на північ від цих гірських хребтів, де умови помірно континентальні, цей алель практично був відсутній. Дослідження, проведені на території України, підтверджують направленість алозимної мінливості: у популяціях Нижнього Дунаю переважає алель *Mdh*-1^{110}, водночас як на північ від Карпат (у Середньому Дністрі, Верхньому Південному Бузі і Верхньому Дніпрі) його частота низька.

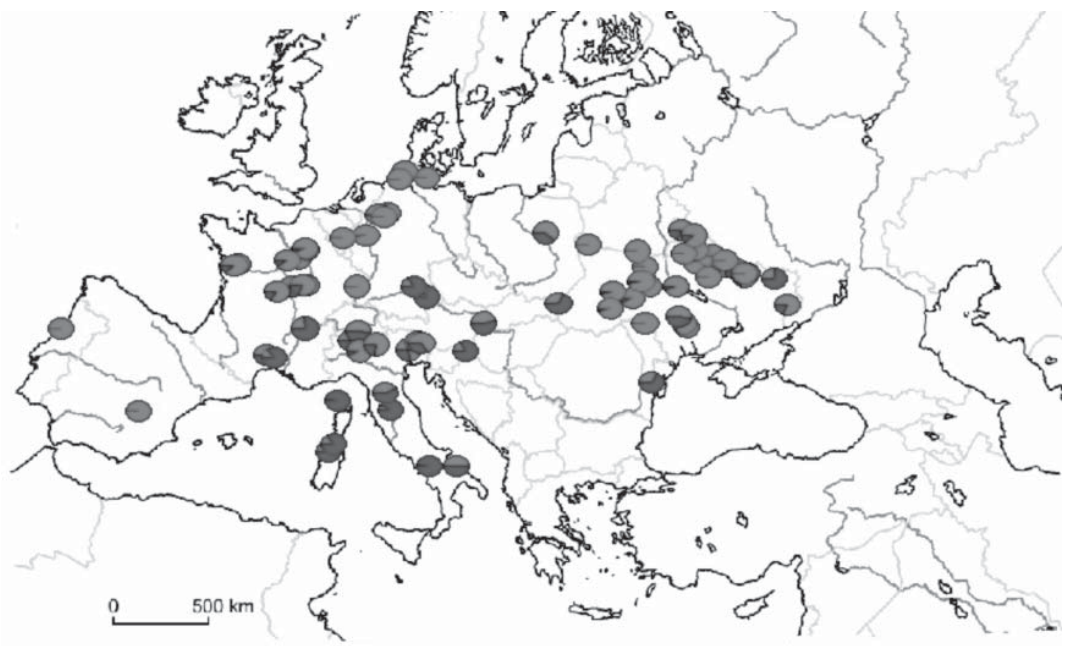

Рис. 2. Географічна мінливість локусу *Mdh*-1 в популяціях *U. pictorum* у масштабах Європи. З додаванням даних (Nagel et al., 1998). Алелі: *Mdh*-1^{100} — заповнення сірим кольором, *Mdh*-1^{110} — темносірим.

Локус *Pgm*-1 в *U. pictorum* також представлений двома алелями (рис. 3). У південно- та північноєвропейських популяціях *U. pictorum* спостерігається тенденція до фіксації альтернативних алелей локусу: у південних переважають особини з алелем *Pgm*-1^{120}, а у північних річкових басейнах представлені популяції, де домінували особини з альтернативним алелем *Pgm*-1^{100}.

Ситуація з географічною мінливістю алелей цих двох локусів, виявлена у водоймах України, достатньо добре вкладається у загальноєвропейську. Алель *Pgm*-1^{120} був близьким до фіксації у поселеннях цього молюска на Нижньому Дунаю, а також, що зовсім не очікувано, на Сіверському Дінці, тоді як у північніших популяціях басейнів верхньої частини Дністра, Дніпра у межах України та Південного Бугу, а також Прип'яті він був присутній з дуже незначною частотою, поступаючись місцем *Pgm*-1^{100}.

Аналізуючи розподіл алелей локусу *Pgm*-1 на вивченому європейському ареалі, можна відзнатити його відцентровий або U-подібний характер, обумовлений явним дефіцитом вибірок, у яких алелі цього локусу були б представлені у рівному співвідношенні, що чітко відображається у суттєвому значенні негативного ексцесу (Ex = – 1,69 ± 0,62; p < 0,001) (рис. 4). Такий тип розподілу генотипів у просторі, відповідає моделі двох вікарних видів, що поєднанні досить широкою зоною генних інтрогресій (Yanchukov et al., 2006).

Серед беззубок аналіз особливостей географічної мінливості на рівні алозимів можливо здійснити лише у *P. complanata* — найбільш гетерогенного виду підродини. Це можна здійснити на рівні локусу *Mdh*-1, який представлений двома алелями: *Mdh*-1^{110} та *Mdh*-1^{120} (рис. 5). У поселень *P. complanata* Дунаю спостерігається фіксація *Mdh*-1^{120}, тоді як у популяцій Сіверського Дінця — альтернативного алеля. У поселень інших басейнів даний локус представлений тими чи іншими комбінаціями.

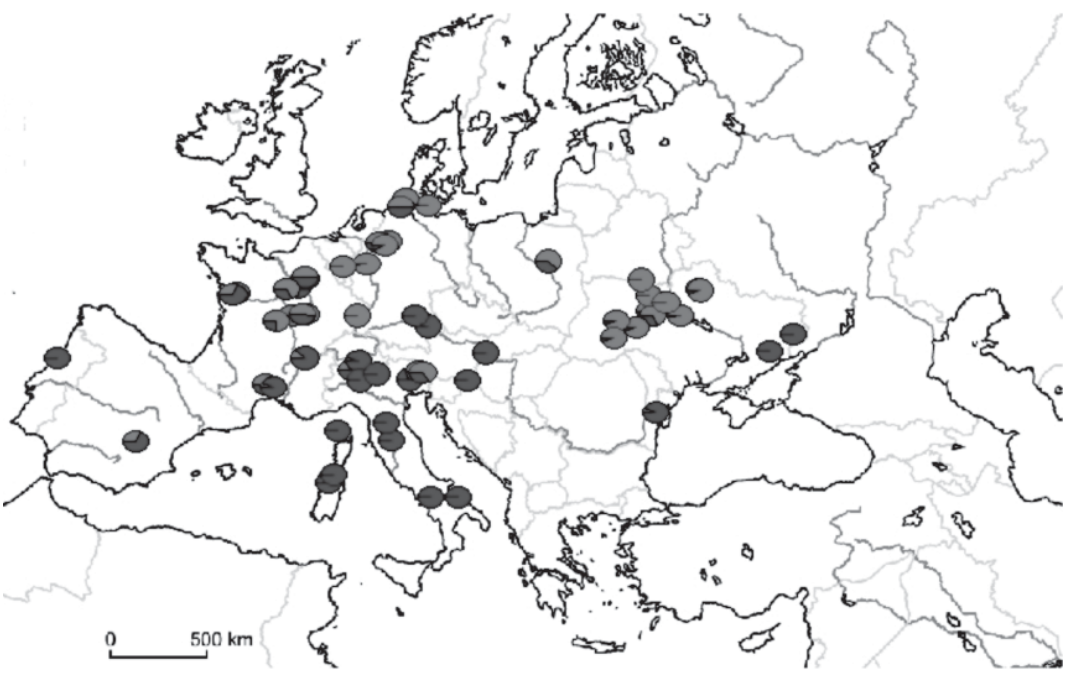

Рис. 3. Географічна мінливість локусу *Pgm*-1 в популяціях *U. pictorum* у масштабах Європи. З використанням даних (Nagel et al., 1998). Алелі: *Pgm*-1^{100}— заповнення сірим кольором, *Pgm*-1^{120} — темносірим.

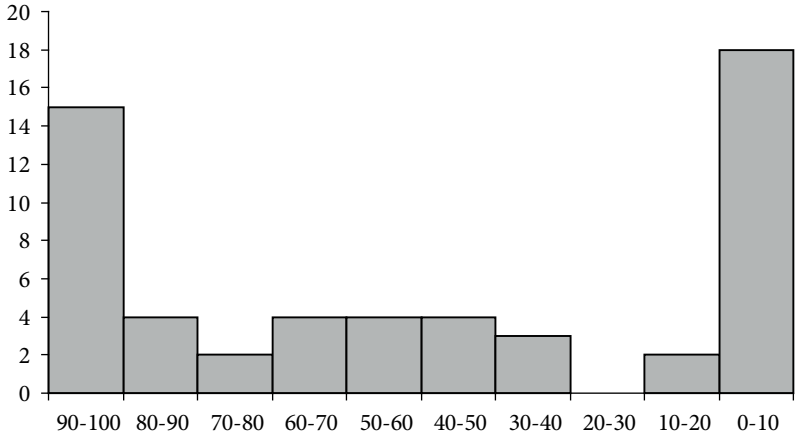

Рис. 4. Розподіл частоти алеля *Pgm*-1 у популяціях *U. pictorum* на території Європи.
Примітка. Статистичні показники: M = 0,48; Var = 0,16; As = – 0,03 ± 0,31; Ex = – 1,69 ± 0,62). За віссю абсцис — частота алеля, за віссю ординат — кількість популяцій. З використанням даних (Nagel et al., 1998).

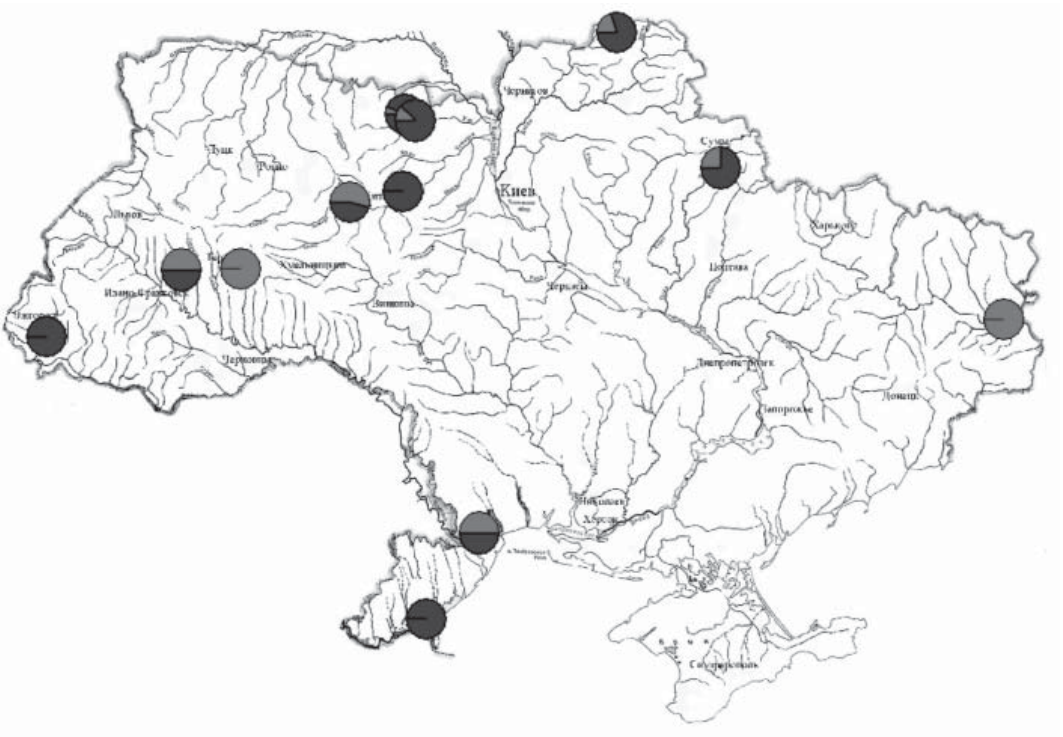

Рис. 5. Географічна мінливість локусу *Mdh*-1 у популяціях *P. complanata* в межах України. лелі: *Mdh*-1^{110} — заповнення сірим кольором, *Mdh*-1^{120} — темносірим.

1.3. Філогенетичний аналіз за мітохондріальними генами. Оцінка генетичної диференціації таксонів перлівнецевих була здійснена за допомогою аналізу мінливості на рівні нуклеотидних послідовностей двох мітохондріальних генів: субодиниці-1 цитохромоксидази (C0-1) довжиною 572 п.о. та гена 16S рРНК (16S) довжиною 471 п.о., що дозволили у кінцевому рахунку проаналізувати 1019 позицій нуклеотидів.

Аналіз нуклеотидних послідовностей був проведений на 24 особинах, що представляють усі види перлівнецевих Європи, які зараз визнає більшість фахівців, у межах яких були також досліджені види за Я. І. Старобогатовим та В. І. Жадіним (табл. 3).

В основу аналізу покладена матриця генетичних дистанцій, що була розрахована за спеціальною формулою (Tamura et al., 2004, 2011), яка відображає число нуклеотидних заміщень між порівнюваними послідовностями. На цій підставі була побудована фенограма генетичних дистанцій, яка, своєю чергою, відображає характер філогенетичних зв'язків і рівень генетичних розбіжностей між дослідженими таксонами в у двомірному просторі (рис. 6).

При аналізі фенограми слід відокремити три рівня генетичної диференціації: 1) між представниками підродин Anodontinae, Unioninae та *S. woodiana*; 2) між найбільш визнаваємими видами в межах підродин; 3) між видами в розумінні Я. І. Старобогатова чи

Таблиця 3. Загальновизнані види і таксономічні форми перлівнецевих за Я. І. Старобогатовим або В. І. Жадіним (в дужках), місця їх збору (гени COI та 16s), що були використані для секвенування ДНК та номери нуклеотидних послідовностей в Gen-Bank (ID)

№ п/п	Загальновизнані види (за системами Я. І. Старобогатова або В. І. Жадіна)	Місця збору	ID COI	ID 16s
1	*U. tumidus* (*U. tumidus*)	р. Дунай, с. Вилкове, Одеська область	JQ253872	JQ253848
2	*U. tumidus* (*U. conus*)	р. Тетерів, м. Житомир	JQ253873	JQ253849
3	*U. pictorum* (*U. limosus*)	р. Дунай, с. Вилкове, Одеська область	JQ253874	JQ253850
4	*U. pictorum* (*U. rostratus*)	р. Сіверський Донець, смт Станічно-Луганське, Луганська область	JQ253875	JQ253851
5	*U. pictorum* (*U. pictorum*)	р. Тетерів, м. Житомир	JQ253876	JQ253852
6	*U. tumidus* (*U. conus*)	р. Карасівка, с. Желябівка, АР Крим	JQ253877	JQ253853
7	*U. tumidus* (*U. tumidus*)	р. Случ, с. Баранівка, Житомирська область	JQ253878	JQ253854
8	*U. crassus* (*B. musiva*)	р. Сіверський Донець, смт Станічно-Луганське, Луганська область	JQ253879	JQ253855
9	*U. crassus* (*U. crassus*)	р. Карасівка, с. Желябівка, АР Крим	JQ253880	JQ253856
10	*U. crassus (U. stevenianus)*	р. Чорна, с. Хмельницьке, АР Крим	JQ253881	JQ253857
11	*U. crassus (U. stevenianus)*	р. Боржава, с. Вільхівка, Закарпатська область	JQ253882	JQ253858
12	*A. anatina (A. piscinalis)*	р. Салгир, с. Сім'яне, АР Крим	JQ253883	JQ253859
13	*A. anatina* (*C. piscinales*)	р. Дністер, с. Маяки, Одеська область	JQ253884	JQ253860
14	*A. anatina* (*C. subcirculare*)	р. Дністер, с. Маяки, Одеська область	JQ253885	JQ253861
15	*A. cygnea* (*A. stagnalis*)	р. Деревичка, с. Великі Деревичі, Житомирська область	JQ253886	JQ253862
16	*A. cygnea (A. zellensis*)	р. Тетерів, м. Житомир	JQ253887	JQ253863
17	*P. complanata (A. rossmaessleri)*	р. Дунай, с. Вилкове, Одеська область	JQ253888	JQ253864
18	*P. complanata (P. kletti)*	р. Случ, с. Баранівка, Житомирська область	JQ253889	JQ253865
19	*P. complanata (P. elongata)*	р. Уж, с. Тартак, Житомирська область	JQ253890	JQ253866
20	*P. complanata (P. complanata)*	р. Сіверський Донець, смт Станично-Луганське,Луганська область	JQ253891	JQ253867
21	*P. complanata (P. c. complanata)*	р. Латориця, с. Чабанівка, Закарпатська область	JQ253892	JQ253868
22	*S. woodiana*	р. Дунай, с. Вилкове, Одеська область	JQ253893	JQ253869
23	*S. woodiana*	р. Латориця, с. Чабанівка, Закарпатська область	JQ253894	JQ253870
24	*U. crassus (B. nana carnea)*	р. Случ, с. Баранівка, Житомирська область	JQ253895	JQ253871

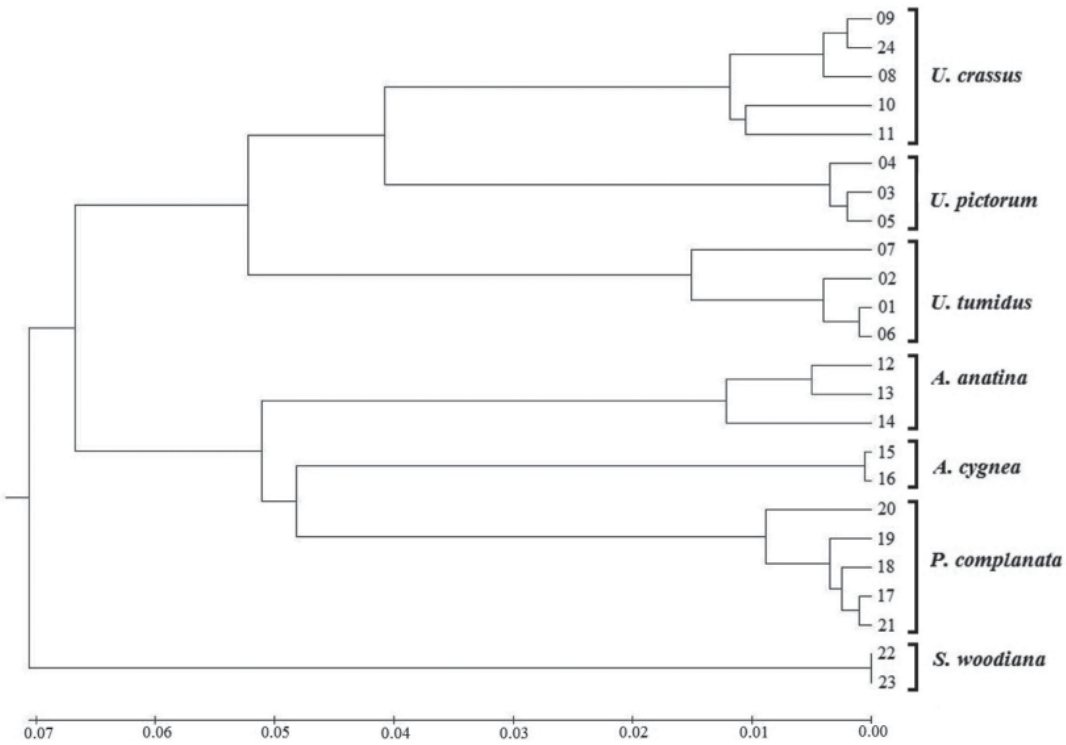

Рис. 6. Фенограма генетичних дистанцій за послідовностями двох генів (COI, 16S) між особинами перлівницевих різних видів, форм і географічних популяцій. Примітка. Розшифровка номерів особин надана в табл. 3.

особин з різних популяцій. Ця ієрархічність добре помітна при аналізі рівнів дивергенції, оцінених за середніми значеннями генетичних дистанцій (табл. 4–6).

У межах європейських Anodontinae, тобто без виду *S. woodiana*, чітко виділяються три кластери, що відповідають трьом класичним видам: *A. cygnea*, *A. anatina* та *P. complanata* (рис. 6; табл. 4), середня генетична дистанція між ними, оцінена за нуклеотидними заміщеннями, виявилася на рівні 0,100. Тоді як у межах *A. anatina* s. l. генетична дистанція була в п'ять разів менша 0,020. Між особинами *P. complanata* s. l. також представленими різними видами в розумінні Я. І. Старобогатова, вона виявилася в десятеро нижчею — 0,01, а у межах *A. cygnea* s. l., де також можна виділити два

Таблиця 4. Рівні дивергенції в межах і між класичними видами Anodontinae

Рівні дивергенції	n	M	m
A. anatina	3	0,020	0,005
A. cygnea	1	0,001	–
P. complanata	10	0,010	0,002
У середньому	14	0,012	0,002
A. anatina–A. cygnea	6	0,115	0,002
A. anatina–P. complanata	15	0,097	0,001
A. cygnea–P. complanata	10	0,096	0,001
У середньому	31	0,100	0,002

Примітка. n — число попарних порівнянь, M — середнє значення генетичних дистанцій, m — стандартна похибка середнього значення.

Таблиця 5. Рівні дивергенції в межах і між таксонами підродини Unioninae

Рівні дивергенції	n	M	m
U. tumidus	6	0,018	0,006
U. pictorum	3	0,006	0,001
U. crassus	10	0,018	0,003
У середньому	19	0,018	0,003
U. pictorum–U. tumidus	12	0,098	0,003
U. pictorum–U. crassus	15	0,082	0,001
U. tumidus–U. crassus	20	0,109	0,003
У середньому	47	0,097	0,002

Примітка. n — число попарних порівнянь, M — середнє значення генетичних дистанцій, m — стандартна похибка середнього значення.

Таблиця 6. Рівні дивергенції між видами підродин Unioninae і Anodontinae

Рівні дивергенції	n	M	m
Anodontinae–Unioninae	70	0,155	0,0012
Anodontinae–*S. woodiana*	24	0,146	0,0019
Unioninae–*S. woodiana*	20	0,135	0,0024

Примітка. n — число попарних порівнянь, M — середнє значення генетичних дистанцій, m — стандартна похибка середнього значення.

види в розумінні Я. І. Старобогатова, *A. stagnalis* і *A. zellensis*, вона мала значення в 100 раз менше — на рівні 0,001. При цьому особливий інтерес в аспекті даної роботи викликає ситуація з диференціацією в межах *P. complanata* s. l. Як не парадоксально, але максимальні відмінності виявлені між особинами «виду» *P. complanata* у розумінні Я. І. Старобогатова, зібраними у річкових басейнах Дунаю і Сіверського Донця, тоді як між особинами різних «видів» (“*P. kletti*”, “*P. elongata*”) з верхньодніпровського водозбірного басейну нуклеотидних замін виявилося набагато менше. Це підтверджує отримані результати за алозимами, котрі свідчать, що географічний вектор генетичної диференціації істотно перевищує генетичні відмінності конхіологічних видів у розумінні Я. І. Старобогатова.

Масштаби генетичної дистанцій Unioninae чітко відповідають ієрархії генетичної диференціації Anodontinae. Так, перший рівень формується за рахунок дивергенції найбільш віддалених видів цього роду: *U. pictorum*, *U. tumidus* і *U. crassus,* генетичні відстані між якими знаходяться в межах 0,082–0,109. На рівні середніх значень цей показник не відрізняється від дивергенції європейських Anodontinae. Другий рівень формується за рахунок особин просто з різних географічних популяцій, або ж «видів» у розумінні Я. І. Старобогатова. Диференціація в цьому випадку, як і у ситуації з Anodontinae, знаходиться в межах генетичної диференціації особин різних популяцій і коливається на рівні від 0,006 до 0,018.

Що стосується адвентивного виду китайської беззубки, *S. woodiana*, яка в даному дослідженні була представлена особинами, що належать до географічно віддалених популяцій Нижнього Дунаю і річки Латориця, то нуклеотидні заміщення між ними не були виявлені взагалі (рис. 6). Це викликано повним уніморфізмом нуклеотидних послідовностей ДНК і доводить можливість навіть того, що засновником європейської популяції була одна єдина особина.

Особливий інтерес викликає надзвичайний рівень дивергенції китайської беззубки, *S. woodiana,* від європейських представників підродини беззубкових Anodontinae (рис. 6, табл. 6). Адже середнє значення генетичної дистанції цього виду по відношенню до видів Unioninae, що складає 0,135 ± 0,0024, вірогідно, менше, ніж по відношеню до видів Anodontinae 0,146 ± 0,0019. Причому рівень дивергенції європейських представників різних підродин один до одного був значно вищим 0,155 ± 0,0012. Це доводить, що між європейськими представниками Unioninae і Anodontinae, а також *S. woodiana* має місце міжродинний рівень дивергенції. Це в свою чергу означає, що надзвичайно багатий видами східноазіатський комплекс беззубок слід розглядати як окрему підродину.

Підводячи підсумок дослідженням з генетичної дивергенції перлівнецивих, що входять до складу фауни України на рівні мультилокусного аналізу алозимів та нуклеотидних послідовностей, можна зробити певні висновки. Обидва підходи підтверджують реальність існування шести класичних аборигенних видів, що визнаються більшістю сучасних дослідників (*A. anatina*, *A. cygnea*, *P. complanata, U. crassus*, *U. pictorum*, *U. tumidus*), а також адвентивного виду *S. woodiana*. Певні розбіжності викликані характером дивергенції в межах підродин, Якщо алозимний аналіз чітко доводить, що генетична дивергенція в межах Anodontinae є суттєво вищою, ніж в межах Unioninae, що є свідоцтвом більшої архаїчності перших у порівнянні з другими, а також підтверджує достатній масштаб для виокремлення *P. complanata* як представника окремого роду, то аналіз мінливості мітохондріальних генів свідчить, що рівні генетичної дивергенції в двох підродинах однакові, тобто рівень родового статсусу *P. complanata* з цієї точки зору викликає сумніви.

Рис. 7. Мінливість генних частот локусу *Mdh*-1 в популяціях *Unio crassus* s. l. на території України. Алелі: *Mdh*-1^{100} — заповнення темносірим кольором; *Mdh*-1^{110} — сірим.

1. 4. Ситуація з *Unio stevenianus*. Передгірська (*U. stevenianus*) і рівнинна (*U. crassus* s. str.) форми перлівниці овальної *U. crassus* s. l. мають між собою на рівні алозимів значні генетичні дистанції, які в середньому складають D_{Nei} = 0,25 (рис. 1). Це пов'язано з тим, що в передгірських популяціях майже фіксований алель *Mdh*1^{100}, а в рівнинних до цього стану близький аллель *Mdh*1^{110} (рис. 7). До того ж за результатами розрахунку генетичних дистанцій на підставі мітохондріальних генів виявляється, що особини популяцій гірських річок, зокрема р. Чорної в Криму, в якій відповідно до В. І. Жадіна (1938) мешкає *U. stevenianus*, і р. Боржава (передгір'я Карпат), незважаючи на значну географічну віддаленість, є генетично значно ближчими одна до одної, ніж до рівнинних популяцій Сіверського Донця та Дніпра (рис. 6). Вважається (Межжерин, Морозов-Леонов, 1995), що такий рівень розбіжностей в генетичному складі є рівнем дивергенції видів у період завершення їх становлення.

До того ж рівнинна і передгірська форми є репродуктивно ізольованими. Це підтверджує популяційно-генетичний аналіз, що був проведенний в річках Закарпаття. Отримані результати щодо розподілу генотипів локусу *Mdh*-1 в досліджених вибірках із передгірського Закарпаття представлені в табл. 7. Очевидно, що частота алеля *Mdh*-1^{110} різко зменшується з висотністю (рис. 8). При цьому у вибірці з р. Латориця, взятої з найменшої висоти (98 м н. р. м.), має місце його фіксація, тоді як у р. Апшиця — найвищому місці, з якого була взята вибірка (237 м н. р. м.), цей алель заміщується на *Mdh*-1^{100}. У проміжному висотному діапазоні зустрічаються вибірки або з фіксаціями алеля *Mdh*-1^{100}, або обидва алеля представлені в більш-менш рівному співвідношенні. Наявність з високою частотою алеля *Mdh*-1^{100} і його фіксація відрізняють передгірські популяції цього виду від рівнинних. Ключевою особливіс-

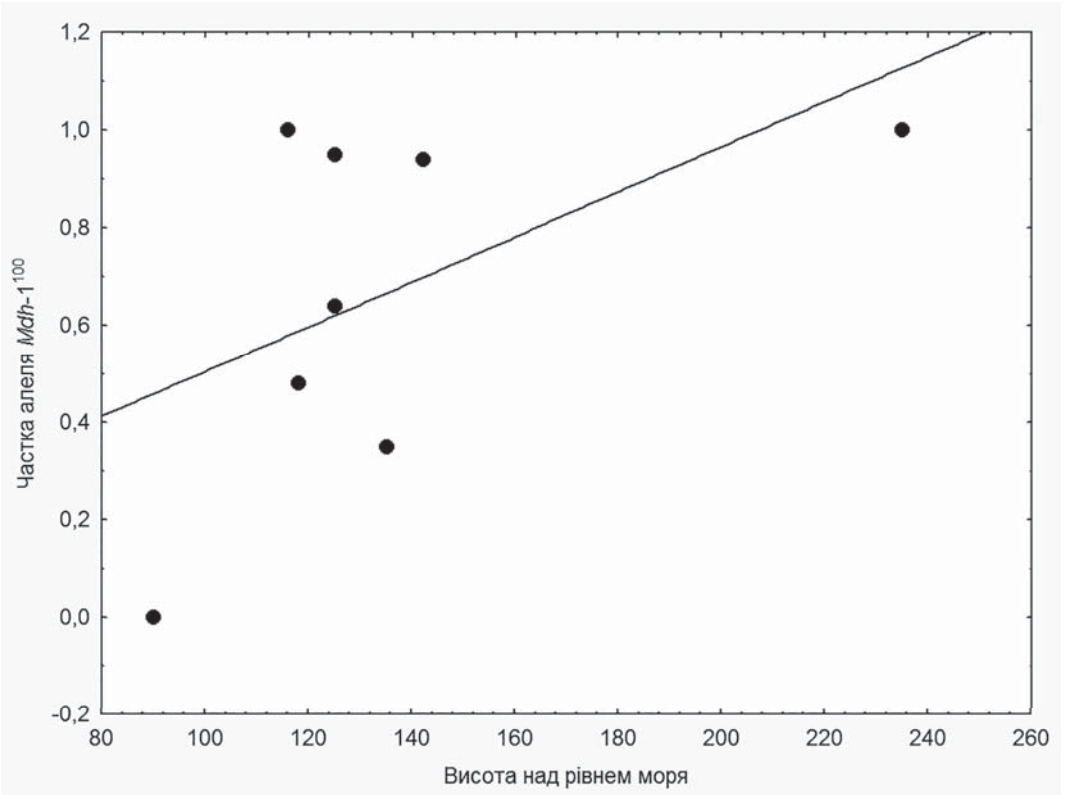

Рис. 8. Зміна частоти алеля *Mdh*-1^{100} в популяціях перлівниці овальної *U. crassus* s. l. річок Закарпаття.

Таблиця 7. Частоти алелів і емпірічний розподіл генотипів локусу *Mdh*-1, а також результати статистичної оцінки (χ^2) його співвідношення з теоретичним у вибірках *U. crassus* у передгірському Закарпатті

Басейни річок	Висота над р. м.	Частота алелю *Mdh*-1^{100}	Генотипи локусу *Mdh*-1			χ^2
			100–100[1]	100–110[2]	110–110[3]	
Боржава	142	0,92	20	2	0	0,56
	124	0,66	8	2	3	4,98
Апшиця	237	1	3	0	0	0
Уж	115	1	9	0	0	0
Латориця	98	0	0	0	28	0
	124	0,96	22	2	0	0,01
	117	0,48	11	0	12	22,99**
	133	0,33	2	0	4	6,06*
Загалом		0,61	75	6	47	104,1**

Примітка. 1 — гомозиготний генотип властивий *U. stevinianus*, 2 — гетерозиготний генотип можливо гібридних особин, 3 — гомозиготний генотип властивий *U. cassus*.* $p < 0,01$; ** $p < 0,0001$.

тю генетичної структури багатьох популяцій є вірогідний дефіцит гетерозигот у випадках, коли зустрічаються особини двох альтернативних генотипів (табл. 7). Ця ж тенденція стає особливо переконливою при аналізі по регіону, тобто за сукупністю усіх вибірок. Такий значимий дефіцит гетерозигот за локусом *Mdh*-1 може бути пояснений лише зі змішуванням двох генетично відмінних об'єктів — у даному випадку передгірської і рівнинної форм перлівниці овальної, популяції яких мають тенденцію до фіксації альтернативних алелей за цим локусом. Можна припустити, що між рівнинною та передгірською формами в зоні контакта має місце репродуктивна ізоляція, хоча можливо відбувається обмежена гібридизація. Слід зазначити, що гетерозиготи *Mdh*-$1^{100/110}$ з'являються з одноковою частотою як в популяціях, у яких представлені лише особини передгірського типу, так і в змішаних популяціях

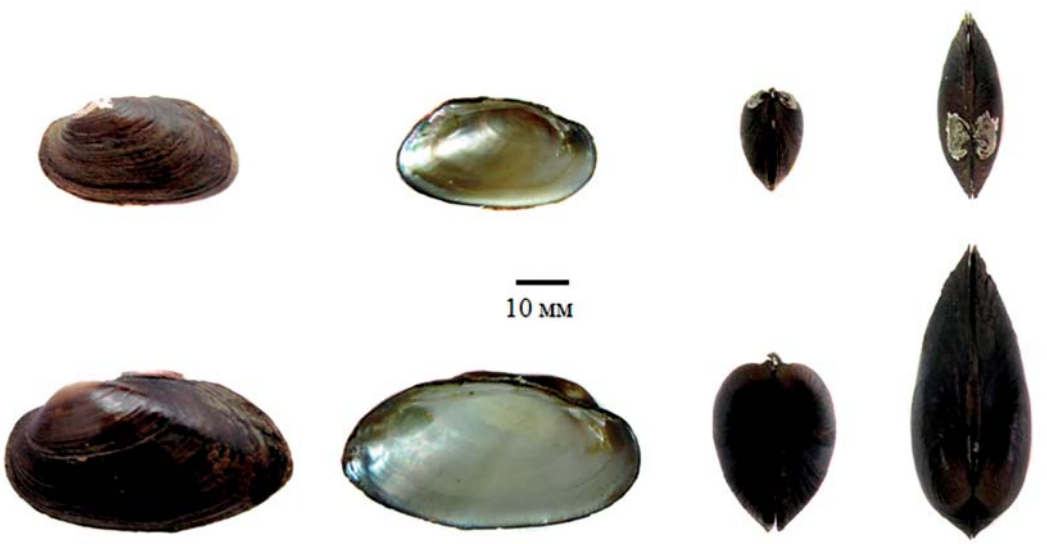

Рис. 9. Загальний вигляд у різних проекціях молюсків: передгірська дрібна форма (*U. stevenianus* р. Боржава, с. Вільхівка, Закарпатська область) і рівнинна велика за розмірами (*U. crassus* р. Случ, с. Баранівка, Житомирська область).

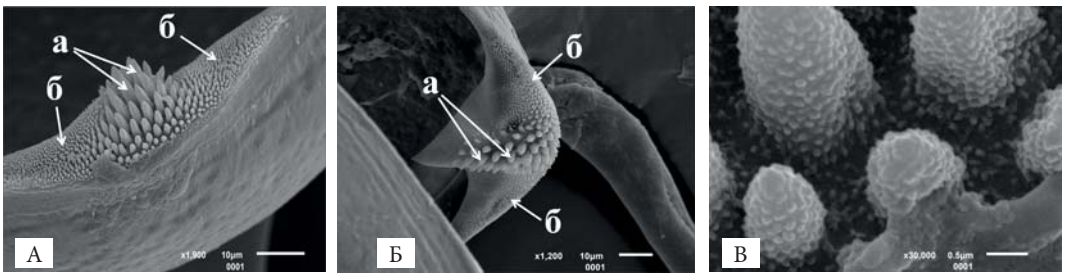

Рис. 10. Прикріплювальний апарат глохідія *U. stevenianus*: А — гачок із макро- (а) і мікрошипиками (б) (вигляд зверху); Б — гачок із макро- (а) і мікрошипиками (б) (вигляд збоку); В — макрошипики.

рівнинних і передгірських форм (табл. 7). Тому їх наявність скоріш слід пов'язувати з поліморфізмом цього локусу у передгірської форми. Подібна диференціація за локусом *Mdh*-1 відзначена і в Криму між дрібною передгірською формою *U. stevenianus* і крупною рівнинною *U. crassus* s. str. (рис. 9). У цьому випадку, як і в Карпатах, перша практично має фіксацію алеля *Mdh*-1^{100} при рідкісних гетерозиготах, тоді як інша (була представлена в дослідженні одиничними екземплярами) мала властиву популяціям рівнинної України фіксацію алеля *Mdh*-1^{100}.

Підтвердженням видової самостійності гірської форми, яку треба іменувати як *U. stevenianus*, можуть розглядатися і дані з морфології. Зокрема йдеться про чіткі відмінності за розмірами (передгірська явно дрібніша (рис. 9)) і оособливості будови глохідіїв. В останньому випадку це стосується будови прикріплювального апарату (рис. 10–11). Гачок глохідіїв *U. stevenianus* загострений на кінці, має довжину до 50 мкм, а шипики, що розташовані на ньому, мають вигляд трикутника, витягнутого від основи до верхівки гачка. Макрошипики розташовані вздовж середньої лінії гачка. Вони вкриті численними горбиками. Гачок глохідія *U. crassus* має значно меншу довжину (до 20 мкм), закруглений на кінці, макро- і мікрошипики розташовані кількома повздовжніми рядами, горбкуватість на них відсутня.

Таким чином, використання алозимів як маркерів репродуктивних взаємодій, а також кластерізація за ступенем дивергенції на рівні мультилокусного аналізу і нуклеотидних послідовностей мтДНК двох генів показує, що кримська і карпатські передгірські форми, що мешкають в річках з швидкою течією, слід розглядати в межах того, що називають видом "in status nascendi", використовуючи для нього назву *U. stevenianus*. Тоді як популяції рівнинних річок належать до номінативного виду *U. crassus* s. str. Обидви види слід розглядати в межах видового комплексу *Unio* (superspecies *crassus*). Їх треба трактувати як дві незалежні еволюційні сутності, що

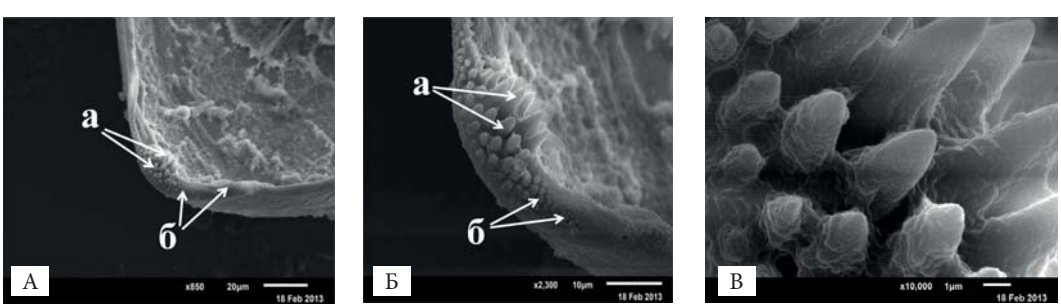

Рис. 11. Прикріплювальний апарат глохідія *U. crassus*: А, Б — гачок із макро- (а) і мікрошипиками (б) (вигляд зверху); В — макрошипики.

мають чітко виражену репродуктивну ізоляцію в місцях парапатрії. Час їх дивергенції, однак, за історичними мірками не такий вже і значний і, найбільш ймовірно, пов'язаний з ізоляцією в період одного з пізніх плейстоценових зледенінь. До того ці види мають більш-менш чітко виражену морфологічну диференціацію: добре відрізняються своїми розмірами і особливостями будови глохідіїв.

РОЗДІЛ 2. ПОШИРЕННЯ, ДИНАМІКА І ФРАГМЕНТАЦІЯ АРЕАЛІВ ПЕРЛІВНЕЦЕВИХ В УКРАЇНІ

Матеріалом для зоогеографічних досліджень слугували збори молюсків родини Unionidae, що були здіснені протягом 2007–2012 рр., у всіх річкових системах України, зокрема, Дунаї, Дністрі, Західному Бузі, Південному Бузі, Дніпрі (Тереві, Прип'яті, Десні), Сіверському Донці, річках Приазов'я та Криму. Всього обстежено 300 пунктів, з яких загалом проаналізовано 4502 екземляри (рис.12, табл. 8, Додаток).

Крім того, опрацьовані зоологічні колекції перлівницивих, в яких є збори з акваторій України: Державного науково-природночого музею НАНУ України (ДНПМ), Зоологічного музею ім. Б. Дибовського Львівського національного університету ім. Івана

Рис. 12. Карта пунктів дослідження перлівнецевих за період 2007–2012 рр.
Примітка. Сірий колір — пункти, де молюски виявлені, темносірий— пункти, де вони не знайдені.

Франка (ЗМЛНУ), відділу фондових колекцій Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України (ВФКІЗ), Зоологічного музею Зоологічного інституту РАН (ЗМЗІ.), Музею природи Житомирського державного університету імені Івана Франка (МПЖДУ).

2.1. Розподіл видів по річковим системам. Дані про сучасне поширення Unionidae в гідроекосистемах України розпорошені у малакологічній, гідробіологічній та паразитологічній літературі, тому цілісного уявлення про географічний розподіл видів цієї групи молюсків не існує. З огляду на це особливе значення набувають результати польових досліджень виконані протягом 2007–2012 рр.

Серед 300 досліджених пунктів в основних річкових басейнах України молюски родини Unionidae були виявлені лише у 160. Найчастіше перлівницеві зустрічалися у басейнах Прип'яті (84,4 % загального числа пунктів), Дніпра (75, 3 %) та Сіверського Дінця (66,7 %), значно рідше — у водоймах та водотоках басейну Західного Бугу (27,8 %) і Криму (17,1 %) (рис. 13). В річках Приазов'я ані перлівниці, ані беззубки не були відзначені.

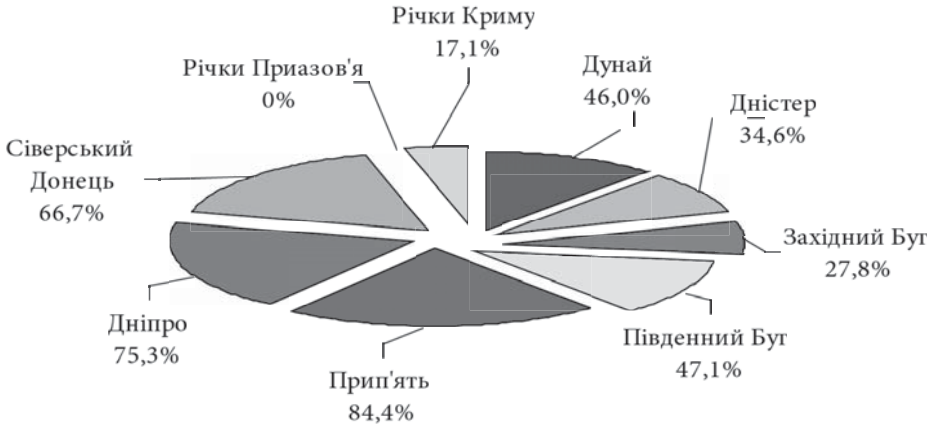

Рис. 13. Зустрічальність (%) Unionidae в вибірках з різних річкових систем України під час експедицій 2007–2012 рр.

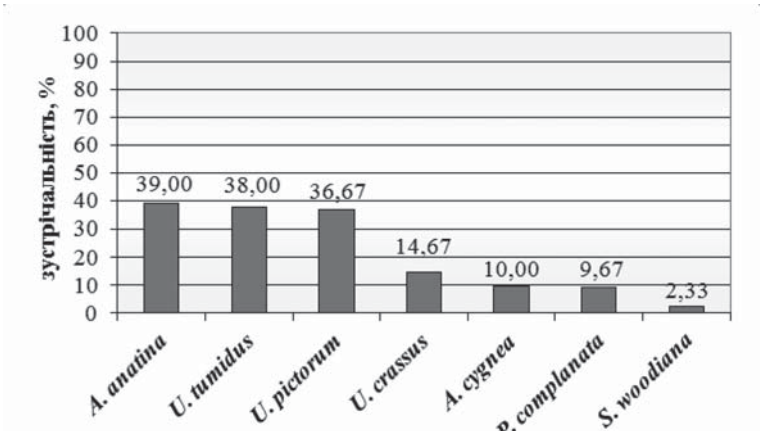

Рис. 14. Зустрічальність видів перлівниць і беззубок в вибірках з водних систем України під час експедицій 2007–2012 рр.

Таблиця 9. Видовий склад та зустрічальність (%) перлівницевих у пунктах досліджень в різних річкових басейнах України

Вид	Дунай	Дністер	Зах. Буг	Півд. Буг	Прип'ять	Дніпро	Сівер. Донець	Крим
U. tumidus	22	26,9	16,7	38,2	68,8	56,5	53,3	5,7
U. pictorum	16	23,1	11,1	41,2	75	56,5	60	
U. crassus	22	11,5		8,8	40,6	10,6	13,3	8,6
A. anatina	24	30,8	16,7	38,2	59,4	58,8	53,3	11,4
A. cygnea	2		16,7	2,9	18,8	18,8	20	
P. complanata	14	15,4		8,8	31,3	3,5	13,3	
S. woodiana	14							

Найпоширенишим у водних екосистемах України видом серед Unionidae є беззубка *A. anatina* (рис. 14), хоча і вона зустрічалася менш ніж в половині досліджених пунктів. Щодо перлівниць, то близькі показники зустрічальності характерні для двох найбільш масових видів *U. tumidus* і *U. pictorum*. Значно рідкіснішими є *U. crassus, A. cygnea* та *P. complanata* Загалом по акваторіям України серед перлівницевих вибудовується така тенденція щодо їх зустрічальності: *A. anatina* > *U. tumidus* > *U. pictorum* > *U. crassus* ≫ *A. cygnea* > *P. complanata* > *S. woodiana*.

Видовий склад та зустрічальність перлівницевих у різних річкових басейнах неоднакові. Так, у басейні Дунаю виявлені усі сім видів молюсків (шість аборигенних і один адвентивний *S. woodiana*) родини Unionidae, характерних для фауни України (табл. 9). Проте найчастіше тут зустрічалися *A. anatina*, *U. tumidus* і *U. crassus* (в останньому випадку мова йде про річкові системи Карпат, адже в пониззі Дунаю цей вид не виявлений). До складу малакофауни водойм і водотоків Південного Бугу, Прип'яті, Дніпра, Сіверського Донця входять беззубки *A. anatina*, *A. cygnea*, *P. complanata,* серед яких найбільша зустрічальність (38,2–59,4 %) характерна для *A. anatina*, а також перлівниць *U. tumidus*, *U. pictorum*, *U. crassus.* Зустрічальність останньої значно менша і варіює в межах 8,8–40,6 %. У водних об'єктах Дністра відзначені *A. anatina*, *P. complanata*, *U. tumidus*, *U. pictorum* і *U. crassus*. Слід зауважити, що *P. complanata* та *U. crassus* були відзначені лише у 15,4 % і 11,5 % випадків відповідно. Для басейну Західного Бугу характерні *A. anatina*, *A. cygnea*, *U. tumidus* і *U. pictorum*, причому зустрічальність усіх видів невисока і коливається в межах 11,1–16,7 %. Найбіднішою виявилася фауна Unionidae у водоймах і водотоках Криму, де знайдені лише три види, а саме: *U. tumidus*, *U. crassus* і *A. anatina*.

2.2. Ареал *Unio tumidus*. Це европейский вид, ареал якого охоплює Європу впритул до Уралу (Жадин, 1938). В Україні *U. tumidus* раніше був поширений у всіх природно-географічних зонах і відповідно всіх річкових системах (рис. 15) і вважався багаточисельним і одним із фонових видів перлівницевих (Стадниченко, 1984), якому властива значна географічна мінливість за розмірами, формою і забарвленням черепашки (рис. 16).

Протягом XIX–XX ст. дослідники регулярно відзначали *U. tumidus* у Нижньому Дунаї та заплавних водоймах, які належать до його системи (Марковський, 1955; Иванчик, 1967; Поліщук, 1974; Корнюшин, Ляшенко, 2004). Неодноразово він був виявлений у верхній, середній та нижній течіях Дністра і його притоках, про що свідчать як відповідні літературні джерела (Жадин, 1929, 1933; Новицький, 1938; Марковський, 1953; Путь, 1954;

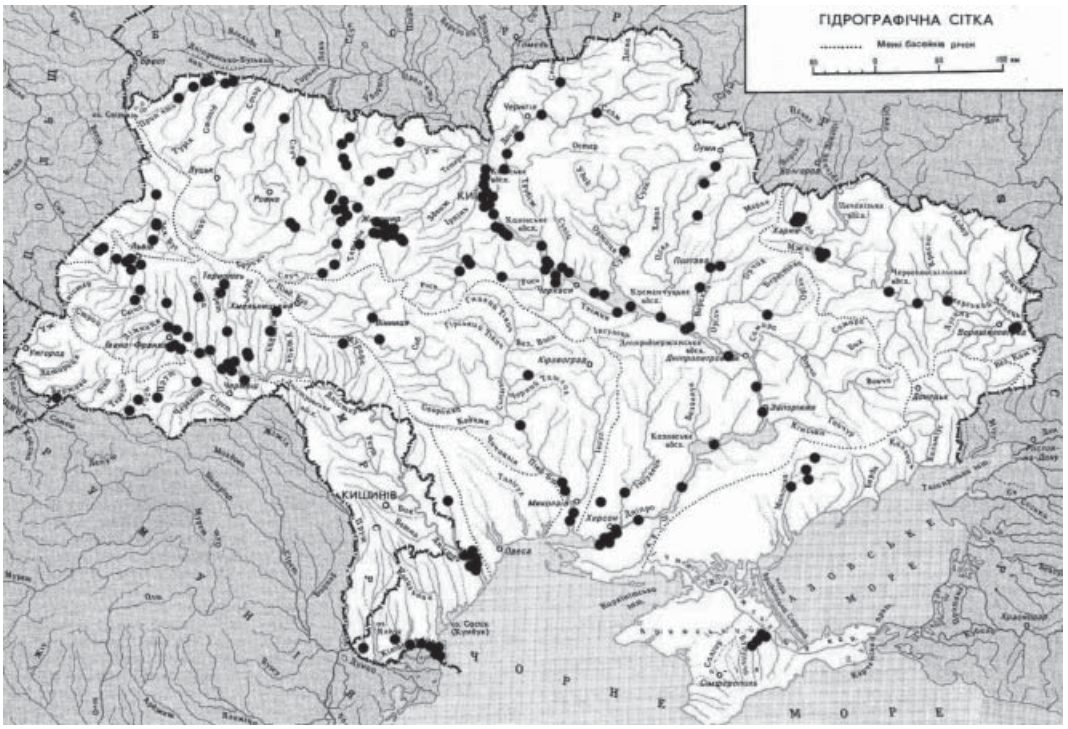

Рис. 15. Пункти знахідок *U. tumidus* у річкових системах України в XIX–XX ст. за літературними даними та музейними колекціями.

Иванчик, 1967, 1968; Гонтя, 1970, 1975; Стадниченко, 1984), так і збори з цієї річкової системи в колекції молюсків ЗМЛНУ. За літературними даними (Стадниченко, 1984, 2007; Стадниченко та ін., 2007) і колекціями (ЗМЛНУ) *U. tumidus* також зустрічався в системі Західного Бугу. Відомий він і з Південного Бугу (Shadin, 1931; Жадин, 1933; Марковський, 1954; Стадниченко, 1984). Багаторазово відзначений в основному руслі Дніпра, його водосховищах і притоках, зокрема Прип'яті й водних об'єктах, що належать до її системи (Кесслер, 1882; Рябинин, 1886; Коротун, 1932; Полянський, 1932; Жадин, 1933; Журавель, 1937; Новицький, 1938; Марковський, 1954; Путь, 1936, 1952, 1954; Біргер, 1961; Оливари, 1967; Пучкова, Поливанная, 1967; Гайдаш, 1975; Иванцив, 1975; Стадниченко, Стадниченко, 1982; Стадниченко, 1984; Ляшенко, Харченко, 1987; Ставинская, 1987; Юришинец, 1997; Янович, 1997; Мельниченко, Янович, 2000). Про *U. tumidus* у басейні Сіверського Дінця повідомляли М. М. Коротун (1932), Г. І. Вергун (1966). Також цей вид до 1980-х років вказували для річок Приазов'я (Дубовський, 1956; Дегтяренко, 2009) та Криму (Пузанов, 1926; Жадин, 1933; Цееб, 1947; Стенько, 1979).

Результати отримані протягом експедиційних виїздів 2007–2012 рр. дають підстави зробити висновок, що незважаючи на те, що цей вид знайдено в 116 пунктах з 300, ареал *U. tumidus* за останні 50 років помітно скоротився і фрагментувався (рис. 17), на що вказують наступні обставини. В річках Приазов'я особини цього виду, як і інші представники родини Unionidae, не були виявлені взагалі. Незважаючи на досить високі показники зустрічальності, перлівниці в басейні Дніпра (56,5 %), у південних водосховищах Дніпровського каскаду, зокрема в Каховському, Дніпровському, Кременчуцькому, ця перлівниця не відмічена, хоча її вказували на цій ділянці Дніпра до і одразу після зарегулювання (Кесслер, 1882; Оливари, 1967; Иванцив, 1975). У басейні Західного Бугу *U. tumidus* зареєстрований лише в озерах Шацького національного

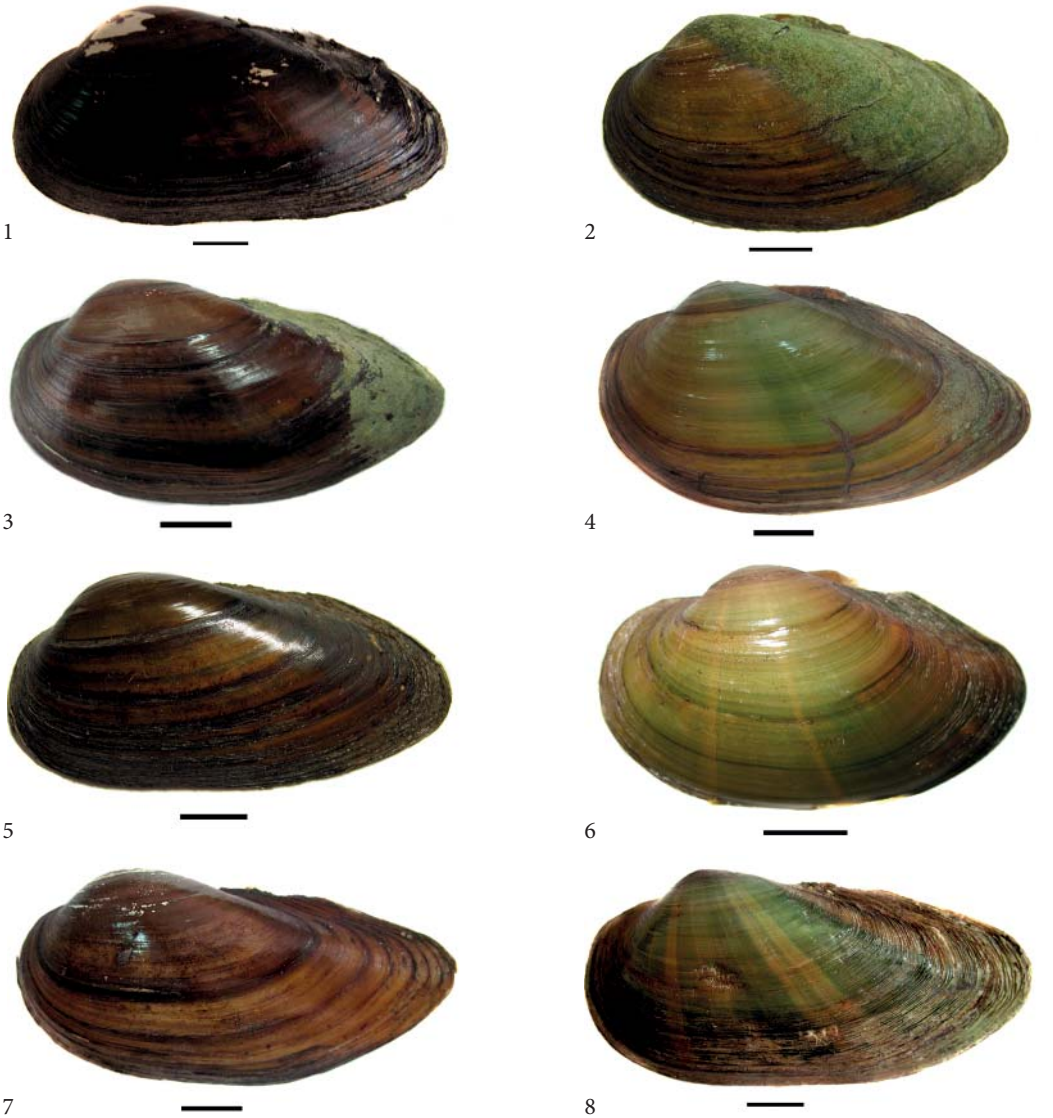

Рис. 16. Черепашки *U. tumidus* (вигляд зліва): 1 — р. Сталінешті, с. Мамалига (Вінницька область); 2 — Бурштинське водосховище, м. Бурштин (Івано-Франківська область); 3 — оз. Люцимер, смт Шацьк (Волинська область); 4 — р. Чорний Ташлик, м. Новоукраїнка (Кіровоградська область); 5 — р. Стир, с. Маневичі (Волинська область); 6 — р. Інгулець, с. Давидів Брід (Харківська область); 7 — оз. Чернецьке, нацпарк «Святі Гори» (Донецька область); 8 — р. Карасівка, с. Желябовка (АР Крим). Масштабна лінія 10 мм.

природного парку. Не менш драматичною є ситуація і в Криму, де молюск відмічений лише у двох пунктах, хоча раніше його знаходили на півострові неодноразово (Пузанов, 1926; Жадин, 1933; Цееб, 1947; Стенько, 1979).

Тим не менш, незважаючи на певне скорочення ареалу, цей вид був знайдений у досить значній кількості у більшості річкових систем України: Дунаї, Дністрі, Західному і Південному Бузі, Дніпрі, Сіверському Донці і річках Криму (рис. 18, табл. 8, Додаток).

При цьому зустрічальність виду є неоднаковою по річкових системах. У басейні Прип'яті *U. tumidus* був знайдений в 22 пунктах із 32 обстежених, Дніпра — в 48 із

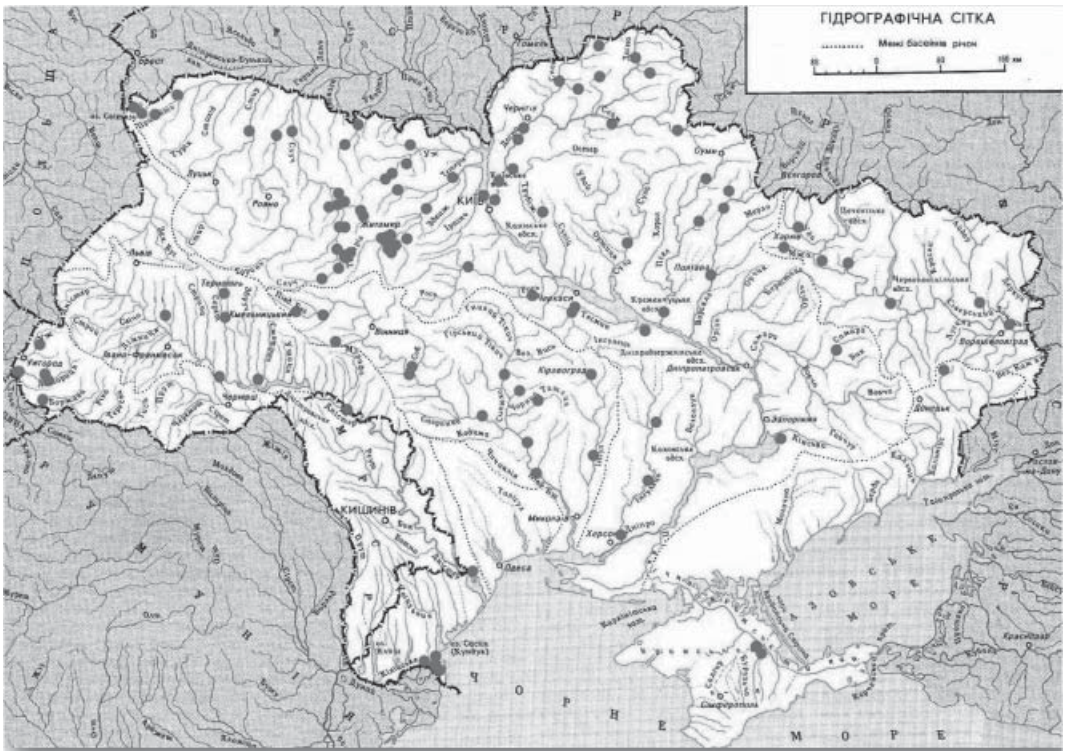

Рис. 17. Пункти знахідок *U. tumidus* у річкових системах України за матеріалами експедицій 2007–2012 рр.

85, Сіверського Донця — у 8 із 15, Південного Бугу — в 13 із 34, Дністра — у 7 із 26, Дунаю — в 11 із 50, Західного Бугу — у 3 із 18, а в Криму — лише у 2 із 35 досліджених (Додаток). У 82,5 % пунктах збору *U. tumidus* виявлений разом з *U. pictorum,* в 75,4 % — з *A. anatina,* 27,2 % — з *U. crassus,* 20,2 % — з *P. complanata,* 18,4 % – з *A. cygnea.*

Очевидно, що зараз *U. tumidus* залишається одним з найбільш поширених і звичайних видів малокофауни України.

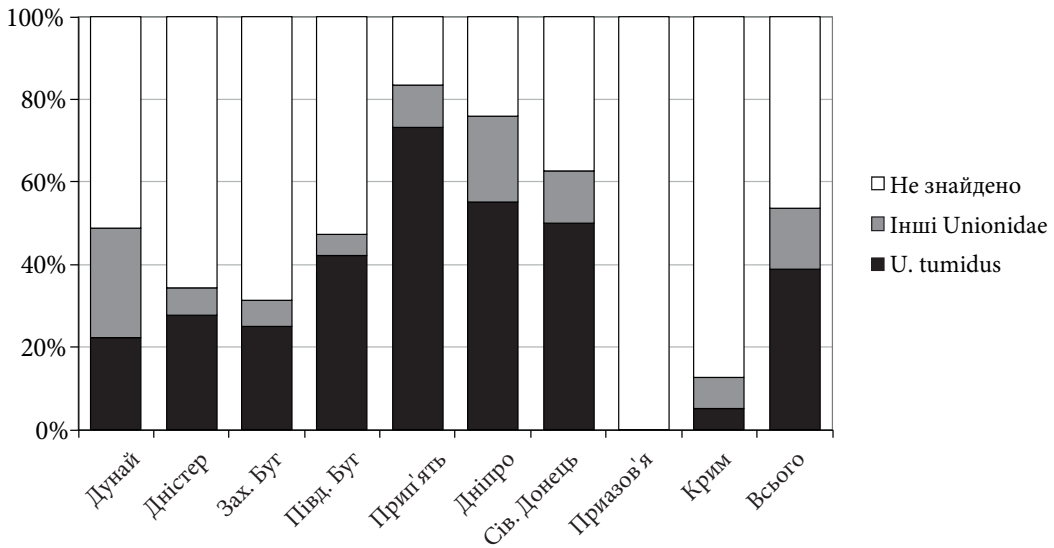

Рис. 18 Число вибірок (n) зі знахідками *U. tumidus* і інших видів перлівнецевих в річкових системах України за матеріалами експедицій 2007–2012 рр.

2.3. Ареал *U. pictorum*. Це західнопалерктичний вид, місця поширення якого охоплюють північну, північно-західну, центральну та східну частини Європи до Уральського регіону, Чорного і Каспійського морів (Van Damme, 2011).

В Україні *U. pictorum*, як і *U. tumidus*, був одним із звичайних видів не тільки перлівницевих а й молюсків взагалі (Стадниченко, 1984). Раніше його відмічали у всіх річкових басейнах України (рис. 19) без виключення. Виду притаманна значна мінливість черепашки (рис. 20). Згідно з літературними джерелами (Марковський, 1955; Здун, 1960; Шнаревич, Иванчик, 1963; Иванчик, 1967, 1968; Дедю, Мущинский, 1969; Поліщук, 1974; Стадниченко, 1984) та колекційних зборів (ДНПМ, ВФКІЗ) в XIX–XX ст. був поширеним у водоймах і водотоках Дунаю. Дуже звичайним був на Дністрі (Жадин, 1929, 1933; Новицький, 1938; Гринбарт, 1953; Марковський, 1953; Путь, 1954; Иванчик, 1967, 1968; Гонтя, 1970, 1975; Стадниченко, 1984), Західному Бузі (Bakowski, 1892; Стадниченко, 1984; Стадниченко та ін., 2007; Яворський, 2007), Південному Бузі (Конкина, 1928; Shadin, 1931; Жадин, 1933; Новицький, 1938; Коротун, 1932; Марковський, 1954; Путь, 1954; Біргер, 1961; Григорьев, 1965; Полищук, 1975; Стадниченко, 1984). В основному руслі Дніпра і притоках, а згодом і в водосховищах це був традиційно масовий вид (Ельский, 1862; Кесслер, 1882; Полянський, 1932; Жадин, 1933; Коротун, 1936; Новицький, 1938; Марковський, 1954; Путь, 1954; Біргер, 1961; Оливари, 1967, Гайдаш, 1975; Иванцив, 1975; Стадниченко, 1984; Ляшенко, Харченко, 1987; Ставинская, 1987). Часто зустрічався в Сіверському Донці (Krynicki, 1837; Siemashko, 1849; Радкевич, 1878; Рябинин, 1886; Розен, 1900; Вергун, 1966; Пучкова, 1967; Стадниченко, 1984; Ляшенко, Харченко, 1987), річках Приазов'я (Лубянов, 1954, 1962; Дубовский, 1956; Дегтяренко, 2009) і річках Криму (Цееб, 1947; Стенько, 1979) (табл. 8, Додаток).

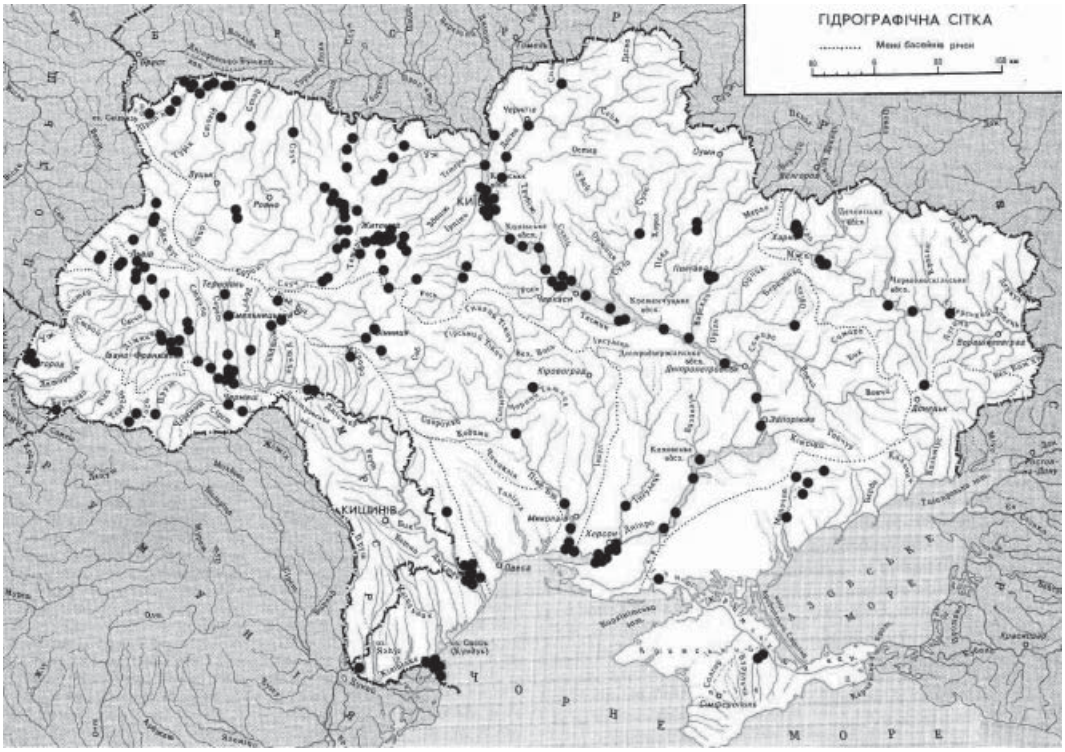

Рис. 19. Пункти знахідок *U. pictorum* у річкових системах України в XIX–XX ст. за літературними даними та музейними колекціями.

Під час досліджень 2007–2012 рр. *U. pictorum* був виявлений у 111 пунктах (37 %), які належать до басейнів Дунаю, Дністра, Західного і Південного Бугу, Дніпра, Прип'яті, Десни та Сіверського Донця (рис. 21, табл. 8 (Додаток)). Негативні зміни у гідроекосистемах багатьох річок України зробили неможливим існування *U. pictorum*, що призвело до скорочення його загальної чисельності і фрагментації ареалу. Ця перлівниця не відмічена у водоймах і водотоках Приазов'я та Криму, хоча неодноразово її вказували там дослідники минулих років (Лубянов, 1954, 1962; Дубовский, 1956; Дегтяренко, 2009; Цееб, 1947; Стенько, 1977, 1978). У басейні Західного Бугу перлівниця відмічена лише у вибірках з озер Люцимер і Пісочне. У нижній течії Південного Бугу, на Нижньому Дніпрі, а також Каховському, Дніпровському і Кременчуцькому водосховищах вид не виявлений. Зник *U. pictorum* і в ряді річок

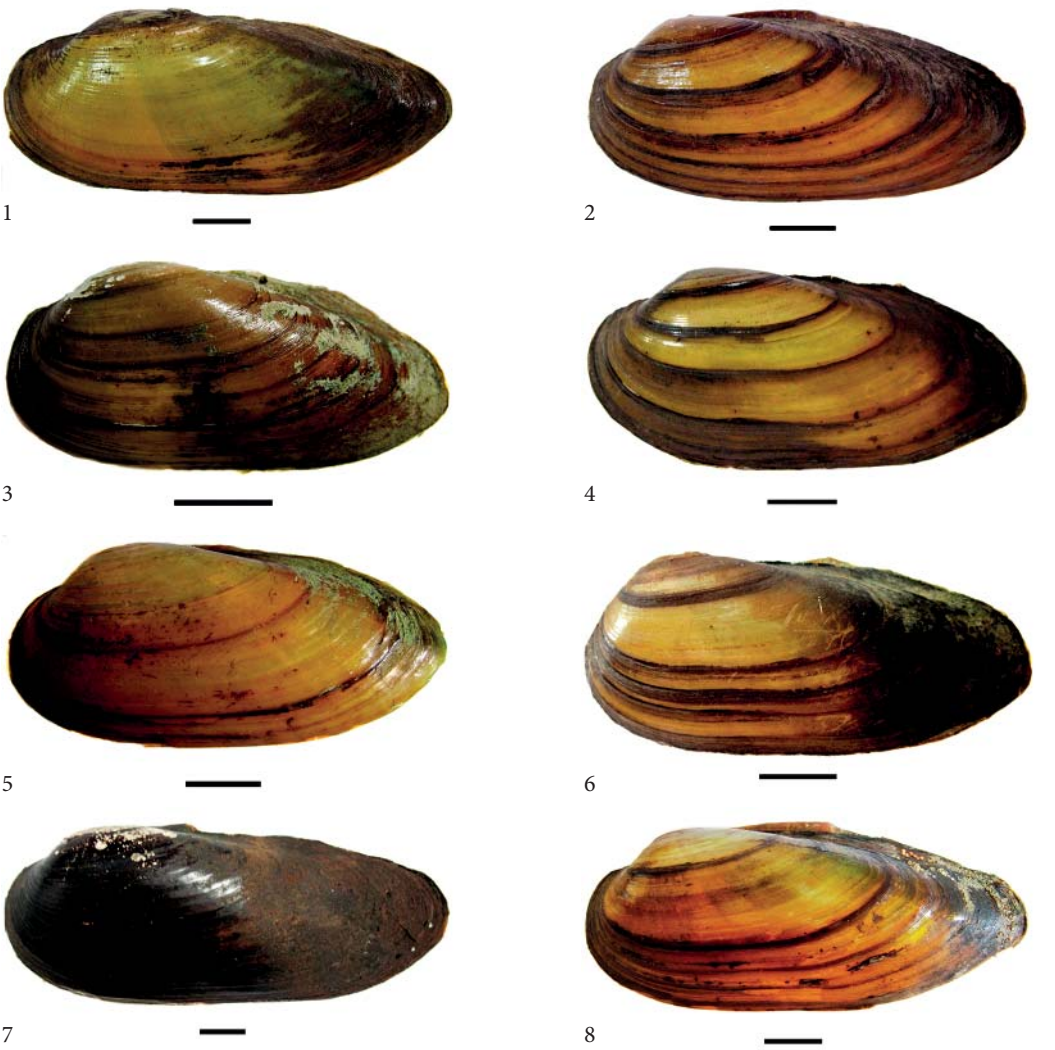

Рис. 20. Черепашки *U. pictorum* (вигляд зліва): 1 — р. Сталінешті, с. Мамалига (Вінницька область); 2 — р. Мурафа, с. Біла (Вінницька область); 3 — оз. Пісочне, с. Любохин (Волинська область); 4 — р. Південний Буг, м. Южноукраїнськ (Миколаївська область); 5 — р. Інгул, м. Кіровоград; 6 — р. Сула, м. Ромни (Сумська область); 7 — р. Случ, м. Сарни (Рівненська область), 8 — р. Сіверський Донець, смт Станично-Луганське (Луганська область). Масштабна лінія 10 мм.

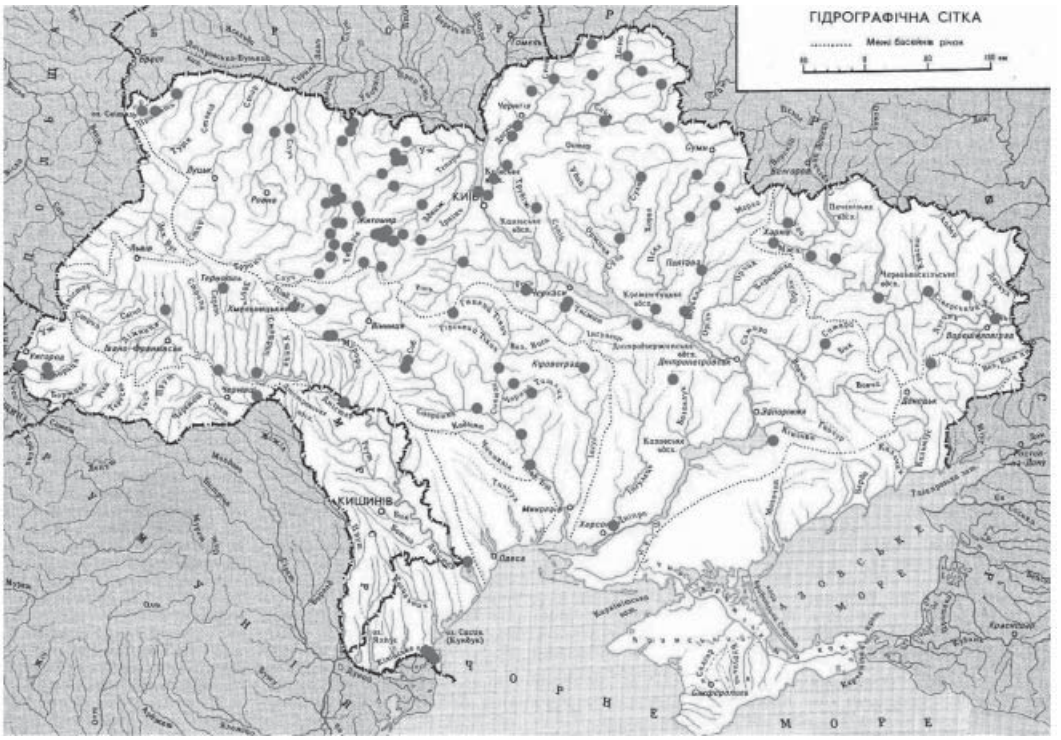

Рис. 21. Пункти знахідок *U. pictorum* у річкових ситсемах України за матеріалами експедицій 2007–2012 рр.

Криму та Приазов'я. Зокрема, ця перлівниця не зареєстрована у річках Карасівка і Молочна, хоча в 40–50-х роках XX ст. щільність поселень молюска тут була дуже високою і досягала 90 екз./м^2 (Цееб, 1947).

Присутність цього виду в різних річковах системах дуже відрізняється (рис. 22). Найбільша зустрічальність *U. pictorum* відзначена в басейні Прип'яті, де *U. pictorum* зареєстрований у 24 пунктах з 32 обстежених, а найменша — басейні Західного Бугу,

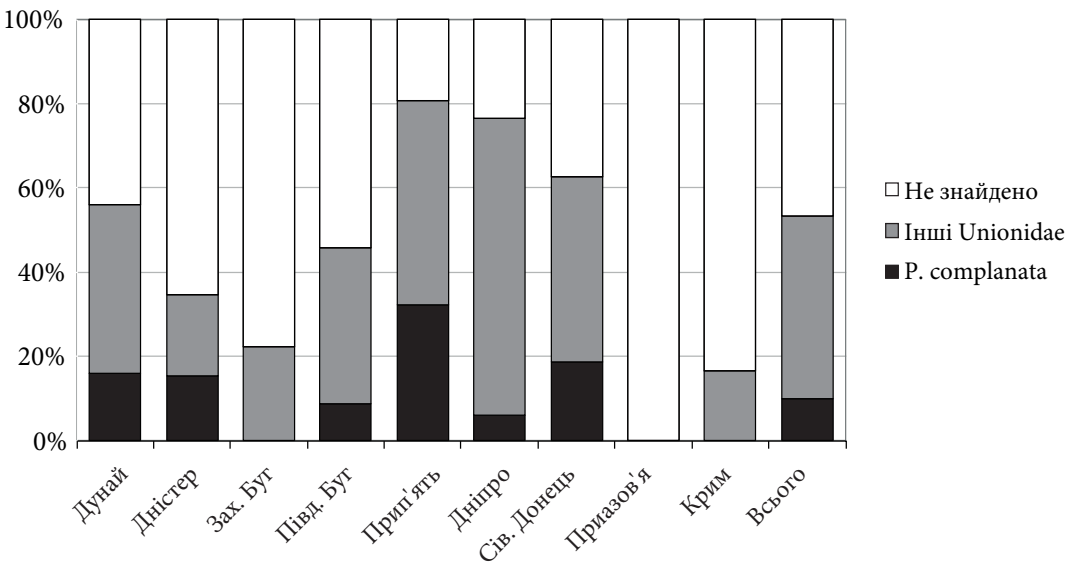

Рис. 22. Число вибірок (n) зі знахідками *U. pictorum* і інших видів перлівнецевих в річкових системах України за матеріалами експедицій 2007–2012 рр.

де молюск знайдений лише у 2 пунктах із 18. У водоймах і водотоках Прип'яті, Сіверського Дінця, Південного Бугу *U. pictorum* зустрічається частіше, ніж інші перлівницеві, а в водних об'єктах Дніпра цей вид, як і *U. tumidus*, виявлений у 56,5 % випадків і поступався за цим показником *A. anatine,* частота трапляння якої на рівні вибірок склала в цьому басейні 58,8 %. Слід зазначити, що у 84,7 % випадків *U. pictorum* співіснував з *U. tumidus,* 75,7 % — з *A. anatina,* 28,8 % — з *U. crassus,* 21,6% —з *P. complanata*, 18,9 % з *A. cygnea*.

2.4. Ареал *U. crassus*. За одними уявленнями природний ареал *U. crassus* охоплює Європу і Західну Сибір, басейн Амура та Ближній Схід басейн річок Тігр та Єфрат (Bank et al., 2006; Graf, 2007). За іншими поглядами (Lopes-Lima et al., 2014) присутність виду в Амурі потребує додаткових доказів

В Україні в XIX–XX ст. *U. crassus* був поширеним і численним видом, що зустрічався у всіх значних річкових системах (рис. 23). Це дуже поліморфний вид (рис. 24). Його відзначали не тільки у другорядних водотоках системи Дунаю (Тисі, Пруті, Сереті, Ужі, Коломийці), а й навіть в лиманах дельти (Жадин, 1938; Марковський, 1955; Черемисина, Иванчик, 1955; Иванчик, 1967, 1968; Стадниченко, 1984; Корнюшин, Ляшенко, 2004). Досить численні знахідки відомі в басейнах Південного Бугу (Shadin, 1931; Жадин, 1933, 1938; Новицький, 1938; Стадниченко, 1984) і Західного Бугу (Стадниченко, 1984; Царик та ін., 2005; Стадниченко та ін., 2007, 2008), Сіверського Донцю (Радкевич, 1878; Рябинин, 1886; Ляшенко, Харченко, 1987). Цього молюска знаходили протягом всього русла Дністра і по його притокам, а також у Дністровському лимані (Лебедев, 1917; Жадин, 1929, 1933, 1938; Новицький, 1938; Путь,

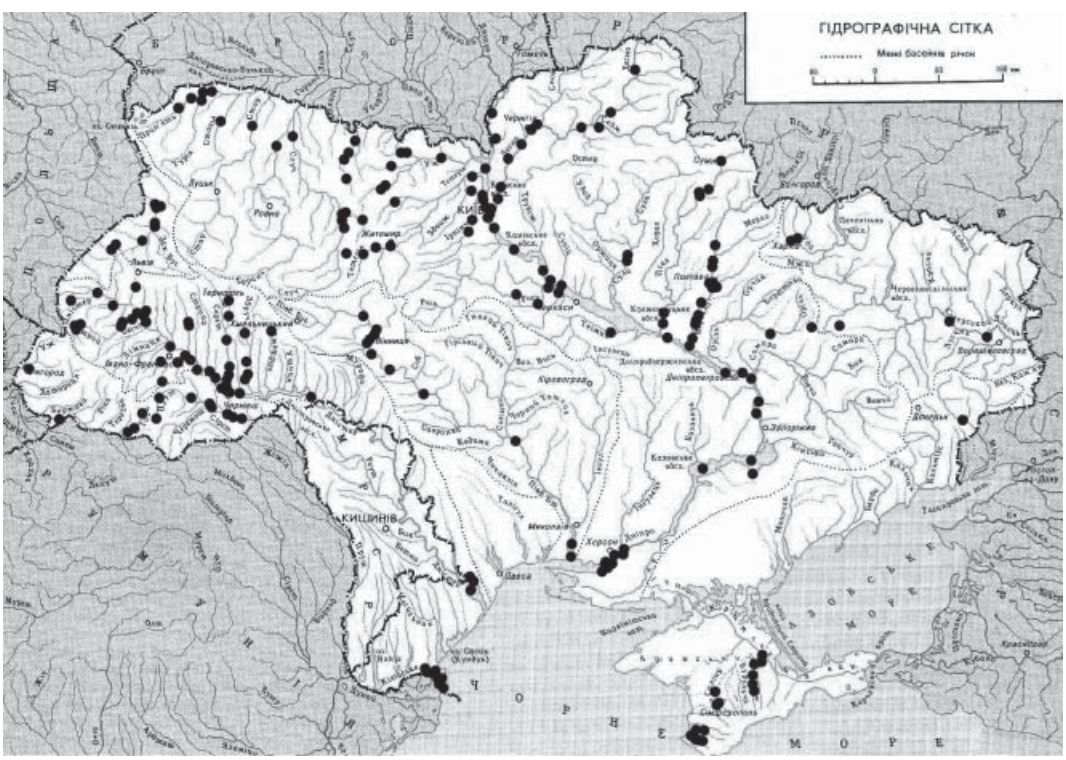

Рис. 23. Пункти знахідок *U. crassus* у річкових системах України в XIX–XX ст. за літературними даними та музейними колекціями.

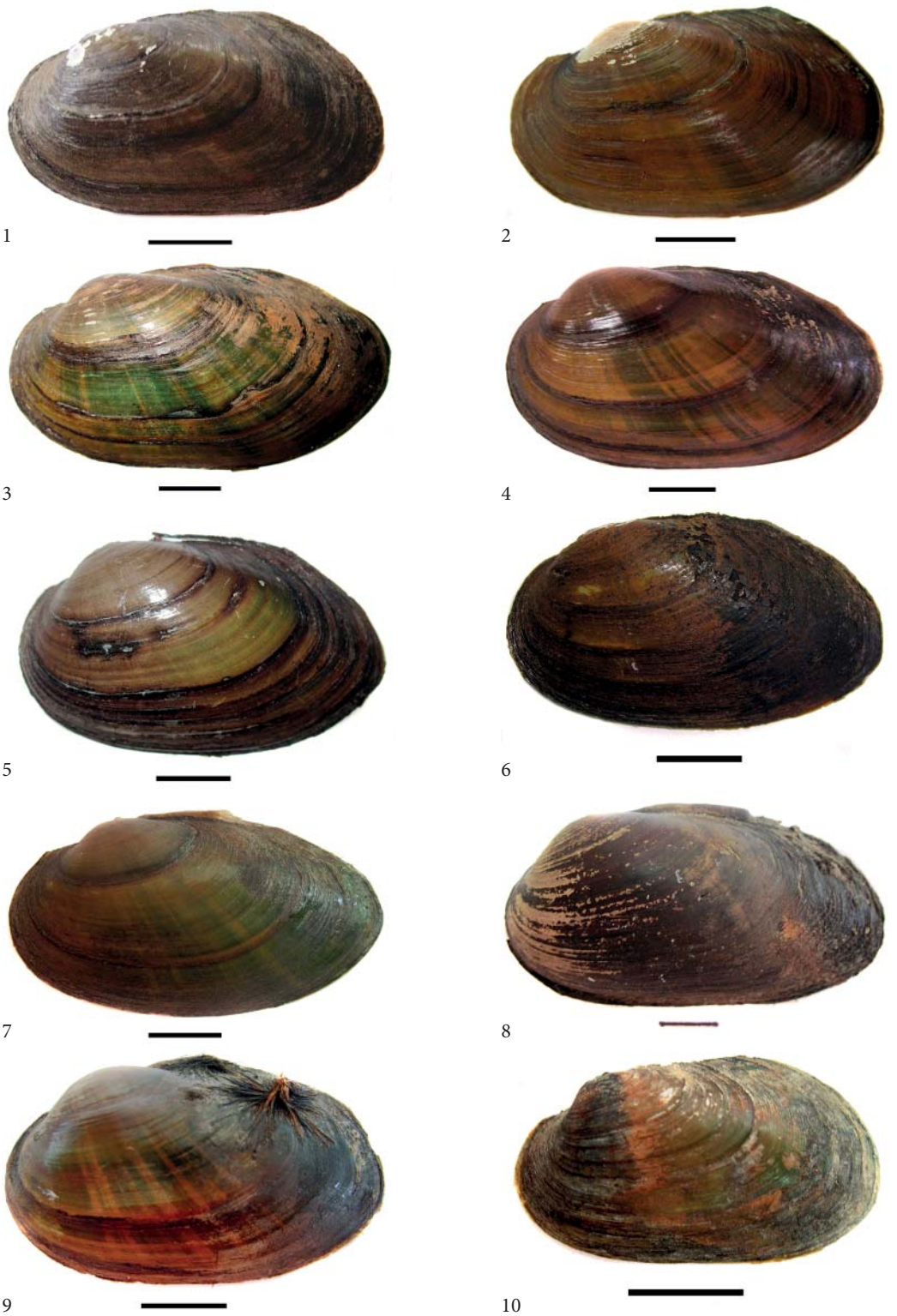

Рис. 24. Черепашки *U. crassus* (вигляд зліва): 1 — р. Боржава, с. Вільхівка (Закарпатська область); 2 — р. Уж, м. Ужгород (Закарпатська область); 3 — р. Сталінешті, с. Мамалига (Черновицька область.); 4 — р. Мурафа, с. Біла (Вінницька область), 5 — р. Південний Буг, м. Южноукраїнськ (Миколаївська область); 6 — р. Уборть, с. Сущани (Житомирська область), 7 — р. Десна, с. Жукин (Чернигівська область); 8 — р. Десна, м. Новгород-Сіверський (Чернигівська область); 9 — р. Сіверський Донець, смт Станично-Луганське (Луганська область); 10 — р. Чорна, с. Хмельницьке (АР Крим). Масштабна лінія 10 мм.

1954; Иванчик, 1967, 1968; Гонтя, 1970, 1975; Стадниченко, 1984; Недоступ, Дягилева, 1987). Ряд дослідників відмічали цю перлівницю в басейні Дніпра: головному руслі, плавнях, притоках і навіть водосховищах (Київському, Кременчуцькому, Дніпродзержинському, Дніпровському, Каховському). Вид знаходили в Дніпро-Бузькому лимані та каналі Дніпро-Донбас (Ельский, 1862; Радкевич, 1878; Рябинин, 1886; Розен, 1907; Пузанов, 1926; Полянський, 1932; Жадин, 1933; Коротун, 1932; Путь, 1954; Каховське водосховище, 1964; Оливари, 1967; Гайдаш, 1975; Иванцив, 1975; Стадниченко, Стадниченко, 1982; Стадниченко, 1984; Ляшенко, Харченко, 1987; Ставинская, 1987; Плигин, 2008), що підтверджується колекційними зборами (ДНПМ, ВФКІЗ). У літературі є повідомлення про знаходження цього виду у водотоках Кримського півострова, зокрема, в річках Альма, Кача, Чорна, Індол, Карасу, Карасівка, Салгир (Retowski, 1883; Пузанов, 1925; Pusanov, 1928, 1929; Жадин, 1933; Цееб, 1947, 1964; Стадниченко, 1964, 1975, 1979, 1984; Стадниченко и др., 1977; Стенько, 1977, 1978, 1979; Корнюшин, 2002; Прокопов, 2003).

Зарегульовання річок виявилося для цього виду, як ні для якого іншого, вкрай згубним. Внаслідок чого вже наприкінці 1990-х років в водних системах України *U. crassus* різко скоротив чисельність і набув мозаїчного поширення, що і послугувало причиною для його запропонування до включення до Червоної книги (Корнюшин, 2002). Протягом досліджень 2007–2012 рр. цей молюск виявлений лише в 44 із 300 досліджених пунктів (зустрічальність — 14,67 %) (рис. 25, табл. 8, Додаток), що в 34 рази менше, ніж попередніх видів перлівниць.

Частіше за все *U. crassus* трапляється в басейні Прип'яті, де ця беззубка була знайдена у 13 із 32 досліджених пунктів (зустрічальність — 40,6 %) (рис. 26). У водоймах і водотоках Дунаю вид був значно рідкіснишим і виявлений в 11 пунктах (22 %) із

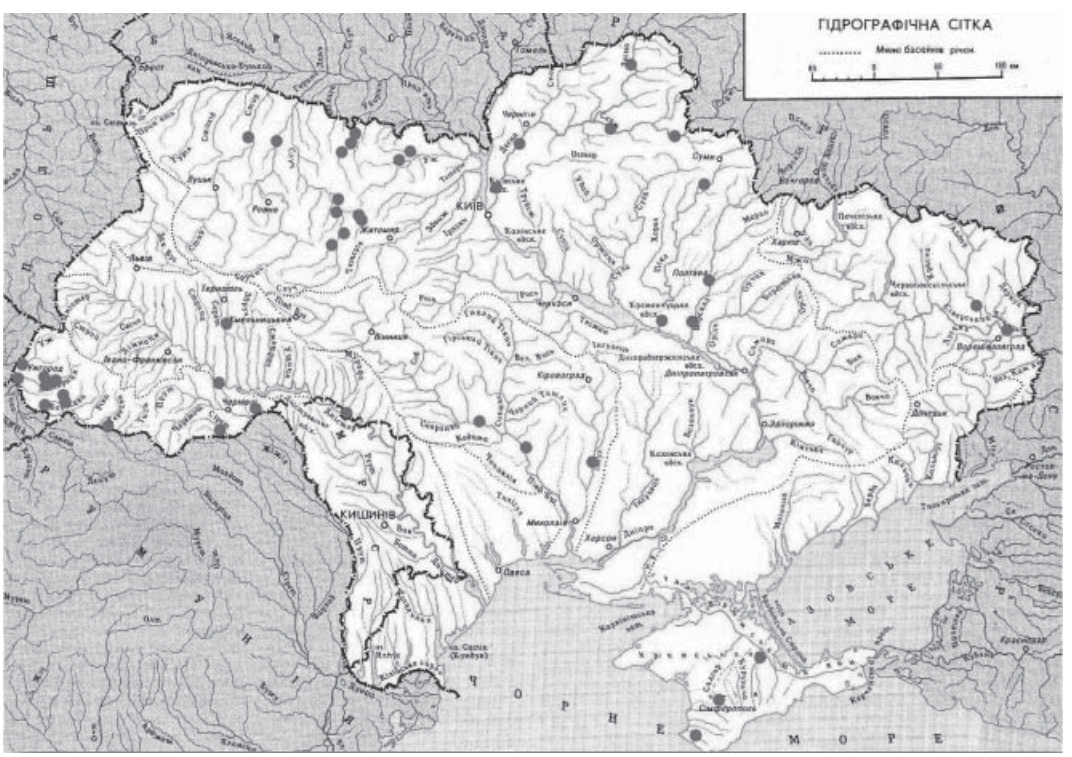

Рис. 25. Пункти знахідок *U. crassus* у річкових системах України за матеріалами експедицій 2007–2012 рр.

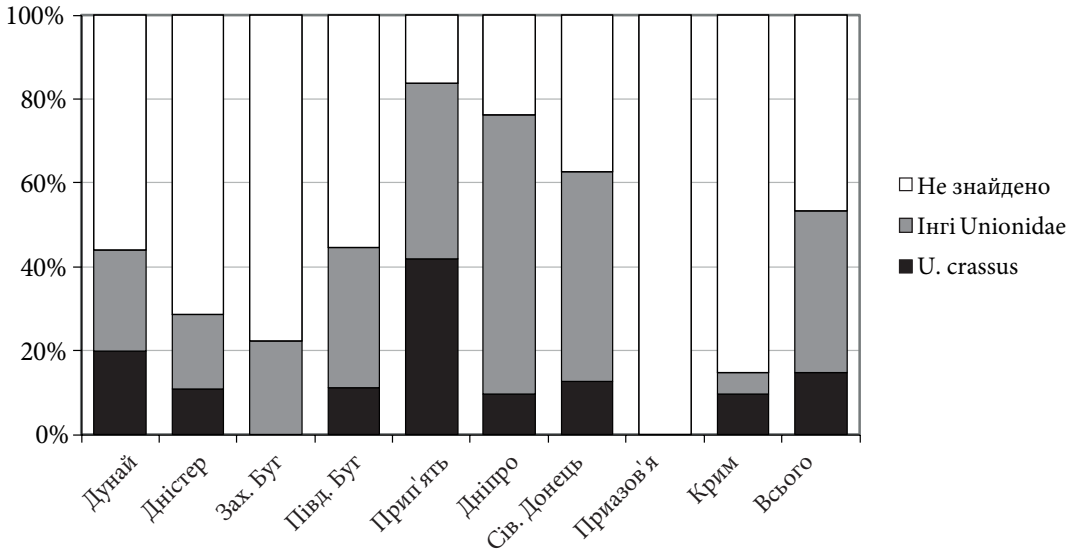

Рис. 26. Число вибірок (n) зі знахідками *U. crassus* і інших видів перлівнецевих в річкових системах України за матеріалами експедицій 2007–2012 рр.

50 обстежених, причому лише у річках Закарпаття. Цей молюск став рідкісним в басейнах Сіверського Донця, Дністра, Дніпра, Південного Бугу, річках Криму, де раніш був звичайним або місцями масовим видом. Показник зустрічальності *U. crassus* для Сіверського Донця склав лише 13,3 %, Дністра — 11,5 %, Дніпра — 10,6 %) і Південного Бугу — 8,8 %. У водних об'єктах Криму молюск знайдений тільки в трьох пунктах з 35, а в басейні Західного Бугу взагалі не виявлений, хоча ще у 1940–1960-х рр. вважався широко розповсюдженим у регіоні видом. Порівняльний аналіз літературних даних, музейних матеріалів і результатів досліджень за 2007–2012 рр. свідчать про різке скорочення поширення і фрагментацію ареалу цього виду перлівниць в Україні.

Слід зазначити, що найчастіше цей вид співіснував з іншими перлівницями і значно рідше з беззубками. У 72,7 % випадків *U. crassus* зустрічався разом з *U. pictorum,* 70,5 % — з *U. tumidus,* 56,8 % — з *A. anatina,* 36,4 % — з *P. complanata.* Слід відзначити, що разом з *A. cygnea* цей вид перлівниць був відмічений лише у 2,7 % вибірок, що є свідоцтвом альтернативності їх екологічних уподобань.

2.5. Ареал *A. anatina*. Загальне поширення *A. anatina* — Європа і Сибір (до басейну р. Лєна включно) (Жадин, 1938; Корнюшин, 2002). Цей зовні досить мінливий вид (рис. 27) традиційно вважається одним із найчисельніших і поширеніших молюсків України (Корнюшин, 2002).

У літературних джерелах XIX–XX ст. його постійно згадують як «звичайний вид». Більш того, він був настільки чисельним, що багато дослідників, його характеризуючи, писали «поширений скрізь». Реально цей молюск в минулому столітті був більш ніж звичайним в усіх річкових системах України (рис. 28). Для басейну Нижнього Дунаю, а також річок Закарпаття *A. anatina* як численний вид вказували Ю. М. Марковський (1955), В. І. Здун (1960), Г. С. Іванчик (Иванчик, 1968). Відзначали цю беззубку у водоймах і водотоках Дністра, в тому числі й у Дністровському, Кучурганському лиманах, плавнях, заплавних водоймах, озерах (Eichwald, 1830;

Bakowski, 1892; Лебедев, 1917; Гринбарт, 1953; Марковський, 1953; Путь, 1954; Слободяник, 1957; Иванчик, 1967, 1968; Гонтя, 1971; Стадниченко, 1984; Недоступ, Дягилева, 1987), що підтверджують і музейні матеріали (ННПМ). Відомі знахідки молюска в басейнах Західного Бугу (Eichwald, 1830; Полянський, 1932), які також зберігаються в фондах зоомузею ННПМ, і Південного Бугу (Shadin, 1931; Кирпиченко, 1937;

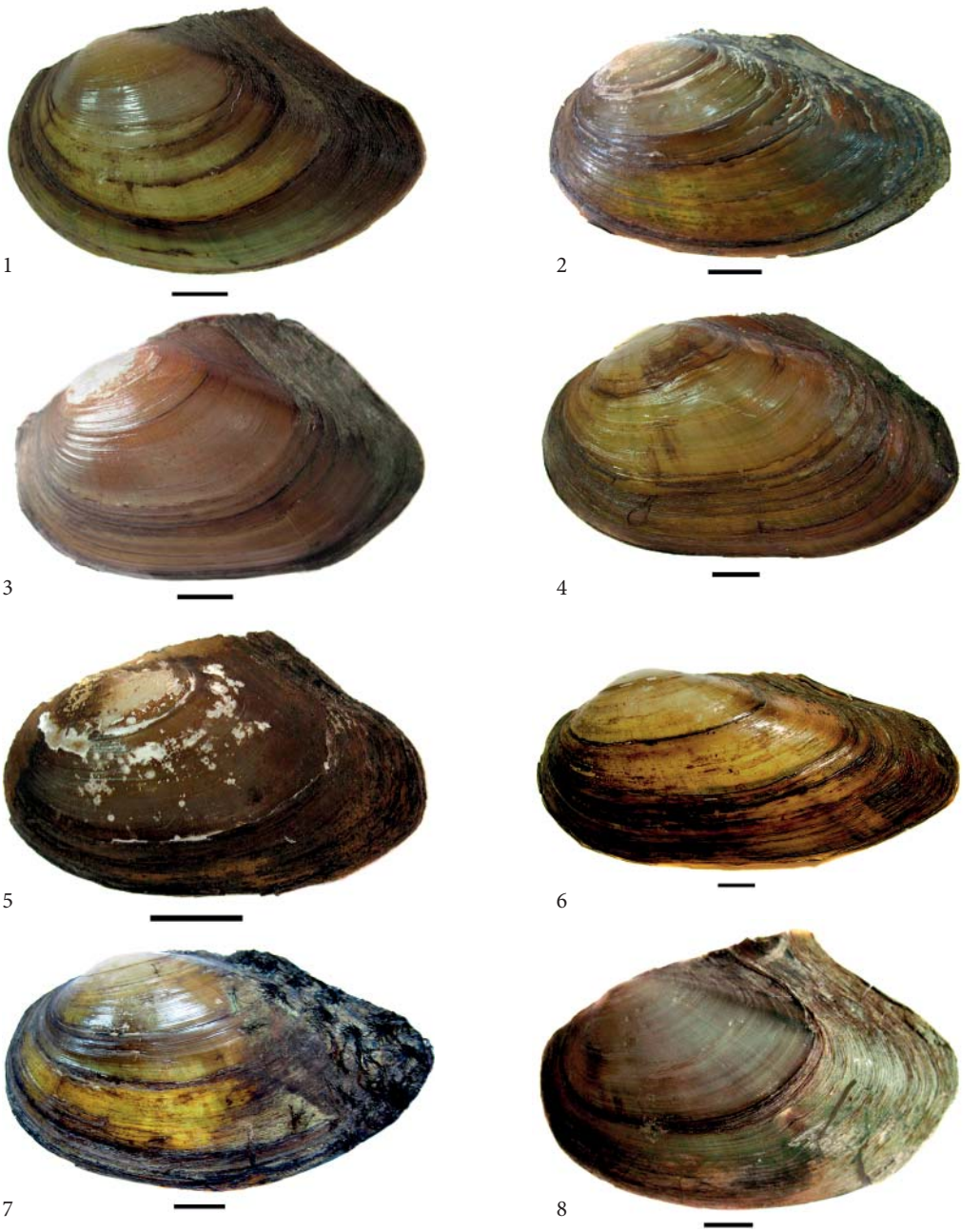

Рис. 27. Черепашки *A. anatina* (вигляд зліва): 1 — р. Дунай (магістральний канал), с. Вилкове (Одеська область); 2 — р. Дністер, с. Маяки (Одеська область); 3 — оз. Люцимер, смт Шацьк (Волинська область); 4 — р. Інгул, с. Софіївка (Миколаївська область); 5 — р. Ревна, с. Семенівка (Чернигівська область); 6 — р. Самара, с. Хороше (Дніпропетровська область); 7 — р. Уда, с. Нова Баварія (Харківська область); 8 — р. Карасівка, с. Желябовка (АР Крим). Масштабна лінія 10 мм.

Новицький, 1938; Біргер, 1961; Полищук, 1975; Стадниченко, 1984). Багато дослідників повідомляли про наявність *A. anatina* не тільки в основному руслі Дніпра і притоках та озерах його верхньої, середньої, нижньої течій, але й в Дніпро-Бузькому лимані, Кременчуцькому, Дніпровському, Каховському водосховищах, каналі Дніпро–Донбас (Ельский, 1862; Степанов, 1870; Радкевич, 1878; Рябинин, 1886; Кесслер, 1882; Конкина, 1928; Ліндгольм, 1929; Полянський, 1932; Путь, 1954; Біргер, 1961; Каховське водоймище, 1964; Оливари, 1964, 1967; Иванцив, 1975; Полищук, 1975; Черногоренко, 1977; Стадниченко, Стадниченко, 1982; Стадниченко, 1984; Ляшенко, Харченко, 1987). Вид традиційно відмічався у річковій системі Сіверського Донця (Степанов, 1870; Радкевич, 1878; Рябинин, 1886, 1889; Степанов, 1870; Жадин, 1929; Ляшенко, Харченко, 1987), річках Криму (Bourguignat, 1880–1881; Westerlund, 1890; Пузанов, 1927; Жадин, 1938, 1952; Цееб, 1947; Стадниченко, 1964, 1975, 1977, 1979; Стенько, 1978).

В експедиційних виїздах 2007–2012 рр. *A. anatina* була виявлена в 117 пунктах з басейнів Дунаю, Дністра, Західного і Південного Бугу, Прип'яті, Дніпра, Сіверського Донця, річок Криму (рис. 29). Ця беззубка зараз є найбільш масовим видом серед перлівницевих (частота зустрічей — 39 %). Показник зустрічальності виду в усіх річкових басейнах, за винятком Західного Бугу і кримських гідроценозів, є досить високим і варіює від 24 до 59,4 % (рис. 30). У водоймах і водотоках Західного Бугу *A. anatina* зареєстрована лише в трьох пунктах із 18, а в Криму — у чотирьох із 35 досліджених. Проте слід зауважити, що зустрічальність беззубки в останніх двох регіонах за літературними джерелами (Полянський, 1932; Стадниченко, 1975) ніколи не була високою.

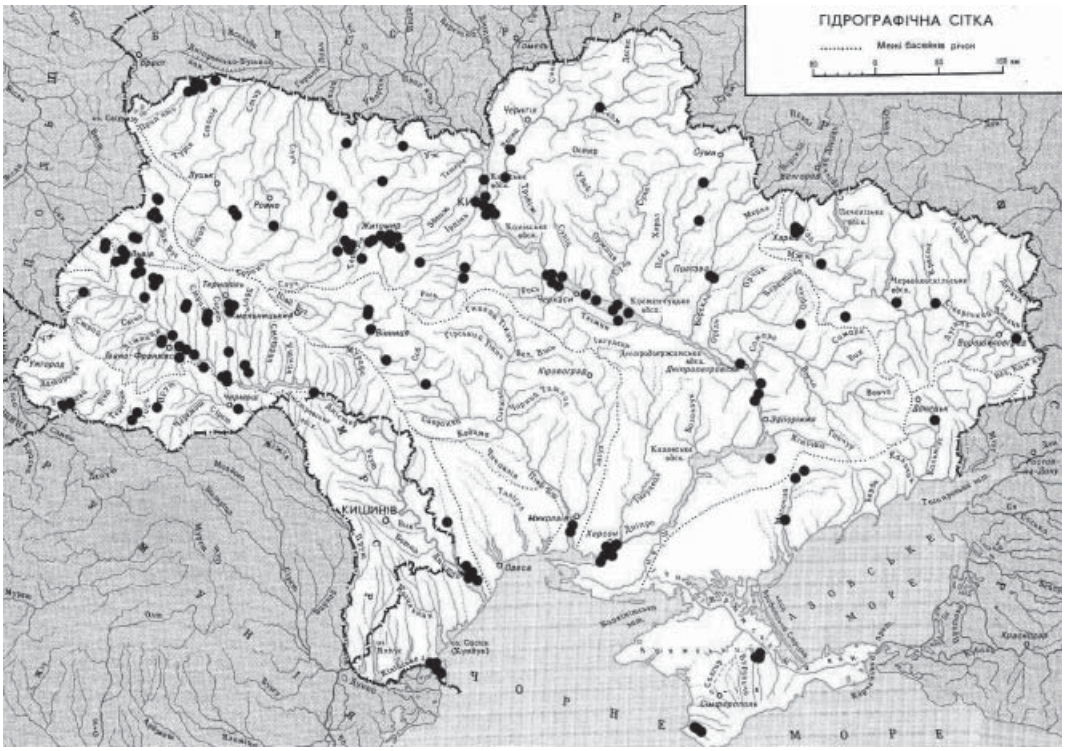

Рис. 28. Пункти знахідок *A. anatina* у річкових басейнах України в XIX–XX ст. за літературними даними та музейними колекціями.

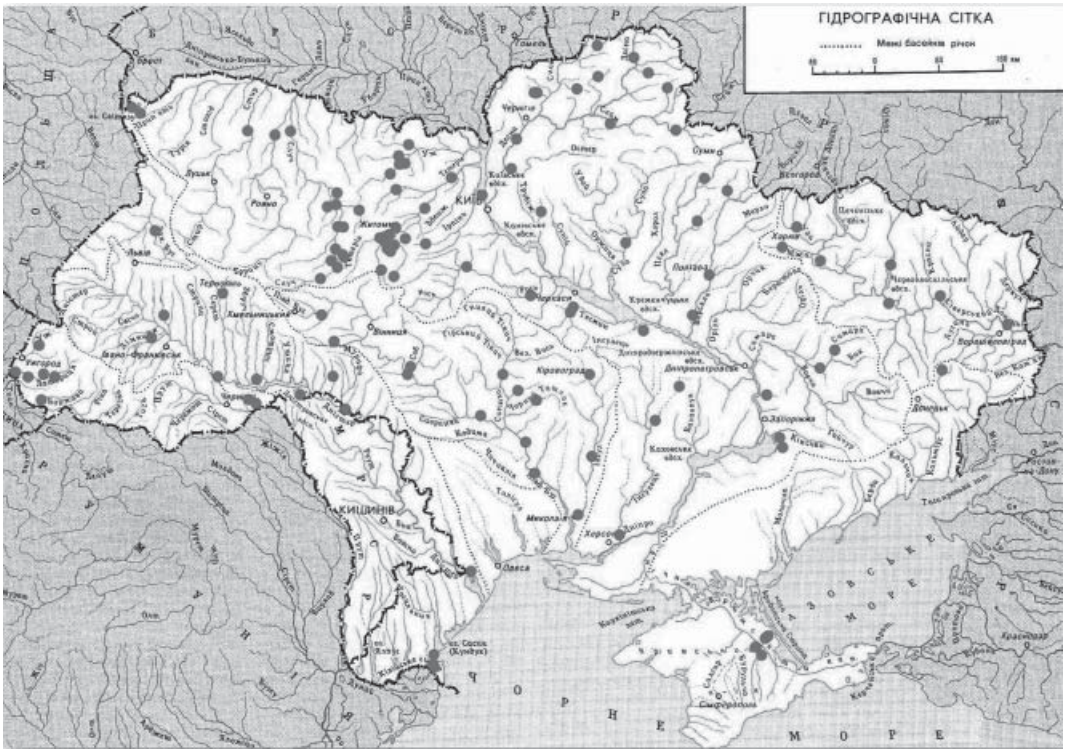

Рис. 29. Пункти знахідок *A. anatina* у річкових басейнах України за матеріалами експедицій 2007–2012 рр.

Ця беззубка зареєстрована у різних типах водойм (ставках, озерах, водосховищах, річках, затоках, каналах), часто в умовах, які є несприятливими для інших видів Unionidae. Особини *A. anatina* співіснували з *U. tumidus* у 73,5 % випадків, в 71,8 % — з *U. pictorum,* в 21,4 % — з *U. crassus,* в 22,2 % — з *A. cygnea,* в 17,1 % — з *P. complanata.*

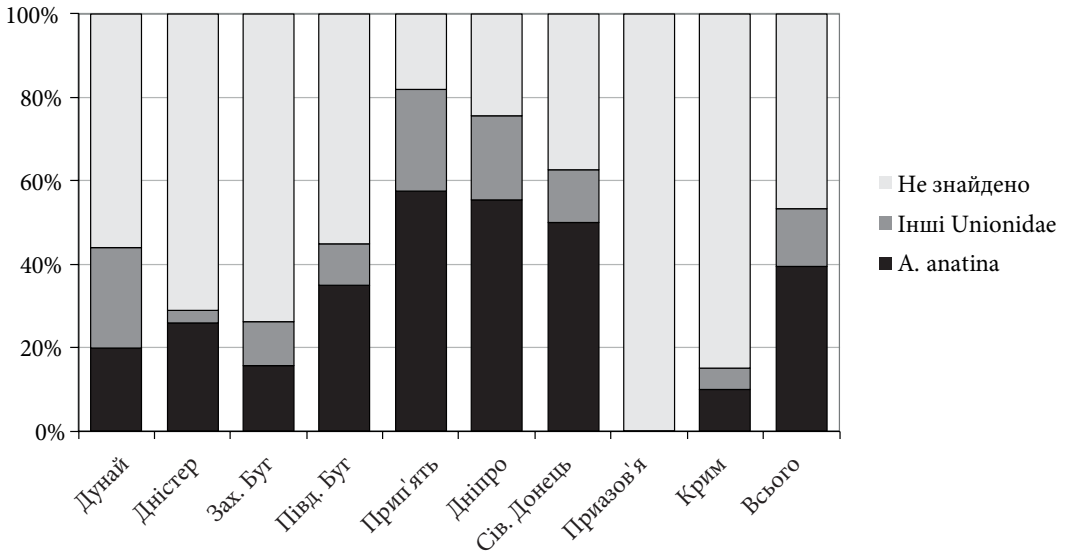

Рис. 30. Число вибірок (n) зі знахідками *A. anatina* і інших видів перлівнецевих в річкових системах України за матеріалами експедицій 2007–2012 рр.

Незважаючи на те, що для *A. anatina*, як ні для якого іншого виду, властива значна екологічна пластичність (Корнюшин, 2002; Янович, Пампура, 2010), яка дозволяє виду досить стабільно існувати в екосистемах з несталим гідробіологічним режимом, є підстави вважати, що зараз цей вид, як і інші аборигенні перлівнецеві, схильний до фрагментації ареалу. Підставою для такого висновку є змешення кількість знахідок місць існування *A. anatina* за останні два десятиліття у порівнянні з літературними даними і музейними колекціями XX ст.

2.6. Ареал *A. cygnea*. Історичний ареал цієї беззубки охоплює озера і внутрішні водойми Європи (Жадин, 1938; Корнюшин, 2002). Це найбільший за розмірами і досить мінливий (рис. 31) аборигенний вид перлівнецевих, який традиційно поширений усіма басейнами головних річок України (рис. 32). Його знаходили у руслі Дунаю, каналах нижньої течії, притоках і ставках (Здун, 1960; Иванчик, 1967, 1968). Існують численні згадування про цей вид в системі Дністра, а також Дністровському та Кучурганському лиманах (Belke, 1853; Bakowski, 1892; Жадин, 1933; Новицький, 1938; Гринбарт, 1953; Путь, 1954; Черемисина, 1957; Слободяник, 1957; Иванчик, 1967, 1968; Гонтя, 1970, 1971). Протягом століття мали місце знахідки в озерах системи Західного Бугу (Jachno, 1870; Bakowski, 1892; Полянський, 1932; Стадниченко, 1984), що також підтверджують колекційні матеріал ННПМ. Його відзначали у Південному Бузі і ставках, що належать до цієї річкової системи (Shadin, 1931; Белінг, 1933; Жадин, 1933; Новицький, 1938; Марковський, 1954; Григорьев, 1965; Полищук, 1975; Стадниченко, 1984). Історично вид мешкав у верхній, середній і нижній течіях Дніпра, а пізніше у створених на ньому водосховищах (Кременчуцькому, Дніпродзержинському, Каховському). Його реєстрували у Дніпро-Бузькому лимані, заплавах, притоках, озерах Нижнього Дніпра, у каналі Дніпро–Донбас (Krynicki, 1837; Ельский, 1862; Степанов, 1870; Радкевич, 1878; Кесслер, 1882; Рябинин, 1886; Lindholm, 1929; Коротун, 1932, 1952; Жадин, 1933; Белінг та ін., 1936; Журавель, 1937; Новицький, 1938; Adamowicz, 1939; Марковський, 1954; Путь, 1954; Коненко та ін., 1961; Каховське водоймище, 1964; Цееб, 1964; Черногоренко, 1967; Оливари, 1967; Гайдаш, 1975; Иванцив, 1975; Полищук, 1964; Стадниченко, Стадниченко, 1982; Стадниченко, 1984; Ляшенко, Харченко, 1987; Ставинская, 1987). Звичайним видом ця беззубка була у басейні Сіверського Донця (Krynicki, 1837; Степанов, 1870; Радкевич, 1878; Рябинин, 1886; Жадин, 1929; Солодовников, 1940; Коротун, 1952; 1936; Пучкова, 1967; Стадниченко, 1984; Ляшенко, Харченко, 1987). В Приазов'ї ця беззубка відзначалася у р. Молочна та її притоках (Лубянов, 1954; Коновалова, 1956; Дубовський, 1956); траплялася в річках Криму (Жадин, 1933; Стенько, 1979).

Протягом останніх десятиліть однозначно спостерігається скорочення і фрагментація ареалу *A. cygnea* в межах України. Вид зареєстровано лише в 30 пунктах із 300 обстежених (рис. 33), причиною чого стало руйнування заплавних екосистем, зокрема озер, де головним чином і мешкає цей вид. У водних об'єктах Нижнього Дунаю, де було обстежено 50 пунктів, цю беззубку знайдено тільки в каналі ПМК в околицях с. Вилкове. Лише в одному з 34 пунктів цей молюск відзначений і в басейні Південного Бугу (м. Вознесенськ Миколаївська область). У екосистемах Західного Бугу, Прип'яті, Дніпра, Сіверського Дінця зустрічальність *A. cygnea* була найвищею, однак коливалася лише в межах від 16,7 до 20 %. Причому у більшості випадків її знахідки за кількістю особин були мізерними і часто в зборах вона була представлена поодинокими екземплярами. Якщо у 60-х роках XX ст. цю беззубку відмічали в басейні Дністра, водотоках Приазов'я та Криму, то під час експедицій, здійсненних в 2007–2012 рр., її тут не було виявлено взагалі.

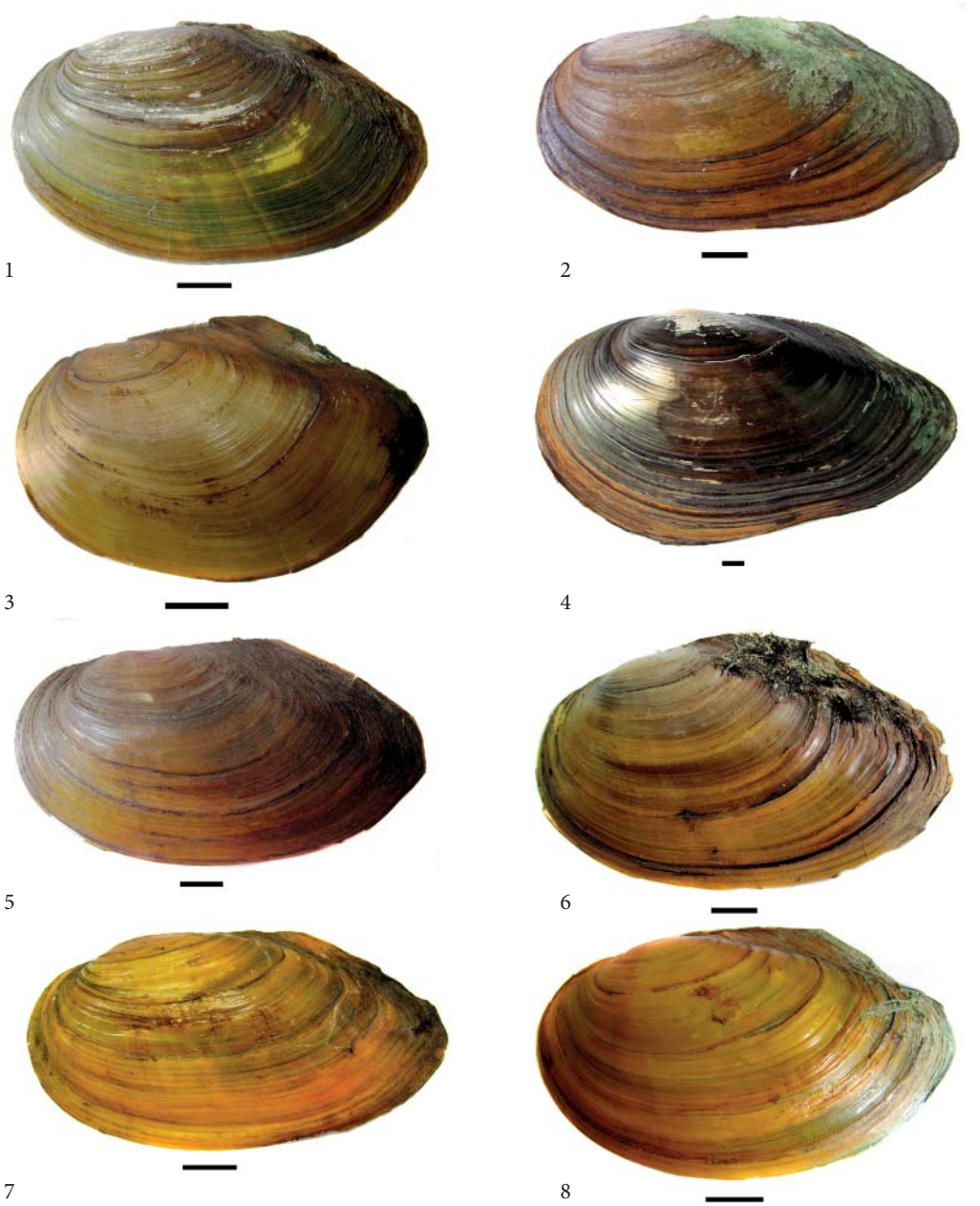

Рис. 31. Черепашки *A. cygnea* (вигляд зліва): 1 — р. Дунай (магістральний канал), с. Вилкове (Одеська область), 2 — р. Кам'янка, м. Кам'янка-Бузька (Львівська область); 3 — оз. Люцимер, смт Шацьк (Волинська область); 4 — р. Деревичка, с Великі Деревичі (Житомирска область); 5 — р. Крюків, с. Іванівка (Чернигівска область); 6 — Київське водосховище, м. Вишгород (Київська область), 7 — р. Уда, с. Нова Баварія (Харківська область); 8 — оз. Лиман, м. Зміїв (Харківська область). Масштабна лінія 10 мм.

Зустрічальність *A. cygnea* є найменшою серед аборигенних видів Unionidae і складає лише 10 % по всіх річкових басейнах (рис. 34). Причому у 86,7 % випадків *A. cygnea* співіснувала з *A. anatina,* у 70 % — з *U. tumidus і U. pictorum.* Тоді як лише в 6,7 % досліджених пунктів цей вид зустрічався з *P. complanata* і 3,3 % — з *U. crassus*, що, очевидно, пов'язане з протилежними екологічними уподобаннями цих видів.

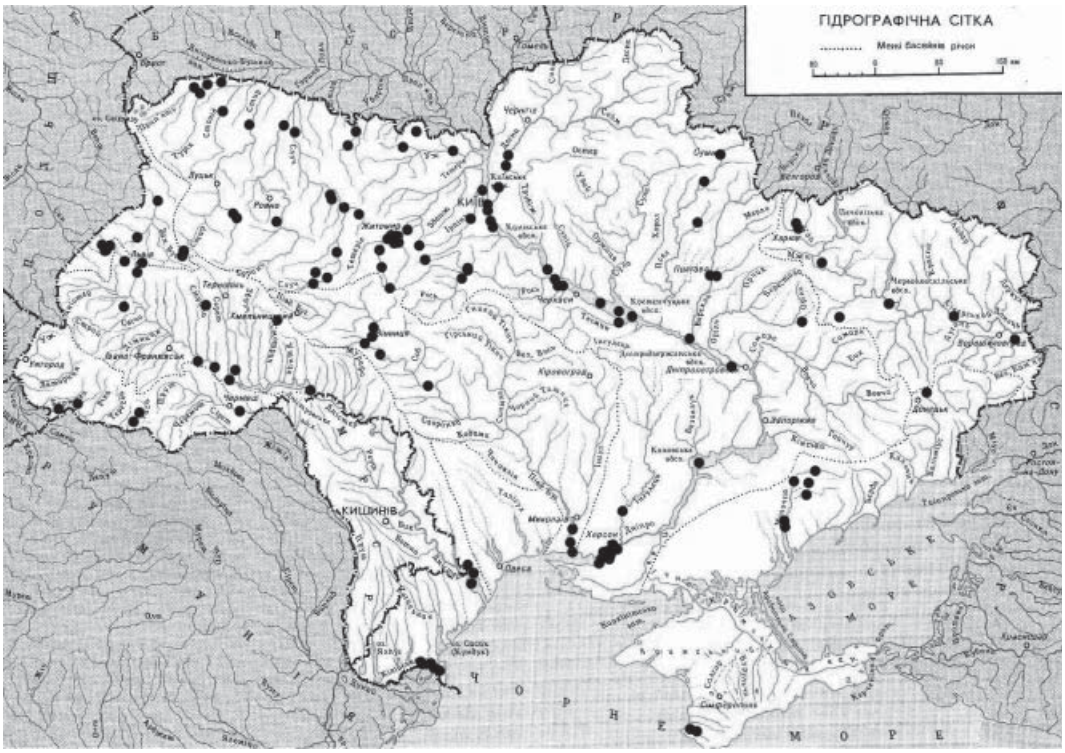

Рис. 32. Пункти знахідок *A. cygnea* у річкових басейнах України в XIX–XX ст. за літературними даними та музейними колекціями.

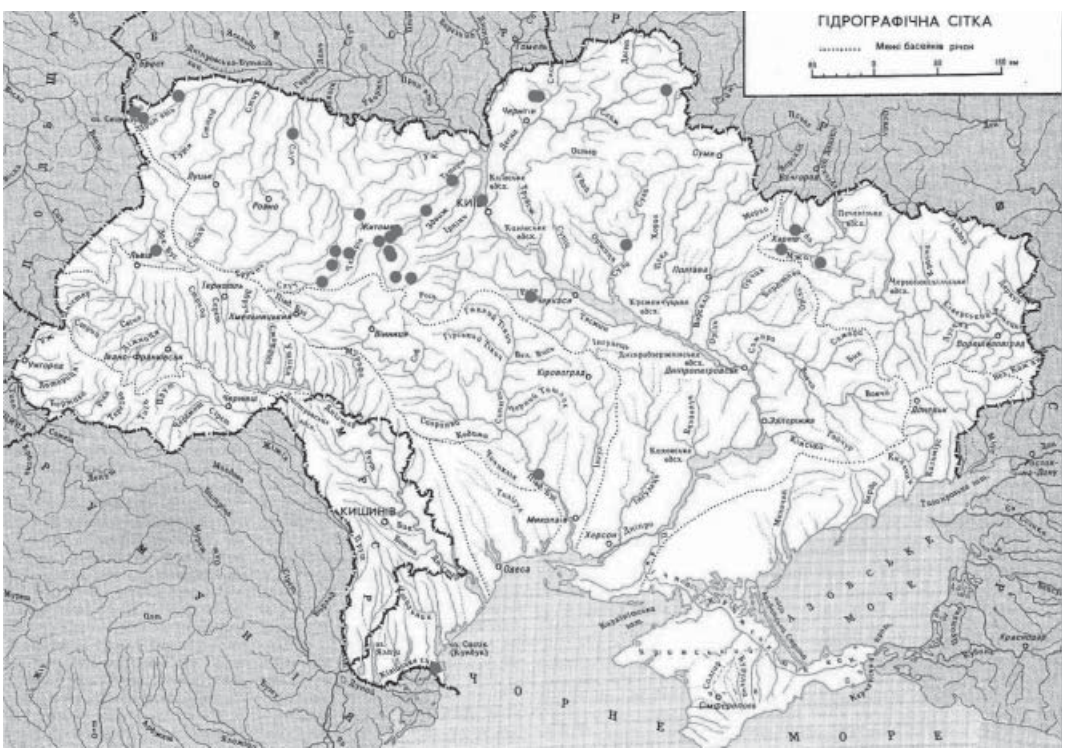

Рис. 33. Пункти знахідок *A. cygnea* у річкових системах України за матеріалами експедицій 2007–2012 рр.

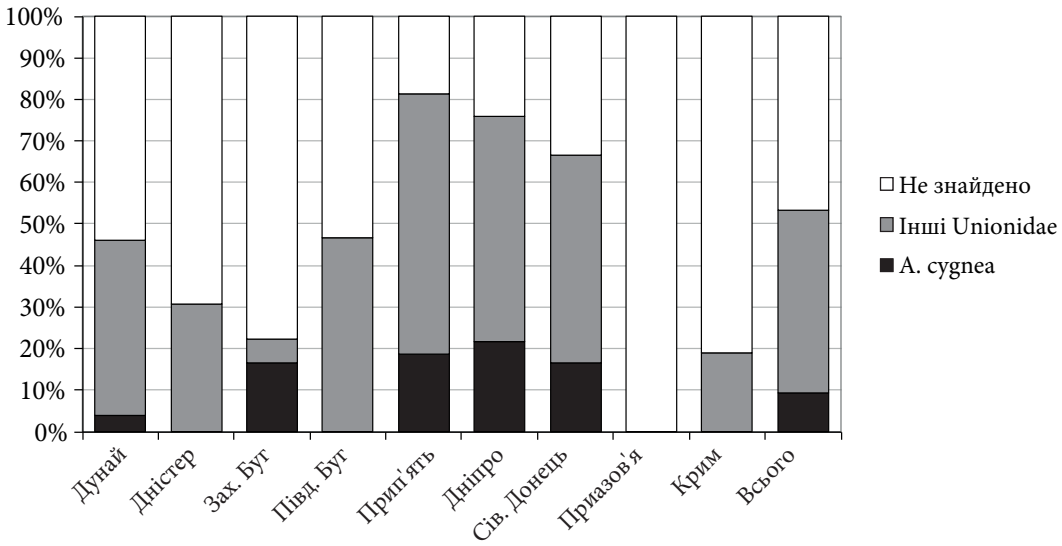

Рис. 34. Число вибірок (n) зі знахідками *A. cygnea* і інших видів перлівнецевих в річкових системах України за матеріалами експедицій 2007–2012 рр.

2.7. Ареал *P. complanata.* Це вид з європейським типом ареала (Жадин, 1938; Корнюшин, 2002), який має досить значну мінливість форми черепашки (рис. 35). В Україні до 70–80-х років XX ст. *P. complanata,* не дивлячись на спорадичне поширення, важалася досить звичайним видом (рис. 36). Молюска відмічали в басейні Нижнього Дунаю і річках Закарпаття (Марковський, 1955; Здун, 1960; Иванчик, 1967; Поліщук, 1974; Стадниченко, 1986), Дністровському лимані, на різних ділянках Дністра і його притоках (Bakowski, 1892; Лебедев, 1917; Жадин, 1929, 1933; Новицький, 1938; Гринбарт, 1953; Марковський, 1953; Путь, 1954; Слободяник, 1957; Черемисина, 1959; Иванчик, 1967, 1968; Дедю-Мущинский, 1969; Стадниченко, 1986), що також підтверджують матеріали ННПМ. Ця беззубка була властива малокофауні Південного Бугу (Shadin, 1931; Жадин, 1933; Кирпиченко, 1937; Новицький, 1938; Марковський, 1954; Григорьев, 1965; Полищук, 1975), на що також вказують матеріали ННПМ. Багаторазово виявлена у головному руслі Дніпра, його затоках, притоках, заплавних озерах, а також у Кременчуцькому, Дніпровському, Каховському водосховищах, Дніпро-Бузькому лимані та каналі Дніпро–Донбас (Ельский, 1862; Радкевич, 1878; Крашенніков, 1929; Lindholm, 1929; Жадин, 1933; Марковський, 1954; Слободяник, 1957; Александров, 1965; Полищук, 1964, 1975; Оливари, 1967; Иванцив, 1975; Стадниченко, Стадниченко, 1982; Стадниченко, 1984; Ляшенко, Харченко, 1987; Ставинская, 1987; Плигин, 1989). Певні матеріали з Дніпровської системи зберігаються в фондах ННПМ та ВФКІЗ. В літературних джерелах можна знайти повідомлення про поширення *P. complanata* в басейні Сіверського Донця (Радкевич, 1878; Ляшенко, Харченко, 1987), що також підтверджують матеріали ННПМ. Згідно з колекціями ННПМ і літературних джерел (Полянський, 1932) в басейні Західного Бугу цей вид також зустрічався, хоча і був досить рідкісним. У річках Приазов'я *P. complanata* відмічала А. П. Стадниченко (1984).

На початку XXI ст. (Мельниченко и др., 2001, 2006) було відмічено тенденцію скорочення площі поширення *P. complanata*, зменшення його чисельності і щільнос-

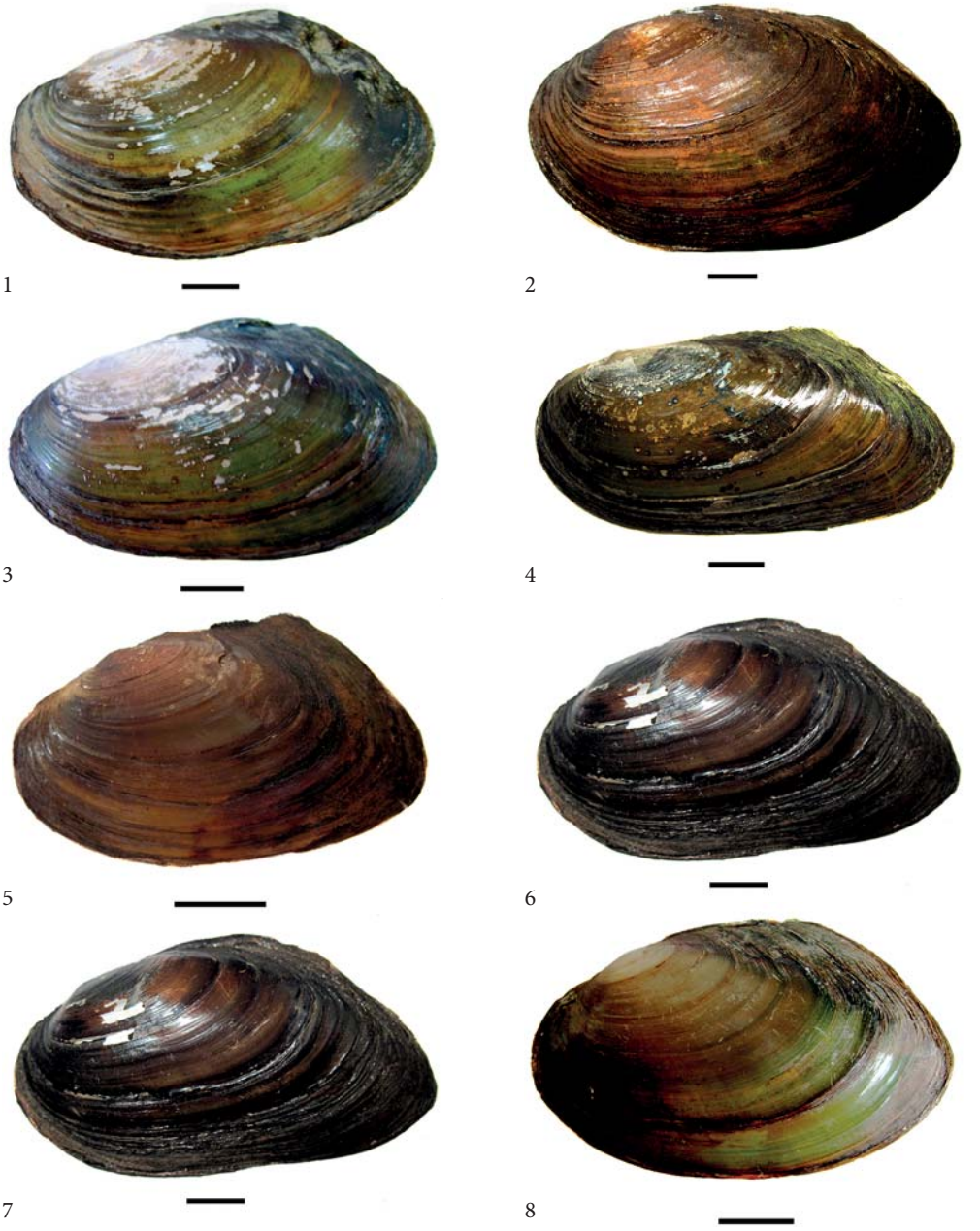

Рис. 35. Черепашки *P. complanata* (вигляд зліва): 1 — р. Дунай, с. Ліски (Одеска область), 2 — р. Сталінешті, с. Мамалига (Вінницька область); 3 — р. Дністер, с. Маяки (Одеська область); 4 — р. Південний Буг, с Луполове (Кіровоградска область); 5 — р. Ревна, с. Семенівка (Чернигівська область); 6 — р. Случ, с. Баранівка (Житомирська область), 7 — р. Уборть, с. Сущани (Житомирська область); 8 — р. Сіверський Донець, смт Станично-Луганське (Луганска область). Масштабна лінія 10 мм.

ті популяцій. Ці ж дослідники звернули увагу на те, що в окремих регіонах вид знаходиться на межі зникнення.

При дослідженні водойм і водотоків України в 2007–2012 рр. ця негативна тенденція була цілком підтверджена. Вид не просто значно скоротив свій ареал (рис. 37) але й різко зменшилась його чисельність. Виявилося, що сучасна зустрічальність *P. complanata* є найнижчою серед аборигенних видів перлівницевих й становить

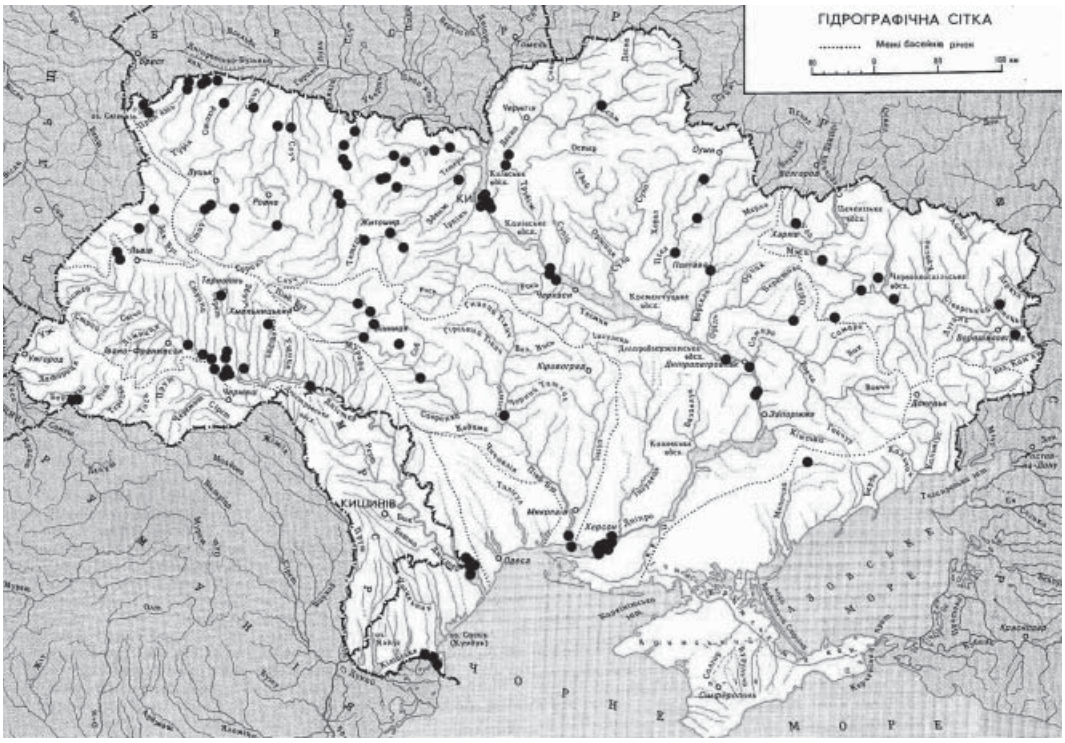

Рис. 36. Пункти знахідок *P. complanata* у річкових системах України в XIX–XX ст. за літературними даними та музейними колекціями.

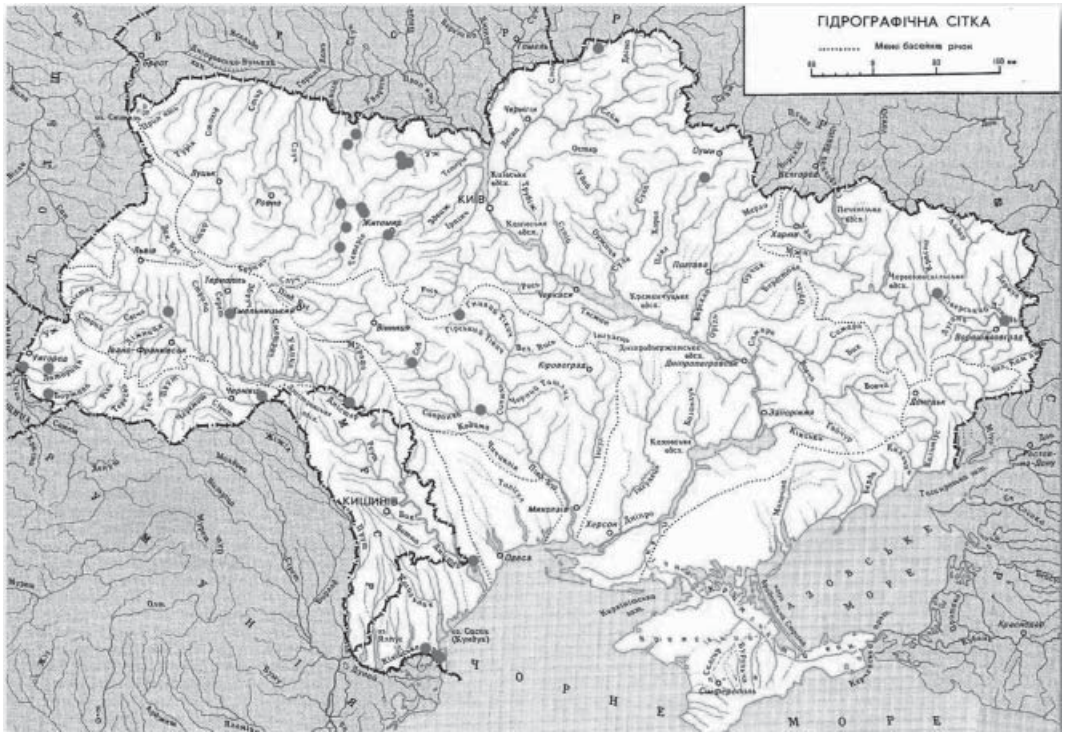

Рис. 37. Пункти знахідок *P. complanata* у річкових басейнах України за матеріалами 2007–2012 рр.

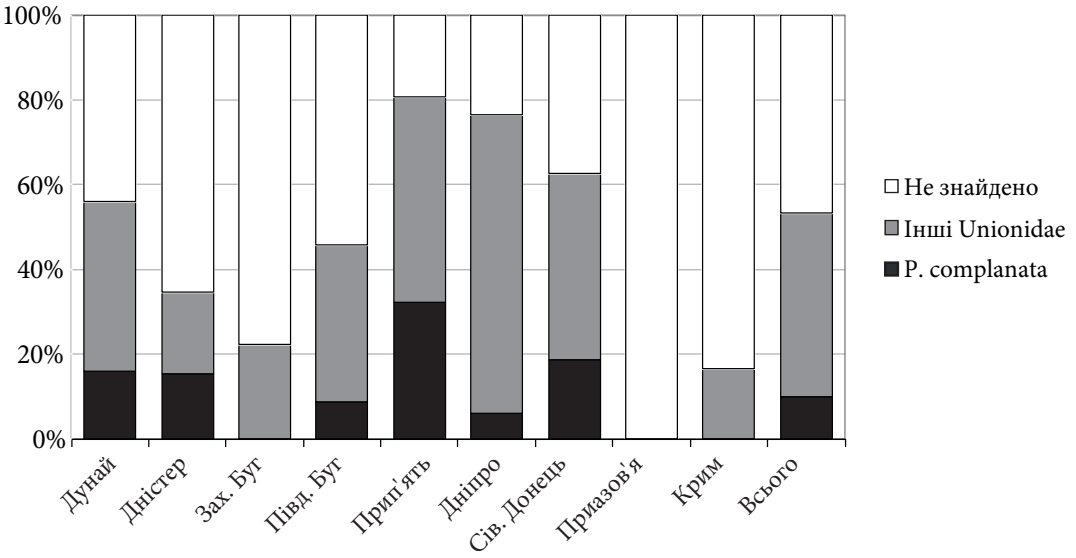

Рис. 38. Число вибірок (n) зі знахідками *P. complanata* і інших видів перлівнецевих в річкових системах України за матеріалами експедицій 2007–2012 рр.

лише 9,7 % (рис. 38). Вид у дуже незначній кількості виявлений у басейні Дунаю (в 7 місцях із 50 обстежених), Дністра (у 4 із 26), Південного Бугу (в 3 із 34), Прип'яті (у 10 з 32), Дніпра (в 3 із 85), Сіверського Донця (у 2 із 15).

У зібраних вибірках перлівнецевих *P. complanata* у 82,8 % випадків співіснувала з *U. pictorum*, в 79,3 % — з *U. tumidus,* в 69 % — з *A. anatina*, в 55,2 % — з *U. crassus.* Лише в 6,9 % *P. complanata* зустрічалася з *A. cygnea*, що свідчить про те, що ці види мають досить різні екологічні преференції.

Таким чином, дослідження, здійснені протягом 2007-2012 рр., показали чітке зменшення зустрічальності *P. complanata* у водоймах і водотоках, що вказує на скорочення ареалу і його фрагментацію. Відсутність молюсків у басейні Західного Бугу, верхнього і нижнього Південного Бугу, Нижнього Дніпра, водосховищах дніпровського каскаду, верхнього Сіверського Донця і річках Приазов'я, де вони відзначались раніше, може свідчити про вимирання популяцій виду в цих регіонах. Все це означає, що надання охоронного статусу *P. complanata* для цього виду є особливо актуальним.

2..8. Ареал *S. woodiana*. Китайська беззубка в фауні України є інвазивним видом східноазійського походження. Природний ареал молюсків роду *Sinanodonta* Modell, 1945 охоплює півострови Індокитай і Корею, Китай, острови Японії, південну частину російського Далекого Сходу (басейн Амуру і південь Приморського краю) (Жадин, 1938; Богатов, Саенко, 2003) Деякі види цього роду були інтродуковані в Середню Азію в басейн Сирдар'ї (Антонова, Старобогатов, 1988). В Європі *S. woodiana* вперше була виявлена в 1979 р. у рибогосподарських ставках Румунії (Sarkany-Kiss, 1986). За 20 років вона колонізувала прісноводні екосистеми всієї країни (Protasov et al., 1994). Вважається, що вселення *S. woodiana* в континентальні водойми Європи відбулося в результаті інтродукції рослинноїдних далекосхідних риб, на тілі яких розвиваються глохідії (Kiss, 1995). Однак не виключено, що європейські поселення цього виду походять від інтродукованих центрально-азійських популяцій (Юришинец, Корнюшин, 2001). Цей вид в XXI ст. швидко розселяєть-

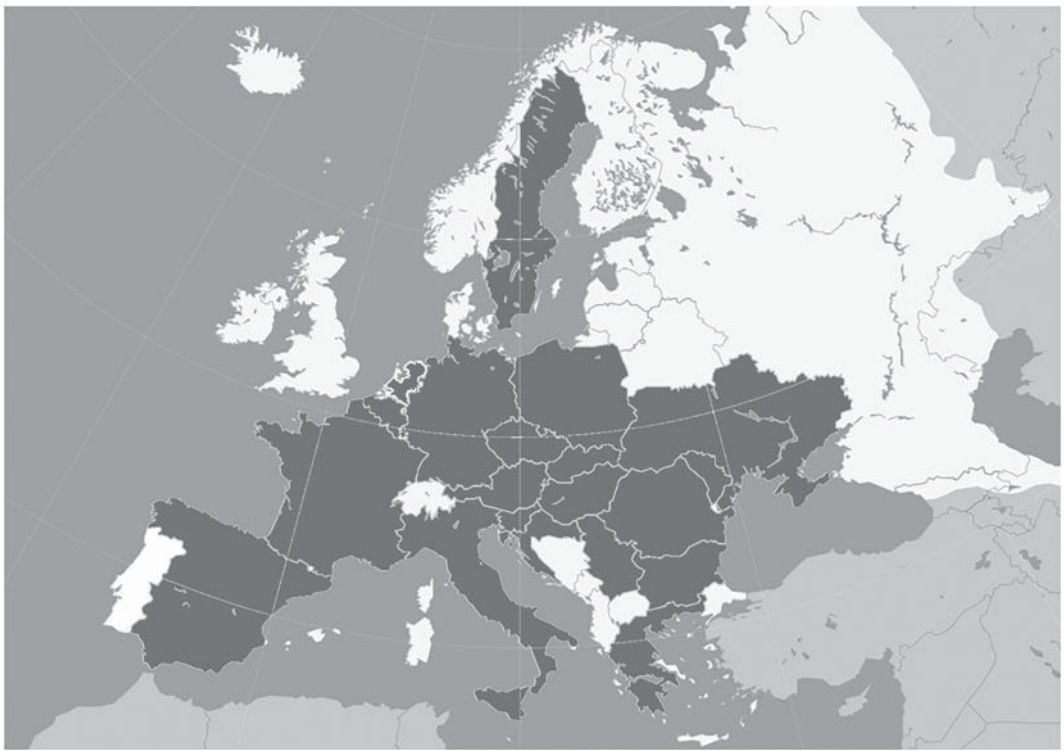

Рис. 39 . Європейські країни, у водоймах і водотоках яких поширена *S. woodiana*.

ся прісними водоймами Європейського континенту, утворюючи стійкі популяції і нерідко домінуючи за чисельністю і біомасою (досягаючи десятків кг/м^2) у донних угрупованнях. Таке стрімке поширення беззубки може бути пояснене кількома факторами: непримхливістю у виборі місць існування, відсутністю вузької специфічності глохідіїв до риб-хаязяїв (Dudgeon, Morton, 1984), коротким періодом метаморфозу глохідіїв, високою швидкістю росту і термостійкістю (Юришинец, Корнюшин, 2001).

Нині *S. woodiana* відзначена в 20 країнах головним чином Північної Європи (рис. 39): Румунії (Sarkany-Kiss, 1986), Франції (Girardi, Ledoux, 1989), Сербії (Guelmino, 1991), Угорщині (Petro, 1984; Kiss, 1992), Польщі (Kraszewski, Zdanowski, 2001; Protasov et al., 1994), Словаччині (Košel, 1995), Чехії та Греції (Beran, 1997), Італії (Manganelli et al., 1998), Німеччині та Австрії (Falkner et al., 2001), Україні (Юришинец, Корнюшин, 2001), Бельгії (Sablon, 2002), Нідерландах (Kraszewski, 2007), Хорватії (Paunovic et al., 2006), Болгарії (Hubenov, 2006), Молдові (Munjiu, Shubernetski, 2008), Іспанії (Pou-Rovira et al., 2009), Словенії та Швеції (Adam, 2010).

За межами Європи інвазії виду зареєстровані на островах Індонезії, в Домініканській республіці та Коста-Ріці (Центральная Америка) (Djajasasmita, 1982; Watters, 1997). Зовсім нещодавно китайська беззубка виявлена і в США (Bogan et al., 2011)

У 1999 р. *S. woodiana* вперше була відзначена в українській частині Дунаю, зокрема, в каналі Дунай–Сасик, що з'єднує дельту ріки з оз. Сасик (Юришинец, Корнюшин, 2001). У 2000 р. вона була знайдена в рукавах та озерах Кілійської дельти Дунаю (на території Дунайського біосферного заповідника) (Ляшенко и др., 2005). Згодом цей вид був виявлений в основному руслі Дунаю, починаючи від м. Ізмаїл до дельти Дунаю, в озерах Сасик (південна частина), Китай, Кугурлуй, Ялпуг, каналах Кофа,

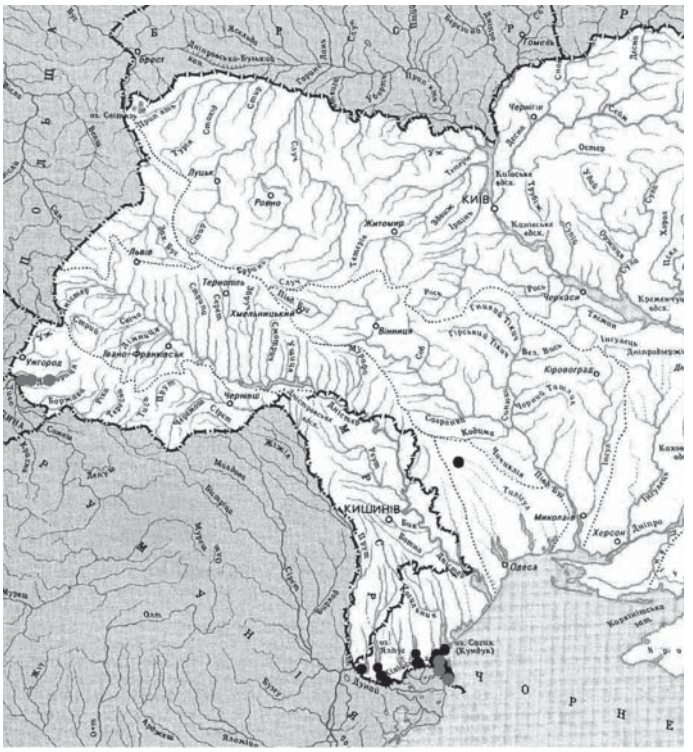

Рис. 40. Поширення *S. woodiana* у річкових басейнах України: літературні відомості кінця XX — початку XXI ст. (заповнення чорним кольором) і власні дані (2007–2011 рр.) (заповнення сірим кольором).

Репіда (Синицына и др., 2004; Павлюченко и др., 2007; Сон, 2006, 2007) (рис. 40). За М. О. Соном (2007), цей вид-вселенець виявлений і в Дністровский річній ситсемі, а саме: в водосховищі на р. Тилігул (м. Котовськ, Одеська область), куди *S. woodiana* потрапила, на думку автора, із зараженими паразитичними личинками рибами під час зариблення.

За останні роки межі поширення *S. woodiana* (рис. 40) в Україні значно розширилися. У 2010 р. вид був виявлений і в водотоках Закарпаття, зокрема у старому руслі р. Латориці — лівої притоки Бодрогу (басейн Дунаю) біля с. Соломонове. У 2011 р. беззубка була відмічена не лише у основному руслі Латориці (села Соломонове, Чабанівка), а й у каналах її системи (с. Демечі) (Янович, Пампура, 2012). Очевидно, що *S. woodiana* буде й далі розселятись і її поява цілком можлива в інших річкових системах. На сучасному ж етапі зустрічальність молюска у водних об'єктах України становить 2,3 %, а у басейні Дунаю — 14%.

На відміну від аборигенних представників родини перлівнецевих цей вид характеризується достатньо уніморфним екстер'єром і не має виразної географічної мінливості (рис. 41), як аборигенні види.

У більшості пунктів збору *S. woodiana* співіснувала з аборигенними видами молюсків (табл. 2, Додаток). У Дунаї вона була відзначена разом з *U. tumidus*, *U. pictorum*, *P. complanata* та *A. anatina*. Безпосередньо у головному руслі р. Латориця вона виявлена разом з *U. tumidus*, *U. pictorum*, *U. crassus*, *P. complanata* та *A. anatina*, а от у старому руслі вселенець утворював поселення лише з *A. anatina*, хоча тут були відмічені й інші місцеві види перлівницевих — *U. tumidus* і *U. pictorum*.

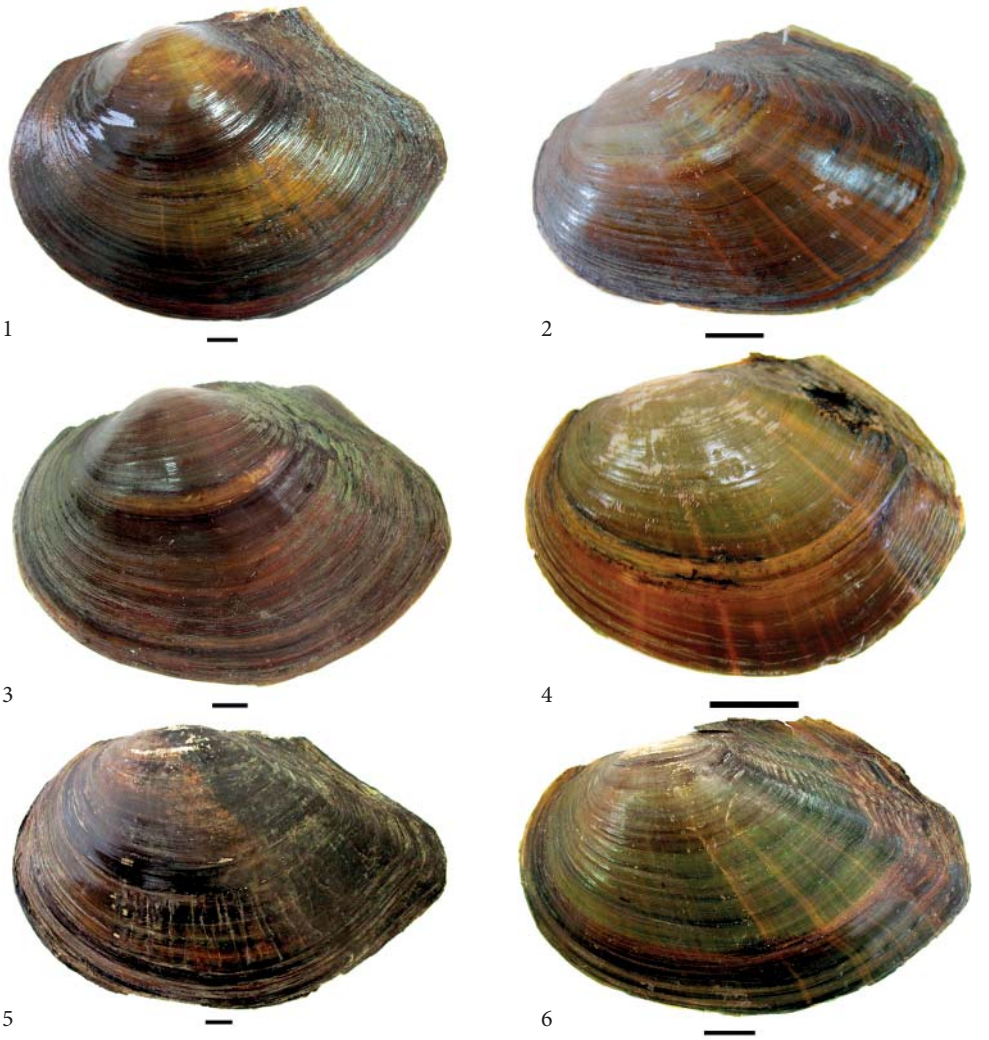

Рис. 41. Черепашки *S. woodiana* (вигляд зліва): 1 — р. Дунай, с. Вилкове (Одеська область); 2 — канал Базарчук, с. Вилкове (Одеська область); 3 — канал ПМК, с. Вилкове (Одеська область); 4 — канал Дунай–Сасик, с Приморське (Одеська область); 5, 6 — р. Латориця, с. Соломонове (Закарпатська область). Масштабна лінія 10 мм.

Про співіснування *S. woodiana* з іншими перлівницевими повідомляють і європейські малакологи. У Польщі вид-вселенець відмічений з місцевими видами *A. cygnea*, *A. anatina* (Spyra et al., 2012), а в Хорватії — з *U. tumidus*, *U. pictorum*, *U. crassus*, *A. anatina*, *A. cygnea* та *P. complanata* (Lejtner, Crnčan, 2011).

РОЗДІЛ 3. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ ПЕРЛІВНЕЦЕВИХ

3.1. *U. tumidus.* Щільність населення. Сучасна максимальна щільність популяцій *U. tumidus* у водоймах і водотоках України досягає максимум 20 екз./м^2. Середнє ж значення цього показника становить у лише трохи більше ніж 5 екз./м^2 (табл. 10).

Максимальна щільність поселень перлівниці (20 екз./м^2) відзначена в басейні Дніпра, дещо нижчим (14 екз./м^2) цей показник у Дністрі. У річках Криму щільність населення виду є найменшою (до 3 екз./м^2), так само як і зустрічальність. Слід відмітити, що у водних об'єктах Дунаю і Сіверського Дінця показники щільності поселень однакові, хоча зустрічальність виду в першій річковій системі в 2,4 рази менша, ніж в другій. Такий самий рівень шільності спостерігається й у екосистемах Південного Бугу та Прип'яті. Тоді як для водойм і водотоків Західного Бугу характерна найбільша середня щільність 7,00 екз./м^2 при відносно незначному максимальному показнику, який становить 10 екз./м^2. Слід зауважити, що зустрічальність *U. tumidus* у цьому регіоні є однією з найменших, тобто вид зустрічається не часто, але густо.

За останні десятиліття показники щільності поселень *U. tumidus* зменшились. (Мельниченко, 2000; Мельниченко, Стадниченко, Янович, Вітюк, 2006; Гураль-Свердлова, Гураль, 2009). Це пов'язують з антропогенним пресингом на водні екосистеми, Зокрема, у першу чергу мова йде про зарегулювання річок та забруднення водойм. Відомо, що другій половині XIX ст. щільність населення популяцій *U. tumidus* у басейні Дніпра (р. Тетерів) становила 70–100 екз./м^2 (Стадниченко, 1984), Дунаю (р. Прут) — 80 екз./м^2, у водоймах придаткової системи Дністра — 45 екз./м^2 (Иван-

Таблиця 10. Показники щільності населення *U. tumidus* у річкових системах України

Річкові системи	Кількість вибірок	Щільність населення, екз./м^2	
		M ± m	min–max
Дунай	11	5,27 ± 0,94	1–10
Дністер	7	4,57 ± 1,62	1–14
Західний Буг	3	7,00 ± 3,00	1–10
Південний Буг	13	4,23 ± 0,81	1–10
Дніпро	48	5,48 ± 0,65	1–20
Прип'ять	22	4,23 ± 0,55	1–10
Сіверський Донець	8	5,75 ± 1,33	1–10
Річки Криму	2	2,50 ± 0,50	2–3
У цілому	114	5,03 ± 0,36	1–20

чик 1964, 1967, 1968). Інколи вид утворював величезні скупчення, і цей показник досягав 850 екз./м² (р. Сірет) (Иванчик 1964, 1968), більше того — навіть 2680 екз./м² (р. Вовча) (Гайдаш, 1975).

Про різке зменшення щільності поселень перлівницевих повідомляють й інші європейські дослідники. Так, у Німеччині щільність населення *U. tumidus* становить біля 10 екз./м² й вважається критичною, а сам вид розглядається як такий, що знаходиться під загрозою (Gloer, Meier-Brook, 1998; Weber, 2005). В Іспанії та Австрії молюск також вважається таким, що знаходиться під загрозою (Gomes Moliner et al., 2001; AnimalBase). Як вразливий вид його відзначають у Швейцарії (AnimalBase). Через постійне осушення водойм зменшилась його чисельність і у Великобританії.

Розмірно-вікова структура. Сруктура поселень *U. tumidus* відрізняється за кількістю вікових груп та їх співвідношенням. У всіх проаналізованих вибірках відмічено відсутність тих чи інших вікових груп. Так, у багатьох вибірках молоді особини (дво-, три- і чотирирічні) становили лише 4,2–11,1 % загальної кількості молюсків або взагалі не були виявлені. Такі негативні тенденції призводять до «старіння» популяції і її вимирання в подальшому. Прикладом можуть бути р. Тетерів, де до складу поселення входили молюски від 6 до 10 років, р. Коденка, в якій були виявлені особини лише 9–12 років. Неповнота представленості різних вікових груп в структурі поселень *U. tumidus* вказує на їх нестійкість, невеликий же відсоток молодих особин в популяціях дає підставу зробити висновок, що в найближчі роки щільність поселень *U. tumidus* й далі буде зменшуватись.

За літературними даними, *U. tumidus* може досягати 41-річного (Mutvei et al., 1996) і навіть 49-річного віку (Лукашев, 2009). Інші автори вказують для цього виду максимальний вік 8–17 років (Бартош1938; Гонтя, 1970; Brander, 1956; Negus, 1966; Weber, 2005). У колекціях, як найстаріші, відзначені лише 14-річні особини.

У різних вибірках тривалість життя *U. tumidus* неоднакова. Так, у р. Коденка максимальний вік молюска становив 12 років, а в Прип'яті, Норині, Росі і каналі Дніпро–Інгулець — лише 6. У більшості ж вибірок цей показник досягав 7–9 років. Зустрічальність 12-річних особин становила лише 0,2 %, що ще раз свідчить про те, що зараз більшість молюсків не досягають максимального віку. Деякі автори вказують (Aldridge, 1999), що зменшення тривалості життя молюсків призводить до зниження частки молодих особин у поселеннях молюсків, адже плодючість залежить від віку і розмірів тварин.

Молюск є одним із найбільших за розмірами серед перлівниць. У колекції перлівницевих ЗМЛНУ відмічено особину, довжина черепашки якої становила 104 мм. Під час експедицій була знайдена особина, довжина черепашки якої досягала 108 мм.

Статева структура. Визначення статевої належноті здійснювалося за методом мазка. Виходячи з цього критерію статевий індекс в об'єднаній вибірці склав 1 ♂ : 0,69 ♀. Цілком природньо, що на рівні окремих поселень у більшості випадків також спостерігалося переважання самців. Лише у 8,6 % вибірок співвідношення статей було рівним. Подібна ситуація відзначена у сукупних вибірках по більшості річкових басейнів. Лише у Дністрі та Західного Бузі незначною мірою переважали самки, а в Криму статевий індекс становив 1 : 1.

Детальне вивчення гістологічних зрізів гонад дозволило виявити значну частку гермафродитних особин, що неможливо було ідентикувати за мазком. Усього у такий спосіб було досліджено 148 екз. різних за розмірами й віком.

За допомогою цього методу було встановлено, що із 62 досліджених тварин, які за мазком були визначені як самки, 21 % виявились гермафродитні особини, у гона-

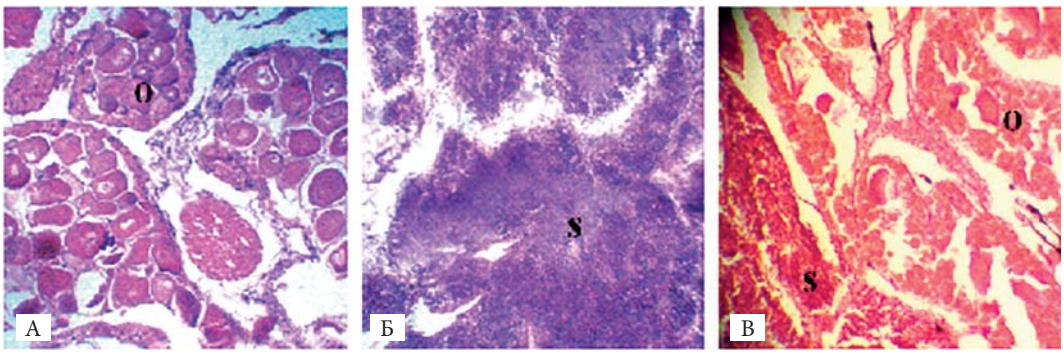

Рис. 42. Фото гістологічних препаратів гонади *U. tumidus*: А— самка, Б — самець, В — гермафродит; s — чоловічі, о — жіночі гамети в ацинусах.

дах яких одночасно локалізувалися і жіночі, і чоловічі ацинуси. Причому у двох із них була відзначена зяброва «вагітність». Рівень гермафродитизму серед молюсків, які попередньо були ідентифіковані як «самці», виявився дещо меншим — 16,3 %.

Якщо за літературними даними, частка гермафродитних особин у північно-європейських популяціях *U. tumidus* (Фінляндія) становить 2,5 % (Pekkarinen, 1993), то середній показник у проаналізованих вибірках з водойм України досягає 13,4 %.

Дослідження сезонної динаміки наявності гермафродитних особин в *U. tumidus*, проведене на популяції з р.Тетерів, показало, що чітка залежність між порою року та кількістю гермафродитних особин в вибірці відсутня.

3.2. *U. pictorum.* Щільність населення**.** Встановлено, що найбільші значення щільності популяцій цього виду за матералами експедицій 2007–2012 рр. досягали 10-20 екз./м^2 і відзначені в тих річкових системах, для яких характерні порівняно високі показники зустрічальності, а саме: Дніпра, Прип'яті, Південного Бугу, Сіверського Донця (табл. 11). У водоймах і водотоках Дністра, Дунаю максимальна щільність поселень становила 7–8 екз./м^2. У басейні Західного Бугу як максимальна, так і середня щільність популяцій *U. pictorum* була найнижча до 3 екз./м^2, середній же показник щільності поселень молюска у гідроценозах України за результатми експедицій в 2007–2012 рр. становив лише 4 екз./м^2. Слід зауважити, що в 60-90-х роках XX ст. щільність поселень *U. pictorum* досягала 30-50 екз./м^2 (Иванчик, 1968; Стадниченко, 1984; Янович, 1997).

Зменшення щільності поселень *U. pictorum* спостерігається й в інших країнах Європи, саме з цієї причини вид вже занесений до «червоних» списків, зокрема Ні-

Таблиця 11. Показники щільності населення *U. pictorum* у річкових системах України

Річкові системи	Кількість вибірок	Щільність населення, екз./м^2	
		M ± m	min–max
Дунай	8	4,50 ± 0,98	1–8
Дністер	6	3,50 ± 0,89	1–7
Західний Буг	2	2,50 ± 0,50	2–3
Південний Буг	14	5,00 ± 1,06	1–14
Дніпро	48	4,35 ± 0,51	1–20
Прип'ять	24	4,25 ± 0,65	1–12
Сіверський Донець	9	5,56 ± 1,32	1–10
У цілому	111	4,44 ± 0,32	1–20

меччини як такий, що знаходиться під загрозою (Gloer, Meier-Brook, 1998). Зокрема значно зменшилася його чисельність у Баварії. Як вразливий молюск *U. pictorum* відмічають у Швейцарії та Австрії, їх кількість значно зменшилась.

Розмірно-вікова структура. Зменшення щільності поселень *U. pictorum*, так чи інакше, пов'язане зі зникненням певних вікових груп. Так, у 2007–2012 рр. не відмічено жодної вибірки, у якій були б навяні усі вікові групи. Вибірки, в яких були присутні лише молоді особини та середнього віку, чергувалися з такими, в яких були присутні лише особини старшої вікової групи, що свідчить про можливість вимирання цих поселень у найближчому майбутньому. Загалом, молоді особини (від двох до чотирьох років) у проаналізованих вибірках становили від 0 до 82 %, середнього віку (5–7 років) — 10–100 %, старшого (8–12 років) — 0–90 %.

Тривалість життя *U. pictorum*, як стверджує більшість дослідників, становить близько 12-15 років (Бартош 1938; Гонтя, 1970; Рижинашвили, 2009; Brander, 1956; Negus, 1966), хоча деякі автори вказують, що максимальний вік виду набагато більший — 33–35 років (Mutvei, 1996; Лукашов, 2006). У колекціях перлівницевих були виявлені особини максимально 12-річного віку.

У ході проведених досліджень протягом 2007–2012 років встановлено, що на цей час максимальний вік *U. pictorum* становить не більше 12 років, проте зустрічальність особин такого віку дуже низька — 0,56 %, виявлені такі молюски лише в оз. Кам'яне. Нечасто траплялися й 11-річні молюски — лише 6 екземплярів із 532 (1,1 %), які були відмічені у річках.Тетерів та Уда. У більшості ж вибірок максимальна тривалість життя молюсків очевидно становила 8–9 років, а в деяких випадках цей показник досягав лише 5–6 років.

Серед перлівниць *U. pictorum* характеризується найбільшими розмірами. У проаналізованих вибірках довжина черепашок дорослих молюсків варіювала до 118 мм. У колекції перлівницевих ННПМ відмічено особину, довжина черепашки якої становила 110 мм.

Статева структура. Використовуючи метод мазка, встановлено, що в об'єднаних вибірках *U. pictorum* статевий індекс близький до 1 ♂ : 1 ♀. Однак таке співвідношення статей спостерігалося лише у 14,1 % випадків. Для 46,2 % вибірок характерна перевага особин чоловічої статі. Особини жіночої статі чисельно домінують в 39,7 %. Переважання самок спостергалося у річкових басейнах Дунаю, Дністра, Західного Бугу, Дніпра та Сіверського Дінця, а в водоймах і водотоках Південного Бугу та Прип'яті мало місце кількісне домінування самців.

Вивчення гістологічних зрізів гонад тварин, що належали до різних вікових і розмірних груп (186 екз.), дозволило виявити у проаналізованих вибірках численні гермафродитні особини (рис. 43).

На півдні Фінляндії у популяціях *U. pictorum* частка гермафродитних особин невелика — лише 4 % (Pekkarinen, 1993). В Україні в середньому кількість гермафродитів у поселеннях виду становить за літературними даними 48,1 % (Васільєва, 2011). У досліджених вибірках цей показник складав 43,5 %. Зокрема, зі 102 досліджених «самок за мазком» у 22,5 % відмічена зяброва «вагітність». Серед особин, які були попередньо визначені як «самці», рівень гермафродитизму дорівнював 21,4 %.

Дослідження сезонної динаміки гермафродитизму показало, що чіткої залежності між порою року та кількістю гермафродитних особин не існує.

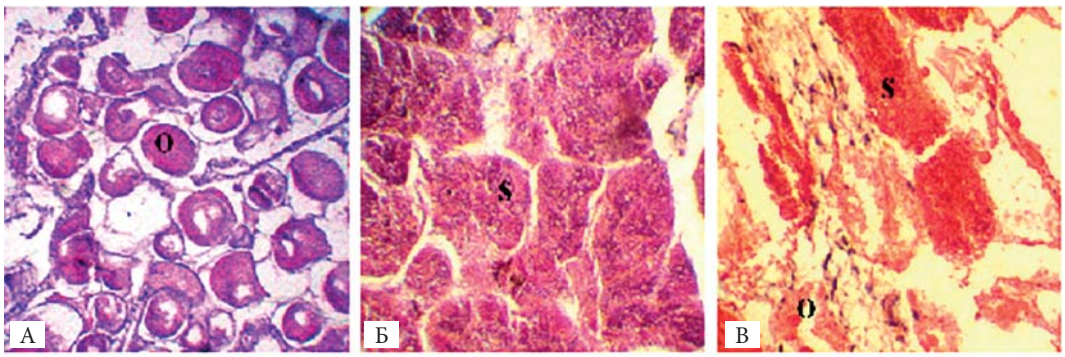

Рис. 43. Фото гістологічних препаратів гонади *U. pictorum*: А — самка, Б — самець, В — гермафродит; s — чоловічі, о — жіночі гамети в ацинусах.

3.3. *U. crassus.* Щільність населення. У середині XX ст. щільність населення *U. crassus* у басейні р. Прут становила від 25 до 416 екз./м^2. У басейні р. Серет цей показник у 1955 р. досягав навіть 1076 екз./м^2 (Иванчик, 1964, 1967), щоправда, через негативні зміни у гідроценозах, як відзначає автор пізніше (Иванчик, 1967), щільність населення *U. crassus* стрімко почала зменшуватись і в 1965 р. становила лише 3 екз./м^2. У руслі Дніпра щільність поселень виду досягала 25 (Иванчик, 1968), а в Дністрі — 22 екз./м^2 (Гонтя, 1970).

Сучасна максимальна щільність поселень *U. crassus* становить 15 екз./м^2, однак такі показники відмічені лише у одній вибірці з Закарпаття. У інших річкових басейнах максимальна щільність поселень варіювала від 3 до 10 екз./м^2. Показник середньої щільності поселень виду в українських водотоках найнижчий серед перлівниць і становить лише 3 екз./м^2 (табл. 12).

Сучасна щільність поселень виду в Польщі становить 5–20 екз./м^2 (Jabukik, 2000), Болгарії — 80–90 (Angelov, 2000), у Румунії максимальні показники досягають навіть 135 екз./м^2, а середні значення — 62 екз./м^2 (Sarkany-Kiss, 1997). Тим не менш у Польщі при показниках значно більших, ніж в Україні, *U. crassus* вже занесений до Червоної книги тварин країни, а в Румунії його рекомендують занести до «червоного» списку. В Україні раніше також були зроблені спроби розробити стратегію охорони *U. crassus,* зокрема, що стосуються внесення до Червоної книги (Корнюшин, 2002; Korniushin et al., 2002; Гураль-Сверлова, Гураль, 2009). Отримані ж результати системного дослідження поселень цього виду, що здійснені у 2007–2011 рр., свідчать про те, що це питання стало вкрай актуальним.

Таблиця 12. Показники щільності населення *U. crassus* у річкових системах України

Річкові системи	Кількість вибірок	Щільність населення, екз./м^2	
		M ± m	min–max
Дунай	11	4,82 ± 1,48	1–15
Дністер	3	3,00 ± 2,00	1–7
Південний Буг	3	2,00 ± 1,00	1–4
Дніпро	9	2,67 ± 0,75	1–8
Прип'ять	13	2,54 ± 0,78	1–10
Сіверський Донець	2	2,50 ± 0,50	2–3
Річки Криму	3	2,67 ± 1,67	1–6
У цілому	44	3,14 ± 0,50	1–15

Розмірно-вікова структура. У більшості вибірок щільність поселень *U. crassus* була низькою, кількість виявлених особин у пунктах збору рідко перевищувала 10–15 екз., що дуже ускладнило аналіз вікової структури на рівні окремих вибірок. Однак, навіть в найбільших за об'ємом вибірках були відсутні певні вікові групи, що вказує на потенційну нестійкість популяцій цього виду.

Різке зменшення кількості особин молодого і репродуктивного віку, що спостерігаються не тільки в Україні, але й у багатьох країнах Європи, може призвести до повного вимирання цього виду у регіоні. Саме ця обставина і стала в першу чергу причиною надання *U. crassus* статусу вразливого виду в Європейському Червоному списку прісноводних молюсків (Cuttelod et al., 2011).

Тривалість життя *U. crassus*, за літературними даними, становить 13–25 років (Гонтя, 1970; Zettler, 1997), хоча деякі дослідники припускають й більші показники — 20–30 років, а для північно-європейських популяцій навіть 50 років (Лукашев, 2009). В Естонській Республіці зафіксовано 90-річний екземпляр (Timm, 1993). У колекції перлівницевих Зоологічного музею Зоологічного інституту РАН були відмічені лише 10-річні особини, а в фондах зоомузею Львівського університету були знайдені 12-річні. У проаналізованих же вибірках максимальний вік молюсків досягав лише 8 років. Це свідчить про те, що поряд з катастрофічною фрагментацією ареалу, зниженням щільності поселень *U. crassus* і неповнотою вікової структури спостерігається зменшення тривалості життя цього виду.

Щодо розмірних характеристик виду, то слід зазначити, що *U. crassus* має найменші розміри серед перлівниць. За літературними даними і музейними матералами, максимальна довжина його черепашки може досягати 92 мм (Мельниченко и др., 2004). У зібранних вибірках цей показник становив 77 мм.

Статева структура. В об'єднаних вибірках співвідношення самців і самок (за мазком) для *U. crassus* становить 1 ♂ : 1,3 ♀. В окремих же річкових басейнах, зокрема, Дунаю, Прип'яті та річках Криму спостерігалося незначне переважання особин жіночої статі, а для водойм і водотоків Дністра та Сіверського Дінця відмічена суттєве переважання самок. У басейні Дніпра, навпаки, домінували самці. Лише для Південного Бугу статевий індекс становив 1 : 1. Загалом у 48,4 % поселень *U. crassus* самців було менше, ніж самок

Після детального вивчення гістологічних зрізів гонад частини тварин, що належали до різних розмірно-вікових груп (117 екз.), в шести із 10 проаналізованих вибірках вдалося виявити гермафродитні особини *U. crassus* (рис. 44).

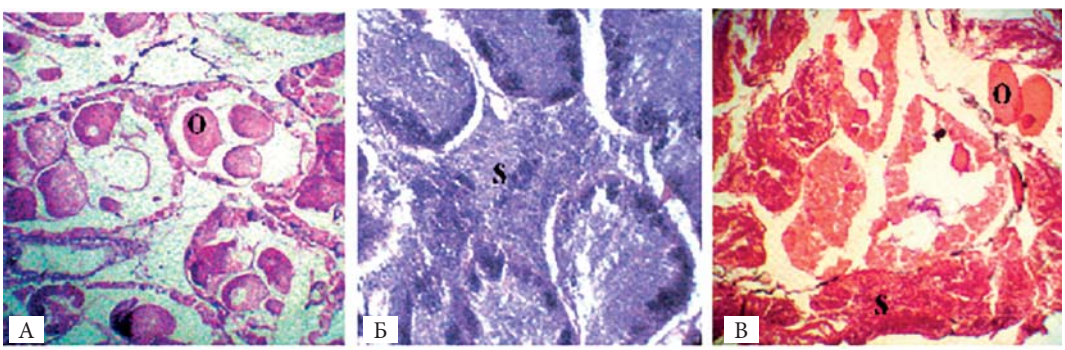

Рис. 44. Фото гістологічних препаратів гонади *U. crassus*: А — самка, Б — самець, В — гермафродит; s — чоловічі, o — жіночі гамети в ацинусах.

За літературними даними, *U. crassus* може утворювати поселення, до складу яких входять лише гермафродити. Таке явище було відмічене, наприклад, для популяції із р. Вантаа (Фінляндія) (Pekkarinen, 1993). У проаналізованих під час експедиційних виїздів вибірках частка гермафродитних особин коливалася від 0 до 100 %. Середній же показник становив 20,8 %, що перевищує вказані раніш Л. А. Васільєвою (2011) показники рівня гермафродитизму для *U. crassus*.

Серед 67 екз. досліджених молюсків, які за мазком були визначені як «самки», кількість особин, у гонадах яких одночасно локалізувалися як жіночі, так і чоловічі ацинуси, становила 16,2 %. У п'яти із виявлених гермафродитів була відмічена зяброва «вагітність». Серед 50 тварин, які попередньо були ідентифіковані як «самці», лише три були гермафродитними особинами (6 %). Слід відмітити, що в порівнянні з *U. tumidus* і *U. pictorum*, *U. crassus* характеризується найменшими показниками рівня гермафродитизму як серед «самок», так і серед «самців».

3.4. *A. anatina*. Щільність населення. У другій половині XX ст. щільність поселень *A. anatina* у басейні Дністра становила 16 екз./м^2 (Иванчик, 1968), в Українських Карпатах — 25 (Иванчик, 1967). Для р. Тетерів Л. М. Янович (1997) відмічала 40–50 екз./м^2.

Сучасні максимальні показники щільності поселень молюска майже у всіх річкових басейнах України коливаються в межах 10–15 екз./м^2, крім водотоків Криму, де відмічена дуже низька щільність населення *A. anatina* — 2 екз./м^2 (табл. 13). Слід відмітити, що у 49,6 % проаналізованих вибірок щільність поселень становить 1–2 екз./м^2 і лише у 12,8 % — досягає 10–15 екз./м^2. Тому в цілому середній показник щільності населення *A. anatina* в українських водоймах і водотоках становить лише 4 екз./м^2.

Не дивлячись на те, що межі поширення *A. anatina* в Україні суттєво не змінились за останні десятиліття, кількість знахідок місць існування, чисельність і щільність населення беззубки, в порівнянні з літературними даними, зменшились. Такі ж негативні зміни спостерігаються й в інших європейських країнах (Швейцарії, Австрії, Німеччині, Іспанії, та ін.). Зокрема, у Німеччині вид вже занесений до «попереджувального» списку (Gloer, Meier-Brook, 1998).

Розмірно-вікова структура. Через низьку щільність поселень *A. anatina* у багатьох вибірках кількість особин не досягала 10 екз./м^2, тому проаналізувати їхню вікову структуру складно. Кількість вікових груп, співвідношення чисельності молюсків у них відрізняються, але спільною майже для усіх вибірок виявилась відсутність дворічних особин. Крім того, у більшості випадків не були відмічені трирічні молюски

Таблиця 13. Показники щільності населення *A. anatina* у річкових системах України

Річкові системи	Кількість вибірок	Щільність населення молюсків, екз./м^2	
		M ± m	min–max
Дунай	12	4,50 ± 1,20	1–15
Дністер	8	4,25 ± 1,19	1–10
Західний Буг	3	7,00 ± 3,00	1–10
Південний Буг	13	4,23 ± 0,83	1–10
Дніпро	50	3,64 ± 0,46	1–12
Прип'ять	19	3,95 ± 0,71	1–11
Сіверський Донець	8	3,25 ± 1,10	1–10
Річки Криму	4	1,25 ± 0,25	1–2
У цілому	117	3,86 ± 0,31	1–15

й деякі інші вікові групи. Молодь складала дуже незначну частку 1,3–6,3 %. Якщо ступінь поповнення молоддю у цих поселеннях не зміниться, то в майбутньому більшість популяцій приречені на поступове згасання. Лише у одній вибірці, враховуючи максимальний вік молюсків у ній, що склав 7 років, були рівномірно присутні особини усіх вікових груп. Отже, вікову структуру поселень *A.anatina* можна назвати стабільною лише в окремих пунктах збору і то з певними застереженнями.

Вважається, що тривалість життя *A. anatina* становить 14–15 років. У колекції перлівницевих ННПМ відмічені 14-річні особини. Максимальний вік беззубки у проаналізованих вибірках складав 13 років. Проте слід зауважити, що у 60,4 % вибірок максимальний вік *A. anatina* варіював від шести до дев'яти років. Лише один молюск серед 531 обстежених (0,2 %) був 13-річного віку. Невисокою виявилась і зустрічальність 12-річних особин — 0,6 %. Тварини 11- і 10-річного віку складади відповідно 4,3 і 6,4 % загальної кількості досліджених молюсків. Такі результати дають підставу зробити висновок, що більшість особин виду не доживають до максимального віку, тобто тривалість життя *A. anatina* поступово зменшується.

Максимальна довжина черепашки *A. anatina* в проаналізованих вибірках становила 150 мм. У колекціях перлівницевих ННПМ та Зоологічного музею ім. Б. Дибовського відмічені особини, довжини черепашок яких була ще більшою і сягала 154–155 мм.

Статева структура. У цілому статевий індекс для *A. anatina* наближається до 1 ♂ : 1 ♀. Однак, слід зауважити, що у 58,4 % проаналізованих вибірок переважали самці. Причому в басейнах Південного Бугу, Прип'яті, Сіверського Дінця та річках Криму кількість самок була в 1,4–1,7 рази меншою, ніж самців. В інших річкових басейнах, крім Дністра, де незначною мірою переважали самки, для самців також властива кількісна перевага, хоч і менша.

Вивчення гістологічних зрізів гонад 187 молюсків *A. anatina*, які відрізнялися статтю, що була встановленаза мазком, розмірами й віком, дозволило виявити у проаналізованих вибірках значну кількість гермафродитних особини (рис. 45). Із 95 досліджених «самок» (за мазком) 24 були ідентифіковані як гермафродити (25,3 %). Гермафродитні особини із зябровою «вагітністю» були відмічені лише у р. Тетерів та оз. Кам'яному, однак це можна пояснити тим, що більшу частину зборів матеріалу проводили в період року, коли молюски цього виду не розмножуються. Дещо більшим виявився рівень гермафродитизму серед молюсків, які за мазком були визначені як «самці» — 30,4 %.

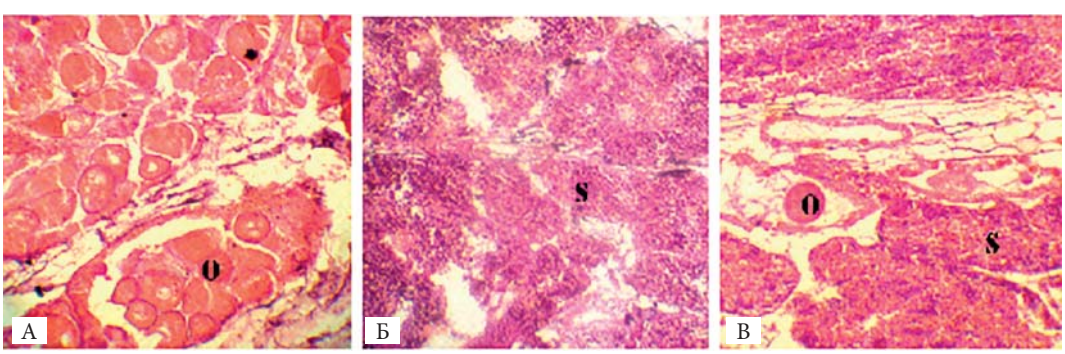

Рис. 45. Фото гістологічних препаратів гонади *A. anatina*: А — самка, Б — самець, В — гермафродит; s — чоловічі, о — жіночі гамети в ацинусах.

Якщо кількість гермафродитів у поселеннях південно-фінляндських *A. anatina* становить біля 0,7 % (Pekkarinen, 1993), то у проаналізованих вибірках з водойм України частка гермафродитних особин в середньому склала 34,3 %, що дещо перевищує відсоток виявлених гермафродитів, вказаний для цього виду в останніх публікаціях (Васільєва, 2011). По окремих виборках цей показник коливалася в максимально можливій мірі, від 0 до 100 %.

3.5. *A. cygnea*. Щільність населення. За останні десятиліття спостерігається чітка тенденція до зменшення чисельності та щільності поселень *A. cygnea*. Відомо, що в другій половині XX ст. щільність популяцій беззубки в басейні Дністра становила 12–21 екз./м^2 (Иванчик, 1968; Гонтя, 1970), у водотоках Українських Карпат досягала 48 екз./м^2 (Иванчик, 1967).

У пунктах, що були досліджені під час експедицій 2007–2012 рр. у басейні Дніпра шільність популяцій становила 12 екз./м^2, а в водоймах і водотоках Дунаю, Західного та Південного Бугу, Прип'яті, Сіверського Дінця — лише 1–3 екз./м^2 (табл. 14). Середній рівень склав лише 2,3 екз./м^2, що слід вважати одним з найнижчих показників серед перлівнецевих України.

Розмірно-вікова структура. Аналізувати вікову структуру поселень *A. cygnea* надзвичайно складно, оскільки кількість виявлених тварин у пунктах збору рідко перевищувала 10 особин. Це пов'язано з тим, що в 53,3 % випадків щільність населення молюска становила 1 екз./м^2, у 23,3 % — 2 екз./м^2, 16,7 % — 3 екз./м^2. Саме тому у вибірках особини належали до однієї-двох вікових груп.

Навіть у найкращих ситуаціях, коли кількість молюсків перевищувала 10 особин, відмічені лише середня та старша вікові групи. В цілому, у проаналізованих вибірках 45,8 % становили тварини старшого віку, що, напевно, свідчить про старіння популяцій *A. cygnea*. Такі негативні тенденції щодо чисельності, щільності та вікової структури поселень створюють загрозу існуванню виду.

Максимальний вік для *A. cygnea*, як вказують деякі європейські дослідники (Weber, 2005), становить 14 років. У колекціях ННПМ були відмічені такі особини. У вибірках, вивчених під час експедицій 2007–2012 рр., цей показник становив 13 років. Однак зустрічальність як 13-річних, так і 11–12-річних особин була невисока — від 2, 8 до 4,2 %. У більшості вибірок тривалість життя *A. cygnea* складала максимум 7–10 років.

Щодо розмірних характеристик виду, то слід відзначити, що *A. cygnea* має найбільші розміри серед європейських перлівницевих. У колекціях Зоологічного музею ім. Б. Дибовського Львівського національного університету ім. Івана Франка та ННПМ знайдені два екземпляри, довжини черепашок яких становили 188 і 197 мм відповідно. У сучасних вибірках цей показник досягав 186 мм.

Таблиця 14. Показники щільності населення *A. cygnea* у річкових системах України

Річкові системи	Кількість вибірок	Щільність населення молюсків, екз./м^2	
		M ± m	min – max
Дунай	1	1,00	1
Західний Буг	3	1,67 ± 0,33	1–2
Південний Буг	1	1	1
Дніпро	16	2,75 ± 0,92	1–12
Прип'ять	6	1,83 ± 0,4	1–3
Сіверський Донець	3	2,33 ± 0,33	2–3
У цілому	30	2,3 ± 0,5	1–12

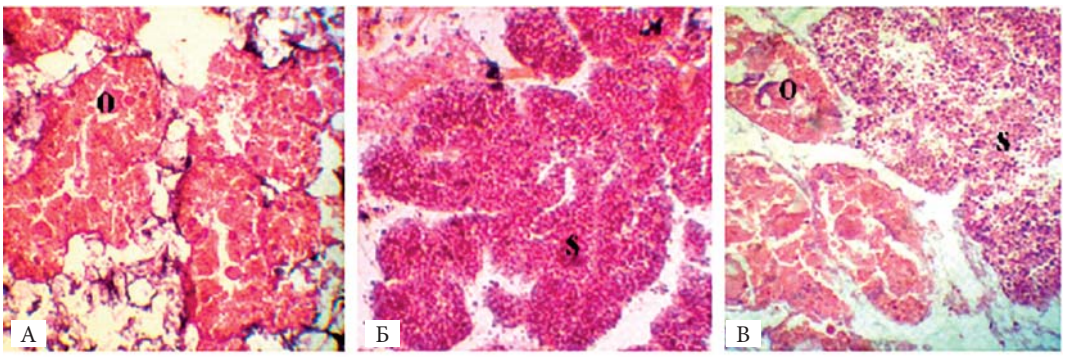

Рис. 46. Фото гістологічних препаратів гонади *A. cygnea*: А — самка, Б — самець, В — гермафродит; s — чоловічі, o — жіночі гамети в ацинусах.

Статева структура Статевий індекс для *A. cygnea* для об'єднаної вибірки за мазком становить 1 ♂ : 0,82 ♀. Щодо окремих річкових басейнів, то незначне переважання самців відмічене у водоймах і водотоках Прип'яті й Дніпра. У популяціях же із басейнів Західного Бугу та Сіверського Дінця особин чоловічої статі було у 1,5–1,6 разів більше. Лише у вибірках, що належать до басейнів Дунаю і Південного Бугу, спостерігалась кількісне переважання самок.

Оскільки *A. cygnea* характеризується найбільшими розмірами серед аборигенних видів перлівницевих, вивчення гістологічних зрізів гонад цього виду виявилось громіздкою справою. Серед 49 досліджених особин випадки гермафродитизму вдалося встановити для 28,6 % особин (рис. 46). За попередніми даними, в українських популяціях *A. cygnea* частка гермафродитних особин у середньому складала 21,1 % (Васільєва, 2011).

Частка гермафродитів серед особин, які за мазком були визначеня як самки, складала 20,8 %, а серед «самців» їх представленість досягла 44 %. Зяберна вагітність у гермафродитних особин не була виявлена

3.6. *P. complanata*. Щільність населення. Вже на самому початку XXI ст. малакологи писали, що цей вид є одним із найбільш рідкісних, а його поселення характеризуються низькою чисельністю і в окремих регіонах *P. complanata* знаходиться на межі зникнення (Мельниченко, Янович, Корнюшин, 2001; Корнюшин, 2002; Мельниченко, Павлюченко, Гураль, 2005). За матеріалами експедицій встановлено, що у 79,3 % пунктів збору щільність поселень молюска становила 1 екз./м^2. Лише у 6,9 % випадків цей показник досягав значень 4 екз./м^2. Сучасна ж середня щільність населення *P. complanata* становить лише 1,5 екз./м^2 і є найнижчою серед перлівницевих (табл. 15).

Таблиця 15. Показники щільності населення *P. complanata* у річкових системах України

Річкові системи	Кількість вибірок	Щільність населення молюсків, екз./м^2	
		M ± m	min–max
Дунай	7	1,14 ± 0,14	1–2
Дністер	4	1,5 ± 0,5	1–3
Південний Буг	3	1	1
Дніпро	3	2 ± 1	1–4
Прип'ять	10	1,5 ± 0,27	1–3
Сіверський Донець	2	2,5 ± 1,5	1–4
У цілому	29	1,48 ± 0,18	1–4

Про різке зменшення щільності поселень *P. complanata* повідомляють й польські малакологи (Piechocki, Dyduch-Falniowska, 1993). У Німеччині та Словаччині молюск також знаходиться під загрозою зникнення, тому у цих країнах йому вже надано охоронного статусу (Gloer, Meier-Brook, 1998; Steffek, 1994). Як показали проведені дослідження в 2007–2012 рр. питання надання охоронного статусу *P. complanata* в Україні на рівні Червоної книги стало надзвичайно актуальним.

Розмірно-вікова структура. Майже у всіх пунктах збору *P. complanata* зустрічалася поодинокими екземплярами, тому у більшості вибірок проаналізувати вікову структуру молюсків складно. Винятком є єдина вибірка з Сіверського Дінця, де відмічена максимальна щільність населення (4 екз./м^2), характерна для цього виду, завдяки чому вдалося зібрати 22 особини.

Вік виявлених тварин становив 4–7 років. Причому, якщо чотири- і п'ятирічні особини становили відповідно 36,7 і 50 %, то шести- і семирічні— лише 9,1 і 4,5 %. Невеликий відсоток молюсків двох останніх вікових груп у вибірці викликає занепокоєння, адже саме вони становлять репродуктивне ядро популяції. Можливо, це є причиною того, що у поселені відсутні дво- та трирічні особини.

Тривалість життя *P. complanata* за літературними даними становить 14–15 років (Brander, 1956). У колекції перлівницевих Зоологічного музею Зоологічного інституту РАН були відмічені 11-річні особини, у фондах ННПМ — 12-річні. Максимальний вік досліджених особин становив 10 років, до того ж зустрічальність їх була невисока — лише 2 %. У більшості ж вибірок цей показник досягав 6–7 років. Отже, тривалість життя молюсків поступово зменшується.

Серед аборигенних видів беззубок *P. complanata* характеризується найменшими розмірами. Українські малакологи вказують для цього виду максимальну довжину черепашки до 100 мм (Стадниченко, 1984; Мельниченко и др., 2001). У колекції перлівницевих ДПМ НАНУ був відмічений молюск, довжина черепашки якого становила 101 мм. У проаналізованих вибірках цей показник досягнув 103 мм.

Статева структура. Рівне співвідношення статей спостерігалось лише у 5,6 % вибірок. У 55,6 % випадків відмічене переважання самок. Кількісна перевага особин жіночої статі простежувалась і в окремих річкових басейнах, зокрема, Дністра, Південного Бугу, Прип'яті та Сіверського Дінця. В той же час як у річкових ситсемах Дунаю і Дніпра відмічене переважання самців. Домінування самок спостерігається й у західноєвропейських популяціях *P. complanata* (Mcivor, Aldridge, 2007).

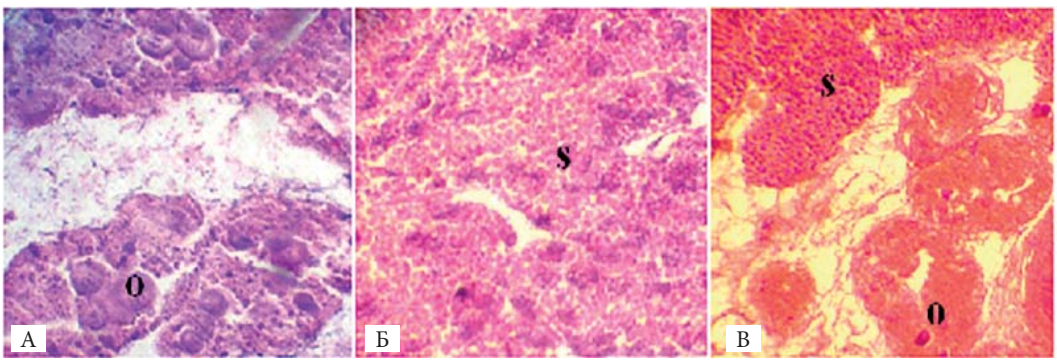

Рис. 47. Фото гістологічних препаратів гонади *P. complanata*: А — самка, Б — самець, В — гермафродит; s — чоловічі, o — жіночі гамети в ацинусах.

Заради виявлення гермафродитних особин серед *P. complanata* детальне гістологічне дослідження зрізів гонад було проведене у 41 молюска, результати якого доводять, що і серед особин цього виду часто зустрічаються випадки гермафродитизму (рис. 47). У середньому частка гермафродитних особин у вибірках становила 41,84 %, що майже вдвічі більше за показники, які були вказані в літературі раніше (Васільєва, 2011).

Серед 23 досліджених молюсків, які за мазком були визначені як «самки», частка особин, у статевих залозах яких одночасно локалізувалися жіночі та чоловічі ацинуси, становила 34, 8 %. У двох із виявлених гермафродитів була відмічена зяброва «вагітність», що склало 16,7 %. «Вагітні» гермафродитні особини були виявлені й у фінляндських *P. complanata*, однак їх частка склала лише 2 % (Pekkarinen, 1993). Серед 18 досліджених «самців» (за мазком) чотири були гермафродитами (22,2 %).

3.7. *S. woodiana*. Щільність населення. Мінімальна щільність популяцій *S. woodiana* у проаналізованих вибірках становила 5 екз./м^2, а максимальні значення досягали 10 екз./м^2, (табл. 16). Проте щільність поселень цього виду-вселенця, як відмічали інші дослідники (Kiss, 1995; Kraszewski, Zdanowski, 2007; Spyra et al., 2012), може досягати навіть 19–68 екз./м^2. У середньому ж щільність поселень *S. woodiana* в українській частині басейну Дунаю у 2007–2011 рр. була вища, ніж у аборигенних видів в межах України, і становила 6,14 екз./м^2.

Розмірно-вікова структура Вік досліджених молюсків становив від трьох до 12 років. У цілому віковий склад поселень *S. woodiana* характеризується переважанням 4–6-річних особин. Лише в деяких вибірках значний відсоток становили й 8–9-річні особини (21–50 %). Слід відмітити, що у проаналізованих вибірках були виявлені всі вікові групи.

Максимальний вік *S. woodiana* у досліджених поселеннях варіював від семи до 12 років. Такі показники цілком узгоджуються з даними інших європейських дослідників, які відзначають, що тривалість життя виду складає 8–15 років (Dudgeon, Morton, 1983, 1984; Kiss-Pekli, 1988; Kraszewski, Zdanowski, 2007; Lejtner, Crnčan, 2011; Spyra et al., 2012).

У європейських водах *S. woodiana* вважають одним з найбільших за розмірами прісноводним молюском (Kiss-Pekli, 1988). За цим показником вона поступається лише *A. cygnea*. У проаналізованих вибірках з Дунайської річкової системи максимальна довжина черепашки у найкрупніших особин дорівнювала 178 мм. Подібні значення вказують і інші дослідникі (Корнюшин и др., 2007). За даними В. І. Жадіна (1938), довжина черепашки на Далекому Сході може бути ше більшою і досягати 190 мм.

Таблиця 16. Середня щільність поселень *S. woodiana* у річковій системі Дунаю в межах України

Пункти збору	Щільність, екз./м^2
Нижній Дунай	
р. Дунай, с. Вилкове (О.)	6
Канал Базарчук, Вилкове (О.)	5
Канал ПМК, Вилкове (О.)	5
Канал Дунай-Сасик, Приморське (О.)	5
Закарпаття	
р. Латориця, Соломонове	5
р. Латориця, Чабанівка	10
Канал системи р. Латориця, Демечі	7

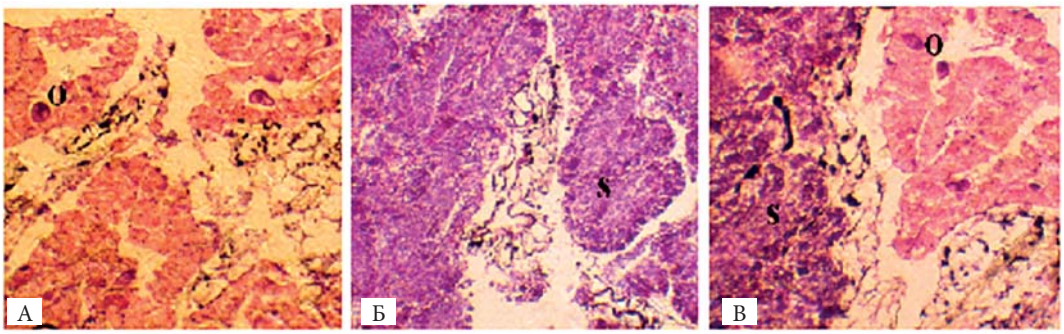

Рис. 48. Фото гістологічних препаратів гонади *S. woodiana*: А — самка, Б — самець, В — гермафродит; а — чоловічі, б — жіночі гамети в ацинусах.

Статева структура. За мазком гонади встановлено, що майже у всіх вибірках кількісно переважали самки. Лише безпосередньо у Дунаї статевий індекс становив 1 ♂ : 1 ♀, а в каналі ПМК було більше самців. Слід відзначити, що для угорських популяцій *S. woodiana* характерне переважання самок (Kiss, 1995).

Детальне дослідження гістологічних зрізів гонад дозволило виявити серед досліджених молюсків особин, в статевих залозах яких одночасно розвивалися ацинуси з чоловічими й жіночими гаметами (рис. 48).

За літературними даними, серед *S. woodiana* гермафродити є досить рідкісними (Dudgeon, Morton, 1983). При дослідженні китайських беззубок із Конинських озер (Польща) автор зробив виновок про відсутність гермафродитизму (Soroka, 2008). Хоча такі особини цілком могли бути присутні у вибірці, оскільки для визначення статі тварин в даному дослідженні використовувався метод мазка, а не дослідження гістологічних зрізів гонад.

В українських популяціях *S. woodiana*, як попередньо вказують деякі дослідники, частка гермафродитів в середньому складає 10,3 % (Васільєва, 2011). Детальніше дослідження встановило, що рівень гермафродитизму для цього виду значно більший, ніж вказано в літературі. Так, серед 46 досліджених молюсків, які попередньо за мазком були визначені як «самки», 50 % виявились гермафродитними особинами. Майже такі ж показники рівня гермафродитизму відмічені і для «самців» — 49,06 %. У цілому ж частка гермафродитних особин у вибірках коливалася від 0 до 83,33 %, а середній показник становив 32,72 %.

Дослідження сезонної динаміки гермафродитизму було проведене для *S. woodiana* на прикладі вибірки із каналу ПМК. На підставі досить високих значень коефіцієнта достовірності апроксимації (R2 = 0,8609) було зроблено висновок, що кількість гермафродитних особин у поселенні залежить від пори року, на відміну від аборигенних видів перлівницевих, для яких така тенденція не прослідковується. Так, з березня по червень відсоток гермафродитів зменшувався. Незначною мірою рівень гермафродитизму збільшився у серпні, хоча у вересні було відмічено подальше зниження кількості двостатевих тварин. У жовтні–листопаді частка гермафродитів у поселенні поступово знову зросла.

РОЗДІЛ 4. ОСОБЛИВОСТІ РЕПРОДУКЦІЇ

4.1. Гермафродтизм перлівнецевих як феномен. Традиційно вважалось (Жадин, 1938. Стадниченко, 1984), що серед прісноводних Bivalvia постійними гермафродитами є представники родини Cycladidae, тоді як в родині Unionidae гермафродитизм розглядається як дуже рідкісне і навіть неприродне явище. Однак є певні підстави вважати, що ця точка зору базується на досить застарілих методах визначення статі, зокрема на виготовленні мазку з рідини, отриманої при пункції чи розтині гонади. При застосуванні такого рутинного методу у першу чергу ідентифікуються гамети, які найбільш інтенсивно продукуються на даний момент, тобто або чоловічі, або жіночі.

Тим не менш, про випадки одночасного продукування жіночих та чоловічих гамет серед європейських перлівницевих було відомо ще на початку XX століття. Однак частка гермафродитних особин серед тварин, обстежених цим традиційно методом, як правило, була дуже не висока, а трактувалася як рідкісна ситуація прояву факультативного гермафродитизму. Відомо, що в першій половині XX ст. у перлівниць Дону (Троицкий, 1939) відсоток гермафродитів становив лише 0,2 %. На незначну кількість гермафродитів у середені XX ст. вказувала Н. С. Строганова (1963). В 1990-х рр. в р. Тетерів серед *U. pictorum,* досліджених у такий спосіб, гермафродитних тварин було лише 1,5 % (Янович, 1998). Відомі рідкісні випадки гермафродидизму (0–3 %) і серед *S. woodiana* в межах його нативного ареалу (Dudgeon, Morton, 1983). Натомість, є і зовсім інші відомості. Так, серед *A. cygnea* британських популяцій в 1930-х роках гермафродити становили 89 % (Bloomer, 1939).

Під час дослідження методом мазка серед перлінецевих, що були зібрані протягом 2007–2012 рр., особини, що одночасно продукують чоловічі та жіночі гамети, не були виявлені взагалі. Причому співвідношення статей в популяціях всіх видів і груп статистично не відхилялося від 1 ♂ : 1 ♀, за виключенням *U. tumidus* (табл. 17), у якого явно переважають особини, що продукують сперматозоїди.

Гістологічне обстеження гонад 827 особин перлівницевих з водойм України виявило 211 гермафродитів, тобто кожна четверта тварина має статеву залозу, що продукує, як чоловічі, так і жіночі гамети, і складається відповідно з жіночих та чоловічих ацинусів (табл. 18). Виходячи з того, що у більшості особин залози одностатеві, є підстави вважати, що механізм одночасного продукування гамет різного типу у молюсків певною мірою загальмований, і продукування жіночих та чоловічих гамет або чітко розведене протягом життя, або існує значне переважання одного типу гаметогенезу над іншим.

Таблиця 17. Частоти трапляння (P) та їх стандартні похибки (m) самок (}) та самців ({) різних видів і груп перлівнецевих, визначених за методом мазка

Таксон	N	Стать			
		♀		♂	
		P	m	P	m
U. pictorum	186	0,55	0,04	0,45	0,04
U. tumidus	148	0,42	0,04	0,58	0,04
U. crassus	117	0,57	0,05	0,43	0,05
Unioninae	451	0,51	0,02	0,49	0,02
A. anatina	187	0,51	0,04	0,49	0,04
A. cygnea	49	0,49	0,07	0,51	0,07
P. complanata	41	0,56	0,08	0,44	0,08
Anodontinae	277	0,51	0,03	0,49	0,03
S. woodiana	99	0,46	0,05	0,54	0,05
Unionidae	827	0,51	0,02	0,49	0,02

У представників підродини Unioninae частота трапляння гермафродитів, визначених на гістологічних препаратах, у трьох видів коливалась від 0,12 до 0,22 і в середньому становила 0,18 Для *U. pictorum* цей показник склав 0,22, *U. tumidus* — 0,18, *U. crassus* — 0,12, причому в останньому випадку це було вірогідно менше, ніж у *U. pictorum*. Серед європейських видів Anodontinae частота трапляння гермафродитних тварин є вірогідно вищою, ніж серед Unioninae, і у середньому дорівнює 0,29. У трьох видів беззубок цей показник статистично не відрізняється, і тому суто формально показник гермафродитизму був найвищим у *A. cygnea* (0,33), а для *A. anatina* та *P. complanata* — майже рівним (0,28 та 0,29 відповідно). Найбільший рівень гермафродитизму виявлений у виду-вселенця *S. woodiana*. Частота тварин, що мають жіночі і чоловічі ацінуси, у нього становить 0,49, що є вірогідно вищім показником по відношенню до всіх представників європейських підродин.

Дослідження європейських перлівницевих стосовно гермафродитизму на рівні гістологічних препаратів в Європі, на відміну від Північної Америки, майже не проводилися. Виключення становлять дослідження з фінської річки Вартаа (Pekkarinen, 1993). При цьому гермафродитизм був вивлений серед усіх досліджених видів, який, однак, був значно меншого маштабу, ніж в водоймах України. Так, рівень гермафродитизму серед різних вікових груп склав: *A. anatina* 0,5–5 %, *U. tumidus* — 0,6–8 %, *P. complanata* — 2 %, *U. pictorum* — 4 % і у *U. crassus* — 8 % .

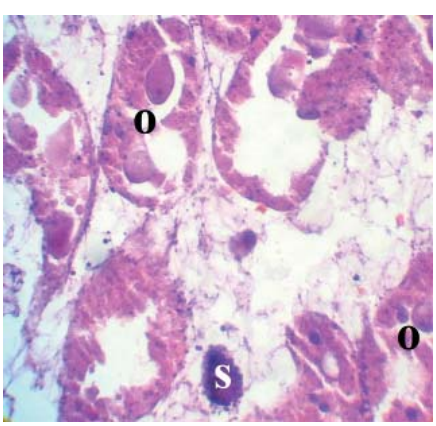

Рис. 49. Одиничний ацинус із чоловічими статевими продуктами (S) серед ацинусів з жіночими (O) в гонаді *U. pictorum*.

Обстеження гістологічних препаратів дає підстави вважати, що у всіх без виключення гермафродитів чоловічі і жіночі гамети розвиваються в окремих ацинусах і їх розвиток відбувається синхронно, що не виключає можливості самозапліднення, і, як наслідок, зниження життєздатності інбредного потомства. Співвідношення чоловічої і жіночої тканин у гонаді, як правило, нерівне. При цьому різні типи ацінусів хаотично розтошовані по гонаді, адже окремі ацінуси можуть траплятися в

Таблиця 18. Частоти траплення (P) та їх стандартні похибки (m) самок (}) та самців ({), гермафродитів (}, {) та особин, що продукують яйцеклітини (} + }{), визначених гістологічним методом, у різних видів і груп перлівнецевих

Таксон	Статева належність за гістологічним препаратом							
	♀		♂		♀♂		♀ + ♀♂	
	P	m	P	m	P	m	P	m
U. pictorum	0,42	0,04	0,35	0,04	0,22	0,03	0,65	0,04
U. tumidus	0,33	0,04	0,49	0,04	0,18	0,03	0,51	0,04
U. crassus	0,48	0,05	0,40	0,05	0,12	0,03	0,60	0,05
Unioninae	0,41	0,02	0,41	0,02	0,18	0,02	0,59	0,02
A. anatina	0,38	0,04	0,34	0,03	0,28	0,03	0,66	0,03
A. cygnea	0,39	0,07	0,29	0,06	0,33	0,07	0,71	0,06
P. complanata	0,37	0,08	0,34	0,07	0,29	0,07	0,66	0,07
Anodontinae	0,38	0,03	0,33	0,03	0,29	0,03	0,67	0,03
S. woodiana	0,23	0,04	0,27	0,04	0,49	0,05	0,73	0,04
Unionidae	0,38	0,02	0,37	0,02	0,26	0,02	0,63	0,02

дорсальній, вентральній, центральній частинах гонади або ж мозаїчно розміщуватись по всьому органу.

Значній мінливості підлягає і співвідношення між жіночими і чоловічими частинами гонади. Скрупульозне вивчення гістологічних препаратів показало, що у всіх семи видів кількість тканин із ацинусами, в яких продукуються статеві продукти протилежної статі, може варіювати в межах від 5 до 99 %. Зокрема, серед одинадцяти обстежених гермафродитних особин *U. pictorum*, одночасно взятих з р. Тетерів, у п'яти особин жіночі ацинуси становили в гонаді до 25 %, у двох — до 50 %, у трьох — до 75 % та у одного — до 90 %. Такі широкі межі коливання, в принципі, властиві і іншим видам.

Функціонально гермафродитів поділяють на три групи (Downing et al., 1989; Henley, 2002): на гермафродитів-самок (якщо чоловічих ацинусів менше ніж 40 %), справжніх гермафродитів (чоловічих та жіночих аціеусів приблизно порівну, тобто в межах 40–60 %) та гермафродитів-самців (жіночих ацинусів до 40 %). Випадки, коли виявлено зовсім невелику кількість ацинусів із гаметами протилежної статі, класифікують як «мікрогермафродитизм». Слід зазначити, що всі такі випадки зустрічаються і в популяціях перлівнецевих України (рис. 49).

Аналіз співвідношення в популяції самок, самців та гермафродитів із різним відсотком у гонаді чоловічих та жіночих ацинусів показує, що частка таких тварин може значно варіювати і зрозуміла закономірність в їх розподілі на перший погляд відсутня (табл. 18). Серед *S. woodiana* (канал ПМК, Вилкове Одеської обл.) зареєстровано 14 % самок, 25 % — самців, 22 % — гермафродитів із переважанням «жіночої» тканини, 25 % — гермафродитів із переважанням «чоловічої» тканини та 14 % — майже з рівним співвідношенням «жіночих» та «чоловічих» ацинусів у гонаді. У поселеннях, що складаються лише з гермафродитів, відсоток тварин із різною часткою чоловічих і жіночих ацинусів також неоднозначен. Наприклад, в популяції *U. tumidus* р. Случ виявлена рівна кількість гермафродитів з переважанням чоловічих, жіночих ацинусів і особин з рівною їх представленістю. В поселенні *U. pictorum* із Сіверського Дінця зовсім інша ситуація. Тут 60 % становлять гермафродити з переважанням жіночої тканини і по 20 % припадає на випадки гермафродитної структури гонад двох інших типів.

Таблиця 19. Розподіл на статеві групи, що визначені за гістологічними препаратами гонад в популяціях пелівнецевих

Пункти збору	Види молюсків	Статеві групи, %				
		♀	♂	Гермафродити		
				♀ > 60 %	♀ % ≈ ♂ %	♂ > 60 %
р. Случ, с. Баранівка	*A. anatina*		25	25		50
	U. tumidus			33	33	33
	U. crassus	20		40	20	20
р. Сіверський Донець, смт Станично-Луганське	*A. anatina*	26	59	15		
	P. complanata	48	33	19		
	U. pictorum			60	20	20
	U. tumidus	27	31	23	8	1
р. Псел, с. Михайлівка	*P. complanata*		50		25	25
Канал Дунай-Сасик, с. Приморське	*S. woodiana*	14	29	29	14	14
р. Уда, с. Нова Баварія	*A. anatina*	31	38			31
	U. pictorum	25	50			25
Канал ПМК, с. Вилкове	*S. woodiana*	14	25	22	14	25
р. Деревичка, с. Великі Деревичі	*A. cygnea*		40	40		20
оз. Люцимер, смт Шацьк	*U. pictorum*	44	31	6		19
р. Дунай, с. Вилкове	*S. woodiana*	13	25	6	19	37
р. Латориця, Соломонове	*S. woodiana*	11	6	39	11	33
р. Мурафа, с. Біла	*U. crassus*	66			17	17
р. Тетерів, м. Житомир	*U. pictorum*	49	41	1	1	8
	U. tumidus	29	55	6	3	7

Примітка. ♀ — особини, у яких лише жіночі ацінуси, ♂ — особини, у яких є лише чоловічі ацінуси, ♀ > 60 % — ацінуси, що продукують жіночі гамети, складають більше ніж 60 % статевої залози; ♂ > 60 % — ацінуси, що продукують чоловічі гамети, складають більше ніж 60 % статевої залози ♀ % ≈ ♂ % — співвідношення між жіночими та чоловічими ацинусами є близьким до рівного, тобто в межах 40–60 %.

Таблиця 20. Представленість гермафродитів серед перлівницевих, ідентифікованих методом мазка як «самки» та «самці»

Види молюсків	«Самки»		«Самці»	
	N	% гермафродитів	N	% гермафродитів
U. pictorum	102	22,6	84	21,4
U. tumidus	62	21	86	16,3
U. crassus	67	16,4	50	6
A. anatina	95	25,3	92	30,4
A .cygnea	24	20,8	25	36
P. complanata	23	34,8	18	22,2
S. woodiana	46	50	53	49,1
У цілому	419	27,4 ± 4,4	408	25,9 ± 5,3

Оскільки методом мазка молюсків можна ідентифікувати лише як таких, що у даний час продукують яйцеклітини, тобто «самок», і таких, що їх не продукують, тобто «самців», то можливе припущення, що гермафродити маскуються під особин тієї чи іншої статі. Однак виявилось, що це зовсім не так (табл. 20). Загалом серед самок, що були визначені ща методом мазка, 27,4 ± 4,4 % особин були визначені як гермафродити, а серед умовних самців таких особин було 25,9 ± 5,3 %, тобто різниця є просто мізерною. Однак у межах конкретних видів можуть бути виключення. Так, для *U. crassus* під «самок» маскується приблизно у 2,5 рази більше гермафродитів, ніж під «самців», і це єдиний випадок вірогідних відмінностей.

Якщо жіночі ацинуси займають близько половини статевої залози, то такі тварини зазвичай мають зяброву вагітність, хоча у цьому випадку добре помітно, що півзябри яйцеклітинами заповнені не повністю. Якщо ж до 75 % гонади продукує яйцеклітини, то яйцеклітини повністю заповнюють півзябри, однак вони не виглядають здутими, як у випадку максимальної плодючості. Зяброва вагітність у тварин, жіночі ацинуси у яких займають менше 50 % гонади, не відмічена взагалі. Ця обставина чітко узгоджується з літературними даними (Downing et al., 1989) і властива всім дослідженим видам, що дає підстави вважати, що гермафродитизм ніяким чином не сприяє збільшенню індивідуальної плодючості.

Отже є всі підстави вважати, що значний рівень гермафродитизму негативно впливає на «вагітність» самок. Це підтверджують і конкретні спостереження протягом 2007–2012 рр., адже лише у 17–27 % пунктах збору «зяброва вагітність» відмічена у 100 % самок, як це було характерно для перлівнецевих 1930–1970-х роках (Жадин, 1938; Стадниченко, 1984). Однак вже наприкінці 1990-х рр. у популяціях, наприклад, *U. crassus* поліських водойм «зяброву вагітність» реєстрували лише у 67 % самок (Мельниченко и др., 2004).

Спеціальне дослідження ефективності розмноження трьох аборигенних видів *A. anatina, A. cygnea, P. complanata* з різних популяцій водних систем України в 2007–2012 рр. показало, що в сучасних умовах їх репродуктивний потенціал реалізується не в повній мірі. Так, лише близько у 60 % популяцій *A. anatina* розмножуються 100 % самок, у решті випадків «вагітними» виявляються лише від 17 до 90 %. У *A. cygnea* та *P. complanata* ситуація ще гірша. Так, лише близько у 30 % популяцій заповненння марсупій самок статевими продуктами є повним, тоді як в 70 % випадків заповненість складає від однієї до трьох чвертей об'єму.

В протилежність аборигенним видам півзябра «вагітних» самок вида-вселенця *S. woodiana* завжди максимально заповнені статевими продуктами. До того, на відміну від аборигенних видів, яким властива сезонність розмноження, самки китайської

беззубки дають багаторазові кладки впродовж усього року, при цьому від 33 до 100 % самок мають «вагітність».

4.2. Причини і наслідки гермафродитизму у перлівнецевих. Гермафродитизм — здатність особин продукувати чоловічі та жіночі статві клітини, відповідно маючи жіночі та чоловічі статеві органи, притаманний усім примітивним багатоклітинним істотам, що розмножуються статевим шляхом: вищим і нижчим рослинам, грибам, примітивним тваринам: губкам, кишковопорожнинним, плоским червам, малощетинковим червам та п'явкам, більшості черевоногих молюсків, асцидіям. Подібна форма статевості як норма зовсім не властива високоорганізованим тваринам (головоногим, голкошкірим, членистоногим, хребетним). Це означає, що гермафродитизм можна вважати первісним, архаїчним способом статевого розмноження. При цьому можливо виділити дві головн форми природного гермафродитизму. Для більш примітивних істот характерним є синхронний гермафродитизм, коли одночасно визрівають обидва типи гамет. У такому випадку разом з амфіміксисом цілком можливий автоміксис. Випадки, коли одна особина спочатку продукує гамети одієї статі, а згодом у її статевих залозах починають формуватися гамети іншої статі, слід розглядати як більш досконалу форму. В такому разі можливий лише амфіміксис, адже на певних стадіях онтогенезу особина функціонує або як самка, або як самець.

Вважається, що двостулковим молюскам притаманна примітивна двостатева структура, адже в них немає чітко визначених жіночих чи чоловічих статевих органів. У них єдина за принципом будови статева залоза, в якій формуються жіночі чи чоловічі функціональні частки —— ацінуси. При цьому відбувається одночасне формування обох типів ацинусів, що є властивістю певних таксонів чи навіть окремих особин. В останньому випадку це слід вважати відхилинням від норми. У перлівниць гермафродитизм, як традиційно вважалося, є скоріш виключенням, ніж правилом. Разом з тим ретельні гістологічні дослідження гонад перлівнецевих доводять, що гермафродитизм у них є феноменом достатньо звичайним, адже у значної частини особини, а й інколи і у більшості особин популяції одночасно активні жіночі та чоловічі ацінуси. Виходячи з зазначених вище обставин можна зробити цілком обгрунтоване припущення, що гермафродитизм перлівнецевих — це явище облігатне, хоча, можливо, і ступінь його прояву стимулюється певними зовнішніми факторами.

Аргументом на користь того, що гермафродитизм є нормальним станом перлівнецевих і відповідно всі особини в тій чи іншій мірі, або на тому чи іншому етапі життя можуть бути гермафродитами, є відсутність очевидного статевого диморфізму на рівні чітких якісних ознак будови тіла, самок і самців серед перлінецевих зовні розпізнати неможливо. Це положення постулювалося багатьма дослідниками і стало загальноприйнятим (Жадин, 1938, Стадниченко, 1984).

З метою перевірки цього положення на рівні мінливості кількісних параметрів черепашки були проаналізовані «самки» і «самці», що були визначені як такі за мазком. Дисперсійний аналіз показав досить неоднозначну ситуацію. Виявилося, що у представників підродини Anodontinae вірогідні відмінності між самками та самцями за індексами черепашки достатньо виразні (табл. 21). Причому, як і повинно бути у випадку статевого диморфізму, існують певні закономірності у статевих відмінностях, що проявляється у різних видів. Так, у трьох видів беззубок «самки за мазком» на відміну від «самців» мають нижчу черепашку при її більшій опуклості (табл. 22). Разом з тим у видів підродини Unioninae майже будь-які вірогідні відмінності між відносними та абсолютними параметрами черепашки са-

мок та самців, незважаючи на значно більші об'єми досліджених особин, не були встановлені. Виключення складають лише два параметри у *U. tumidus*. Причому навіть у цих випадках різниця між особинами різних статей спостерігається далеко не на найвищому рівні вірогідності, і це при тому, що цей вид був представлений найбільшими за об'ємом вибірками серед усіх перлівнецевих. Подібну тенденцію демонструє і дискримінаційний аналіз (табл. 21). Якщо в межах Unioninae середній рівень дискримінації був дуже незначним і коливався від 58 до 67 % в середньому правильно визначених особин, то у Anodontinae він був в залежності від виду в межах 71–83 %, що, як каже досвід, зовсім не гарантує надійного візуального визначення самок та самців за формою черепашки.

Таким чином, різниця між особинами різної статі на рівні промірів існує лише у беззубок, тоді як у перловиць статеві відмінності практично відсутні. При цьому навіть у беззубок рівень дискримінації самок та самців є дуже незначним. Для порівняння, у черевоногих молюсків роду *Viviparus* рівень дискримінації самок та самців у *V. contectus* і *V. viviparus* за промірами черепашки відповідно складає 87 и 100 % (Андрійчук, 2015). Така невиразна різниця у параметрах черепашки, а також та обставина, що у перлівнецевих не існує чіткої диференціації на жіночу та чоловічу статеві залози, а є лише жіночі иа чоловічі ацинуси в універсальній статевій залозі, дають підстави вважати, що стать у цих молюсків формується за суто фізіологічними обставинами і немає під собою чіткої генетичної обумовленості, що може означати, що усі особини перлівнецевих є потенційними гермафродитами. До цього висновку також наводить та обставина, що серед перлівницевих «мікрогермафродитизм» є досить звичайною ситуаціює. Це підтверджує думку, що впродовж життя молюски можуть не тільки легко ставати тією чи іншою мірою гермафродитами, але й навіть змінювати стать. Такі ситуації досить відомі серед північноамериканських видів перлівницевих (Coe, 1943; Downing et al., 1989).

Особливо слід підкреслити, що ступінь невиразності статевого диморфізму ніяким чином позитивно не співпадає зі ступенем гермафродитизму. Априорі можна було б припустити, що у випадках значного гермафродитизму статевий диморфізм повинен бути не таким виразним, однак все спостерігається точнісінько навпаки. Так, серед перловиць, у яких середній рівень гермафродизму найнижчий і наближа-

Таблиця 21. Відмінності самок та самців за конхіологічними параметрами на підставі однофакторного дисперсійного аналізу, а також відсоток правильно ідентифікованих особин за результатами дискримінаційного аналізу у аборигенних перлівнецевих

Ознаки і параметри	Anodontinae			Unioninae		
	A.cygnea (n = 78)	*A.anatina* (n = 156)	*P. complanata* (n = 41)	*U.tumidus* (n = 318)	*U. pictorum* (n = 253)	*U.crassus* (n = 113)
L			***	*		
H/L	*	*	**			
H_1/L	*	*				
H_2/L						
S/L		*	***			
L_1/L						
L_2/L		**				
T/L	**	**		**		
♀, %	74	50	81	41	19	47
♂, %	80	84	85	73	86	83
Середня,%	77	71	83	58	58	67

Таблиця 22. Середні значення параметрів черепашки, що найбільше відрізняються, у самок і самців аброригенних перлівнецевих

Ознаки	*A. cygnea*		*A. anatina*		*P. complanata*		*U. tumidus*	
	♂ n = 40	♀ n = 38	♂ n = 96	♀ n = 60	♂ n = 20	♀ n = 21	♂ n=175	♀ n=143
L	13,2	13,3	9,59	9,11	**6,85**	**8,38**	**6,94**	**6,56**
H/L	**0,514**	**0,535**	**0,535**	**0,564**	**0,483**	**0,502**	0,505	0,503
S/L	0,339	0,327	**0,347**	**0,334**	**0,282**	**0,229**	0,379	0,374
T/L	**0,007**	**0,01**	**0,0095**	**0,011**	0,012	0,011	**0,036**	**0,033**

Примітка. Напівжирним шрифтом позначені випадки вірогідних відмінностей.

ється до 18 % загального числа особин, статевий диморфізм практично не виражений, тоді як у беззубок, де ступінь гермафродитизму вірогідно вища і сягає 29 %, певний рівень диморфізму все ж таки існує, хоча він не такий виразний, як, наприклад у двостатевих черевоногих.

Причиною різного ступеню прояву гермафродитизму у різних популяцій, видів і груп слід, очевидно, шукати в дії різноманітних середовищних факторів. При цьому факт гермафродитизму може бути пояснений двояко: або як пристосування до певних умов існування, або як стресова реакція на сприятливі фактори. Так, неодноразово вказувалось, що в популяціях *A. cygnea* водойм різного типу значно більша кількість гермафродитних особин, ніж в річках (Bloomer, 1939; Жадин, 1952). Відомо, що при переселенні перлівницевих фінських популяцій з одного місця існування в інше також зареєстровані зміни статі (Hansten et al., 1997). Слід однак зазначити, що наведені приклади несталості статевої належності в цій групі молюсків, можуть підтверджувати як адаптивну, так і стресову природу цього явища.

Можна припустити, що високий рівень гермафродитизму властивий перлівнецевих України, викликаний несприятливими умовами існування, які також призвели до падіння чисельності популяцій і зменшення щільності поселень. Відомо, що оптимальною для запліднення у перлівнецевих є щільність населення близько 10 екз./м^2 (Downing at al., 1993), що значно більше, ніж щільність сучасних поселень цих молюсків в більшості водних систем України. Наслідком чого можливо і стала неповна «зяброва вагітність», що спостерігається в багатьох випадках. Саме тому можна припустити, що в ситуації розрідженості популяцій поява тварин, що одночасно продукують жіночі і чоловічі статеві продукти, є своєрідною адаптацією, яка повинна компенсувати вкрай низьку щільність поселень. В кінцевому рахунку це має підвищити число запліднень і зробити статеве розмноження без копуляції, як це має місце у двостулкових молюсків, ефективнішим.

Цю гіпотезу можна легко протестувати, адже слід очікувати, що у видів з меншою щільністю поселень частка гермафродтів буде більшою. Однак порівняльний аналіз рівня гермафродитизму з середньою щільністю поселень семи видів перлівнецевих фауни України не дав однозначних результатів (рис. 50). Також не була встановлена залежність між щільністю поселень та відсотком особин, що продукують яйцеклітини (рис. 51).

Таку невідповідність показників щільності поселень і рівня гермафродитизму легко проілюструвати наступними прикладами. Особини *S. woodiana* мають найвищі показники як гермафродитизму, так і щільності популяцій, хоча повинна спостерігається протилежнаситуація. У виду *P. complanata* найнижчий показник щільності поселень, однак показник гермафродтизму близький до середнього. Найменший

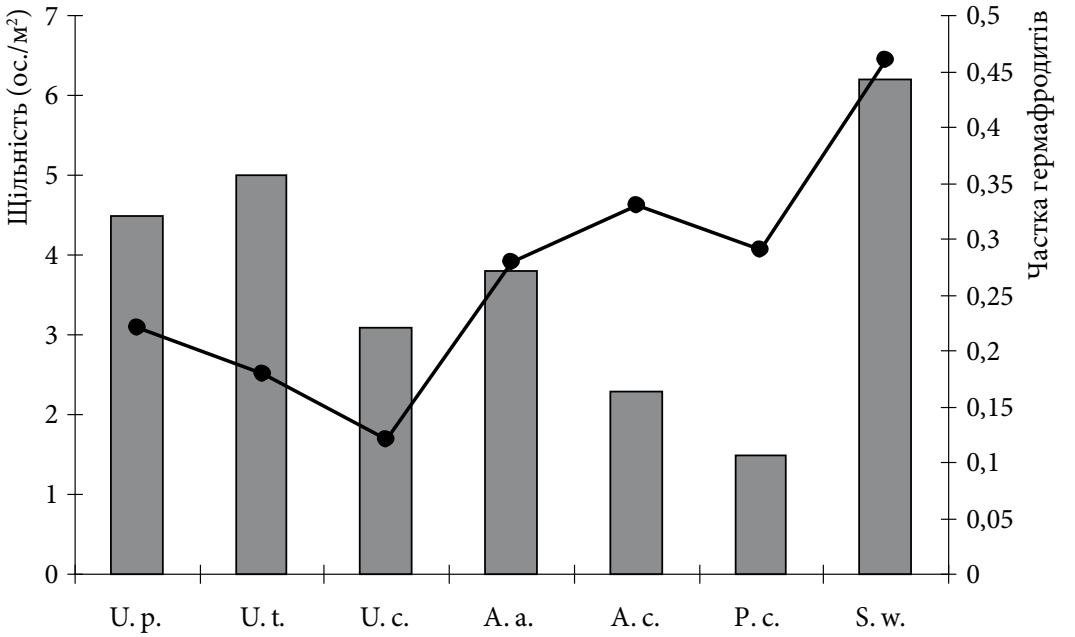

Рис. 50. Середні показники щільності поселень на тлі зміни частки гермафродитів для семи видів перлівнецевих.
Умовні позначення: стовпчики — щільність поселення, кружки — частка гермафродитів.

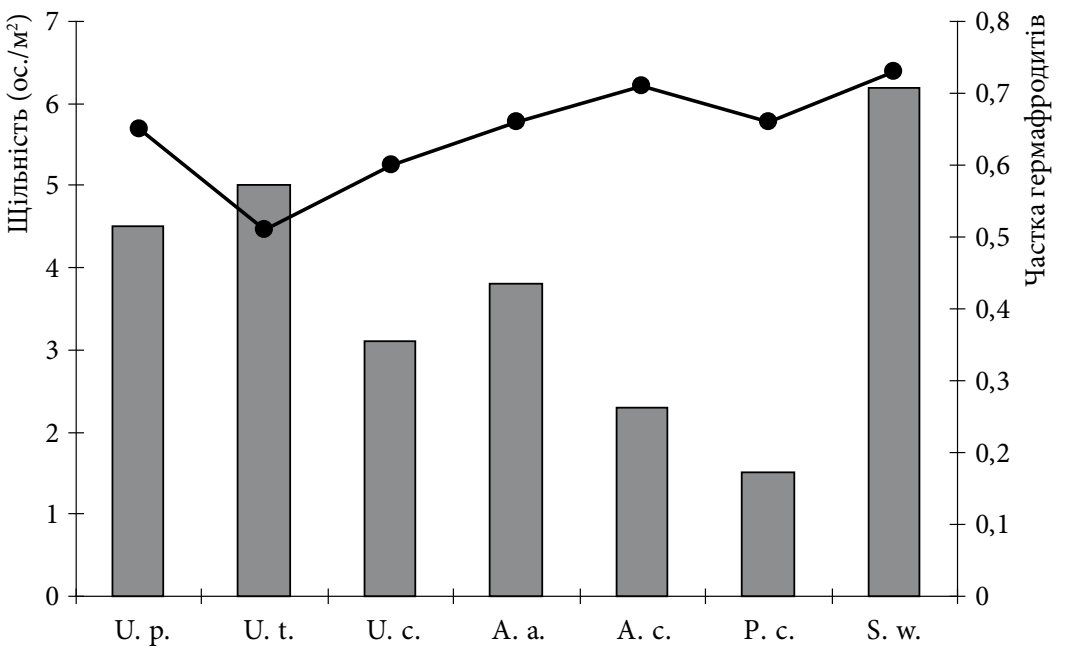

Рис. 51. Середні показники щільності поселень (стовпчики) на тлі зміни частки особин, що продукують яйцеклітини (кружки поєднані лінією) для семи видів перлівнецевих.
Умовні позначення: стовпчики — щільність поселення, кружки — частка особин, що продукують яйцеклітини.

відсоток гермафродиних особин, так само. як і найжча щільність населення, спостерігається у *U. crassus*, хоча логічною, з точки зору адаптивного сенсу, виглядає протилежна ситуація. Подібна невизначеність має місце і при спробі знайти залежність між щілільністю поселень і відсотком особин, що продукують яйцеклітини.

Отже, чіткої залежності між щільністю населення, яка, очевидно, відображає не тільки можливості ефективного запліднення, але й ступніь пригнічення популяцій і загалом виду, і ступеню гермафродитизму виду не виявлено. Це можливо пояснити, виходячи з двох обставин: 1) гермафродитизм — це в більшою мірою спонтанний процес, ніж спрямована відповідь на умови середовища; 2) щільність поселень є не достатньо адекватною і чіткою оцінкою якості середовища та умов розмноження; 3) щільність популяцій може бути видоспецифічним екологічним показником, а отже не мати єдиної шкали для різних видів і таксономічних груп.

Ще одне ключове питання, що виникає під час дослідження гермафродитизму перлівнецевих, це його наслідки: позитивні вони чи негативні. З одніої сторони, є всі підстави вважати, що гермафродитизм за умови низької шільності поселень може формально забезпечити більшу ефективність размноження за рахунок самозапліднення, що може легко відбуватися у гермафродитних особин. З другої, слід зауважити, що особини, які народжуються внаслідок автоміксису, мають більший рівень гомозиготності і відповідно зазнають впливу інбредної депресії. Отже, самозапліднення не призводить до нормального відтворення потрібного числа здорових статевозрілих особин. До цього також слід додати, що, як показали спеціальні спостереження, «гермафродити–самки» не мають повної заповненості зябер яйцями, на відміну від «самок на 100 %». Це дає підстави вважати, що гермафродитизм не призводить до збільшення числа запліднених яйцеклітин, а скоріш, навпаки, до їх зменшення. Отже. це явище слід вважати не позитивним пристосуваннням, а, скоріш, як стресову відповідь на дію негативних факторів середовища.

РОЗДІЛ 5. ЗАГАЛЬНІ ТЕНДЕНЦІЇ ДИНАМІКИ РЕСУРСІВ ПЕРЛІВНИЦЕВИХ ТА ПРОБЛЕМИ ІХ ОХОРОНИ

Величезна перебудова природи, що сталася в середині XX ст., зокрема гідробудівництво і меліорація, які стосувалися не тільки зарегулювання річок і створення безлічі ставків, ставів та водосховищ, але й випрямлення річещ багатьох водотоків і осушення боліт, тією чи іншою мірою зачипили всі головні водні системи України. Це призвело до кардинальної зміни гідроланшафту, породило регресивні сукцесійні процеси в водних екосистемах, що супроводжуються падінням біологічної продуктивності та зменшенням біорізноманіття. Слід зазначити, що, безумовно, найбільш значущою була перша відповідь біоти, яка сталася одразу ж після руйнування екосистем, що історично склалися. Однак все більше занепокоєння викликає та обставина, що негативні процеси в екосистемах не припиняються, а продовжуються і зараз. Причому вони не тільки не вщухають, а в деяких випадках з кожним роком все більшь прискорюються. Згідно з офіційними даними в Україні кожен рік зникають дві малі річки, а забруднення поверхневих водойм вже на початку XXI ст.. досягло критичної межі, особливо це стосується південних басейнів (Природно-ресурсний …, 2001).

Наслідки негативних екологічних змін найбільшою мірою відобразилися на чисельності і видовому складі прісноводних гідробіонтів. Це в першу чергу стосується риб і рибоподібних, адже ці об'єкти вивчені найкраще, а дані по виловам промислових видів, що охоплюють останні 100 років (Межжерин, 2008; Межжерин, Верлатый, 2018), дають чітку порівняльну базу для негативних висновків щодо продуктивності гідроекосистем і стану їх біологічного різноманіття. На сьогодні не існує жодного аборигенного виду риб, популяції якого обвально не зменшили свою чисельність, а ареал не скоротився чи не фрагментувася. Цей процес триває і зараз, хоча завдяки низькій чисельності більшості видів риб подальше зниження рибопродуктивності на перший погляд не виглядає таким вже жахливим. Слід зазначити, що місце наймасовіших аборигенних видів риб, ресурси яких скоротилися від 5 до 100 разів в залежності від виду, зайняли адвентивні види. Так, найпродуктивнішим видом Дніпровської річкової системи став карась китайський (*Carassius auratus*), який був інтродукований в 1960-х роках разом з далекосхідними рослиноїдними рибами. Вилов карася китайського зараз в межах Дніпровської системи за офіційними даними складає в межах 30–40 % загального промислу, що значно перевищує видобуток будь-якого аборигенного виду.

Подібна ситуація катастрофічного зменшення чисельності і скорочення поширення аборигенних видів та засилля інвазивних гідробіонтів у межах Європи вла-

стива не лише рибам, але й більшості інших тварин, зокрема комахам, личинки яких розвиваються в прісних водоймах, ракоподібним, молюскам та іншим безхребетним, переважно реофільним.

При аналізі загальних тенденцій щодо динаміки ресурсних показників перлівнецевих одразу слід врахувати ту обставину, що ці молюски за своїми біологічними характеристиками апріорно є однією з найвразливіших, а можливо, навіть, найвразливішою групою тварин-гідробіонтів. Добре відомо (Корнюшин, 2002), що не тільки перлівнецеві, але й представники деяких інших родин двостулкових у сучасних умовах виявилися надто вразливими. Причиною цього слід вважати наступні обставини і особливості їх біології.

По-перше, перлівнецеві — це одна з найбільших за розмірами тіла група безхребетних серед тих, що мешкають в річкових системах Європи. Отже, їм властиве пізнє настання статевої зрілості і значна тривалість життя. Це в остаточному рахунку означає, що це група чітко виражених довгоциклічних видів, а отже відновлення їх популяцій за інших рівних умов є процесом дуже довготривалим, а в сучасних умовах проблематичним.

По-друге, за способом життя це малорухливі донні фільтратори з пасивним способом живлення. Вони вразливі до дії цілого комплексу сучасних несприятливих екологічних факторів, що виникли внаслідок зарегулювання річок: коливання рівня води у водотоках, замулення дна та дефіциту кисню, забруднення води токсинами різної природи, тощо.

По-третє, перлівнецеві — тварини з пасивним запліденням без копуляції, за умови низької щільності їх поселень стає дуже проблематичним і різко зменшується розмноження, адже нормальний рівень запліднення яйцеклітин потребує значної концентрації сперматозоїдів у воді, яка може бути досягнута лише при певній щільності особин в популяціях.

Очевидно, що всі ці фактори сприяли депресії популяцій перлівнецевих, яка в водних системах України вже досягла критичної межі. Про це свідчить не тільки негативна динаміка чисельності популяцій ци, але й порівняння ситуації в Україні та в інших європейських країнах, де показники щільності поселень перлівниць, хоча і теж зазнали різкого падіння, проте всюди в 3–4 рази перевищують середні значення щільності популяцій цих молюсків в водних системах України.

В кінцевому підсумку слід чітко визначитися з сучасними ресурсами видів перлівнецевих і відповідно до характеру їх негативної динаміки дати відповідь на запитання відносно того, яка саме частка цих ресурсів наразі ще збереглася. Для цього у розпорядженні треба мати як чіткі відомості щодо щільності поселень, так і дані про скорочення площі ареалу кожного виду перлівнецевих. Незважаючи на те, що протягом 2007–2012 років було проведене небувале за масштабами дослідження, яке стосувалося поширення та чисельності перлівнецевих, тим не менш, ресурсна оцінка багато в чому залишається лише експертною і занадто приблизною. Незважаючи на значну кількість більш ранніх гідробіологічних робіт, в яких кількісно оцінювалися популяції перлівнецевих (Марковский, 1953, 1954, 1955; Беспозвоночные и рыбы Днепра…, 1989), все ще не вистачає порівняльного матеріалу, який стосується щільності і структури популяцій, а також і вивченості географічного поширення в минулі десятиліття.

Тим не менш, деякі конкретні висновки стосовно ресурсів перлівнецевих в Україні можна зробити. По-перше, є підстави стверджувати, що щільність поселень перлівнецевих у середньому зменшилася майже на порядок. По деяким видам

таке падіння за максимальними показниками склало сотні, за іншими —до десяти разів (табл. 22). По-друге, значно скоротилася площа поселень. В ситуації з *A. cygnea*, *P. complanata*, *U. crassus* йдеться про суттєве скорочення і фрагментацію ареалів, тоді як для трьох інших аборигенних видів мова може йти лише про суттєву фрагментацію. Важливо зазначити, що скорочення ареалів відбулося за рахунок їх південної частини, де в кращі часи чисельність цих молюсків була максимальною в межах України. Популяції двостулкових перш за все вимерли або катастрофіяно знизили чисельність в лиманних і гирлових частинах Дніпра, Південного Бугу та Дністра, в річках басейну Азовського моря і Криму. До того слід додати, що вкрай несприятливими для перлівнецевих виявилися умови існування, які склалися у величезних водосховищах Дніпра, і у цих водоймах вони майже зникли. Якщо, наприклад, виходити з оцінок ресурсів прісноводних риб (Межжерін, 2008), то вимирання певного виду у головному руслі Дніпра означає втрату близько 85 % загальної чисельності виду у водних системах України. Очевидно, це цілком може стосуватися і перлівнецевих. В кінцевому рахунку, беручи до уваги всі ці обставини, можна прийти до висновку, що сучасні ресурси аборигенних перлівнецевих складають кілька відсотків від рівня початку — середини XX ст., а для най вразливіших видів це лише менше одного відсотка.

Особливе важлива проблема — це охорона перлівнецевих у сучасних умовах прогресуючого занепаду їх чисельності, скорочення та фрагментаціїї ареалу. Найбільш простим і ефективним способом є внесення виду до Червоної книги України. Справа в тім, що при цьому відбувається захист не тільки окремих особин чи популяцій, але й місць існування виду, що є головним. Зокрема внесення певного виду до Червоної книги дозволяє забороняти будь яке гідробудівництво у місцях скупчення видів завдяки створенню там резервата природно-заповідного фонду.

Виходячи з визначеної динаміки ареалів та змін чисельності аборигенних перлівнецевих фауни України, можна сформулювати наступні наміри і стратегію щодо занесення тих чи інших видів до Червоної книги (табл. 23).

Вид *U. tumidus* слід вважати відносно благополучним серед перлівнецевих Європи. Тим не менш, згідно Червоного спику МСОП він скорочує чисельність протягом всього ареалу, однак при цьому має лише категорію “Least Concern”, тобто є видом з мінімальною загрозою існування. Як наслідок, у Німеччині він занесений до «червоного» списку як вид, що знаходиться під загрозою (Gloer, Meier-Brook, 1998), а у

Таблиця 23. Головні показники ресурсного стану перлівнецевих

Вид	Динаміка ареалу	Щільність, ос./м²		Статус		
		Сучасна	Минула			
		M (max)	max	ЧКУ	МСОП	
U. tumidus	↓	5 (3–20)	70–2600	–	LC	D
U. pictorum	↓	4,4 (3–20)	30–50	–	LC	U
U. crassus	↓↓	3,1 (3–15)	25–1076	B	EN	D
A. anatina	↓	3,9 (2–15)	16–50	—	LC	D
A. cygnea	↓↓	2,3 (1–12)	12–48	B	LC	D
P. complanata	↓↓	1,5 (1–12)	?	B	V	U
S woodiana	↑	6,1 (5–10)	–	–	LC	U

Примітка. Динаміка ареалу: ↓ — скорочується, ↓↓ — сильно скорочується, ↑ — розширюється. ЧКУ — Червона книга України (категорія B — вразливий вид), МСОП — Міжнародна спілка охорони природи (LC — вид, охорона якого є найменш актуальною, V — вразливий вид, EN — зникаючий вид, D — вид з негативною динамікою чисельності протягом всього ареалу, U — вид, динаміка чисельності достеменно невідома).

Словаччині поміщений до Національного Червоного списку молюсків (Steffek, 1994). В Україні *U. tumidus* поки що є одним із найпоширеніших і чисельніших представників перлівнецевих, а тому на сучасному етапі не потребує занесення до Червоної книги. Проте за умови продовження тенденції зменшення кількості місць існування виду та падіння щільності його поселень не виключається можливість його включення до національного природоохоронного списку, вже у найближчому майбутньому.

Вид *U. pictorum*, так само, як і *U. tumidus*, занесений до червоного списку Німеччини як вид, що знаходиться під загрозою (Gloer, Meier-Brook, 1998). Згідно з Червоним списком МСОП це вид з нез'ясованою динамікою чисельності, який має статус найменшої небезпеки "Least Concern". В Україні, незважаючи на падіння чисельності і фрагментацію ареалу, *U. pictorum* поки що не потребує надання особливого охоронного статусу.

Явне занепокоєння викликає *U. crassus*. Цей вид належить до низки молюків з яскраво вираженою реофільністю, тому він, як ніякий інший, негативно реагує на забруднення водного середовища і зменшення швидкості течії внаслідок зарегулювання стоку. Невипадково, що згідно з Червоним списком МСОП, *U. crassus* різко скорочує чисельність і має категорію "Endadgered" — зникаючий. У Німеччині, Польщі, Словаччині, Швеції цей вид через загрозу зникнення вже занесено до національних червоних списків (Gloer, Meier-Brook, 1998; Piechocki, Dyduch-Falniowska, 1993; Steffek, 1994; Pettersson, Elin, 2012), а в Україні неодноразово обговорювалося питання необхідності його більш суворої охорони (Корнюшин, 2002; Korniushin et al., 2002; Гураль-Сверлова, Гураль, 2009). Причиною для такої уваги є скорочення чисельності популяцій та щільності поселень, що виглядає критичним навіть у порівнянні з іншими перловицями роду *Unio*. Слід зауважити, що в умовах загальної деградації водних екосистем тенденція щодо зменшення трапляння *U. crassus* може посилитись, саме тому важливо вчасно провести відповідні природоохоронні заходи, зокрема внести його до Національної червоної книги.

Беззубка *A. anatina* має тенденцію до скорочення чисельності протягом всього ареалу, однак в Червоній книзі МСОП він має лише статус "Least Concern". У Німеччині його занесено лише до «попереджувального» списку (Gloer, Meier-Brook, 1998). В Україні це один з найбільш поширених і відносно благополучних видів, якій наразі не потребує занесення до Червоної книги.

На відміну від інших перлівнецевих для виду *A. cygnea* найбільш придатні водойми зі стоячою водою. Саме тому найбільшої чисельності він досягає в заплавах, екосистеми яких внаслідок зарегулювання русел в Україні є найбільш постраждалими. Це підтверджують результати проведеного дослідження, які свідчать про те, що молюск не здатний існувати в умовах сильного антропогенного навантаження на водні екосистеми. В останні десятиліття в Україні спостерігається швидке скорочення площі його поширення. Незважаючи на мінімальну охоронну категорію в Червоній книзі МСОП, цьому виду надано спеціального статусу в низьці європейських країн, зокрема Польщі (Spyra et al., 2012). Як вид, що знаходиться під загрозою, його визнано в Австрії, а в Швейцарії та Німеччині *A. cygnea* належить до категорії вразливих видів. Цей вид слід внести до Червоної книги України.

Відомо, що лімітуючими факторами у поширенні *P. complanata* є швидкість течії та вміст кисню, оскільки це виразно реофільний і оксифільний вид (Piechocki, Dyduch-Falniowska, 1993; Мельниченко и др., 2001). Саме тому цей вид беззубок в багатьох країнах Європи різко втратив кількість популяцій і скоротив загальну чисельність. Незважаючи на це, у червоному списку МСОП він трактується як вид з невизначе-

ню динамікою чисельності, хоча і має реальну охоронну категорію "Vulnurable" — вразливий. Польські малакологи відмічають стрімке зменшення зустрічальності *P. complanata* за останні 50 років в територіальних водах, а в Німеччині молюску надано охоронного статусу як виду, що знаходиться під загрозою зникнення (Gloer, Meier-Brook, 1998). У Словаччині *P. complanata* також поміщена до національного Червоного списку молюсків (Steffek, 1994). Спираючись на досвід західноєвропейських країн і враховуючи результати ресурсних досліджень, що проводяться з кінця 1990-х рр. (Мельниченко и др., 2001), пропонується внести *P. complanata* до Червоної книги України

ВИСНОВКИ

1. Фауна перлівнецевих України складається з шести аборигенних (*Unio pictorum*, *U. tumidus*, *U. crassus*, *Anodonta anatina*, *A. cygnea*, *Pseodoanodonta complanata*) та одного адвентивного виду (*Sinanodonta woodiana*), які слід відносити до підродин Unioninae і Anodontinae відповідно, а *S. woodiana* правильно розглядати в межах окремої підродини східноазійських беззубок. Генетична диференціація адвентивних видів за даними алозимного аналізу свідчить про чітко ієрархічну ситуацію систематичних відносин, що дозволяє виділяти в межах Unioininae один рід з двома підродами, а в межах Anodontinae виділяти два роди. За даними філогенетичного аналізу, що базується на мінливості нуклеотидних послідовностей двох мітохондріальних генів, генетична диференціація в межах європейських підродин є більш вирівняною, що не дає підстав для виокремлення двох і більше родів в межах підродин.

2. Внутрішньовидову диференціацію широкоарельних європейських видів слід інтерпретувати в межах концепції надвидових комплексів, що складаються з вікарних видів. Перш за все це стосується *U.* (superspecies *crassus*), в границях якого слід виділити рівнинну *U.* (*crassus*) *crassus* та гірську *U.* (*crassus*) *stevenianus* форми, які в місцях контакта мають між собою репродуктивну ізоляцію. Подібна географічна структурованість має місце і в межах *U. tumidus*, якого можна розділити на північну та південну форми, що мають між собою чітку перехідну зону, яка маркується за алозимами. В межах географічних поселень *P. complanata* також існує тендеція до фіксацій альтернативних алелів в популяціях з різних річкових бассейнів Азово-Чорномор'я. Що стосується *U. pictorum* та *A. anatina,* то відсутність поліморфних алозимних маркерів не дозволяє зробити висновки щодо їх внутрішньовидової структурованості. Повна ідентичність нуклеотидних послідовностей мтДНК особин *S. woodiana* з популяцій Закарпаття та Нижнього Дуная дає підстави вважати, що інвазія цього виду в водойми Європи була одноразовою, адже засновником була група близькоспорідненних особин.

3. Ареали аборигенних перлівнецевих у межах України фрагментувалися і скоротилися. Головним чином це є результатом зміщення південної межі поширення на північ. Перш за все мова йде про Нижній Дніпро і Нижньодністровську систему, деякі дніпровські водосховища, річки басейну Азовського моря та Криму. Вразливі види там практично вимерли, а більш стійкі катастрофічно втратили чисельність. На Нижньому Дунаю зник лише *U. crassus,* а беззубка *A. cygnea* тут різко зменшила свою представленість, залишившись лише в каналах.

4. За останні 50–70 років не менш ніж на порядок впала і щільність поселень перлівнецевих. Якщо раніш в водних системах України досить звичайними були колонії зі щільністю більш ніж 100 ос./м^2, а інколи і значно більше, то за період проведених досліджень в 2007–2012 рр. дуже рідкісними були випадки щільності, що трохи перевищувала 10 ос./м^2. Середні показаники щільності для аборигенних видів у водних системах України коливалися в межах від 1,5 до 5 ос./м^2, що нижче ніж в популяціях перлівнецевих сусідніх країн. Все це з урахуванням скорочення і фрагментпації ареалів дає підстави вважати, що загальна числьність аборигенних перлівнецевих в Україні знизилася в десятки разів, а може і більше. Зараз цей показник становить 0,1–2 % колишньої чисельності в залежності від виду.

5. Адвентивний вид *S. woodiana* у протилежність до аборигенних має тенденцію до розширення ареалу, в Дунаї він характеризується найвищим показником середньої щільності поселень близьким до 6 ос./м^2. Йому властива досить повна вікова структура поселень і ефективне розмноження, що триває протягом всього року.

6. Вікова структура популяцій аборигенних видів часто є неповною, як правило, відсутні наймолодші та найстаріші вікові групи, що є свідоцтвом недостатньої інтенсивності розмноження та скорочення тривалості життя. Сучасне відтворення у аборигенних видів перлівнецевих є неефективним, адже розмножуються не всі самки, до того ж часто у самок немає 100 %-го заповнення зябер заплідненними яйцями.

7. Традиційно перлівнецеві вважаються двостатевими тваринами, однак як показав спецально проведений морфометричний аналіз черепашки, їм не властивий чіткий статевий диморфізм за екстер'єрними ознаками, як іншим двостатевим тваринам. За даними гістологічного аналізу їх статева залоза може одночасно містити жіночі та чоловічі ацінуси. Найнижчий рівень гермафродитизму в водних системах України має місце у популяціях перловиць — 12–22 % від усіх досліджених особин, хоча статевий диморфізм черепашки у них зовсім не виражений. Вірогідно вищій рівень гермафродитизму у європейських беззубок 28–33 % особин, і це при тому, що статевий диморфізм за екстер'єрними ознаками у них явно виразніший. Найвищий рівень гермафродитизму був у китайської беззубки, *S. woodiana,* 49 % особин.

9. Незважаючи на те, що чітку статистичну залежність між середньою щільністю поселень та ступенем гермафродитизму на рівні виду встановити не вдалось, проте є певні підстави вважати, що причиною високого рівня гермафродитизму в водних системах України стали стресові умови життя, при яких відбувається переродження частини жіночих статевих залоз на чоловічі, або навпаки. Однак це так чи інакше призводить до зменшення рівня індивідуальної плодючості.

10. Внаслідок значного антропогенного пресу умови існування для аборигенних перлівнецевих у більшості річкових систем України стали вкрай несприятливими. Це призвело до того, що катастрофіно скоротилась чисельність, а такі види як *U. crassus*, *A. cygnea*, *P. complanata* підійшли до критичної межі. Це дає підстави пропонувати занести їх до Червоної книги України за категорією «вразливий». Занепад популяцій перлівнецевих не є чимось особливим для вод України, адже це панєвропейська ситуація, хоча в більшості країн цей процес відбувається не такими швидкими темпами.

ЛІТЕРАТУРА

Александров Б. М. Двустворчатые моллюски озер Карелии // Фауна озер Карелии (Беспозвоночные). — М. ; Л. : Наука, 1965. — С. 96–100.

Андрійчук Т.В. Мінливість та статева структура двох видів калюжниць *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) і *Viviparus contectus* (Millet, 1813) (Gastropoda, Viviparidae) у межах України: порівняльний аналіз : Автореф. дис. … канд. біол. наук. —К., 2015. — 24 с.

Антонова Л. А., Старобогатов Я. И. Родовые различия глохидиев наяд (Bivalvia, Unionoidea) фауны СССР и вопросы эволюции глохидиев // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1988. —**176**. — С. 129–154.

Бартош А. А. Биология и запасы перловиц реки Кубани // Зап. о-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те. — 1938. — Вып. 3/4. — С. 69–94.

Белінг Д. Біологічна характеристика ставкових водойм Вінничини // Журн. біозоол. циклу. — 1933. — № 1. — С. 25–87.

Белінг Д., Ролл Я., Марковський Ю., Сабенеев П, Кирпиченко М., Лазицька Я., Вакуленко Н., Цитович В., Мирошниченко О. Гідробіологічна характеристика заплавних водойм середньої течії р. Десни // Тр. гідробіол. ст. АН УРСР. — 1936. — № 11. — С. 19–139.

Біргер Т. І. Кормова цінність безхребетних для риб. — К. : Вид-во АН УРСР, 1961. — 109 с.

Богатов В. В., Саенко Е. М. О составе и систематическом положении *Sinanodonta* (Bivalvia, Unionidae) // Бюл. Дальневосточного малакологического о-ва. — 2003. — Вып. 7. — С. 85-93.

Васільєва Л. А. Перлівницеві Unionidae (Bivalvia) фауни України : алозимна й морфологічна мінливість: Автореф. дис. … канд. біол. наук. — К., 2011. — 23 с.

Вергун Г. И. Эколого-паразитологическое изучение партеногенетических поколений и личинок трематод моллюсков Северского Донца и его пойменных водоемов в среднем течении : Автореф. дис. канд. … биол. наук. – Киев, 1966. — 19 с.

Гайдаш Ю. К. Малакофауна Днепродзержинского водохранилища // Моллюски. Их система, эволюция и роль в природе. — Л. : Наука, 1975. — С. 65–66.

Гонтя Ф. А. Некоторые вопросы экологии унионид Днестра // Биологические процессы в морских и континентальных водоемах : Тез. докладов III съезда ВГБО. — Кишинев, 1970. — С. 85–86.

Гонтя Ф. А. Моллюски Кучурганского лимана // Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. — Л. : Наука, 1971. — С. 82–83.

Гонтя Ф. А. Некоторые итоги изучения моллюсков водоемов бассейна Днестра // Моллюски, их система, эволюция и роль в природе : Автореф. докл. Сб. 5. — Л., 1975. — С. 60–62.

Григорьев Б. Ф. О составе и колличественном распределении моллюсков в низовьях Южного Буга // Моллюски. Вопр. теор. и прикл. малакологии. — М. ; Л. : Наука, 1965. — С. 86–89.

Гринбарт С. Б. Бентос Днестровского лимана и низовьев Днестра, кормовая оценка // Материалы по гидробиологии и рыболовству лиманов северо-западного Причерноморья. — Одесса : Изд-во Одесск. ун-та, 1953. — С. 7–17.

Гураль Р. І., Гураль-Сверлова Н. В. Прісноводні молюски родів *Unio* і *Batavusiana* (Bivalvia, Unionidae) у малакологічному фонді Державного природознавчого музею НАН України // Наук. вісн. Волинськ. нац. ун-ту ім. Л. Українки. Біологічні науки. — 2008. — № 15. — С. 110–116.

Гураль-Сверлова Н. В., Гураль Р. І. Перлівницеві (Bivalvia, Unionidae) у фондах Державного природознавчого музею НАНУ і проблеми діагностики окремих представників родини // Біологічні студії. — 2009. — **3**, 1. — С. 95–104.

Дегтяренко О. В. Сучасний стан малакофауни річок Північного Приазов'я // Зоологічна наука у сучасному суспільстві : Матеріали Всеукр. наук. конф., 15–18 вер., 2009 р. — Київ ; Канів, 2009. — С. 142–146.

Дедю И. И., Мущинский В. Г. Состав и количественная характеристика донной фауны реки Прут // Лимнологические исследования Дуная. — Киев : Наук, думка, 1969. — С. 299–303.
Дубовский Н. В. Животное население дна и зарослей реки Молочной и ее притоков // Уч. зап. Харьк. ун-та. — 1956. — **23**. — С. 93–95.
Ельский К. М. О малакологической фауне окрестностей г. Киева // Изв. ун-та Св. Владимира. — 1862. — № 8. — С. 187–194.
Жадин В. И. Заметка о моллюсках реки Днестр // Рус. гидробиол. журн. — 1929. — **8**, 6/7. — С. 192.
Жадин В. И. Пресноводнне моллюски СССР. — Л. : Ленснабтехиздат, 1933. — 232 с.
Жадин В. И. Фауна СССР. Т. 4. Моллюски семейства Unionidae. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1938. — 167 с.
Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. — М. ; Л.: Изд-во АН СССР,1952. — 376 с.
Журавель П. До вивчення гідрофауни системи ріки Інгульця // Тр. гідробіол. ст. АН УРСР. — 1937. — № 14. — С. 3–6.
Здун В. І. До фауни молюсків Закарпаття // Наукові записки Науково-природознавчого музею АН УРСР. — 1960. — **8**. — С. 83–94.
Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. / Л. Н. Зимбалевская. — Киев: Наук. думка. — 1989. — 242 с.
Иванцив В. В. К видовому составу и распределению Unionidae в низовьях Днепра // Моллюски. Их система, эволюция и роль в природе. — Л. : Наука, 1975. — С. 71–73.
Иванчик Г. С. Эколого-географическая характеристика пресноводных моллюсков Советских Карпат и Прикарпатья // Тез. докл. XX науч. сессии Черновиц. ун-та. Секция биол. наук. — 1964. — С. 102–105.
Иванчик Г. С. Пресноводные моллюски Украинских Карпат : Автореф. дис. … канд. биол. наук. — Черновцы, 1967. — 22 с.
Иванчик Г. С. Распространение и темп роста унионид в верховье рек Днестр, Прут и Серет // Моллюски и их роль в екосистемах : Автореф. докл. Сб 3. — Л : Наука, 1968. — С. 56–57.
Кесслер К. Ф. Отчет о путешествии по Днепру в 1844 г. // Тр. о-ва естествоиспытателей при СПБ ун-те. — 1882. —**13**, 1. — С. 55–73.
Кирпиченко М. Дно і бентичне тваринне населення ріки Південного Бугу в районі міста Вінниці // Тр. Гідробіол. ст. АН УРСР. — 1937. — № 14. — С. 177–224.
Коненко А. Д., Підгайко М. Л., Радзимовський Д. О. Ставки Полісся України. — К. : Вид-во АН УРСР, 1961. — 139 с.
Конкина С. А., Милославская Н. М., Паули В. Л. Список моллюсков и высших ракообразних северо-западного бассейна Черного моря // Тр. Гос. ихтиол. опыт. ст. — 1928. — **3**, 2. — С. 27–47.
Коновалова Е. И. Макрофауна реки Молочной и ее притоков // Тр. н.-и. ин-та биологии и биол. фак. Харьк. ун-та. — 1956. —**23**. — С. 97–102.
Корнюшин А. В. О видовом составе пресноводных двустворчатых моллюсков Украины и стратегии их охраны // Вестник зоологии. — 2002. — **36**, 1. —С. 9-23.
Корнюшин А. В., Ляшенко А. В. Малакофауна низовий Дуная в пределах Украины // Гидробиол. журн. — 2004. — **40,** 1. — С. 3–19.
Коротун М. М. До характеристики узбережного тваринного населення деяких водойм та заток Дніпра // Журн. біозоол. циклу. — 1932. — № 4. — С. 5–29.
Коротун М. М. Донна фауна ріки Десни // Тр. Гідробіол. ст. АН УРСР. — 1936. — № 12. — С. 3–31.
Лебедев Н. Материалы по фауне моллюсков Днестра // Тр. Бессараб. о-ва естествоиспытателей и любителей естествознания. — 1917. — **6**. — С. 76–79.
Ліндгольм В. А. До виучування малакофавни нижньої течії ріки Дніпра // Зб. праць Дніпровськ. біол. ст. — 1929. — **11**, 3. — С. 113–143.
Лубянов И. П. Донная фауна реки Молочной // Зоол. журн. — 1954. — **33**, 3. — С. 537–544.
Лубянов И. П. Характеристика донной фауны рек северного побережья Азовского моря — Кальмиуса и Грузского Еланчика // Зоол. журн. — 1962. — **41**, 4. — С. 498–502.
Лукашев Д. В. Индикаторное значение пресноводных моллюсков при выявлении источника загрязнения речной экосистемы тяжелыми металлами // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону. — Донецьк : ДонНУ, 2009, 1 (9). — С. 109–114.
Ляшенко А. В., Харченко Т. А. Массовые двустворчатые моллюски каналов Украины и их роль в формировании качества воды // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований : Автореф. докл. — Л., 1987. — С. 163–164.
Ляшенко А. В., Синицына О. О., Волошкевич Е. В. Донные беспозвоночные — вселенцы в водоемы низовий Дуная // Гидробиол. журн. — 2005. — **41**, 4. — С. 58–69.
Марковский Ю. М. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины, условия ее существования и пути использования. Ч. І. Водоемы дельты Днестра и Днестровский лиман. — Киев : Изд-во АН УССР, 1953. — 153 с.
Марковский Ю. М. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины, условия ее существования и пути использования. Ч. 2. Днепровско-Бугский лиман. — Киев : Изд-во АН УССР, 1954. — 207 с.

Марковский Ю. М. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины, условия ее существования и пути использования. Ч. 3. Водоемы Килийской дельты Дуная. — Киев : Изд-во АН УССР, 1955. — 280 с.

Межжерин С. В. Животные ресурсы Украины в свете стратегии устойчивого развития: аналитический справочник. — Киев : Логос, 2008. — 282 с.

Межжерин С. В., Верлатый Д. Б. Проходные и пресноводные рыбы Нижнеднепровской эстуарной системы в начале XXI ст. // Вестн. зоологии. — 2018. — Отдельный выпуск. — **36**. — 90 с.

Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю. Генетическая дифференциация таксонов млекопитающих : оценка по биохимическим генным маркерам // Журн. общ. биол. — 1995. — **56**, 1. — С. 71–96.

Мельниченко Р. К., Янович Л. М. Вплив чинників середовища на формування малакоценозів // Вісник Державної агроекологічної академії України. — 2000. — 1. — С. 234–240.

Мельниченко Р. К., Янович Л. Н., Корнюшин А. В. Особенности экологии и морфологии *Pseudanodonta* (Bivalvia, Unionidae) фауны Украины // Вестн. зоологии. — 2001. — **35**, 3. — С. 61–70.

Мельниченко Р. К., Янович Л. Н., Корнюшин А. В. Изменчивость морфометрических признаков раковин, особенности экологии и биологии размножения моллюсков видового комплекса *Unio crassus* (Bivalvia, Unionidae) фауны Украины // Вестн. зоологии. — 2004. — **38,** 3. — С. 19–35.

Мельниченко Р. К., Стадниченко А. П., Янович Л. М., Вітюк Т. М. Рідкісні та вразливі види перлівницевих (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) фауни України // Природничий альманах. — 2006. — **7**. — С. 160–166.

Недоступ А. Т., Дягилева Г. М. Зоогеографический анализ малакофауны басейна реки Днестр // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований : автореф. докладов. — Л., 1987. — С. 15–160.

Новицький О. Ю. Молюски Вінницької та Кам'янець-Подільської областей // Зб. праць зоол. музею АН УРСР. — 1938. — 21/22. — С. 139–152.

Оливари Г. А. Закономерности изменения бентоса Днепра в связи с зарегулированием его стока // Гидробиологический режим Днепра в условиях зарегулированного стока. — Киев : Наук. думка, 1967. — С. 291–311.

Павлюченко О. В., Мельниченко Р. К., Гарбар А. В. Морфология раковины, распространение и некоторые особенности экологии молюска *Sinanodonta woodiana* (Bivalvia, Unionidae) в водоёмах дельты Дуная // Вестн. зоологии. — 2007. — **41**, 3. — С. 241–50.

Пампура М. М. Сучасне поширення і структура поселень перлівницевих Unionidae Rafinesque, 1820 (Bivalvia) фауни України : Автореф. дис. … канд. біол. наук. —К., 2013. — 29 с.

Плигин Ю. В. Многолетние изменения состава и количественного развития макрозообентоса Киевского водохранилища // Гидробиол. журн. — 2008. — **44**, 5. — С. 17–35.

Полищук В. В. Донная фауна реки Десны и её изменения под влиянием загрязнений : Автореф. дис. … канд. биол. наук. — Кишинев, 1964. — 17 с.

Поліщук В. В. Гідрофауна пониззя Дунаю в межах України. — К. : Наук. думка, 1974. — С. 11–331.

Полищук В. В. Солоноватоводные и пресноводные моллюски из антропогеновых отложений долин рек Ингула, Ингульца, Южного Буга и их связь с современной малакофауной // Моллюски: Их система, зволюция и роль в природе. — Л. : Наука, 1975. — С. 198–200.

Полянський Ю. Матеріали до пізнання малакофавни західного Полісся // Зб. фізіографіч. комісії Т-ва ім. Т. Г. Шевченка у Львові. — 1932. —4/5. — С. 83–100.

Прокопов Г. А. Пресноводная фауна бассейна р. Черной // Вопросы развития Крыма. Научно-практический дискуссионно-аналитический сборник. Вып. 15. Проблемы инвентаризации крымской биоты. — Симферополь : Таврия-плюс, 2003 — С. 151–74.

Природно-ресурсний аспект розвитку України / Під. ред М. М. Коржнєва. — К. : КМ Академія , 2001. — 108 с.

Пузанов И. И. Материалы к познанию наземних моллюсков Крьма. Ч. I. Моллюски горного Крыма // Бюл. МОИП. — 1925. — **33**, 1/2. — С. 48-–04.

Пузанов И. И. Материалы к познанию моллюсков Крыма. Ч. II. Моллюски Степного Крыма // Бюл. МОИП. — 1926. —**35**, 1/2. — С . 84–99.

Пузанов И. И. Состав, распределение и генезис крымской малакофауны // Бюл. МОИП. — 1927. — **36**, 3/4. — С. 221–282.

Путь А. Л. Порівняльна колекція сучасних молюсків відділу палеозоології Інституту зоології АН УРСР // Зб. праць зоол. музею АН УРСР. — 1954. — № 26. — С. 97–118.

Пучкова Л. В., Поливанная М. Ф. Моллюски в каналах УССР // Гидробиол. журн. — 1967. — **3**, 1. — С. 17–23.

Радкевич Г. Список водных мягкотелых и пиявок, собранных в Харьковской и Полтавской губерниях // Тр. о-ва испытателей природы при Харьк. ун-те. — 1878. — **12**. — С. 1–2.

Рижинашвили А. Л. Рост, функциональное и биоиндикационное значение популяций перловиц (Bivalvia, Unionidae) в экосистемах водоемов Европейской части России и сопредельных территорий : Автореф. дис. … канд. биол. наук. — Санкт-Петербург, 2009. — 22 с.

Розен О. В. К познанию фауны слизняков города Харькова и его ближайших окрестностей // Дневник Зоол. отделения Императ. о-ва любителей естествознания, антропологам и этнографии. — 1900. — **3**, 1. — С. 12–13.

Розен О. В. Моллюски, собранные в Пинском и Мозырском уездах Минской губернии (Полесье) // Тр. студ. кружка по исслед. рус. природы, состоящ. при Моск. ун-те. — 1907. — **3**, 6. — С. 79–85.

Рябинин И. В. Unionidae Харьковской и Полтавской губернии // Тр. Харьк. о-ва испытателей природы при Харьк. ун-те. — 1886. —**19**. — С. 46.

Синицына О. О., Ляшенко А. В., Волошкевич Е. В. Морфологическая изменчивость раковин моллюска *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) в различных условиях среды // Еколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження молюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища : Зб. наук. праць. — Житомир, 2004. — С. 172–176.

Слободяник А. Я. Матеріали до вивчення молюсків Нижнього Дністра і Дністровського лиману // Праці Одеськ. ун-ту. — 1957. — **147**, 8. — С. 181–185.

Солодовников С. В. Донная фауна, пойменных озер Донецкой гидробиологической станции // Тр. Донец. гидробиол. станции. — 1940. — **1**. — С. 57–101.

Сон М. О. Экзотические моллюски (Mollusca: Bivalvia, Gastropoda) в пресных и солоноватых водах Украины // Еколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження молюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища. — Житомир : Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2006. — 2. — С. 308–311.

Сон М. О. Моллюски-вселенцы (Mollusca, Bivalvia, Gastropoda) дельты Дуная // Вестн. зоологии. — 2007. — **41**, 3. — С. 213–218.

Ставинская А. М. Моллюски водоемов реки Припяти // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований : Автореф. докла. — Л., 1987. — С. 157–158.

Стадниченко А. П. Обзор фауны пресноводных моллюсков Крыма // Зоол. журн. — 1964. — 42, 5. — С. 14–19.

Стадниченко А. П. К характеристике пресноводной малакофауны Крыма // Моллюски. Их система, зволюция и роль в природе. — Л. : Наука, 1975. — С. 67–68.

Стадниченко А. П. Обзор фауны пресноводных моллюсков Крыма // Вестн. зоологии. — 1979. — 1. — С. 14–19.

Стадниченко А. П. Фауна України. Перлівницеві. Кулькові (Unionidae, Cycladidae). — К. : Наук. думка, 1984. — **29**, 9. — 384 с.

Стадниченко А. П., Мельниченко Р. К. , Уваева Е. И., Павлюченко О. В. Малакофауна Шацких озер // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды : Материалы III междунар. науч. конф., 17–22 сент., Минск ; Нарочь, 2007. — Минск : Центр БГУ, 2007. — С. 257.

Старобогатов Я. И. Тип Mollusca — моллюски / Определитель пресноводных беспозвоночных (кроме насекомых) Европейской части СССР. — М. : Изд-во Моск. ун-та. — 1971. — С. 50–65.

Старобогатов Я. И. Класс двустворчатые моллюски / Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. — Л. : Гидрометеоиздат, 1977. — С. 123–152.

Стенько Р. П. Личиночные формы трематод пресноводных моллюсков Крыма : Автореф. дис. … канд. биол. наук. — Симферополь, 1977. — 12 с.

Стенько Р. П. Роль отдельных видов пресноводных моллюсков Крыма в биологии трематод // Зоол. журн. — 1978. — 57, 5. — С. 658–663.

Стенько Р. П. Особенности фауны личинок трематод — паразитов пресноводных моллюсков Крыма // Вестн. зоологии. — 1979. — 3. — С. 19–25.

Степанов П. Т. Описание мягкотелых из родов *Anodonta* и *Unio*, найденных в окрестностях г. Харькова // Тр. о-ва испытателей природы при Харьк. ун-те. — 1870. — **2**. — С. 1–26.

Строганова Н. С. Особенности сперматогенеза у некоторых двустворчатых моллюсков (*Unio*, *Anodonta*, *Муа*) // Вестник Московского университета. — 1963. — 6. — С. 25–34.

Троицкий С. К. Материалы по размножению унионид в водоёмах Ростовской области и Краснодарского края // Тр. Ростов. обл. биол. о-ва. — 1939. — С. 77–102.

Царик Й., Гураль Р., Шидловський І. та ін . Колекція прісноводних молюсків В. І. Здуна у Зоологічному музеї Львівського національного університету імені Івана Франка // Вісник Львівського ун-ту. Сер. біол.— 2005. — 40. — С. 111–119.

Цееб Я. Я. Зоогеографический очерк и история Крымской гидрофауны // Учен. зап. Орлов. пед. ин-та. Сер. естествознание и химия.— 1947. — С. 67–112.

Цееб Я. Я. Каховське водоймище (гідробіологічний нарис). — Київ : Наук. думка, 1964. — 304 с.

Черемисина В. Т., Иванчик Г. С. Плотность поселения и темп роста перловицы обыкновенной в реках Черновицкой области // Праці експедиції Чернівецьк. ун-ту. — 1955. —**1**, 4. — С. 142-149.

Черемисина В. Т. Пресноводная малакофауна Советской Буковины // Науч. ежегодник Черновиц. ун-та за 1956 г. — 1957, — **1**, 2. — С. 133–135.

Черемисина В. Т. Пресноводные моллюски Советской Буковины // Тр. экспедиции по комплексн. изуч. Карпат и Прикарпатья. Сер. биол. наук.— 1959. — **7**. — С. 279–294.

Черногоренко М. И. Закономерности изменения трематодофауны бентических беспозвоночных Днепра в связи с зарегулированием его стока // В кн. : Гидробиологический режим Днепра в условиях зарегулированного стока. — Киев : Наук. думка, 1967 — С. 312–330.

Черногоренко М. И. Трематодофауна моллюсков в Кременчугском водохранилище // Гидробиол. журн. — 1977. — **13**, 5. — С. 106–114.

Шнаревич І. Д., Іванчик Г. С. Розподіл і промислові запаси двостулкових молюсків у водоймах Прикарпаття та можливості їх використання у форелівництві // Матеріали до вивчення природних ресурсів Поділля. — Тернопіль ; Кременець : Вид-во Кременецьк. пед. ін-ту. — 1963. — С. 187–188.

Юришинец В. И. Некоторые аспекты взаимодействия популяций *Unio tumidus* и *Unio pictorum* (Bivalvia, Unionidae) с их паразитами и комменсалами // Гидробиол. журн. — 1997. —**33**, 5. — С. 107–109.

Юришинец В. И., Корнюшин А. В. Новый для фауны Украины вид двустворчатых моллюсков *Sinanodonta woodiana* (Bivalvia, Unionidae), его диагностика и возможные пути интродукции // Вестн. зоологии. — 2001. —**35**, 1. — С. 79–84.

Яворський І. П. Зміни у складі малакофауни водойм Шацького природного парку // Фактори загрози біотичному різноманіттю: їх індикація та способи зниження негативної дії : тези доп. наук. конф., 21–23 вересня 2007 р., смт Шацьк. — Львів, 2007. — С. 124–126.

Янович Л. Н. Размножение моллюсков рода *Unio* в условиях Центрального Полесья // Вестн. зоологии. — 1997. — 4 — С. 55-61.

Янович Л. М. Розмноження перлівницевих (Bivalvia: Unionidae) в умовах Центрального Полісся України : Автореф. дис. … канд. біол. наук — К., 1998. — 15 с.

Янович Л. М., Білоус Л. А., Гнетецька Т. Л. Якісні та кількісні зміни малакоценозів Центрального Полісся як результат незадовільного екологічного стану гідромережі // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. Володимира Гнатюка. — 2008. — 3 (37). — С. 182–184.

Янович Л. Н., Пампура М. М., Васильева Л. А., Межжерин С. В. Массовый гермафродитизм перловицевых (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) Центрального Полесья // Доповіді НАН України. — 2010. — № 6. — С. 158–163.

Янович Л. Н., Пампура М. М. Фауна, распространение, экология моллюсков родов *Pseudanodonta* и *Anodonta* (Mollusca: Bivalvia: Unionidae) в бассейне Днепра Украины // Экология водных беспозвоночных: междунар. конф., 30 окт.—2 нояб. 2010 г. — Борок ; Ярославль, 2010. — С. 367–370.

Adam B. L'Anodonte chinoise *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) : une espèce introduite qui colonise le bassin Rhône-Méditerranée // MalaCo. — 2010. — **6**. — P. 1–10.

Adamowicz J. Materialy do fauny mieczakow (Mollusca) Polesia // Fragm. Faunist. Mus. Zool. pol. — 1939. — **4**, 3. — S. 13–89.

Aldridge D. C. The morphology, growth and reproduction of Unionidae (Bivalvia) in a Fenland waterway // J. Moll. Stud. — 1999. — **65**. — P. 47–60.

Angelov A. Mollusca (Gastropoda et Bivalvia) aquae dulcis. Catalogus Faunae Bulgaricae. — Sofia ; Leiden : Pensoft & Backhuys Publ., 2000. — 54 p.

Bakowski J. Mieczaki. — Lwow : Mus. im Dzieduszyckich we Lwowe, 1892. — 264 S.

Belke G. Quelques mots sur le slimak et la faune de Kamienetz-Podolski // Bull. Soc.Imp. de Mosc. — 1853. — **26**. — P. 410–437.

Beran L. First record of *Sinanodonta woodiana* (Mollusca: Bivalvia) in the Czech Republic // Acta Soc. Zool. Bohem. — 1997. — **61**. — P. 1–2.

Bloomer H. H. A note on the sex of *Pseudanodonta* Bourguignat and *Anodonta* Lamarck // Proceeding of the Malacological society of London. — 1939. — **23**, 5. — P. 285–297.

Bogan A. E., Bowers-Altman J., Raley M. E. A new threat to conservation of North American freshwater mussels : Chinese Pond Mussel (*Sinanodonta woodiana*) in the United States // Tentacle. — 2011. — **19**. — P. 39–40.

Bourguignat J. R. Materiaus pour servir a l'histoire des mollusques acephales du systeme europeen. — Paris : S. Lejay et Cie, 1880–1881. — 387 p.

Cuttelod A., Seddon M., Neubert E. European Red List of non-marine molluscs. Luxembourg: Publications Office of the European Union. 2011. https://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/species/redlist/downloads/European_molluscs.pdf

Djajasasmita M. The occurenece of *Anodonta woodiana* Lea 1834 in Indonesia (Pelecypoda: Unionidae) // Veliger. — 1982. — **25**. — P. 175.

Downing J. A., Amyot J. P., Pérusse M., Rochon Y. Visceral sex, hermaphroditism, and protandry in a population of the freshwater bivalve *Elliptio complanata* // J. North American Benthol. Soc. — 1989. — **8,** 1. — P. 92–99.

Downing W. L., Downing J. A. Molluscan shell growth and loss // Nature. — 1993. — **362**. — P. 506.

Dudgeon D., Morton B. The population dynamics and sexual strategy of *Anodonta woodiana* (Bivalvia: Unionacea) in Plover Cove Reservoir, Hong Kong // J. Zool. — 1983. — **201**, 2. — P. 161–183.

Dudgeon D., Morton B. Site selection and attachment duration of *Anodonta woodiana* (Bivalvia: Unionacea) glochidia on fish hosts // J. Zool. — 1984. — **204**, 3. — P. 355–362.

Eichwald E. Naturhistorische Skizze von Lithauen, Volhynien und Podolien in geognostisch-mineralogischer, botanischer und zoologischer Hinsicht. — Wilna : J. Zawadski, 1830. — 256 p.

Falkner G., Bank R., Proschwitz T. Check-list of non-marine Molluscan Species-group taxa of the States of Nothern, Atlantic and Central Europe // Heldia. — 2001. — **4**, 1/2. — P. 1–76.

Girardi H., Ledoux J.-C. Présence d'*Anodonta woodiana* (Lea) en France (Mollusques, Lamellibranches, Unionidae) // Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon. — 1989. — **58**. — P. 286–291.

Glöer P., Meier-Brook C. Süsswassermollusken. — Hamburg : DJN, 1998. — 136 S.
Graf D. Palearctic freshwater mussel (Mollusca: Bivalvia: Unionoida) diversity and the Comparatopy Method as species concept // Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. — 2007. — **156** (1). — P. 71–88.
Guelmino J. Anodonta woodiana Lea, 1834 (Mollusca: Bivalvia) prvi nalaz u donjem toku Tise // Matica Srpska Prestampans iz zbornica matice srpske za prirodne Nauke Broj. — 1991. — P. 80.
Hansten C., Pekkarinen M., Valovirta I. Effect of transplantation on the gonad development of the freshwater pearl mussel, *Margaritifera margaritifera* (L.) // Boreal environment research. — 1997. — **2**. — P. 247–256.
Henley W. F. Evaluation of diet, gametogenesis, and hermaphroditism in freshwater mussels (Bivalvia: Unionidae) : diss. doctor of philosophy in fisheries and wildlife sciences. — Blacksburg, Virginia, 2002. — 135 p.
Hubenov Z. Anodonta (*Sinanodonta*) *woodiana* (Lea, 1834) (Mollusca: Bivalvia: Unionidae) — a new invasive species for the Bulgarian malacofauna // Acta zool. bulg. — 2006. — **58**, is. 1. — P. 35–40.
Jachno J. Materyaly do fauny malako-zoologiczney Galicyjskej. — Krakow : Uniwers. Jagell. — 1870. — 104 S.
Kiss A. Anodonta woodiana woodiana (Lea 1834), (Bivalvia: Unionacea) in Hungary // Atti Congresso di Parma, Lavori S. M. — Parma, 1992. — **24**. — P. 171–176.
Kiss A. The propagation, growth and biomass of the Chinese huge mussel (*Anodonta woodiana woodiana* Lea, 1834) in Hungary // Univ. of Agric. Sci. Godollo. Tropical and Subtropical Department : Private Edition, Second Ed. —1995. — 33 p.
Korniushin A. V., Yanovich L. N., Melnichenko R. K. Artenliste der Süfswassermuscheln der Ukraine. Mit Bemerkungen über taxonomischen Status, Verbreitung und Gefährdungskategorien einiger Arten und Formen // ConchBooks : Friedrich-HeldGesellschaft. — 2002. — S. 463–478.
Kraszewski A., Zdanowski B. The distribution and abundance of the Chinese mussel *Anodonta woodiana* (Lea, 1834) in the heated Konin lakes // Archives of Polish Fisheries. — 2001. — **9**, 2. — P. 253–265.
Kraszewski A., Zdanowski B. Sinanodonta woodiana (Lea, 1834) (Mollusca) — a new mussel species in Poland: occurrence and habitat preference in a heated lake system // Pol. J. Ecol. — 2007. — **55**, 2. — P. 337–356.
Kraszewski A. The continuing expansion of *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) (Bivalvia: Unionidae) in Poland and Europe // Folia Malacol. — 2007. — **15,** 2. — P. 65–69.
Krynicki J. A. Conchylia tam terrestria, quam fluviatilia etc. // Bull. Soc. Naturel. Moscow. — 1837. — **11**. — P. 50–67.
Lindholm W. A. Zur Kenntniss der Malakofauna des Unterlaufes des Dnjepr // Тр. фіз. мат. від. Всеукр. акад. наук. — 1929. — **11**, 3. — С. 227–238.
Lopes-Lima M., Kebapçı U., Van Damme D. Unio crassus. The IUCN Red List of Threatened Species 2014: e.T22736A42465628. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014)
Manganelli G., Bodon M., Favilli L., Castagnolo L., Giusti F. Check-list delle specie della fauna d'Italia, molluschi terrestri e d'acqua dolce. Errata ed addenda // Bollettino Malacologico. — 1998. — **33**, 9–12. — P. 151–156.
Mcivor A. L., Aldridge D. C. The reproductive biology of depressed river mussel, *Pseudanodonta complanata* (Bivalvia: Unionidae), with implications for its conservation // J. Moll. Stud. — 2007. — **73**, 3. — P. 259–266.
Munjiu O., Shubernetski I. First record of *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) (Bivalvia: Unionidae) in Moldova // Aquatic Invasions. — 2008. — **3**, 4. — P. 441–442.
Nagel K.-O. Badino G., Alessandria B. Population genetics of European Anodontinae (Bivalvia: Unionidae) // J. Moll. Stud. — 1996. — **62**. — P. 343–357.
Nagel K.-O., Badino G., Celebrano G. Systematics of European naiades (Bivalvia: Margaritiferidae and Unionidae): a review and some new aspects // Malacological Review. — 1998. — **7**. — P. 83–104.
Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Naturalist. — 1972. —**106**. — P. 283–292.
Nei M. Molecular population genetic and evolution. — Amsterdam, North-Holland, 1975. — 275 p.
Paunovic M., Csányi B., Simic V. Stojanovic B., Cakic P. Distribution of *Anodonta* (*Sinanodonta*) *woodiana* (Rea, 1834) in inland waters of Serbia // Aquat. Invasions. — 2006. — **1**, 3. — P. 154–160.
Pekkarinen M. Reproduction and condition of unionid mussels in the Vantaa River, South Finland // Arch. Hydrobiol. — 1993. — **127**. — P. 357–375.
Petró E. The occurance of *Anodonta woodiana woodiana* in Hungary // Állattani Közlemények 71 — 1984. — **84**. — P. 189–191.
Piechocki A., Dyduch-Falniowska A. Mięczaki. Małże. — Warszawa : Wyd. Naukowa PWN, 1993. — 204 S.
Pou-Rovira Q., Araujo R. , Boix D., Clavero M., Feo C., Ordeix M., Zamora L. Presence of the alien Chinese pond mussel *Anodonta woodiana* (Lea, 1834) (Bivalvia, Unionidae) in the Iberian Peninsula // Graellsia. — 2009. — **65**. — P. 67–70.
Protasov A. A., Afanasjev S. A., Sinicyna O. O., Zdanowski B. Composition and functioning of benthic communities // Arch. Pol. Fish. — 1994. — **2**. — P. 257–284.
Pusanov I. Die malakogeograpische Gliederung der Krim und der Ursprung ihrer Mol-luskenfauna // Zool. Jahrb. (Jena). — 1928. — **54**, 2. — S. 315–343.
Retowski O. Die Molluskenfauna der Krim // Malakozool. Blat. — 1883. — **8**. — S. 1–4.
Sablon R. Exotic mussel species invasions in Belgian freshwater systems (Mollusca Bivalvia) // Bull. van het Koninklijk Belgisch Institut voor Natuurwetenschappen. Biologie. — **72**. — 2002. — P. 65–66.

Sarkany-Kiss A. Anodonta woodiana (Lea, 1834) a new species in Romania (Bivalvia, Unionacea) // Travaux du Museum d'Histoire Naturelle "Grigore-Antipa". — 1986. — **28**. — P. 15–17.

Sarkany-Kiss A. The present-day situation of the Unionidae (Mollusca: Bivalvia) in the transylvanian tributaries of the Tisa river (Romania) // Travaux du Muséum National d Histoire Naturelle "Grigore-Antipa". — 1997. — **37**. — 213–224.

Shadin W. I. Die Mollusken des Bassins des Sud Bugs // Зб. праць Дніпровськ. біол. ст. — 1931. — 13. — С. 13–3.

Siemaschko J. Bemerkungen fiber einige Land- und Susswasser-Mollusken Russlands // Bull, classe Phys.-math. Acad. Imp. St.-Pet. — 1849. — **7**, 15. — S. 225–240.

Soroka M. Identification of gender-associated mitochondrial haplotypes inAnodonta anatina (Bivalvia: Unionidae) // Folia Malacol. — 2008. — **16**. — P. 21–26.

Spyra A. Strzelec M., Lewin I., Krodkiewska M., Michalik-Kucharz A., Gara M. Characteristics of *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) populations in fish ponds (Upper Silesia, Southern Poland) in relation to environmental factors // Intern. Rev. Hydrobiol. — 2012. — **97**, 1. — P. 12-25.

Steffek J. Current status of the molluscs of Slovakia in relation to their exposure to danger // Biologia. — 1994. — **49,** 5. — P. 651–655.

Van Damme D. Unio pictorum . The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e.T155543A4795613. — 2011. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011

Watters G. T. A synthesis and review of the expanding range of the Asian freshwater *Anodonta woodiana* (Lea, 1834) (Bivalvia: Unionidae) // Veliger. — 1997. — **40**, 2. — P. 152–156.

Weber E. Population size and structure of three musselspecies (Bivalvia: Unionidae) in a northeastern German river with special regard to influences of environmental factors // Hydrobiologia. — 2005. — **537**. — P. 169–183.

Westerlund C. A. Fauna der in der Paläarktischen Region lebenden Binnenconchylien. Malakozoa, Acephala. — Lund ; Berlin : Friedlander, 1890. — 319 s.

Yanchukov A., Hofman S., Szymura J. M., Mezhzherin S. V., Morozov-Leonov S. Yu., Barton N. H., Nurnberger B. Hybridization of *Bombina bombina* and *B. variegata* (Anura, Discoglossidae) at a sharp ecotone in Western Ukraine: comparisons across transects and over time // Evolution. — 2006. — **60**, 3. — P. 583–600.

Zettler M. L., Jueg U. The situation of the freshwater mussel *Unio crassus* (Philipsson, 1788) in north-east Germany and its monitoring in terms of the EC Habitats Directive // Mollusca. — 2007. — **25**. — P. 165–174.

Zouros E., Romero-Dorey M., Mallet A. Heterozygosity and growth in marine bivalves: further data and possible explanations // Evolution. — 1988. — **42,** 6. — P. 1332–1341.

ДОДАТОК

Таблиця 2. Частоти алозимів у різних видів перлівницевих фауни України за 8 ідентифікованими локусами

Локус	Алель	*A.c.*	*A.z.*	*A.s.*	*C.po.*	*C.pi.*	*P.c.*	*P.e*	*P.k.*	*S.w.*	*U.t.*	*U.c.*	*U.p.*	*U.r.*	*B.n.*	*B.f.*	*U.st.*
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Aat-1	c	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	b	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
	a	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1
Sod-1	c	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	b	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
	a	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1
Mdh-2	c	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	b	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
	a	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1
Mdh-1	f	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0,95	0,75	0,05	0	0,9
	e	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,05	0,25	0,95	1	0,1
	d	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	c	0	0	0	0	0	0,25	0,15	0,75	0	0	0	0	0	0	0	0
Mdh-1	b	0	0	0	0	0	0,75	0,85	0,85	0,25	0	0	0	0	0	0	0
	a	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Pgm-1	l	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,8	0,76	0	0	0
	k	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,9	0,2	0,24	0	0	0
	j	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,85	0,75	0,24
	i	0	0	0	0,1	0,1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0,15	0,25	0,76
	h	0	0	0	0,1	0,1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	g	0,8	0,8	0,75	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	f	0	0	0	0	0	0	0	0	0,05	1	0	0	0	0	0	0
	e	0	0	0	0,7	0,7	0,7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	d	0,2	0,2	0,25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	c	0	0	0	0,1	0,1	0,1	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0
	b	0	0	0	0	0	0	0,9	0,9	0,9	0	0	0	0	0	0	0
	a	0	0	0	0	0	0	0,1	0,1	0,05	0	0	0	0	0	0	0
Es-3	f	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
	e	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Es-3	d	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
	c	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0,5	1	1	1
	b	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0,5	0	0	0
	a	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-1	f	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	e	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	d	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
	c	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0
	b	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
	a	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Es-2	f	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	e	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	d	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	c	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
	d	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0
	a	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1

Таблиця 8. Видовий склад перлівницевих у вибірках в межах України

Місце збору	Вибірка (Lat Long)	*U. tumidus*	*U. pictorum*	*U. crassus*	*A. anatina*	*A. cygnea*	*P. complanata*	*S. woodiana*
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Дунайська система								
Дунай	45°28' 29°28'	+	–	–	–	–	+	–
Дунай	45°23' 29°35'	+	+	–	+	–	+	+
р. Боржава	48°14' 22°59'	–	–	–	–	–	–	–
р. Боржава	48°15' 23°4'	–	–	+	–	–	–	–
р. Боржава	48°7' 22°42'	+	–	+	+	–	+	–
р. Іршава	48°17' 22°59'	–	–	+	–	–	–	–
р. Латориця	48°26' 22°41'	–	–	+	–	–	–	–
р. Латориця	48°44' 23°0'	–	–	–	–	–	–	–
р. Латориця	48°33' 22°58'	–	–	–	–	–	–	–
р. Латориця (старе русло)	48°25' 22°9' (48°27' 22°9')	+	+	–	+	–	–	+
р. Латориця (нове русло)	48°27' 22°9'	+	+	+	–	–	+	–
Осушувальна система, що належить до р. Латориця	48°26' 22°9'	–	–	–	–	–	–	–
р. Латориця	48°27' 22°38'	+	+	+	–	–	–	–
р. Латориця	48°48' 23°4'	–	–	–	–	–	–	–
р. Латориця	48°29' 22°32	+	+	+	+	–	+	+
р. Апшиця	48°0' 23°45'	–	–	+	–	–	–	–
р. Рингач	48°12' 26°19'	–	–	–	–	–	–	–
р. Рингач	48°12' 26°20'	–	–	–	+	–	–	–
р. Сірет (нове русло)	48°0' 25°57'	–	–	+	–	–	–	–
р. Сірет (старе русло)	48°0' 25°58'	–	–	–	–	–	–	–
р. Сірет	48°9' 25°43'	–	–	–	–	–	–	–
р. Сталінешті	48°15' 26°35'	–	+	+	+	–	+	–
р. Уж	48°41' 22°25'	–	–	–	–	–	–	–
р. Уж	48°40' 22°24'	–	–	–	–	–	–	–
р. Уж	48°37' 22°17'	–	–	+	–	–	–	–
р. Тиса	47°59' 23°42'	–	–	–	–	–	–	–
р. Тиса	48°10' 23°16'	–	–	–	–	–	–	–
р. Теребля	48°2' 23°29'	–	–	–	–	–	–	–
р. Тересва	48°0' 23°40'	–	–	–	–	–	–	–
р. Тересва	47°59' 23°40'	–	–	–	–	–	–	–
р. Михидра	48°12' 25°30'	–	–	–	–	–	–	–
р. Прут	48°18' 22°55'	–	–	–	–	–	–	–
р. Котилів	48°17' 26°22'	–	–	–	–	–	–	–
р. Роман	48°19' 22°53'	–	–	–	–	–	–	–
р. Рокитна	48°13' 26°16'	–	–	–	–	–	–	–
р. Драдиште	48°23' 27°14'	–	–	–	+	–	–	–
вдсх. Бабачка	44°22' 22°48'	–	–	–	–	–	–	–
канал Базарчук	45°25' 29°33'	+	+	–	–	–	+	+
оз. Чорні	48°37' 22°15'	–	–	–	–	–	–	–
ставок	48°19' 26°16'	–	–	–	+	–	–	–
ставок	48°26' 26°21'	–	–	–	–	–	–	–
ставок	48°13' 26°17'	–	–	–	–	–	–	–
ставок	48°39' 22°22'	+	–	–	+	–	–	–
ставок	48°7' 23°22'	–	–	–	–	–	–	–
канал Дунай-Сасик	45°32' 29°35'	+	–	–	+	–	–	+

Продовження таблиці 8.

канал ПМК	45°23' 29°35'	+	+	–	+	+	–	+
канал Бабачка	48°21' 22°51'	–	–	–	–	–	–	–
канал, з'єднаний з Латорицею	48°23' 22°28'	–	–	–	+	–	–	–
канал, з'єднаний з Латорицею	48°25' 22°17'	–	–	–	–	–	–	+
канал, з'єднаний з Латорицею	48°18' 22°38'	–	–	–	–	–	–	–
Дністер								
Дністер	46°24' 30°16'	+	+	–	+	–	+	–
Дністер	48°38' 25°44'	+	+	+	+	–	–	–
Дністер	48°27' 27°43'	–	–	–	–	–	–	–
р. Серет	49°33' 25°35'	+	+	–	+	–	–	–
р. Жванчик	48°32' 26°28'	+	+	–	+	–	–	–
р. Гнізна	49°18' 25°42'	+	–	+	–	–	+	–
р. Мурафа	48°41' 28°14'	–	–	–	–	–	–	–
р. Мурафа	48°15' 28°13'	+	+	+	+	–	+	–
р. Немія	48°51' 27°48'	–	–	–	+	–	–	–
р. Бистриця Надвірнянська	48°54' 24°44'	–	–	–	–	–	–	–
р. Бистриця Надвірнянська	48°50' 24°41'	–	–	–	–	–	–	–
р. Луква	49°1' 24°32'	–	–	–	–	–	–	–
р. Луквиця	49°0' 24°34'	–	–	–	–	–	–	–
р. Тростянець	49°11' 26°35'	–	–	–	–	–	–	–
р. Стрий	49°23' 24°05'	–	–	–	–	–	–	–
р. Смотрич	49°10' 26°33'	–	–	–	–	–	–	–
р. Смотрич	48°56' 26°33'	–	–	–	–	–	–	–
р. Збруч	49°31' 26°8'	–	–	–	–	–	–	–
р. Дерло	48°26' 27°48'	–	–	–	–	–	–	–
р. Лядова	48°30' 27°37'	–	–	–	–	–	–	–
Дністровське вдсх.	48°35' 27°26'	–	–	–	–	–	–	–
Бурштинське вдсх.	49°15' 24°37'	+	+	–	+	–	+	–
ставок	48°55' 24°41'	–	–	–	–	–	–	–
ставок	48°58' 23°59'	–	–	–	–	–	–	–
ставок	49°0' 24°21'	–	–	–	+	–	–	–
ставок	49°31' 26°8'	–	–	–	–	–	–	–
Південний Буг								
Південний Буг	48°40' 29°16'	+	+	–	+	–	+	–
Південний Буг	49°33' 27°57'	–	–	–	–	–	–	–
Південний Буг	48°8' 30°18'	+	+	+	+	–	+	–
Південний Буг	49°25' 26°59'	+	+	–	–	–	–	–
Південний Буг	49°22' 27°36'	+	+	–	+	–	–	–
Південний Буг	47°34' 31°19'	+	+	–	+	+	–	–
Південний Буг	46°58' 31°58'	–	–	–	–	–	–	–
Південний Буг	47°49' 31°10'	+	+	+	+	–	–	–
вдсх. на Південному Бузі	47°48' 31°12'	–	–	–	–	–	–	–
р. Інгул	48°30' 32°15'	+	+	–	+	–	–	–
р. Інгул	46°58' 32°0'	–	–	–	+	–	–	–
р. Інгул	46°58' 32°2'	–	–	–	–	–	–	–
р. Інгул	47°41' 32°22'	+	–	+	+	–	–	–
р. Гнилий Тікич	49°14' 30°6'	–	+	–	–	–	+	–
р. Рів	49°04' 27°46'	+	+	–	+	–	–	–
р. Рів	49°03' 27°45'	–	+	–	–	–	–	–
р. Синюха	48°39' 30°49'	+	+	–	+	–	–	–
р. Сільниця	48°40' 29°15'	+	+	–	+	–	–	–
р. Сухий Ташлик	48°26' 31°4'	+	+	–	+	–	–	–
р. Чорний Ташлик	48°19' 31°31'	+	+	–	+	–	–	–

Продовження таблиці 8.

р. Снивода	49°41' 28°7'	–	–	–	–	–	–	–
р. Фоса	49°24' 27°55'	–	–	–	–	–	–	–
р. Сільниця	48°39' 29°1'	–	–	–	–	–	–	–
р. Сільниця	48°40' 28°51'	–	–	–	–	–	–	–
р. Соб	49°6' 29°12'	–	–	–	–	–	–	–
р. Соб	48°46' 29°21'	–	–	–	–	–	–	–
р. Сорока	49°03' 27°45'	–	–	–	–	–	–	–
р. Мертвовід	47°33' 31°20'	–	–	–	–	–	–	–
р. Помічна	48°12' 31°28'	–	–	–	–	–	–	–
р. Кагарлик	48°36' 30°50'	–	–	–	–	–	–	–
р. Ревуха	48°42' 30°26'	–	–	–	–	–	–	–
Бузький лиман	46°59' 31°57'	–	–	–	–	–	–	–
оз. Гармаки	49°6' 27°34'	–	–	–	–	–	–	–
ставок	49°18' 27°56'	–	–	–	–	–	–	–
Дніпровська система (за виключенням Прип'яті)								
Дніпро	47°50' 35°5'	–	–	–	–	–	–	–
р. Десна	50°36' 30°42'	+	+	–	–	–	–	–
р. Десна	51°23' 31°11'	+	+	–	–	–	–	–
р. Десна	50°48' 30°41'	+	+	+	–	–	–	–
р. Десна	51°12' 31°4'	+	+	+	+	–	–	–
р. Десна	52°0' 33°16'	+	+	+	+	–	–	–
р. Ворскла	49°35' 34°33'	+	+	+	+	–	–	–
р. Ворскла	49°8' 34°12'	–	+	+	+	–	–	–
р. Ворскла	50°19' 34°50'	+	+	–	–	–	–	–
р. Інгулець	47°14' 33°11'	+	–	–	–	–	–	–
р. Інгулець	46°45' 32°47'	+	+	–	+	–	–	–
р. Інгулець	47°18' 33°16'	–	–	–	–	–	–	–
р. Інгулець	47°53' 33°20'	+	–	–	+	–	–	–
канал Дніпро – Інгулець	48°59' 33°09'	+	+	–	+	–	–	–
р. Інгулець	47°4' 32°49'	–	–	–	–	–	–	–
р. Сула	50°44' 33°29'	–	+	–	–	–	–	–
р. Сула	50°0' 33°1'	+	+	–	+	+	–	–
р. Псел	49°13' 33°34'	+	+	+	–	–	–	–
р. Псел	59°39' 34°24'	+	+	+	+	–	+	–
р. Рось	49°48' 30°6'	+	+	–	+	–	–	–
р. Рось	49°24' 31°15'	+	+	–	+	+	–	–
р. Самара	48°24' 36°11'	–	–	–	+	–	–	–
р. Самара	48°33' 36°28'	+	+	–	+	–	–	–
р. Сейм	51°20' 32°52'	+	+	+	+	–	–	–
р. Сейм	51°13' 33°53'	+	+	+	+	–	–	–
р. Остер	50°54' 31°6'	–	–	–	–	–	–	–
р. Остер	50°56' 30°52'	+	+	–	+	–	–	–
р. Тетерів	50°14' 28°39'	+	+	–	+	+	–	–
р. Тетерів	50°16' 28°35'	+	+	–	–	–	–	–
р. Тетерів	50°14' 28°37'	+	+	–	+	–	–	–
р. Тетерів	50°12' 28°29'	+	+	–	+	+	–	–
р. Тетерів	50°50' 29°43'	+	–	–	+	+	–	–
р. Гуйва	49°51' 28°53'	–	–	–	+	+	–	–
р. Гуйва	50°13' 28°36'	+	+	–	+	–	–	–
р. Гуйва	50°8' 28°52'	+	+	–	–	–	–	–
р. Гуйва	50°11' 28°39'	+	+	–	+	–	–	–
р. Ревна	52°10' 32°35'	+	+	–	+	–	+	–
р. Базавлук	48°7' 34°9'	–	–	–	–	–	–	–

Продовження таблиці 8.

р. Бик	48°28' 36°25'	–	–	–	–	–	–	–
р. Боромля	50°25' 34°58'	+	+	–	+	–	–	–
р. Бреч	51°46' 32°14'	+	–	–	+	–	–	–
р. Висунь	47°16' 32°50'	–	–	–	–	–	–	–
р. Висунь	47°49' 32°49'	–	–	–	–	–	–	–
р. Войниха	49°57' 33°4'	–	–	–	–	–	–	–
р. Гнилоп'ять	49°53' 28°34'	–	+	–	+	–	–	–
р. Есмань	51°41' 33°54'	–	+	–	+	+	–	–
р. Ірпінь	50°4' 29°37'	–	+	–	+	–	–	–
р. Ірша	50°45' 28°43'	+	+	–	+	–	–	–
р. Кам'янка	50°14' 28°39'	+	–	–	–	–	+	–
р. Кам'янка	47°32' 35°22'	–	+	–	+	–	–	–
р. Коденка	50°6' 28°41'	+	–	–	+	+	–	–
р. Коденка	50°5' 28°41'	+	–	–	+	+	–	–
р. Конка	47°34' 35°20'	+	–	–	+	–	–	–
р. Крюків	51°44' 31°36'	–	+	–	+	+	–	–
р. Крюків	51°44' 31°36'	–	–	–	+	+	–	–
р. Мідянка	49°36' 33°44'	–	–	–	–	–	–	–
р. Недра	50°19' 31°29'	+	+	–	+	–	–	–
р. Олешня	51°57' 31°8'	–	–	–	–	–	–	–
р. Очеретянка	50°33' 28°43'	+	+	–	+	–	–	–
р. Очеретянка	50°27' 28°39'	–	–	–	–	–	–	–
р. Рекалова	48°14' 34°4'	–	–	–	–	–	–	–
р. Смєчка	51°45' 31°32'	–	–	–	–	–	–	–
р. Снов	51°49' 31°56'	+	+	–	–	–	–	–
р. Ташань	50°12' 34°22'	+	+	–	+	–	–	–
р. Тясмин	48°58' 32°14'	+	+	–	+	–	–	–
р. Тясмин	49°14' 31°53'	+	+	–	+	–	–	–
р. Убідь	51°52' 32°36'	+	+	–	+	–	–	–
р. Шостка	51°52' 33°28'	+	+	–	+	–	–	–
Макортівське вдсх.	48°21' 33°51'	–	+	–	+	–	–	–
Дніпровське вдсх.	47°57' 35°14'	–	–	–	+	–	–	–
Каховське вдсх.	47°24' 35°16'	–	–	–	–	–	–	–
Каховське вдсх.	47°33' 34°23'	–	–	–	–	–	–	–
Київське вдсх.	50°36' 30°29'	+	+	–	+	+	–	–
Кременчуцьке вдсх.	49°13' 33°6'	–	–	–	–	–	–	–
оз. Кам'яне	50°29' 29°15'	+	+	–	+	+	–	–
оз. Супій	50°15' 31°45'	–	–	–	–	–	–	–
ставок	48°58' 32°14'	–	–	–	–	–	–	–
ставок	47°53' 33°23'	–	–	–	+	–	–	–
ставок	47°16' 35°13'	–	–	–	–	–	–	–
ставок	50°23' 28°50'	–	–	–	+	+	–	–
ставок	49°50' 28°3'	–	+	–	–	–	–	–
ставок	50°02' 27°47'	+	–	–	+	–	–	–
ставок	50°48' 27°34'	+	+	–	–	+	–	–
ставок	49°43' 29°13'	–	–	–	–	+	–	–
канал, з'єднаний з р. Остер	50°56' 30°53'	–	–	–	–	–	–	–
Провобережне Полісся (р. Прип'ять та притоки)								
Прип'ять	51°40' 24°31'	+	+	–	–	+	–	–
р. Случ	50°17' 27°40'	+	+	+	+	–	+	–
р. Случ	49°55' 27°45'	+	–	–	+	–	–	–
р. Случ	50°6' 27°42'	+	+	–	+	+	+	–
р. Случ	50°35' 27°38'	+	+	–	–	–	–	–

Продовження таблиці 8.

р. Случ	50°40' 27°37'	+	+	+	+	–	–	–
р. Случ	51°19' 26°38'	+	+	–	+	+	–	–
р. Случ	49°45' 27°20'	+	+	–	+	+	–	–
р. Видолоч	50°16' 27°39'	+	+	–	+	–	–	–
р. Горинь	51°17' 26°21'	+	+	+	+	–	–	–
р. Горинь	49°53' 25°45'	–	–	–	–	–	–	–
р. Уборть	51°13' 27°38'	+	+	+	–	–	+	–
р. Уборть	51°17' 27°45'	–	+	+	–	–	+	–
р. Уборть	51°27' 27°52'	+	+	+	–	–	–	–
р. Уж	50°56' 28°38'	+	–	–	+	–	–	–
р. Уж	50°54' 28°32'	+	+	–	–	–	–	–
р. Уж	51°6' 28°53'	–	+	–	+	–	+	–
р. Уж	51°4' 28°55'	+	+	–	+	–	+	–
р. Стир	51°14' 25°56'	+	+	+	+	–	–	–
р. Стохід	51°15' 25°12'	–	–	–	–	–	–	–
р. Вижівка	51°38' 24°32'	–	–	–	–	–	–	–
р. Норинь	51°17' 28°58'	+	+	+	+	–	–	–
р. Жерів	51°8' 28°44'	–	+	+	+	–	+	–
р. Смілка	50°34' 27°36'	+	+	+	+	–	+	–
р. Тня	50°27' 28°8'	+	+	+	–	–	+	–
р. Тня	50°29' 28°4'	+	+	+	+	+	+	–
р. Турія	51°13' 24°42'	–	–	–	–	–	–	–
р. Тюкелівка	50°2' 27°47'	+	–	–	+	–	–	–
р. Хомора	50°12' 27°38'	–	+	+	–	–	–	–
р. Церем	50°33' 27°28'	+	+	–	+	–	–	–
став на р. Деревичка	49°58' 27°36'	–	+	–	+	+	–	–
канал Прип'ять	51°29' 24°3'	–	–	–	–	–	–	–
Північна-Західна Україна (система Західного Бугу)								
Добротвірське вдсх.	50°12' 24°23'	–	–	–	+	–	–	–
Західний Буг	50°6' 24°20'	–	–	–	–	–	–	–
Західний Буг	50°10' 24°23'	–	–	–	–	–	–	–
Західний Буг	59°9' 24°23'	–	–	–	–	–	–	–
р. Кам'янка	50°6' 24°20'	–	–	–	–	+	–	–
р. Баланда	50°4' 23°55'	–	–	–	–	–	–	–
р. Свиня	50°3' 23°58'	–	–	–	–	–	–	–
р. Біла	50°8' 23°50'	–	–	–	–	–	–	–
р. Мощанка	50°11' 23°45'	–	–	–	–	–	–	–
р. Жовтанка	49°59' 24°14'	–	–	–	–	–	–	–
оз. Лука	51°34' 23°50'	–	–	–	–	–	–	–
оз. Люцимер	51°29' 23°55'	+	+	–	+	+	–	–
оз. Піщане	51°36' 23°49'	–	–	–	–	–	–	–
оз. Чорне	51°31' 23°47'	–	–	–	–	–	–	–
оз. Пісочне	51°30' 24°14	+	+	–	–	–	–	–
оз. Пульмо	51°32' 24°56'	+	–	–	+	+	–	–
оз. Світязьке	51°28' 23°50'	–	–	–	–	–	–	–
канал Яричівський	49°55' 24°9'	–	–	–	–	–	–	–
Сіверський Донець								
Сіверський Донець	48°40' 39°28'	+	+	+	+	–	+	–
Сіверський Донець	48°59' 38°21'	–	+	–	+	–	+	–
р. Айдар	48°56' 39°0'	+	+	+	–	–	–	–
р. Волоська Балаклійка	49°27' 36°53'	–	–	–	–	–	–	–
р. Середня Балаклійка	49°28' 36°50'	+	+	–	–	–	–	–
р. Уда	49°57' 36°9'	+	+	–	+	+	–	–

Продовження таблиці 8.

р. Корсунь	48°12' 38°4'	–	–	–	–	–	–	–
р. Красна	49°7' 38°9'	–	–	–	–	–	–	–
р. Мож	49°48' 36°3'	+	+	–	+	+	–	–
Волинківське вдсх.	48°15' 38°16'	+	+	–	+	–	–	–
Червонооскільське вдсх.	49°31' 37°39'	–	–	–	+	–	–	–
оз. Лиман	49°41' 36°21'	+	+	–	+	+	–	–
оз. Чернецьке	48°53' 37°46'	+	+	–	+	–	–	–
ставок	49°56' 35°57'	–	–	–	–	–	–	–
канал Сіверський-Донець – Донбас	48°6' 37°57'	–	–	–	–	–	–	–
Річки Приазов'я								
р. Кальміус	47°56' 37°49'	–	–	–	–	–	–	–
р. Токмак	47°15' 35°41'	–	–	–	–	–	–	–
р. Молочна	47°12' 35°34'	–	–	–	–	–	–	–
Миколаївське вдсх.	48°15' 32°02'	–	–	–	–	–	–	–
Донецьке вдсх.	47°55' 37°49'	–	–	–	–	–	–	–
Річки Криму								
р. Карасівка	45°23' 34°45'	+	–	+	+	–	–	–
р. Карасівка	45°27' 34°47'	–	–	–	–	–	–	–
р. Карасівка	44°59' 34°36'	–	–	–	–	–	–	–
р. Карасівка	45°7' 34°35'	–	–	–	–	–	–	–
р. Салгир	45°6' 34°0'4	–	–	–	–	–	–	–
р. Салгир	45°34' 34°56'	–	–	–	+	–	–	–
р. Салгир	44°54' 34°10'	–	–	–	–	–	–	–
р. Салгир	45°1' 34°1'	–	–	–	–	–	–	–
р. Салгир	45°8' 34°2'	–	–	–	–	–	–	–
р. Салгир	45°4' 33°59'	–	–	–	–	–	–	–
р. Салгир	45°11' 34°6'	–	–	–	–	–	–	–
р. Салгир	45°35' 34°56'	–	–	–	+	–	–	–
р. Салгир	45°27' 34°45'	+	–	–	+	–	–	–
р. Чорна	44°36' 33°36'	–	–	–	–	–	–	–
р. Чорна	44°31' 33°42'	–	–	–	–	–	–	–
р. Чорна	45°35' 34 °56'	–	–	+	–	–	–	–
р. Чорна	44°32' 33°39'	–	–	+	–	–	–	–
р. Бельбек	44°40' 33°36'	–	–	–	–	–	–	–
р. Кача	44°43' 33°48'	–	–	–	–	–	–	–
р. Кача	44°42' 33°52'	–	–	–	–	–	–	–
р. Кача	44°45' 33°44'	–	–	–	–	–	–	–
р. Альма	44°48' 33°58'	–	–	–	–	–	–	–
р. Альма	44°49' 34°4'	–	–	–	–	–	–	–
р. Зуя	45°3' 34°19'	–	–	–	–	–	–	–
р. Чатирлик	45°51' 33°55'	–	–	–	–	–	–	–
р. Чатирлик	45°51' 33°53'	–	–	–	–	–	–	–
Альмінське вдсх.	44°50' 33°56'	–	–	–	–	–	–	–
Бахчисарайське вдсх.	44°43' 33°49'	–	–	–	–	–	–	–
Качинське вдсх.	44°45' 33°50'	–	–	–	–	–	–	–
водосховище	44°26' /33°45'	–	–	–	–	–	–	–
оз. Старе	45°58' 33°46'	–	–	–	–	–	–	–
ставок	44°49' 34°5'	–	–	–	–	–	–	–
Північнокримський канал	45°57' 33°49'	–	–	–	–	–	–	–
Красногвардійський канал	45°23' 33°54'	–	–	–	–	–	–	–
Чорноморський канал	45°32' 33°52'	–	–	–	–	–	–	–

Примітка: «+» – вид виявлений, «–» – не виявлений.