

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

Васільєва Людмила Анатоліївна

УДК [591.5+575.2]:594.141

**ПЕРЛІВНИЦЕВІ UNIONIDAE (BIVALVIA) ФАУНИ УКРАЇНИ:
АЛОЗИМНА Й МОРФОЛОГІЧНА МІНЛИВІСТЬ**

03.00.08. – зоологія

АВТОРЕФЕРАТ
дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук

Київ – 2011

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана на кафедрі зоології Житомирського державного університету імені Івана Франка та у відділі еволюційно-генетичних основ систематики Інституту зоології імені І. І. Шмальгаузена НАН України.

Науковий керівник: доктор біологічних наук, професор
Межжерін Сергій Віталійович,
Інститут зоології імені І. І. Шмальгаузена НАНУ,
завідувач відділу еволюційно-генетичних основ
систематики

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, старший науковий
співробітник
Шурова Ніна Митрофанівна,
Одеська філія Інституту біології південних морів
імені О. О. Ковалевського,
провідний науковий співробітник

кандидат біологічних наук
Гураль-Сверлова Ніна В'ячеславівна,
Державний природознавчий музей НАНУ,
старший науковий співробітник

Захист відбудеться «31» травня 2011 р. о 10 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.153.01 в Інституті зоології імені І. І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01601, Київ, вул. Б. Хмельницького, 15.

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці Інституту зоології імені І. І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01601, Київ, вул. Б. Хмельницького, 15.

Автореферат розісланий «29» квітня 2011 р.

**Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради**



О. І. Лісіцина

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Двостулкові молюски родини Unionidae Rafinesque, 1820 традиційно викликають інтерес біологів, які представляють різні області науки про живе. Проте, прогрес у вивченні цієї групи багато у чому гальмується відсутністю загальноновизнаної системи перлівницевих. Причиною протиріч між представниками різних наукових шкіл стала неоднозначність критеріїв виділення таксонів та, відповідно, неясність того, що слід вважати за вид. Згідно традиційної систематики, що склалася у 30-50-х роках минулого століття, в межах України є 10 видів та три роди цієї родини (Жадин, 1938, 1952). Наступне покоління вітчизняних систематиків, які будували видові діагнози майже виключно за формою черепашки (Старобогатов 1971, 1977; Стадниченко, 1984), виділили у межах України 21 симпатричний вид з п'яти родів. Разом з тим представники західноєвропейської малакологічної школи (Piechocki, Dyduch-Falniowska, 1993; Nagel et al., 1998; Glöer, Meier-Brook, 1998; Juříčková et al., 2001), а в останнє десятиліття й частина вітчизняних малакологів (Корнюшин, 2002; Рижинашвили, 2007; Гураль, Гураль-Сверлова, 2008; Гураль-Сверлова, Гураль, 2009; Лукашев, 2006, 2009; Янович, Пампура, 2010), однозначно висловились на користь широкої концепції виду, згідно якої в аборигенній фауні Східної Європи присутні тільки шість видів і три роди, а саме: *Unio tumidus* Philipsson, 1788, *U. pictorum* Linnaeus, 1758, *U. crassus* Philipsson, 1788, *Anodonta cygnea* Linnaeus, 1758, *A. anatina* Linnaeus, 1758 (= *A. piscinalis* Nilsson, 1822), *Pseudanodonta complanata* Rossmässler, 1835.

Очевидно вирішення цього тривалого протистояння двох наукових шкіл можливе тільки шляхом детальних популяційно-генетичних досліджень, метою яких повинно стати виділення еволюційно-генетичних одиниць та співставлення їх з морфологічними межами видів, яких притримується та чи інша наукова школа. Слід сказати, що дослідження європейських перлівницевих, здійснені з залученням електрофоретичного аналізу спектрів м'язових білків (Кодолова, Логвиненко, 1973; Кодолова, 1977), алозимів (Nagel et al., 1996, 1998; Nagel, 2000; Nagel, Badino, 2001) та даних із мінливості первинної структури ДНК (Källersjö et al., 2005), вказують на адекватність саме широкої концепції, відповідно якій у Європі мешкає невелика кількість широкоареальних поліморфних видів.

Ще однією причиною проведення популяційно-генетичних досліджень цієї високомінливої групи молюсків є можливість міжвидової гібридизації, на що вказувалось ще на початку вивчення цієї групи (Kennard et al., 1927). Слід додати, що гібридизація, яка має інтрогресивний характер, нещодавно відмічена в американських представників цієї родини (Kat, 1986). Якщо міжвидова гібридизація у тій або іншій формі відбувається й серед європейських молюсків, то вона буде призводити до «розмивання» морфологічних меж між видами за рахунок утворення проміжних форм, що, очевидно, буде породжувати проблеми у діагностиці видів та систематиці цієї групи.

Отже, наведені вище обставини роблять актуальним навіть у межах території України популяційно-генетичне дослідження, акцентоване на геногеографічний аналіз перлівницевих.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційну роботу виконано на кафедрі зоології Житомирського державного університету імені Івана Франка у межах комплексної теми: «Еколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження молюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища» (код КПКВ 2201020).

Мета і завдання дослідження. Метою роботи є співставлення морфологічних та генетичних меж видів родини Unionidae фауни України.

Для досягнення наміченої мети були поставлені наступні завдання:

1. Провести алозимний аналіз популяцій представників перлівницевих фауни України і на цій основі вичленити еволюційно-генетичні одиниці видового рівня.

2. Перевірити можливість обмеженої гібридизації між видами одного роду в умовах симбіотопії.

3. Дослідити видові межі мінливості кількісних та якісних ознак черепашки.

4. Виявити видові особливості будови і забарвлення внутрішніх органів та визначити діагностичну цінність цих ознак.

5. Встановити статеву структуру різних видів перлівницевих.

6. Визначити видовий склад фауни Unionidae України та систематичну концепцію видів цієї родини.

Об'єкт досліджень: молюски родини Unionidae.

Предмет досліджень: систематичні відношення, алозимна та морфологічна мінливість, геногеографія, статеву структуру.

Методи дослідження: методи електрофорезу у поліакриламідному гелі, морфометрія, ГІС, виготовлення гістологічних препаратів, одновимірної та багатовимірної статистики.

Наукова новизна одержаних результатів. Це – перше комплексне дослідження молюсків родини Unionidae у Східній Європі, виконане з використанням алозимів як ведучих генотипових ознак. Підтверджено адекватність широкої концепції виду, згідно якої у фауні України представлено шість симпатричних аборигенних *U. tumidus*, *U. pictorum*, *U. crassus*, *A. cygnea*, *A. anatina*, *P. complanata* видів та один адвентивний вид (*Sinanadonta woodiana* Lea, 1834). Встановлено, що географічна генетична диференціація популяцій у межах видів *U. pictorum*, *U. crassus*, *P. complanata* досягає таксономічно значущого рівня, а систематична ситуація в цілому відповідає моделі вікарних видів, сполучених зонами генних інтрогресій. Доведено відсутність міжвидової гібридизації, а чисельні знахідки проміжних форм – це наслідок високої морфологічної мінливості видів. Встановлено, що мірні конхіологічні параметри недостатньо надійно дискримінують види, особливо підродина Anodontinae, а найефективнішою

морфологічною діагностичною ознакою є верхівкова скульптура черепашки. Вперше показано, що гермафродитизм у палеарктичних представників родини – явище звичайне, властиве кожному із досліджених видів.

Практичне значення одержаних результатів. У ситуації руйнування історично сформованої біоти України, особливо її прісноводної реофільної компоненти, дослідження у минулому масових, а зараз таких видів, що різко скорочують чисельність, до яких належать перлівниці (Янович та ін., 2008), є вкрай важливими для проведення природоохоронних заходів (розробки мережі заповідних територій та акваторій, ведення Червоної книги тощо). Крім того, матеріали даної роботи можуть використовуватись при складанні визначників, читанні вузівських курсів з зоології безхребетних, екології, гідробіології, популяційної генетики.

Особистий внесок здобувача. Особисто зібрано близько 80% матеріалу, проведено всю морфологічну частину дослідження, взято участь у постановках електрофорезу та отриманні гістологічних препаратів. Автором виконано аналітичну частину дослідження – статистичну та ГІС обробку, осмислення результатів. При написанні дисертації здобувачем не порушені права співавторів.

Апробація результатів дисертації. Матеріали дисертації доповідались на наукових конференціях: «Еколого-фауністичні особливості водних та наземних екосистем» (Львів, 2008), «Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы решений-2» (Херсон, 2008), школі-конференції для молодих науковців «Оцінка екологічного стану водойм та адаптація гідробіонтів» (Тернопіль, 2008), Конференції молодих дослідників-зоологів-2010 (Київ, Інститут зоології НАН України, 2010). Дисертація апробована на засіданнях кафедри зоології ЖДУ та відділу еволюційно-генетичних основ систематики Інституту зоології НАНУ.

Публікації. За темою дисертації опубліковано 12 праць, з них 4 статті у фахових виданнях, 8 – тез і матеріалів конференцій.

Структура дисертації. Дисертаційна робота складається зі вступу, основної частини (семи розділів), висновків, списку літератури, який містить 182 джерела (з них на кирилиці – 100, на латиниці – 82). Повний обсяг дисертації становить 151 сторінку. Текст проілюстрований 31 таблицею і 32 рисунками.

Подяки. Висловлюю глибоку подяку своєму науковому керівнику професору С. В. Межжеріну за цінні консультації та допомогу у виконанні роботи й написанні дисертації. Автор дуже вдячна за сприяння у виконанні роботи та цінні поради завідувачу кафедри зоології Житомирського державного університету імені Івана Франка професору А. П. Стадніченко. Особлива подяка О. І. Жалай, щира подяка Л. В. Федоренку (відділ еволюційно-генетичних основ систематики Інституту зоології НАН У). Надзвичайна вдячність за постійну підтримку у роботі, методичну допомогу, організацію збору матеріалу доценту кафедри зоології Л. М. Янович, доценту кафедри екології О. В. Гарбару, аспірантці М. М. Пампури (ЖДУ ім. І. Франка), А. В. Кулішу.

ОСНОВНА ЧАСТИНА

Розділ 1. Огляд літератури

У цьому розділі розглядаються та аналізуються проблемні питання систематики європейських перлівницевих, представлено таксономічну структуру родини за різними авторами. Показано, що видовий склад цієї родини, за різними авторами, змінювався від 6 до 21 (табл. 1).

Здійснено огляд робіт, присвячених використанню алозимного аналізу у систематичних дослідженнях молюсків, освітлено питання вивчення гермафродитизму уніонід.

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
<i>Unio tumidus</i>	<i>U. tumidus</i> <i>U. conus</i>	<i>U. tumidus</i>
<i>U. pictorum</i>	<i>U. rostratus</i> <i>U. pictorum</i> <i>U. limosus</i> <i>U. muelleri</i>	<i>U. pictorum</i>
<i>U. crassus</i>	<i>Batavusiana crassa</i> <i>B. nana</i> <i>B. fuscula</i> <i>B. irenjensis</i> <i>B. musiva</i>	<i>U. crassus</i>
<i>U. stevenianus</i>		
<i>Anodonta cygnea</i>	<i>A. cygnea</i> <i>A. stagnalis</i>	<i>A. cygnea</i>
<i>A. cellensis</i>	<i>A. zellensis</i>	
<i>A. anatina</i>	<i>Colletopterum piscinale</i> <i>C. minimum</i>	<i>A. anatina</i>
<i>A. piscinalis</i>	<i>C. ponderosum</i> <i>C. subcirculare</i>	
<i>A. (Pseudanodonta) complanata</i>	<i>P. elongata</i> <i>P. kletti</i> <i>Pseudanodonta complanata</i>	<i>A. (P.) complanata</i>
<i>A. rossmaessleri</i>		

Розділ 2. Матеріал і методи дослідження

Матеріал. Матеріалом дослідження слугували збори перлівницевих, виконані протягом 2007/10 рр. у межах України, зокрема в басейнах Дунаю, Дністра, Південного Бугу, Західного Бугу, Прип'яті, Дніпра, Сіверського Дінця, та річках Криму. Загалом обстежено 1360 екз.

Методи. У роботі застосовано загальноприйнятні методики збору, транспортування та утримання живих перлівницевих. У видовій ідентифікації перлівницевих за основу взята західноєвропейська система молюсків (Glöer, Meier-Brook, 1998), за якою у Центральній Європі визнається шість аборигенних видів цієї родини. Також визначення видової належності перлівницевих проводили, порівнюючи конхіологічні ознаки з описаними у вітчизняній літературі (Жадин, 1938; Старобогатов, 1971, 1977; Стадниченко, 1984).

Електрофоретичне дослідження виконане у 7,5% поліакриламідному гелі. У роботі задіяний ряд ферментів, що кодуються локусами, поалельна інтерпретація мінливості яких здійснена відповідно до більш ранньої публікації щодо алозимного аналізу цієї групи (Nagel et al., 1998). В екстрактах, отриманих із м'язів ноги, аналізували малатдегідрогеназу (локус *Mdh-1*), аспартатамінотрансферазу (*Aat-1*), фосфоглюкомутазу (*Pgm-1*), супероксиддисмутази (*Sod-1*) і ряд локусів неспецифічних естераз (*Es-1*, -4, -5). В тканинах печінки проаналізовано два локуси неспецифічних естераз (*Es-2*, -3).

За стандартними методиками виконано морфометрію черепашки, анатомування, виготовлення гістологічних препаратів гонади. Статистична обробка кількісних даних здійснена за допомогою пакету прикладних статистичних програм STATISTICA 6.0., Microsoft Excel v. 9.0., а для ілюстрування географічними картами використано програмний ГІС пакет MapInfo Professional 7.8 SCP.

Розділ 3. Аналіз алозимної мінливості

Алозимна мінливість представників підродини Unioninae. У представників роду *Unio* серед дев'яти ідентифікованих локусів чотири виявились мінливими: *Mdh-1*, *Pgm-1*, *Es-3*, *Es-4*, з яких три перших мали як внутрішньовидову, так і міжвидову мінливість, а *Es-3* у особин *U. tumidus* та *Es-4* – в *U. crassus* мали фіксацію унікального алеля.

Відповідно до критеріїв, запропонованих для діагностики перлівниць Я. І. Старобогатовим (1971, 1977) та А. П. Стадниченко (1984), досліджені на рівні алозимів особини *U. tumidus* s. lato можна розділити на дві групи: *U. tumidus* s. str. та «*U. conus*»; *U. pictorum* s. lato – на *U. pictorum* s. str., «*U. rostratus*» та «*U. limosus*» (останній представлений поодинокими екземплярами); *U. crassus* s. lato – на «*Batavusiana nana*» та «*B. fuscula*» (поодинокі екземпляри). Між групами особин цих «видів» не виявлено жодних вірогідних відмінностей у частотах алелей. Між особинами «*U. stevenianus*», визначених за системою В. І. Жадіна (1938), та групою «*B. nana*» й «*B. fuscula*» у розумінні А. П. Стадниченко, спостерігаються географічно спрямовані вірогідні різниці у частотах алелей локусу *Mdh-1*.

Згідно фенограми (рис. 1), найбільш гетерогенними видами є *U. pictorum* та *U. crassus*, останній найбільш віддалений від генетично близьких *U. pictorum* та *U. tumidus*. Інтерес викликає характер географічної генетичної диференціації популяцій цих видів. У випадку з *U. pictorum* – популяції басейну Дніпра виявились генетично ближчими до *U. tumidus*, ніж до популяцій свого виду Сіверського Дінця та Дунаю. Що ж до *U. crassus*, то популяції передгірських ділянок річок Криму та Закарпаття кластеризуються разом і чітко відділені від поселень цього виду з рівнинних ділянок інших річкових басейнів України.

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 (що є важливим кліматоутворюючим чинником у Європі), на південь від яких знаходяться області Європи з достатньо м'яким (Середньодунайська низовина) або навіть близьким до субтропічного (Апеніни, Південна Франція) кліматом. Тоді як на північ від цих гірських хребтів, де умови достатньо 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.

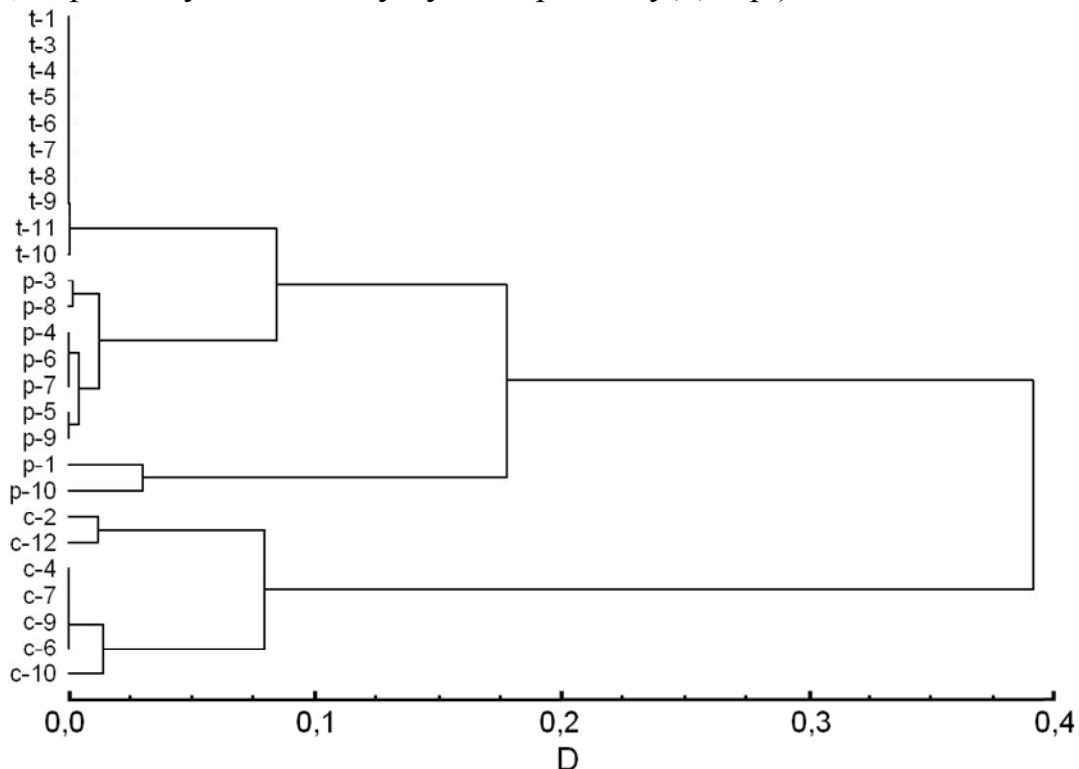


Рис. 1. UPGMA – фенограма генетичних дистанцій (Nei, 1975) між видами та популяціями двостулкових молюсків. Примітка: t — *U. tumidus*; p – *U. pictorum*, c – *U. crassus*; басейн: 1, 2 – Дунаю, 3 – Західного Бугу, 4 – Дністра, 5 – Південного Бугу, 6-9 – Дніпра, 10 – Сіверського Дінця, 11, 12 – річки Криму.

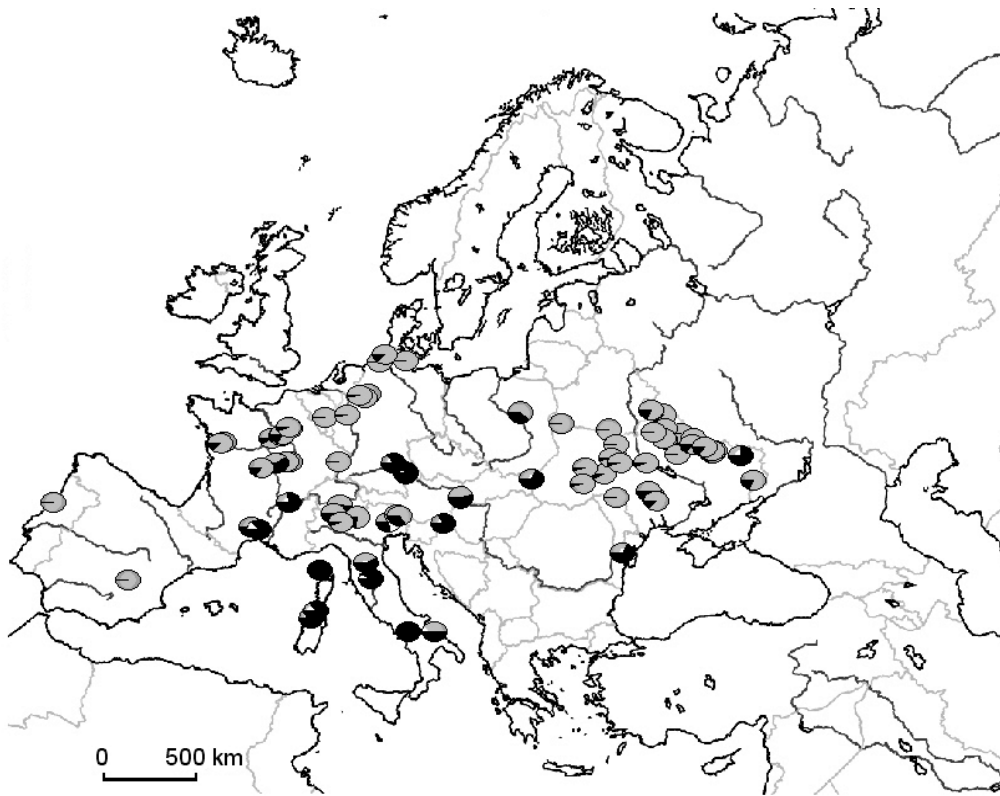


Рис. 2. Географічна мінливість локусу *Mdh-1* в популяціях *U. pictorum* у масштабах Європи. З додаванням даних (Nagel et al., 1998). Алелі: *Mdh-1*¹⁰⁰ – заповнення сірим кольором, *Mdh-1*¹¹⁰ – чорним.

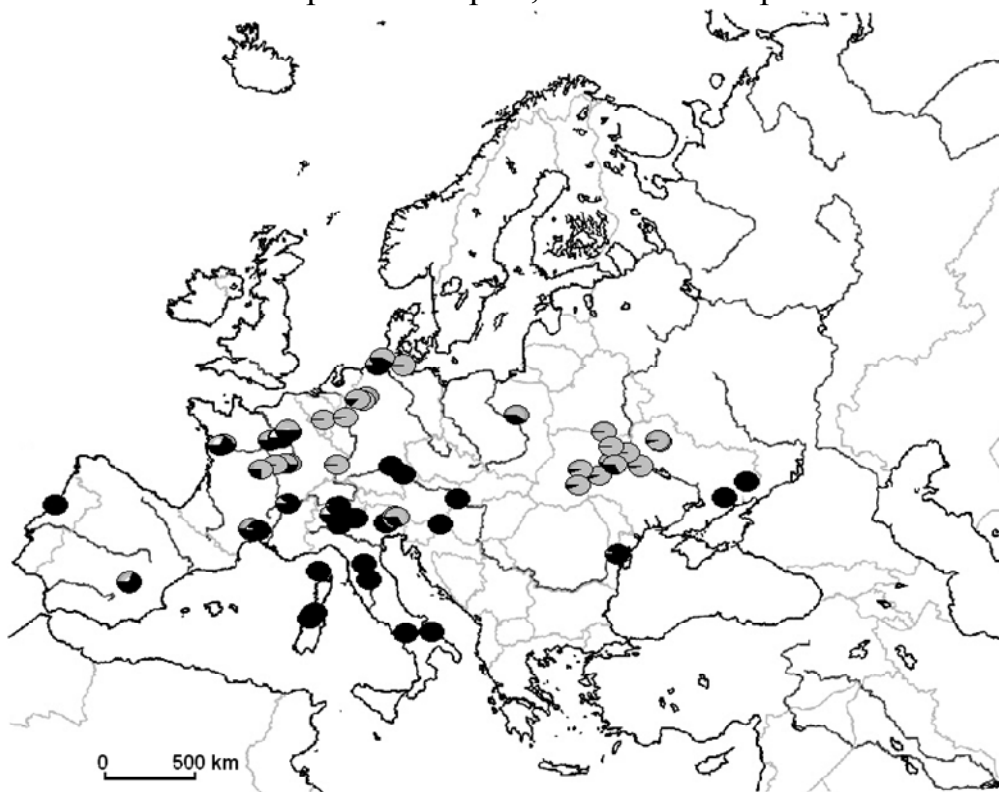


Рис. 3. Географічна мінливість локусу *Pgm-1* в популяціях *U. pictorum* у масштабах Європи. З додаванням даних (Nagel et al., 1998). Алелі: *Pgm-1*¹⁰⁰ – заповнення сірим кольором, *Pgm-1*¹²⁰ – чорним.

Локус *Pgm-1* в *U. pictorum* 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 локусів, виявлена у водоймах України, у цілому 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 більш північних популяціях басейнів верхньої частини Дністра, Дніпра 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 відмітити відцентровий, так званий 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 ($E_x = -1,69 \pm 0,62$; $p < 0,001$) (рис. 4). Такий негативно-ексцесивний, або як інколи кажуть U-подібний тип розподілу, чітко відповідає моделі двох вікарних видів, що поєднанні досить широкою зоною генних інтрогресій (Yanchukov, 2006).

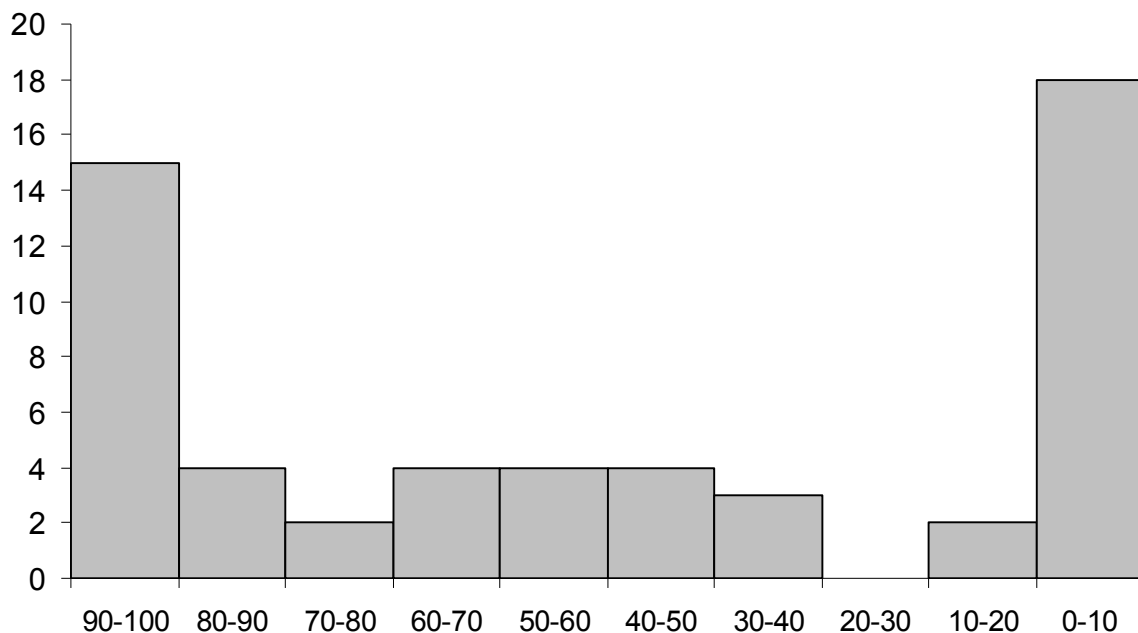


Рис. 4. Розподіл частоти алеля *Pgm-1* у популяціях *U. pictorum* на території Європи (статистичні показники: $M = 0,48$; $Var = 0,16$; $As = -0,03 \pm 0,31$; $E_x = -1,69 \pm 0,62$). За віссю абсцис – частота алеля, за віссю ординат – число популяцій. З додаванням даних (Nagel et al., 1998).

Локус *Mdh-1* у популяціях *U. crassus* України представлений двома алелями: *Mdh-1*¹⁰⁰ та *Mdh-1*¹¹⁰ (рис. 5). Можна відмітити різницю у частотах алелів: адже у популяції передгірських рік Карпат та Криму явно домінує алель *Mdh-1*¹⁰⁰, тоді як на рівнині він практично не зустрічається, поступаючись місцем алелю *Mdh-1*¹¹⁰. Проте, ймовірніше, це слід приймати за суттєві внутрішньовидові, а не міжвидові відмінності. Ось тому у межах *U. crassus* s. lato можна здійснити поділ на передгірську (*U. stevenianus* sensu Zhadin, 1938) та рівнинну номінативну (*U. crassus*) форми.

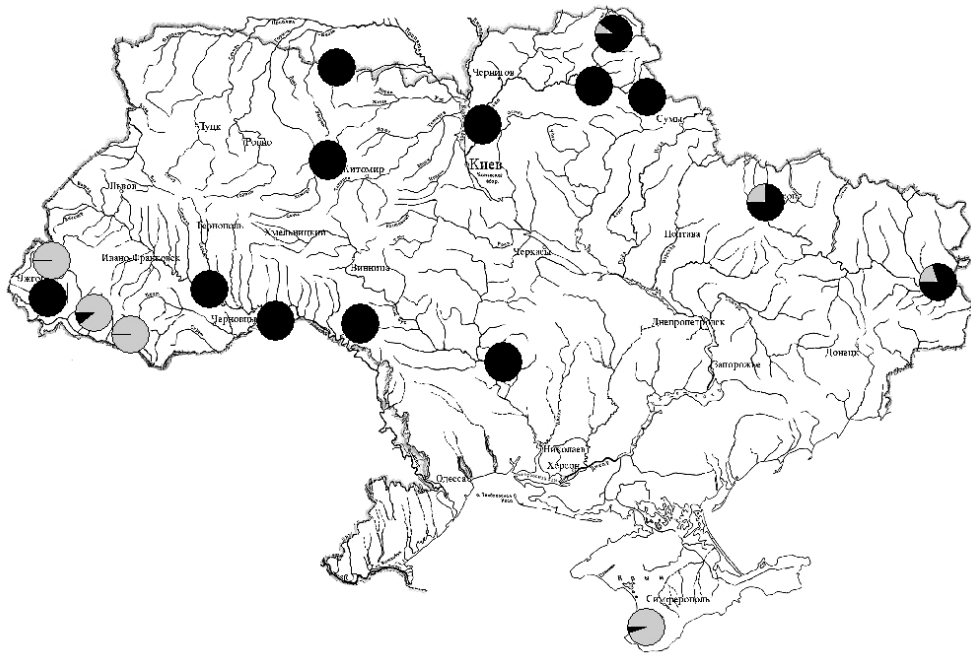


Рис. 5. Географічна мінливість локусу *Mdh-1* у популяціях *U. crassus* в межах України. Алелі: *Mdh-1*¹⁰⁰ – заповнення сірим кольором, *Mdh-1*¹¹⁰ – чорним.

Алозимна мінливість представників підродини Anodontinae. У представників підродини Anodontinae ідентифіковано десять локусів, сім з яких виявились мінливими, а *Mdh-1* та *Pgm-1* мали як внутрішньовидову, так і міжвидову мінливість. За вузькою системою видів цієї родини (Старобогатов, 1971, 1977; Стадниченко, 1984) особин *A. cygnea* s. lato можна поділити на три групи: *A. cygnea* s. str., «*A. zellensis*», «*A. stagnalis*», між якими не виявлено жодних генетичних відмінностей; серед особин *A. anatina* s. lato ідентифіковано три види у вузькому розумінні: «*Colletopterum ponderosum*», «*C. piscinale*» та «*C. subcirculare*», останній з яких виявлений лише поодинокими екземплярами. Між ними вірогідних відмінностей у частотах алелів не виявлено. У межах *P. complanata* s. lato, відповідно до критеріїв діагностики А. П. Стадниченко (1984), можна виокремити три групи особин: *P. complanata* s. str, «*P. elongata*», «*P. kletti*». Між ними також не зафіксовано чіткої спрямованої різниці у наборі алозимів.

Середні генетичні дистанції між аборигенними видами підродини Anodontinae ($D_{\text{Nei}} = 0,69$) більш ніж у два рази вищі, ніж такі в *Unioninae* ($D_{\text{Nei}} = 0,28$) (рис. 6). І це не дивлячись на значну морфологічну близькість *A. cygnea* та *A. anatina*. Відособленою групою від згаданих видів є *P. complanata*, що доводить її належність до окремого роду. У межах цього виду виділяється два підкластери: в перший увійшли дунайська та дніпровська популяції, а другий представлений популяціями Сіверського Дінця, Дністра та однією популяцією з басейну Дніпра.

Згідно фенограми, *P. complanata* – найбільш гетерогенний вид у підродині. Це знаходить своє відображення у географічній мінливості локусу *Mdh-1*, який представлений двома алелями: *Mdh-1*¹¹⁰ та *Mdh-1*¹²⁰ (рис. 7). 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.

Найбільш віддаленим видом, що цілком природно, є інвазійний вид східноазійського походження *S. woodiana*.

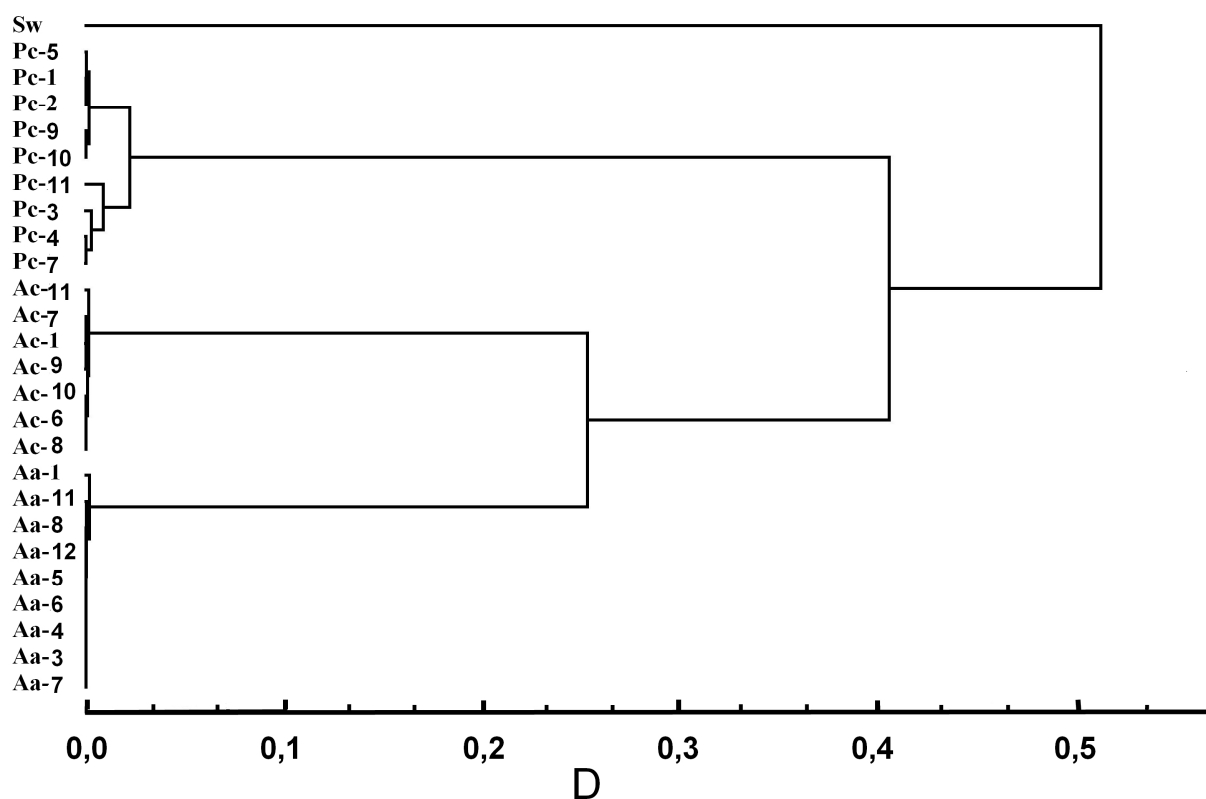


Рис. 6. UPGMA – фенограма генетичних дистанцій (Nei, 1975) між видами та популяціями двостулкових молюсків. Примітка: Аа — *A. anatina*; Ас – *A. cygnea*, Рс – *P. complanata*, Sw – *S. woodiana*; басейн: 1, 2 – Дунаю, 3, 4 – Дністра, 5-8 – Дніпра, 9 – Сіверського Дінця.

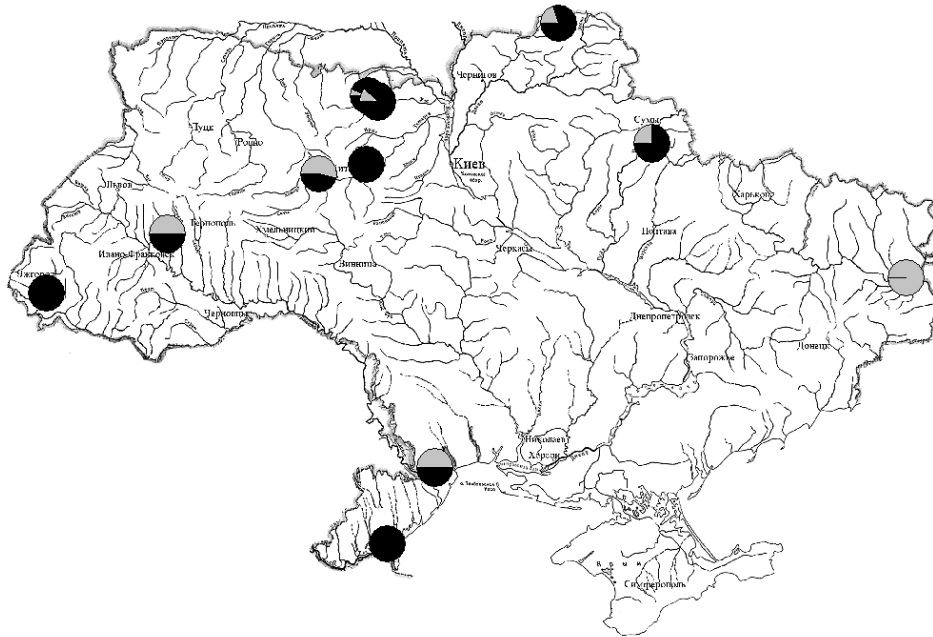


Рис. 7. Географічна мінливість локусу *Mdh-1* у популяціях *P. complanata* в межах України. Алелі: *Mdh-1*¹¹⁰ – заповнення сірим кольором, *Mdh-1*¹²⁰ – чорним.

Розділ 4. Аналіз мінливості конхіологічних ознак перлівницевих Дискримінація та морфологічна мінливість видів підродини *Unioninae*.

Незважаючи на чітке встановлення видової належності молюсків за генетичними маркерами, дискримінація за комплексом мірних ознак не дала 100%-ого визначення особин жодного з трьох досліджених видів роду *Unio*. Середній рівень розподілу особин за видами, отриманий за допомогою дискримінантного аналізу, – 93,7%, свідчить про цілком реальні відмінності молюсків за індексами черепашки (табл. 2, рис. 8). Найбільший внесок у діагностику трьох видів роду *Unio* мають індекси: L_2/L (довжина від верхівки до максимально віддаленої точки нижнього краю/довжина черепашки) та H_2/L (висота крила/довжина черепашки), що відображає форму та розміри крила черепашки.

Окрім морфометрії черепашок перлівницевих, здійснено аналіз деяких якісних їх ознак, які найчастіше використовуються для ідентифікації видів. Так, в особин *U. tumidus* спостерігаються три-чотири рядки грубих ламаних складок, що утворюють так звану W-подібну верхівкову скульптуру. Для черепашок *U. pictorum* характерні поодинокі розкидані горбочки або ряди горбочків на ледь помітних хвилястих складках. В *U. crassus* хвилясті складки верхівкової скульптури (не грубі, невисокі) розміщені щільно між собою. У значної частини особин верхівкова скульптура кородрована.

Чіткі відмінності між видами *U. pictorum* та *U. tumidus* спостерігаються у будові замка: у першого відмічений добре помітний допоміжний зуб (тонка видовжена пластинка) у правій стулці, тоді як у досліджених *U. tumidus* він відсутній взагалі або ж має вигляд ледь помітної плоскої складки. Черепашки особин *U. crassus* відрізняються від інших перлівниць наявністю значно

потовщених кардинальних зубів часто з насічками на поверхні, тоді як в *U. tumidus* та *U. pictorum* ці зуби тонкі, видовжені, без насічок.

Таблиця 2

Результати дискримінантного аналізу: відсоток правильно визначених особин кожного виду (%), а також абсолютна кількість особин, віднесених за сукупністю індексів черепашки до кожного із трьох видів

Види	%	<i>U. pictorum</i>	<i>U. tumidus</i>	<i>U. crassus</i>
<i>U. pictorum</i>	95,78	250	11	0
<i>U. tumidus</i>	92,04	17	289	8
<i>U. crassus</i>	93,22	0	8	110
У цілому	93,65	267	308	118

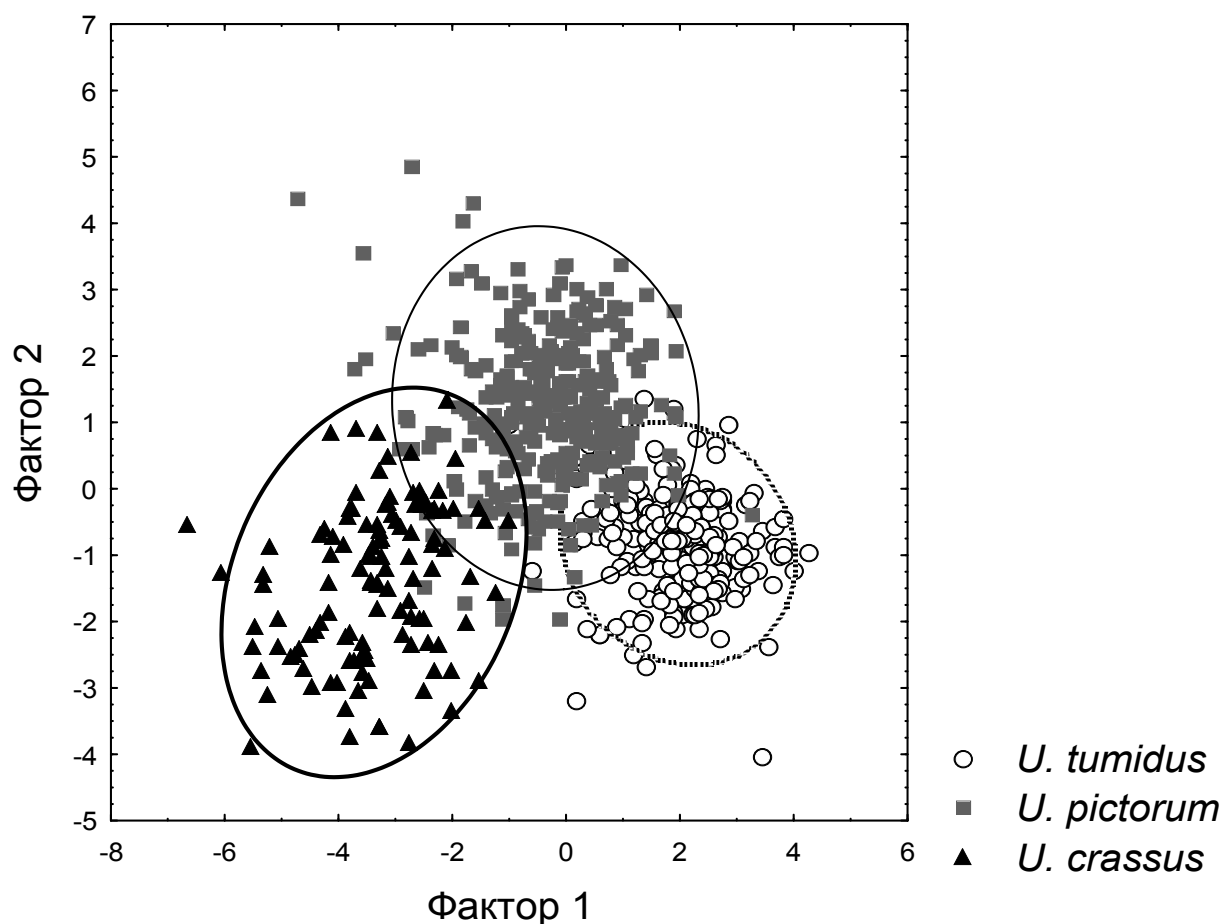


Рис. 8. Розподіл особин трьох видів роду *Unio* у просторі канонічних змінних, побудованих за конхіологічними ознаками. Примітка: екстраполяція розподілу проведена на рівні ймовірності $p > 0,95$.

Дискримінація та морфологічна мінливість видів підродини Anodontinae. Діагностика видів підродини Anodontinae за конхіологічними

вимірами нижча від такої в Unioninae й становить у середньому 80 % (табл. 3, рис. 9). Найбільший внесок у діагностику беззубок мають індекси: H_1/L (висота під верхівкою/довжина), що демонструє деякою мірою форму стулки, S/L (опуклість/довжина), який відображає ступінь опуклості черепашки.

Таблиця 3

Результати дискримінантного аналізу: відсоток правильно визначених особин кожного виду (%), а також абсолютна кількість особин, віднесених за сукупністю індексів черепашки до кожного з чотирьох видів підродини Anodontinae

Види	%	<i>A. cygnea</i>	<i>A. anatina</i>	<i>P. complanata</i>	<i>S. woodiana</i>
<i>A. cygnea</i>	60,37	64	39	3	0
<i>A. anatina</i>	86,14	19	199	6	7
<i>P. complanata</i>	86,66	2	7	65	1
<i>S. woodiana</i>	85,29	0	5	0	29
У цілому	80,04	85	250	74	37

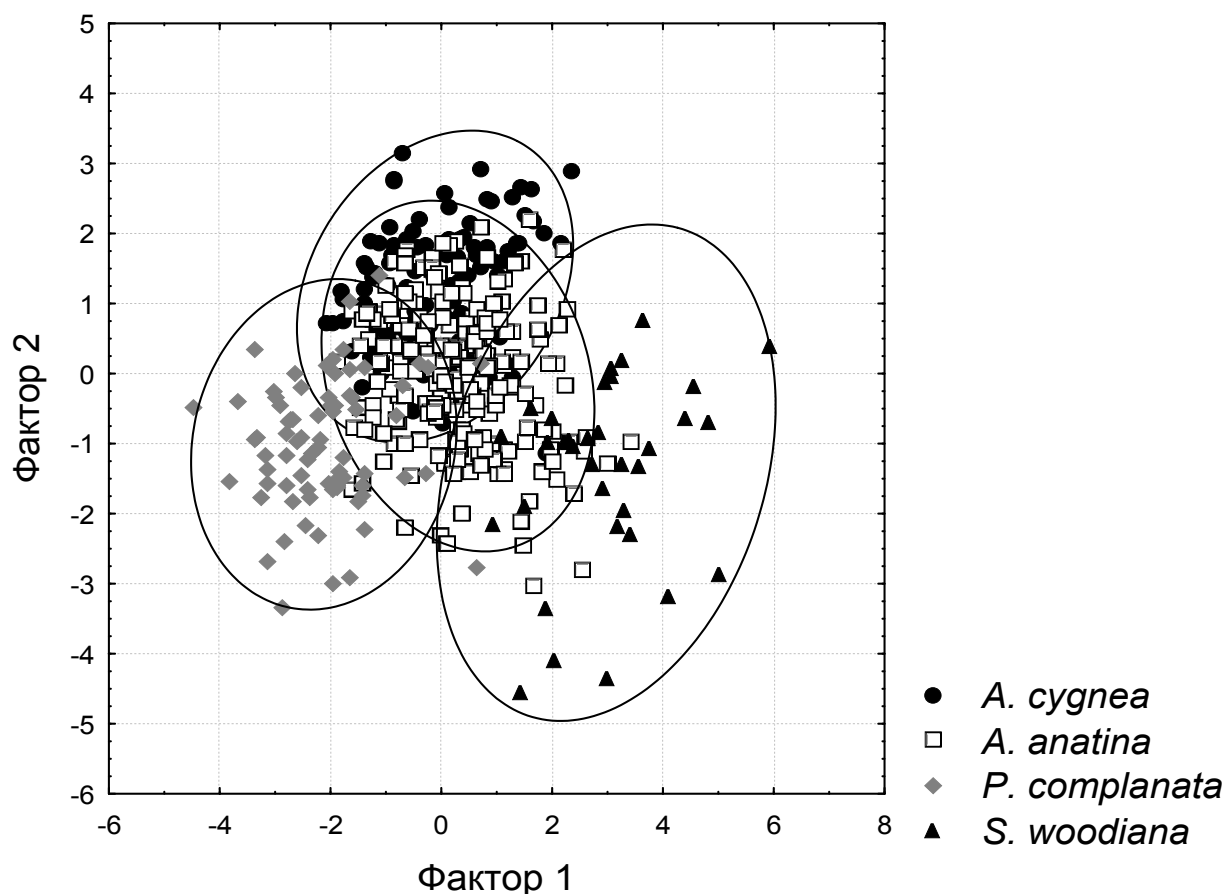


Рис. 9. Розподіл особин чотирьох видів підродини Anodontinae у просторі канонічних змінних, побудованих за конхіологічними ознаками. Примітка: екстраполяція розподілу проведена на рівні ймовірності $p > 0,95$.

Підтверджено висновки багатьох малакологів щодо діагностичної надійності особливостей верхівкової скульптури для видів беззубок. Так, всі *A. cygnea* мають верхівкову скульптуру у вигляді тонких концентричних валиків. Верхівкова скульптура *A. anatina* характеризується рядами хвилястих валиків. У *P. complanata* вона має вигляд двох-трьох рядів горбочків, розміщених на дещо потовщених валиках. Верхівкова скульптура *S. woodiana* представлена злегка хвилястими грубими валиками, що розміщені на значній відстані один від одного. Проте, скористатись цією ознакою у визначенні м'якунів неможливо у випадку, коли верхівка черепашки кородована.

Розділ 5. Аналіз мінливості ознак внутрішніх органів

Особливості забарвлення м'якого тіла та будови ввідних сифонів представників підродини Unioninae. Пігментація м'якого тіла у представників роду *Unio* варіює у межах кожного виду (рис. 10). Встановлено, що у більшості особин *U. tumidus* забарвлення ноги ясно-тілесне (бліде), у чверті – слабо жовтувате. В *U. pictorum* спостерігалась темно-тілесна або ясно-коричнева пігментація ноги (тобто значно темніша, ніж у попереднього виду). Для *U. crassus* властиве як тілесне, так і помаранчеве (від ясно- до інтенсивно-помаранчевого) забарвлення.

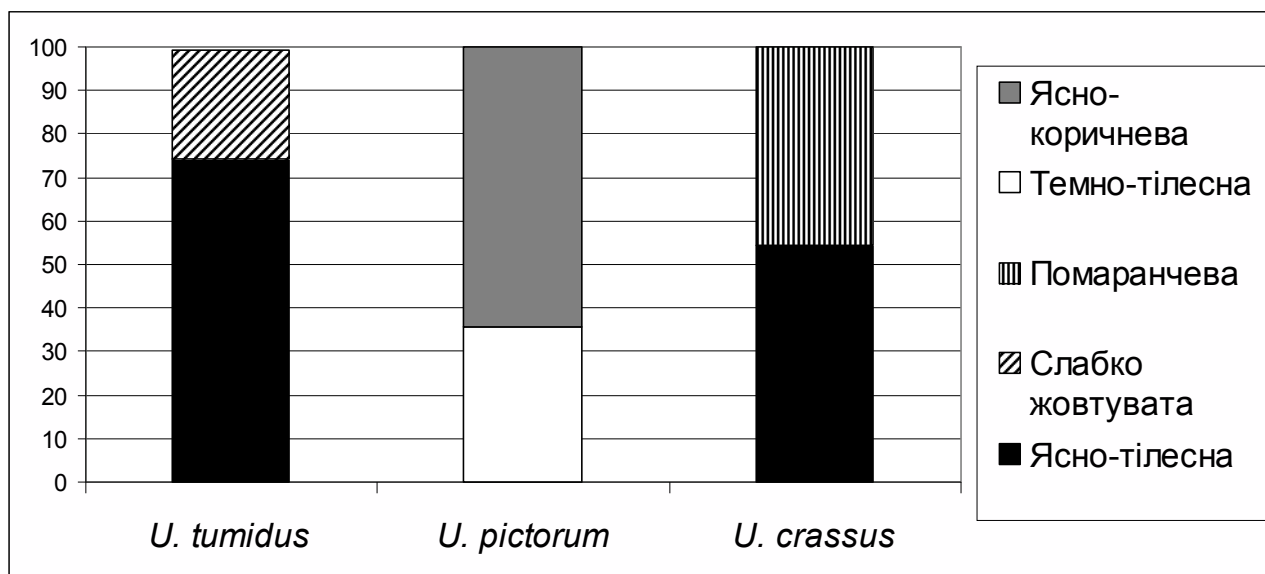


Рис. 10. Розподіл особин (%) роду *Unio* за варіантами забарвлення ноги.

Для розмежування видів *U. pictorum* та *U. tumidus* європейської частини Росії деякими малакологами вказувалось на наявність чорної плями (Кодолова, Логвиненко, 1973) або смужки (Рижинашвили, 2007) на нозі як специфічної ознаки першого виду. Проте, дана особливість не може бути достовірною діагностичною ознакою для *U. pictorum* українських популяцій, бо лише трохи більше половини особин на нозі мали таку смужку, у решти ж вона була

відсутня (рис. 11). До того ж і серед досліджених *U. crassus* спостерігались особини із темною смужкою, частка яких була ледь меншою половини. Проте у жодної з проаналізованих нами особин *U. tumidus* темної смужки на нозі не відмічено.

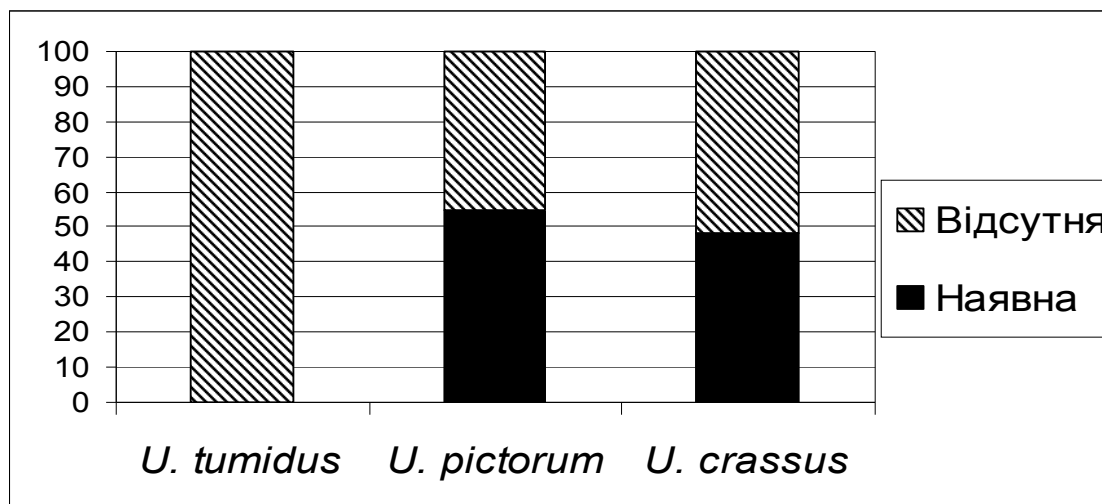


Рис. 11. Розподіл особин (%) роду *Unio* за особливостями пігментації ноги (наявність чи відсутність темної смужки).

Особливості забарвлення м'якого тіла та будови ввідних сифонів представників підродини Anodontinae. Встановлено, що пігментація ноги в *A. cygnea* є помаранчевою або жовтою, причому зі значним переважанням особин із помаранчевим забарвленням (рис. 12). В *A. anatina* майже однаково часто зустрічаються особини, колір ноги яких є тілесним або ясно-коричневим. Для *P. complanata* характерна коричнево-помаранчева або жовта (для шостої частини особин), а для *S. woodiana* – ясно-жовта пігментація ноги.

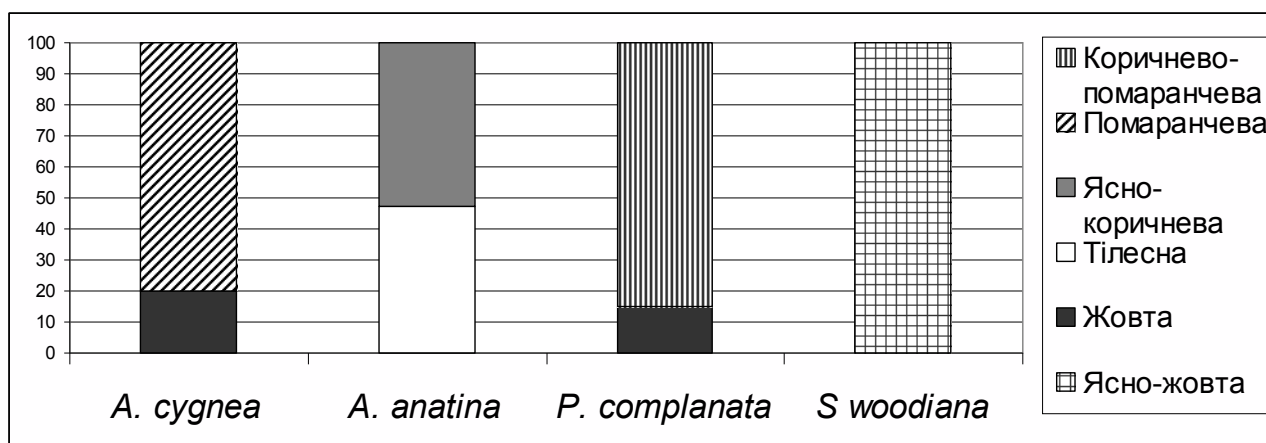


Рис. 12. Розподіл особин (%) підродини *Anodontinae* за варіантами забарвлення ноги.

Встановлено, що для ввідного сифону *U. tumidus* властиві конусоподібні, значно ширші біля основи та тонші біля верхівки папіли (рис. 13). Ввідний

сифон *U. pictorum* по всьому діаметрі має довгі папіли, майже однакової ширини по всій їх висоті (майже циліндричної форми). Характерною особливістю *U. crassus* є достатньо щільне розміщення папіл ввідного сифону лише по самому краю мантийного листка.

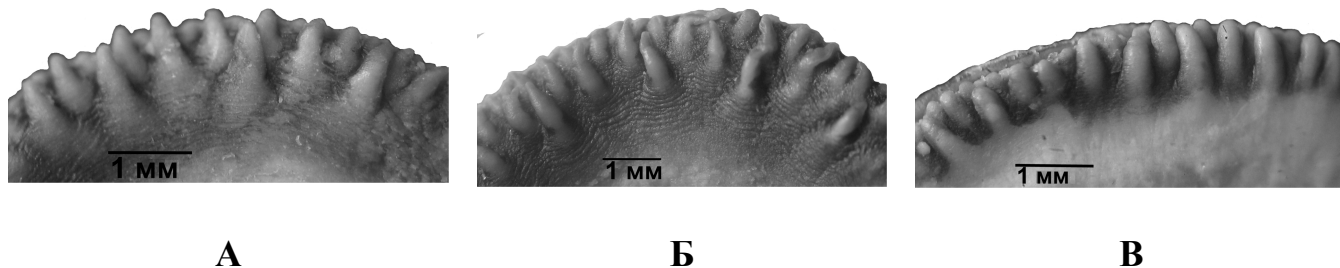


Рис. 13. Зовнішній край ввідного сифону молюсків роду *Unio*: А – *U. tumidus* (оз. Люцимер), Б – *U. pictorum* (оз. Чернецьке), В – *U. crassus* (р. Случ).

Ввідний сифон *A. cygnea* характеризується достатньо плоскими й широкими папілами, які розміщені на мантийному листку розріджено (рис. 14). В *A. anatina* папіли в основі дещо розширені та загострені доверху, у *P. complanata* – спостерігаються специфічні світлі смуги мантиї біля основ папіл першого ряду. Щільно розміщені циліндричні папіли *S. woodiana* в основі мають таку ж темну пігментацію, що й мантия у межах ввідного сифону. На різницю будови ввідного сифону у представників далекосхідних беззубок вказується у літературі (Саенко, Богатов, 2004).

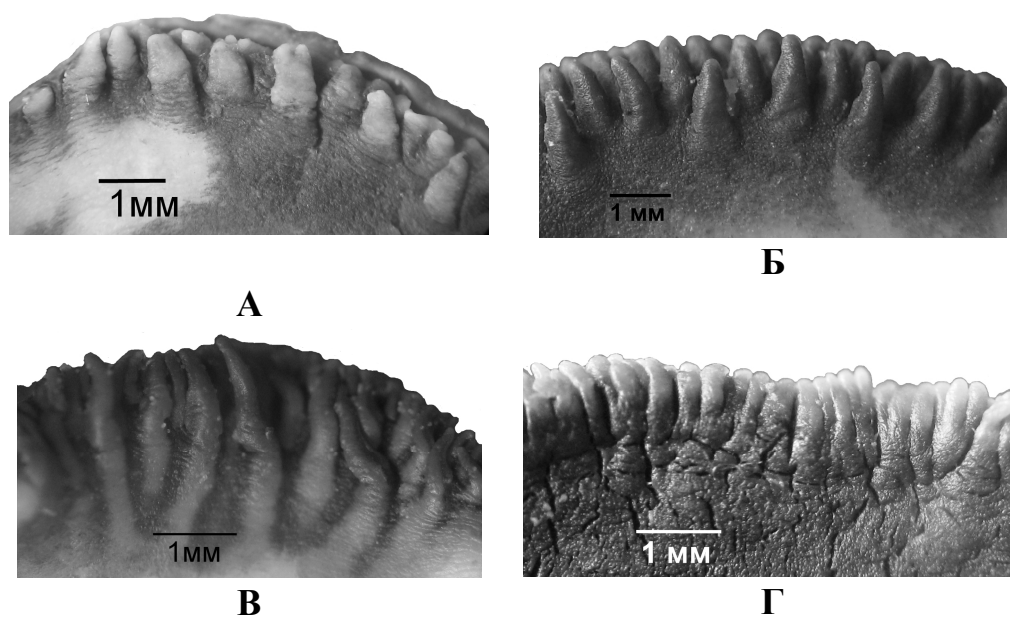


Рис. 14. Зовнішній край ввідного сифону молюсків підродини Anodontinae: А – *A. cygnea* (р. Деревичка), Б – *A. anatina* (оз. Люцимер), В – *P. complanata* (р. Уж), Г – *S. woodiana* (Дунай).

Розділ 6. Статова структура різних видів перлівницевих

Традиційно вважалось, що європейські види Unionidae, на відміну від неоарктичних, є роздільностатевими, а гермафродитизм у них – це явище виняткове. В результаті встановлення статеві належності за мазком статевих продуктів виявлено дві групи моллюсків: самок (в мазках наявні яйцеклітини) та самців (в мазках яйцеклітини відсутні). Проте у ході гістологічного дослідження статеві залози виявлені множинні випадки гермафродитизму, тобто залоза одночасно мала окремі ділянки, які продукували чи жіночі, чи чоловічі гамети. Відсоток гермафродитних особин по видах коливається (рис. 15) від $14,29 \pm 3,57$ в *U. crassus* до $48,08 \pm 4,87$ в *U. pictorum* (серед перлівниць); від $10,34 \pm 5,6$ у *S. woodiana* до $23,33 \pm 4,79$ у *P. complanata* (серед беззубок). У цілому по родині виявлено $24,11 \pm 1,74\%$ гермафродитів, причому в середньому частка гермафродитних особин у представників підродин Unioninae та Anodontinae майже не відрізняється.

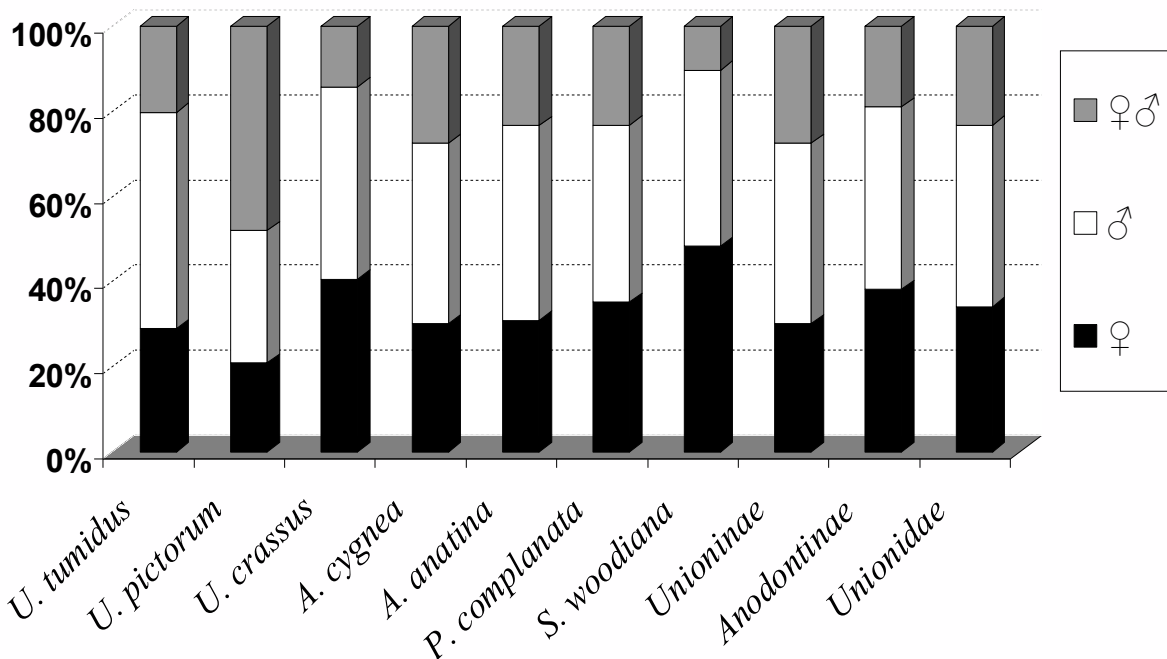


Рис. 15. Частка самок (♀,%), самців (♂,%), та гермафродитних особин (♀♂,%) у різних видів родини перлівницевих.

Розділ 7. Обговорення результатів

Вибір концепції. Проведений алозимний аналіз особин різних «видів» у вузькому розумінні (Старобагатов, 1971, 1977; Стадниченко, 1984) не показав чітких, стійких відмінностей між ними. Як показує практика, конхіологічні ознаки таких «видів» дуже мінливі і не дають можливості чітких однозначних визначень різними дослідниками. Виходячи з алозимного та комплексного морфологічного аналізу з урахуванням кількісних та якісних ознак різних перлівницевих підтверджено адекватність широкої концепції виду у даній групі двостулкових

моллюсків. Прихильниками широкої концепції виду у родині Unionidae останнім часом стає все більша кількість малакологів.

Очевидно, що подальший розвиток систематики цієї групи, що складається з широкоареальних і мінливих видів, пов'язаний з виділенням вікарних видів, які чітко діагностуються за генними маркерами, зокрема, за алозімами, і сполучаються один із одним досить широкими зонами генних інтрогресій. Отже, в ситуації, що склалась у систематиці перлівницевих, слід відмітити зміну концепції виду від симпатричної до алопатричної, що підтверджується існуванням у фауні України політипових надвидових комплексів: *U. pictorum* s. lato, *U. crassus* s. lato, *P. complanata*.

ВИСНОВКИ

Дисертація присвячена питанням алозімної, морфологічної мінливості та статевої структури популяцій Unionidae фауни України.

Основними результатами роботи слід вважати: доведення адекватності широкої концепції виду у систематиці цієї групи моллюсків, що було досягнуто шляхом співставлення морфологічних та генетичних меж видів родини Unionidae у масштабі України; розробку морфологічних критеріїв діагностики видів у широкому розумінні; побудову генеографічних карт декількох видів, які чітко демонструють їх політипову природу; доведення наявності значного гермафродитизму у всіх представників цієї родини.

1. У межах України представлено сім симпатричних видів перлівницевих, з яких шість аборигенних (*Unio pictorum*, *U. tumidus*, *U. crassus*, *Anodonta cygnea*, *A. anatina*, *Pseudanodonta complanata*), а один адвентивний (*Sinanodonta woodiana*).

2. Генне маркування, проведене в місцях симбіотопії видів одного роду, однозначно довело відсутність між ними гібридизації у будь-якій формі.

3. Генетична диференціація у межах Unioninae ($D_{Nei} = 0,28$) більш ніж у два рази нижча, ніж у європейських представників Anodontinae ($D_{Nei} = 0,69$), що є свідченням більш стародавньої дивергенції видів останньої підродини.

4. Характер географічної мінливості поліморфних алозімних локусів дає підстави вважати, що щонайменше половина досліджених видів є політиповими надвидовими комплексами, зокрема:

- у межах *U. pictorum* s. lato можна вирізнити північний та південний європейські алови, що розділені перехідною зоною генних інтрогресій, яка проходить приблизно по альпійській та карпатській гірських системах;

- у межах *U. crassus* s. lato існує чіткий генетичний поділ на передгірську (*U. stevenianus* sensu Zhadin, 1938) та рівнинну номінативну (*U. crassus* s. str.) форми;

- у межах української частини ареалу *P. complanata* має місце диференціація на сіверськодінську та дунайську форми з зоною інтерградації генів у басейнах Дніпра, Прип'яті та Дністра.

5. У межах еволюційно більш молодшої групи Unioninae дискримінація за конхіологічними ознаками становить 94% досліджених особин, тоді як у

межах більш стародавньої групи Anodontinae – 80%, що є результатом значно більшої морфологічної мінливості беззубок, ніж перлівниць.

6. Можливість чіткого розрізнення видів на морфологічному рівні існує за деякими якісними ознаками, зокрема найбільш надійною є верхівкова скульптура черепашки, крім того серед представників роду *Unio* чітке визначення особин можливе також і за особливостями будови замка.

7. Серед видоспецифічних параметрів будови внутрішніх органів слід зазначити забарвлення ноги, яке є поліморфною ознакою, та особливості будови ввідних сифонів.

8. Гермафродитизм – явище звичайне для всіх досліджених видів родини, частка гермафродитів у середньому становить $24,11 \pm 1,74\%$ від загальної кількості досліджених особин.

9. Очевидно, існуюча система європейських видів Unionidae не є остаточною і потребує подальшого удосконалення, яке полягає у наданні більшості існуючим видам рангу надвидів з виділенням у їх межах вікарних видів (аловидів), між якими може відбуватися інтрогресивна гібридизація.

ПУБЛІКАЦІЇ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

1. Межжерин С. В. Геноеографическая структура европейского ареала перловицы обыкновенной *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia: Unionidae) по данным аллозимного анализа / С. В. Межжерин, Л. А. Васильева, Е. И. Жалай, Л. Н. Янович // Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів. – 2010. – Т. 8. – № 2. – С. 243-249. (*Особистий внесок: збір матеріалу, участь у постановках електрофорезу, ПС обробка даних аллозимного аналізу*).

2. Янович Л. М. Морфологія черепашки та м'якого тіла беззубок (Mollusca: Bivalvia: Anodontinae) басейну Дніпра / Л. М. Янович, Л. А. Васильєва, О. І. Жалай // Вісник Львівського університету. – 2010. – Вип. 53. – С. 120-126. – (Серія біологічна). (*Особистий внесок: збір матеріалу, морфологічне дослідження, аналіз літератури, узагальнення результатів*).

3. Янович Л. Н. Массовый гермафродитизм перловицевых Центрального Полесья / Л. Н. Янович, М. М. Пампура, Л. А. Васильева, С. В. Межжерин // Доповіді НАН України. – 2010. – № 6. – С. 158–163. (*Особистий внесок: збір частини матеріалу, участь у виготовленні та аналізі гістопрепаратів гонади*).

4. Янович Л. М. Якісні та кількісні зміни малакоценозів Центрального Полісся як результат незадовільного екологічного стану гідромережі / Л. М. Янович, Л. А. Білоус, Т. Л. Гнетецька // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. Володимира Гнатюка. Спец. вип.: «Оцінка екологічного стану водойм та адаптація гідробіонтів». – 2008. – № 3 (37). – С. 182-184. – (Біологія). (*Особистий внесок: збір частини матеріалу, його опрацювання, узагальнення результатів*).

5. Янович Л. М. Рідкісні та вразливі види перлівницевих (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) фауни Житомирського Полісся / Л. М. Янович, Р. К. Мельниченко, **Л. А. Білоус** // Еколого-фауністичні особливості водних та наземних екосистем: наук. конф., 12-13 лют. 2008 р. – Львів. – 2008. – С. 214-217. (*Особистий внесок: збір частини матеріалу, його опрацювання, написання частини статті*).
6. Янович Л. М. Біологічне різноманіття, розподіл видів перлівницевих Житомирщини / Л. М. Янович, **Л. А. Білоус** // Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы решений-2: международ. науч. конф., 26-29 авг. 2008 г. – Херсон. – 2008. – С. 533-537. (*Особистий внесок: збір частини матеріалу, його опрацювання, узагальнення результатів*).
7. Межжерин С. В. «Генетические ветра» Палеарктики: приложение концепции к территории Украины / С. В. Межжерин, А. В. Гарбар, Д. А. Гарбар, Е. И. Жалай, Е. Д. Коршунова, С. Ю. Морозов-Леонов, О. В. Ростовская, Л. Ю. Соболенко, **Л. А. Васильева**, Л. Н. Янович // Современные взгляды на эволюцию органического мира: межд. науч. конф., 18-20 нояб. 2009 г. – К. – 2009. – С. 43. (*Особистий внесок: підготовка матеріалів щодо мінливості двостулкових молюсків*).
8. Янович Л. Н. Морфология раковины и вводного сифона беззубок (Mollusca, Anodontinae) бассейна Днестра Украины / Л. Н. Янович, **Л. А. Васильева** // Zpravy vedecke ideje-2009: V mezinarod. ved.-pract. konf. 2009. – Praha. – 2009. – Р. 21-23. (*Особистий внесок: збір частини матеріалу, морфологічне дослідження, аналіз літератури, узагальнення результатів*).
9. Янович Л. М. Гермафродитизм перлівницевих Центрального Полісся / Л. М. Янович, М. М. Пампура, **Л. А. Васильєва** // Молодь і поступ біології: V міжнар. наук. конф. студентів та аспірантів, 12-15 трав. 2009р.: зб. тез. – Львів. – 2009. – Т. 1. – С. 153. (*Особистий внесок: збір частини матеріалу, участь у виготовленні та аналізі гістонпрепаратів гонади перлівницевих*).
10. Васильева Л. А. Распространение и экология *Unio crassus* Philipsson, 1788 (Mollusca: Bivalvia: Unionidae) в бассейне Днестра / Л. А. Васильева, М. М. Пампура, Л. Н. Янович // Понт Эвксинский: VI междунар. науч.-практич. конф. молодых ученых, 21-24 сент. 2009 г. – Севастополь. – 2009. – С. 23-24.
11. Васильєва Л. А. Випадки гермафродитизму перлівницевих (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) Центрального Полісся / Л. А. Васильєва // конф. молодих дослідників-зоологів-2010, 20-21 кв. 2010 р.: тези доповідей. К. – 2010. – № 4. – С. 11-12.
12. Янович Л. Н. Некоторые особенности морфологии двустворчатых моллюсков рода *Unio* фауны Украины / Л. Н. Янович, **Л. А. Васильева** // Aktualne problemy nowoczesnych nauk-2010: VI miedzynarod. naukow.-prakt. konf. – Przemysl, Poland. – 2010. – Р. 81-86. (*Особистий внесок: збір частини матеріалу, морфологічне дослідження, аналіз літератури, узагальнення результатів*).

АНОТАЦІЯ

Васільєва Л. А. Перлівницеві Unionidae (Bivalvia) фауни України: алозимна й морфологічна мінливість. – Рукопис. Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 – зоологія. – Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України. Київ, 2011.

Фауна перлівницевих України представлена сімома симпатричними видами: шістьма аборигенними (*Unio pictorum*, *U. tumidus*, *U. crassus*, *Anodonta cygnea*, *A. anatina*, *Pseudanodonta complanata*) та одним адвентивним (*Sinanodonta woodiana*), між якими відсутня гібридизація. Встановлено, що генетична диференціація у межах Unioninae ($D_{\text{Nei}} = 0,28$) більш, ніж у два рази нижча, ніж у європейських представників Anodontinae ($D_{\text{Nei}} = 0,69$), що є свідченням більш стародавньої дивергенції видів останньої підродини. Результати геногеографічного аналізу свідчать, що *U. pictorum* s. lato, *U. crassus* s. lato, *P. complanata* можна вважати надвидовими комплексами. Для Unioninae дискримінація становить 94% досліджених особин, тоді як в межах Anodontinae – 80%. Найбільш надійною серед діагностичних ознак є верхівкова скульптура черепашки перлівницевих, особливості будови замка в *Unio*. Забарвлення ноги у перлівницевих є поліморфною ознакою, особливості будови ввідних сифонів є видоспецифічними. З'ясовано, що гермафродитизм є звичайним явищем для всіх досліджених семи видів родини, частка гермафродитів у середньому становить $24,11 \pm 1,74\%$ від загальної кількості досліджених особин.

Ключові слова: Unionidae, систематика, алозимна й морфологічна мінливість, геногеографія, статеві структура.

АННОТАЦИЯ

Васильева Л. А. Перловицевые Unionidae (Bivalvia) фауны Украины: аллозимная и морфологическая изменчивость. – Рукопись. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.08 – зоология. – Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины. Киев, 2011.

Фауна перловицевых Украины представлена семью симпатрическими видами: шестью аборигенными (*Unio pictorum*, *U. tumidus*, *U. crassus*, *Anodonta cygnea*, *A. anatina*, *Pseudanodonta complanata*) и одним адвентивным (*Sinanodonta woodiana*), между которыми отсутствует гибридизация. Установлено, что генетическая дифференциация в пределах Unioninae ($D_{\text{Nei}} = 0,28$) более чем в два раза ниже, чем в европейских представителей Anodontinae ($D_{\text{Nei}} = 0,69$), что свидетельствует о более давней дивергенции видов последнего подсемейства. Результаты геногеографического анализа свидетельствуют, что *U. pictorum* s. lato, *U. crassus* s. lato, *P. complanata* можно считать надвидовыми комплексами. В пределах *U. pictorum* s. lato можно выделить северный и южный европейские алловиды, которые разделены переходной зоной генных интрогрессий, проходящей приблизительно по альпийской и карпатской

горных системах. В пределах *U. crassus* s. lato существует четкое генетическое разделение на предгорную (*U. stevenianus* sensu Zhadin, 1938) и равнинную номинативную (*U. crassus* s. str.) формы. В пределах украинской части ареала *P. complanata* имеет место дифференциация на северскодонскую и дунайскую формы с зоной интерграций генов в бассейнах Днепра, Припяти и Днестра.

Для видов Unioninae дискриминация по индексам раковин составляет 94% исследованных особей, тогда как в пределах Anodontinae – 80%. Возможность четкого различения видов на морфологическом уровне реально осуществима по некоторым качественным признакам, в частности самым надежным является верхушечная скульптура раковины, кроме того среди представителей рода *Unio* четкое определение особей возможно также и по особенностям строения замка.

Среди видоспецифических параметров строения внутренних органов следует отметить цвет ноги, которая является полиморфным признаком, и особенности строения вводных сифонов.

Гермафродитизм – явление обычное для всех исследованных видов семейства, доля гермафродитов в среднем составляет $24,11 \pm 1,74\%$ от общего количества исследованных особей.

Очевидно, существующая система европейских видов моллюсков не является окончательной и нуждается в последующем усовершенствовании, которое заключается в предоставлении большинству существующих видов ранга надвидов с выделением в их пределах викарных видов (алловидов), между которыми происходит интрогрессивная гибридизация.

Ключевые слова: Unionidae, систематика, аллозимная и морфологическая изменчивость, геногеография, половая структура.

SUMMARY

Vasilyeva L. A. Unionidae (Bivalvia) in the fauna of Ukraine: allozymic and morphological variability. – Manuscript. Thesis for a Candidate of biological sciences degree in speciality 03.00.08 – zoology. – I. Shmalhausen zoology institute, National Academy of Sciences of Ukraine. Kyiv, 2011.

The fauna of Unionidae in Ukraine is represented with 7 sympatric species: six aboriginal (*Unio pictorum*, *U. tumidus*, *U. crassus*, *Anodonta cygnea*, *A. anatina*, *Pseudanodonta complanata*) and one adventitious (*Sinanodonta woodiana*) among which the hybridization is absent. The genetic differentiation within Unioninae ($D_{Nei} = 0,28$) is more than two times lesser in comparison to european Anodontinae representatives ($D_{Nei} = 0,69$) and testifies to more ancient species divergence in the latter subfamily. The genogeographical analysis results prove that *U. pictorum* s. lato, *U. crassus* s. lato, *P. complanata* can be considered superspecies complexes. The discrimination in Unioninae researched specimens is 94% whereas within Anodontinae is 80%. The most reliable diagnostic sign is shell umbo sculpture character in Unionidae and hinge structure peculiarities in *Unio*. The leg colouring in Unionidae is polymorphic sign and inhalant siphon structure peculiarities is species specific one.

Hermaphroditism is found to be a common occurrence in all researched family species and is $24,11 \pm 1,74\%$ on average of the general quantity of researched specimens.

Key words: Unionidae, systematics, allozymic and morphological variability
genogeography, sex structure.

Підписано до друку 28.04.2011 р. Формат 60х90/16
Ум. друк. арк. 0.9. Обл.-вид. арк. 1.0.
Наклад 100. Зам. 93.

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