

## ДЕЯКІ АСПЕКТИ БІОЛОГІЇ ТА ДЕМЕКОЛОГІЇ МОЛЮСКІВ РОДУ *FAGOTIA* (GASTROPODA, PESTINIBRANCHIA, MELANOPSIDAE) УКРАЇНИ

Н. Макарова (Стельмашук)

Житомирський державний університет імені Івана Франка  
вул. Велика Бердичівська, 40, Житомир 10008, Україна  
e-mail: natalya.stelmashchuk@mail.ru

Уперше з'ясовано особливості перебігу життєвих циклів *Fagotia acicularis* (Férussac, 1823) і *F. esperi* (Férussac, 1823) в умовах лісової Поліської та Степової природно-географічних зон України. Максимальна тривалість життя цих моллюсків становить 2 роки. Життєві цикли *F. acicularis* і *F. esperi* характеризуються наявністю трьох періодів – передрепродукційного, репродукційного і післярепродукційного. Із них найтривалішим є перший – близько року. Просторова структура популяцій цих видів плямиста. Популяції *Fagotia* поліциклічні: вони складаються зазвичай з особин трьох вікових груп – цьогорічок, одно- і дворічок. Демографічні показники популяцій *Fagotia* підпадають сезонним змінам. Пік їхньої чисельності припадає на той період, коли масово з'являються особини нульового покоління (цьогорічки). Найбільшою стабільністю вікового розмаїття відзначаються поліські популяції, у складі яких завжди наявні особини усіх вікових груп. Індекс вікової гетерогенності поліських популяцій значно вищий, ніж популяцій степових (2,41% проти 1,53–1,96%).

*Ключові слова:* *Fagotia*, життєві цикли, демекологія, Україна.

Родина чорнушкових (Melanopsidae) представлена в Україні єдиним родом *Fagotia* Bourguignat, 1884 із двома ендемічними для Дунайсько-Донської зоогеографічної провінції Палеарктики видами [7] – *F. acicularis* (Férussac, 1823) і *F. esperi* (Férussac, 1823), поширеними виключно на теренах її Правобережжя. Вони трапляються тут зазвичай у руслах великих річок і набагато рідше – у їхніх притоках першого та другого порядків. З моменту першого виявлення їх у межах цього регіону [14] і до сьогодні предметом найдокладніших досліджень зоологів [1, 7, 8] були питання систематики цієї родини. Натомість зовсім недослідженими дотепер лишилися, на жаль, як біологія цих тварин, так і їхня демекологія. А ці моллюски відіграють важливу роль у колообігу речовин і енергії у річкових екосистемах, становлячи в них значну частину біомаси біоценозів: щільність населення їх популяцій сягає 33,39–51,20 екз./м<sup>2</sup>, а біомаса – 5,89–10,13 г/м<sup>2</sup>. Наявні ж у науковій літературі відомості про життєві цикли цих тварин обмежуються вкрай скупими даними, котрі стосуються лише будови кладок *F. esperi* і строків початку яйцекладіння в р. Дунай в умовах Австрії [12].

Мета даного дослідження – з'ясувати особливості перебігу життєвих циклів у *F. acicularis* і *F. esperi* в умовах двох різних природно-географічних зон України (лісова Поліська та Степова зони), а також висвітлити основні демографічні показники популяцій цих видів.

### Матеріал і методика

Матеріалом слугували 240 проб з околиць 131 населеного пункту Правобережної України, розміщених у басейнах шести її річок – Горині та Случі (праві притоки р. Прип'ять), Дунаю, Дністра, Південного Бугу, Дніпра, обстежених маршрутным методом у 2010–2013 рр. Окрім того, щомісячно матеріали збирали на чотирьох стаціонарах: у р. Го-

ринь (с. Гоща Рівненської обл.), р. Дунай (м. Вилкове Одеської обл.), р. Дністер (с. Маяки тієї ж області), р. Дніпро (м. Херсон). На підставі здійснених саме тут натурних спостережень і подальших лабораторних досліджень було встановлено значення основних показників життєвих циклів обох видів *Fagotia*: визначено вік їхнього статевого дозрівання, календарні строки яйцекладінь, тривалість розвитку яєць у кладках, плідність самок, максимальну тривалість життя особин.

Моллюсків збирали у водоймах трьох типів: у Степовій зоні – в руслових ділянках великих річок (Дунай, Дністер, Південний Буг, Дніпро), а в лісовій Поліській зоні – у потоках Прип'яті першого (р. Горинь) і другого (р. Случ) порядків (рис. 1). Видову належність матеріалу визначали за В.І. Жадніним [3]. Щільність поселення моллюсків встановлювали методом площадок [2, 4]. Усі зазначені нижче демекологічні показники й індекси отримано із застосуванням низки математично-статистичних методів дослідження. Диференціювання особин за віком здійснено використанням геохронологічних одиниць, як це рекомендується робити при дослідженні тих організмів, які відзначаються наявністю у них детермінованого росту. Рівень вікового розмаїття популяції оцінено математично на підставі індекса вікової

гетерогенності ( $\nabla$ , %):  $\nabla = \frac{1}{\sum P_i}$ , де  $P_i$  – частка особин  $i$ -тої вікової групи [11].

Вік досягнення видами *Fagotia* статевої зрілості встановлювали мікроскопіюванням (МБР; зб. 7×8 і 7×40) гістозрізів, виготовлених із тканин їхніх гонад (фіксація 4%-вим нейтральним формаліном, фарбування за Гімза-Романовським, товщина зрізів – 6 мкм).

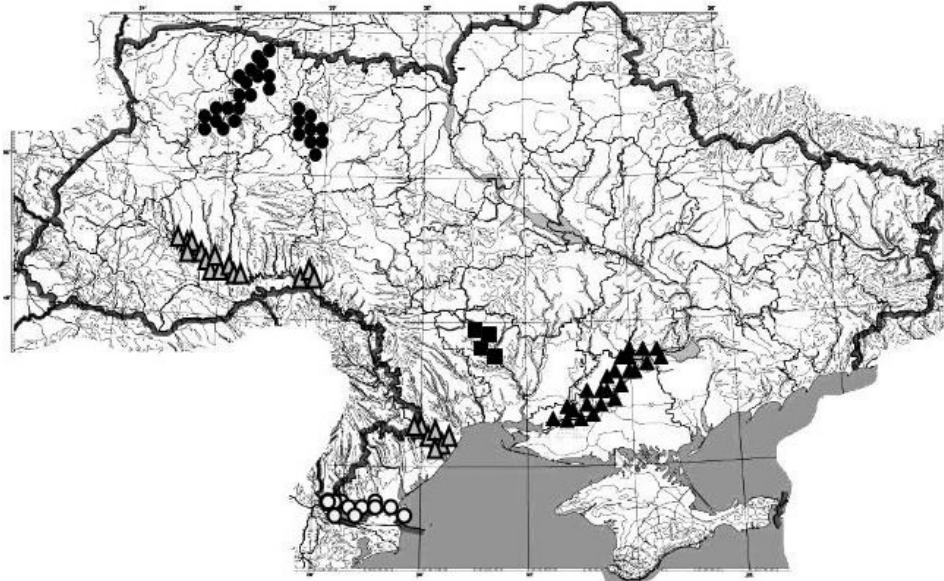


Рис. 1. Місцезнаходження моллюсків роду *Fagotia* у межах України: у річках Горинь і Случ – ●; у р. Дунай – ○; у р. Дністер – Δ; у р. Дніпро – ▲; у р. Південний Буг – ■.

### Результати і їхнє обговорення

Усі *Fagotia* – реофіли. Ведуть малорухомий спосіб життя. Просторовий розподіл їхніх популяцій – плямистий. І *F. acicularis*, і *F. esperi* з річок лісової Поліської природно-географічної зони переходять від стану зимового анабіозу до активної життєдіяльності у третій декаді квітня – на початку травня [9]. У Степовій зоні України на її заході та сході це зазвичай відбувається у різний час. Так, у р. Дніпро (м. Херсон) це має місце у другій

декаді квітня. Навесні, коли температура води перевищить  $+8^{\circ}\text{C}$ , ці молюски починають розмножуватися. Відомо [6], що у тваринному світі домінуючою формою статевого розмноження є роздільностатевість (гонохоризм). Двостатевістю відзначаються й обидва види *Fagotia*. В усіх обстежених нами популяціях цих тварин співвідношення статей становило 1:1. Цей показник має дуже важливе демекологічне значення. Адже, входячи у поняття «репродуктивний потенціал», він безпосередньо пов'язаний із потенціалом розмноження популяції *Fagotia*, визначаючи рівень їхньої життєздатності й відтворення. А відтак обговорюваний репродуктивний показник є одним з тих, які дають можливість популяціям *Fagotia* існувати нескінченно довго, незважаючи на те, що тривалість життя кожної з їхніх особин мала. Цим забезпечується тривка стабільність річкових екосистем, у яких популяції цих молюсків займають другий трофічний рівень (фітофагів), являючи собою важливу складову кормової бази для організмів третього трофічного рівня (зоофагів).

Початок першого яйцекладіння у *Fagotia* в річках Горинь і Случ припадає переважно на другу декаду травня, у р. Дніпро – на першу його декаду, а у річках Дністер і Дунай – на третю декаду квітня. Самки відкладають поодинокі дрібненькі кладки ( $2,60 \pm 0,02$  мм), кожна з двома яйцеклітинами під щільною шкірястою синкапсульною оболонкою, з яких через 3–3,5 тижні вилуплюється молодь [10, 12]. У кожній із популяцій *Fagotia* щорічно з'являється лише одна нова (нульова) генерація. У північних популяціях пік народжуваності припадає на липень, тоді як у південних – на третю декаду червня – початок липня. Максимальною народжуваністю (частка новонароджених від загальної кількості особин) характеризуються південнозахідні популяції цих молюсків із річок Дністер і Дунай (38 і 35% відповідно), для популяції *F. esperi* з р. Дніпро цей показник становить 27%, а для популяції *F. acicularis* з р. Случ – 22%. На кінець червня – початок липня кількість населення популяцій цих тварин зростає на 57–63,5%.

Смертність новонароджених особин, як і у всіх семелопаричних видів тварин [13], дуже висока, особливо протягом найперших 2–3 декад після виходу молюсків із кладок – 32–35%. Незначними загальними розмірами їхнього тіла і, що особливо важливо, дуже слабкими ще на цей момент м'язами ноги зумовлюється ненадійність прикріплення молоді способом пневматичного присмокування у річкових умовах до субстрату. Ювенільні особини, підхоплені швидкою течією, «вимиваються» нею в нижні ділянки річок, гинучи при цьому через різні несприятливі обставини у величезних кількостях. Вживає залишаючись у цей період у біотопах, займаних «материнськими» популяціями, лише незначна частка найбільш витривалих особин, яким завдяки різним чинникам вдається успішно витримати ці нелегкі для них початкові етапи природного добору. Проте особини нульового покоління і надалі являють собою дуже вразливу частину популяцій *Fagotia*: від першої половини літа до осені кількість особин кожного з видів у їхньому складі прогресуюче зменшується. Так, у жовтні частка особин цієї вікової категорії в популяціях *F. esperi* не перевищує зазвичай 11%, а в популяціях *F. acicularis* – 8%. У листопаді ж ці значення становлять 7 і 4% відповідно.

Віковий розподіл особин у популяціях *Fagotia* – дуже важливий аспект їхньої структури, оскільки ним висвітлюється співвідношення чисельності особин різних вікових класів і поколінь, від якого залежить здатність популяції до розмноження. Вікова структура популяції зумовлюється категорією останніх. Популяції чорнушок належать до типу популяцій поліциклічних, тобто таких, які складаються з особин кількох поколінь, а максимальна тривалість їхнього життя перевищує один рік. Сезонні зміни вікового складу популяцій *F. acicularis* і *F. esperi* представлені на графіках частотних гістограм розподілу (рис. 2, 3). Із них видно, що максимальна тривалість життя особин вищезазначених видів становить 2 роки.

Щорічно склад їхніх популяцій представлений цьогорічками, одно- і дворічками, тобто має місце явище «перекриття» поколінь. Задля математичної оцінки сезонних змін вікового розмаїття популяцій цих моллюсків використано індекс вікової гетерогенності (таблиця).

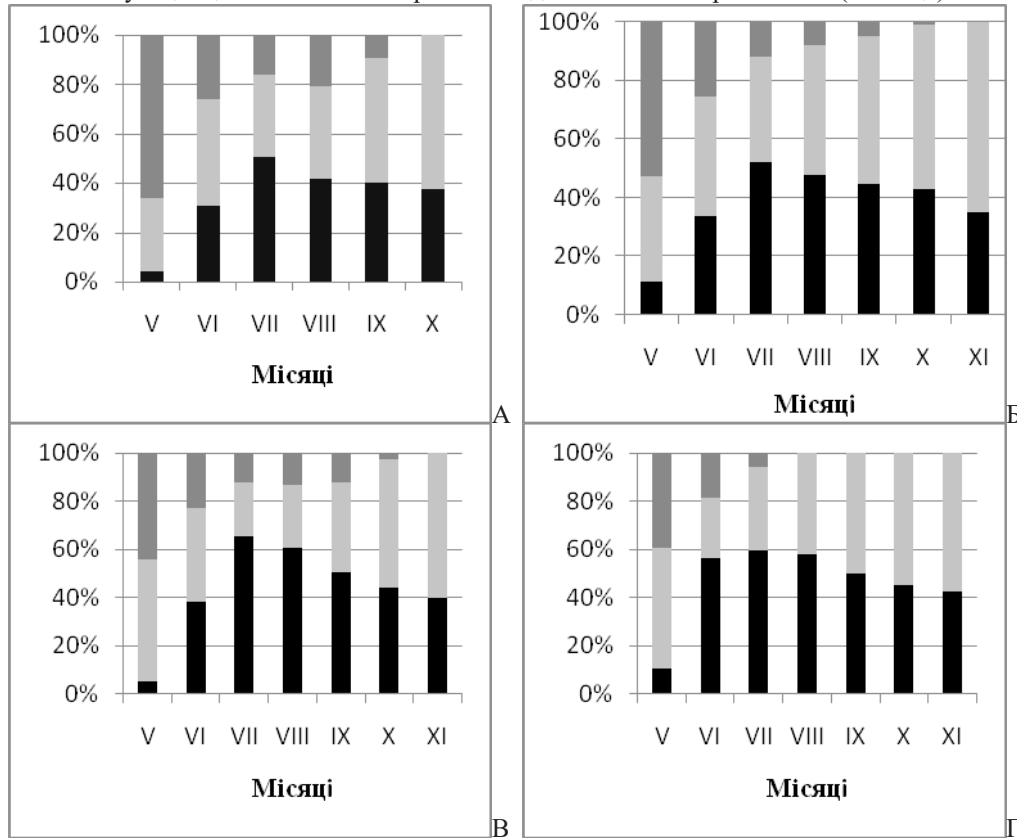


Рис. 2. Сезонні зміни вікового складу популяцій *F. acicularis*: А – р. Горинь (с. Гоща Рівненської обл.); Б – р. Дніпро (м. Херсон); В – р. Дністер (с. Маяки Одеської обл.); Г – р. Дунай (с. Вилкове Одеської обл.). ■ – цьогорічки; ■ – однорічки; ■ – дворічки.

Серед усіх досліджених нами українських популяцій найбільшим віковим розмаїттям відзначаються поліські популяції як *F. acicularis*, так і *F. esperi*, а серед популяцій степових – лише популяції *F. esperi*. Рівень вікової гетерогенності популяцій характеризує їхню реакцію на пресинг добору, спрямованість і інтенсивність якого визначають їхню вікову структуру. Чим вищий рівень останньої, тим стабільнішою є популяція. Зумовлене це тим, що особини з різних вікових груп відзначаються різною витривалістю до впливу на них однакового ступеня вираженості абіотичних, біотичних і антропогенних чинників навколишнього середовища. У зв'язку з цим різновікові групи моллюсків відрізняються значеннями таких демографічних показників як народжуваність і смертність. Абсолютна чисельність населення популяцій, як і щільність населення кожної з них, є результатом сукупної дії низки демографічних процесів, що в них відбуваються. Усереднені відомості про вікове розмаїття усіх обстежених нами популяцій *Fagotia* засвідчують, що найвищим ступенем стабільності відзначається популяція *F. acicularis* з р. Горинь ( $\nabla=2,41\%$ ) і всі, без винятку, степові популяції *F. esperi* ( $\nabla=2,18-2,40\%$ ). Щодо північних популяцій *F. esperi* і всіх степових популяцій *F. acicularis*, значення індексу вікової гетерогенності набагато

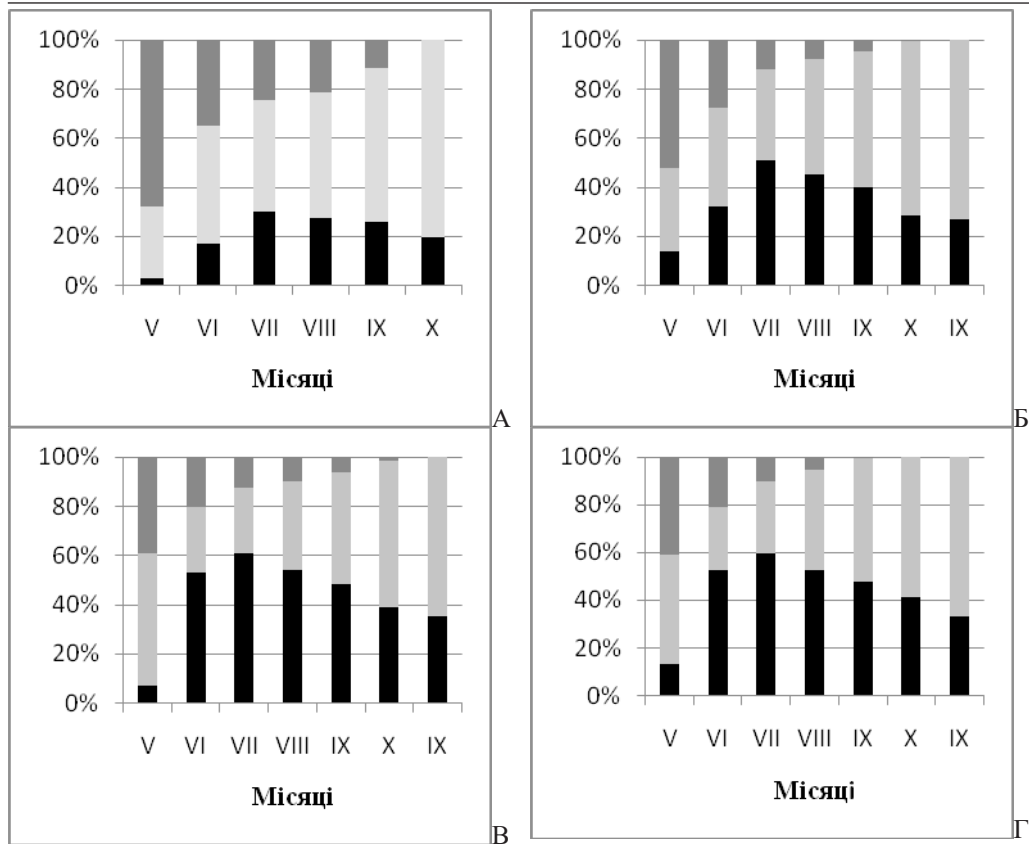


Рис. 3. Сезонні зміни вікового складу популяцій *F. esperi*: А – р. Горинь (с. Гоща Рівненської обл.); Б – р. Дніпро (м. Херсон); В – р. Дністер (с. Маяки Одеської обл.); Г – р. Дунай (с. Вилкове Одеської обл.). ■ – цьогорічки; ■ – однорічки; ■ – дворічки..

Індекс вікової гетерогенності ( $\nabla$ ,%) *F. acicularis* і *F. esperi*

Місяці	р. Горинь (смт. Гоща Рівненської обл.)	р. Дунай (м. Вилкове Одеської обл.)	р. Дністер (с. Маяки Одеської обл.)	р. Дніпро (м. Херсон)
Травень	1,91	2,16	2,05	1,95
	1,87	2,52	2,28	2,46
Червень	2,86	2,00	2,75	2,68
	2,62	2,58	2,57	2,88
Липень	2,74	1,42	1,70	1,76
	2,81	2,20	2,37	2,76
Серпень	2,56	1,31	1,68	1,56
	2,72	2,17	2,21	2,41
Вересень	2,37	1,22	2,03	1,52
	2,73	2,96	2,08	2,33
Жовтень	2,00	1,24	1,87	1,57
	1,75	1,92	1,99	2,04
Листопад	–	1,34	1,63	1,71
		1,96	1,61	1,98

Примітка. *F. acicularis* – чисельник, *F. esperi* – знаменник; – матеріалу немає.

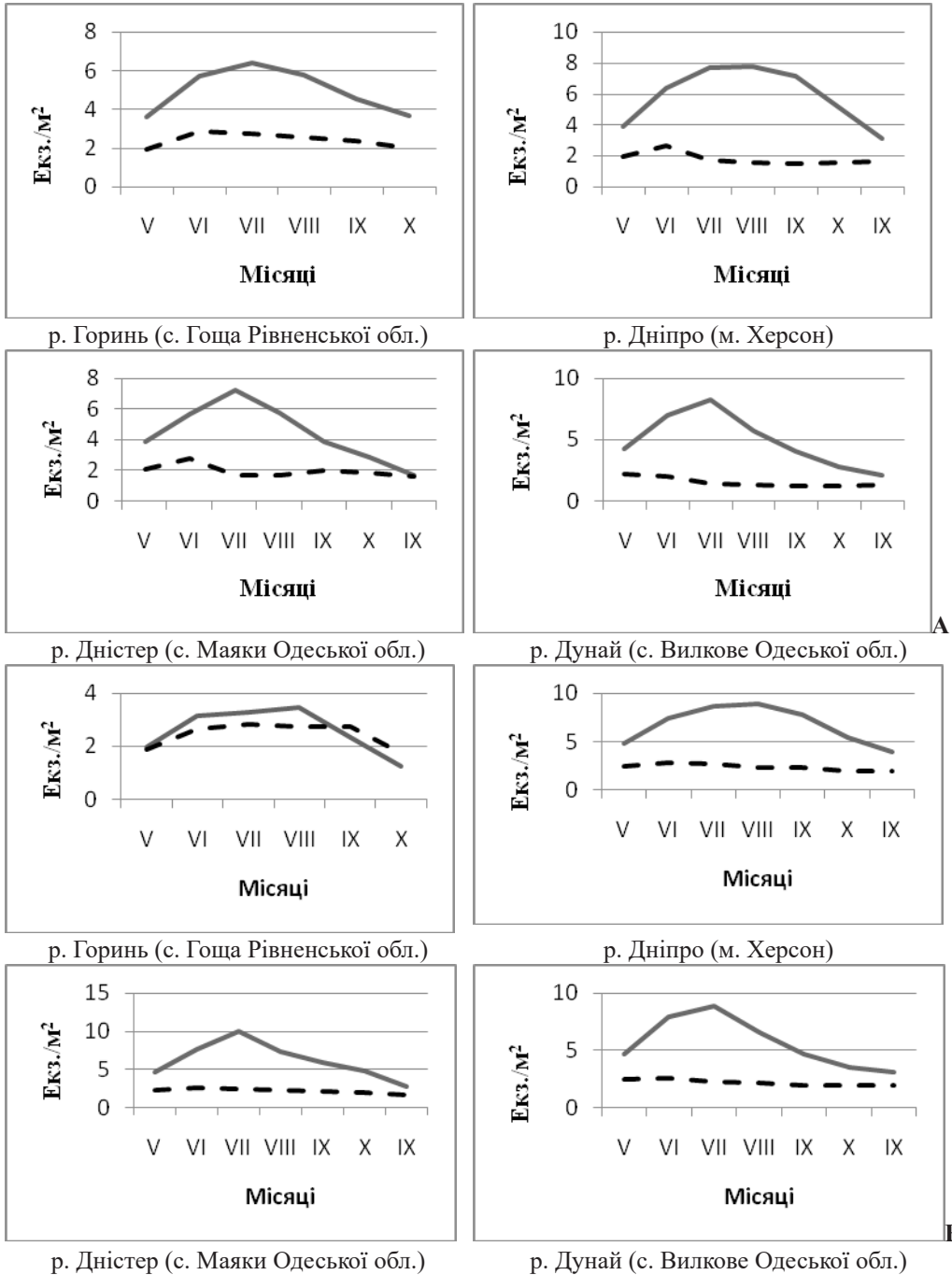


Рис. 4. Сезонні зміни щільності населення (екз./м²) популяцій *F. acicularis* (А) і *F. esperi*(Б): щільність населення, екз./м² – суцільна лінія; індекс вікової гетерогенності – пунктир.



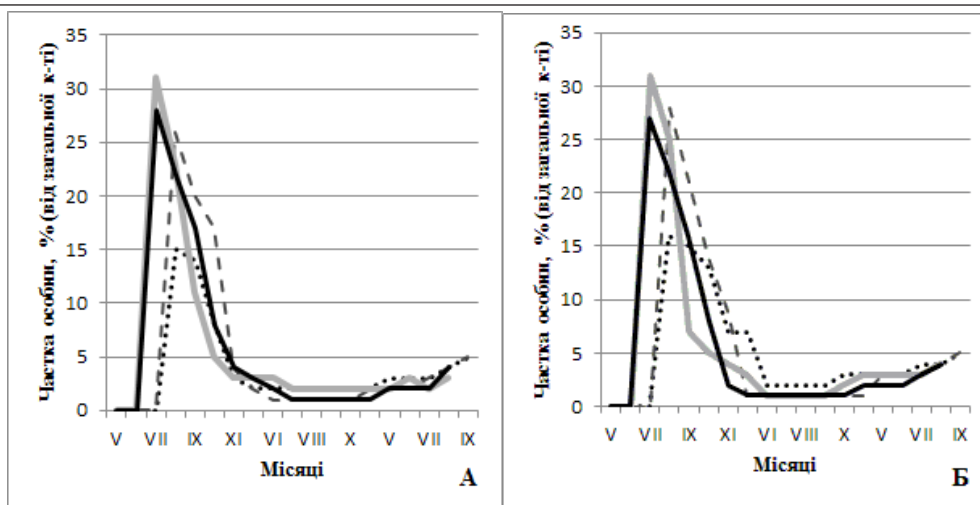


Рис. 5. Криві смертності у популяціях *F. acicularis* (А) і *F. esperi* (Б): •••• – р. Горинь (с. Гоца Рівненської обл.); - - - р. Дніпро (м. Херсон); — – р. Дунай (м. Вилкове Одеської обл.); — – р. Дністер (с. Маяки Одеської обл.).

нижчі для першого із згаданих вище видів – 1,53, а для другого – 1,53–1,96%. Однак і тут умови життя для цих видів є досить-таки сприятливими, про що свідчить наявність у складі їхніх популяцій щомісячно усіх вікових груп тварин.

Стабільність вікового складу популяцій чорнушок – показник відносний, оскільки демографічна ситуація в них є залежною від величин народжуваності і смертності. У популяціях *Fagotia* пік чисельності (отже, і щільності населення) завжди припадає на кінець червня-липня (рис. 4), тобто на той період, коли масово з'являються особини нульового покоління – цьогорічки. Їхня кількість визначає швидкість зміни чисельності популяцій цих видів моллюсків. Смертність у їхніх популяціях описується графічно (рис. 5) двохвершинною кривою, перший пік якої припадає на середину літа (час масової загибелі цьогорічок), а другий (набагато нижчий порівняно з першим) – на вересень (час масового відмирання старих дворічних особин).

Тривалість життя особин, які належать до різних вікових груп, неоднакова. Як уже згадувалося вище, значна кількість цьогорічок гине одразу або дуже скоро після народження. Ті ж особини, яким вдається благополучно перезимувати і розпочати розмноження (однорічки), – це той фонд популяції, який забезпечує зростання її абсолютної чисельності. По завершенні розмноження ще до виходу на зимівлю багато особин цієї вікової категорії з різних причин гине. Частина ж їх відмирає протягом зимівлі (хворі або інтенсивно інвазовані паразитами особини). Тому в популяціях *Fagotia* дворічні особини бувають представлені переважно поодинокими екземплярами. Нерідкісними є і такі випадки, коли виявити у складі популяцій дворічок не вдається взагалі, що не дає змоги належним чином спрогнозувати для них популяційно-екологічну ситуацію. Адже відомо [12], що для здійснення таких прогнозів необхідною є наявність у складі популяцій усіх без винятку, вікових груп тварин.

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

У життєвих циклах видів *Fagotia* наявні три періоди: передрепродукційний (тривалість його близько року), репродукційний (3–3,5 місяці) і післярепродукційний (1–3, дуже

рідко – до 7 місяців). Максимальна тривалість життя особин – до двох років. Їм притаманна двостатевість (співвідношення статей у популяціях становить 1:1).

Початок першого яйцекладіння у річках Дунай і Дністер припадає на третю декаду квітня, у р. Дніпро – на першу його декаду, а у річках Горинь і Случ – на другу декаду травня. Розвиток яєць у кладках завершується за 3–3,5 тижні. Щорічно з'являється лише одна нова (нульова) генерація.

Популяції цих видів молюсків поліциклічні: вони складаються з особин різних поколінь і різних вікових категорій – цьогорічок, одно- і дворічок. Найвищий ступінь стабільності вікового розмаїття (за індексом вікової гетерогенності) відзначено для популяції *F. acicularis* з р. Горинь ( $\nabla=2,4\%$ ) і усіх популяцій *F. esperi* з південних регіонів України ( $\nabla=2,2-2,4\%$ ).

Демографічна ситуація у популяціях *Fagotia* обумовлюється сезонними змінами залежно від показників народжуваності і смертності. Пік народжуваності припадає на кінець червня – липень. Частка новонароджених у популяціях у цей час становить 57–63,5%. Народжуваність у південних популяціях у 1,4–1,6 рази вища порівняно з популяціями північними. Частка загиблих цьогорічок протягом 2–3 перших декад життя становить 32–35%, а до виходу на зимівлю з них виживають лише 4–7% особин.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Анистратенко В. В., Анистратенко О. Ю. Класс Панцирные, или Хитоны. Класс Брюхоногие – Суслоbranchia, Scutibranchia и Рестинibranchia (Фауна Украины). К.: Велес, 2001. Т. 29. Вып. 1. Кн. 1. 240 с.
2. Гиляров А. М. Популяционная экология. М.: МГУ, 1990. 191 с.
3. Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: АН СССР, 1952. 376 с.
4. Жадин В. И. Методы гидробиологического исследования. М.: Высш. школа, 1960. 189 с.
5. Кучерявий В. П. Екологія. Львів: Світ, 2000. 500 с.
6. М'якушко В. К., Вольвач Ф. В. Екологія. К.: Рад. школа, 1984. 169 с.
7. Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. Л.: Наука, 1970. 372 с.
8. Старобогатов Я. И., Алексенко Т. Л., Левина О. В. *Fagotia* и *Microcolpia* (Gastropoda, Rostinibranchia, Melanopsidae) и их представители в современной фауне // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1992. Т. 97. № 3. С. 57–72.
9. Стельмащук Н. М., Стадниченко А. П. Що ми знаємо наразі про чорнушок (Mollusca, Rostinibranchia, Melanopsidae) України // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2011. Вип. 57. С. 12–23.
10. Стельмащук Н. М., Стадниченко А. П., Изатуллаев З. И. *Fagotia acicularis* (Gastropoda, Rostinibranchia, Melanopsidae) України: розмноження і розвиток // Наук. зап. Терноп. націон. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. біол. 2012. Вип. 2(51). С. 267–271.
11. Шибанін В. С., Мельник С. І., Крамаренко С. С., Ганганов В. М. Аналіз структури популяцій. Миколаїв: МДАУ, 2008. 239 с.
12. Ankel V. E. Beobachtungen über Eiablage und Entwicklung von *Fagotia esperi* (Férussac) // Archiv Molluskenkunde, 1928. N 60. S. 251–256.
13. Cole L. The Population Consequences of Life History Phenomena // The Quarterly Review of Biolog. 1954. Vol. 29. N 2. P. 103–137.
14. Eichwald E. Naturhistorische Skizze von Lithauen, Volhynien und Podolien in geognostisch – mineralogischer, botanischer und zoologischer Hinsicht. Wilna: Zawadzki, 1830. 250 S.
15. Soös S. Zur Anatomie der Ungarischen Melaniiden // Allaltani Kozleminyek, 1936. N 33. S. 103–128.



## THE BIOLOGY AND DEMECOLOGY OF FAGOTIA GENUS MOLLUSC (GASTROPODA, PECTINIBRANCHIA, MELANOPSIDAE) IN UKRAINE

N. Makarova (Stelmashchuk)

Ivan Franko State University of Zhytomyr  
40, Velyka Berdychivska St., Zhytomyr 10008, Ukraine  
e-mail: natalya\_stelmashchuk@mail.ru

For the first time peculiarities of *Fagotia acicularis* (Férussac, 1823) and *F. esperi* (Férussac, 1823) life cycles in Ukrainian woodland and steppe geographical zones are established. The longest life duration of these mollusks is two years. The life cycles of *F. acicularis* and *F. esperi* have three periods – prereproduction, reproduction and postreproduction. The longest of them is the prereproduction period – about one year. The spaceous structure of their populations is isspotted. It is educed that populations of *F. acicularis* and *F. esperi* are polycyclic. Demographic indicators in the populations of *Fagotia* fall to the seasonal changes. It is well-proven that the peak of quantity is falls on that the period, when yearlings appear mass. Among them the most-stability of age-old variety northern populations are. Because that them are present individuals of all age related groups. It is certifies the greatest value of age-old heteroheneity ( $\nabla=2,41\%$ ), in relation to steppe these values is bellow and make only 1,53–1,96%.

*Keywords:* *Fagotia*, life cycles, demecology, Ukraine.

## НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ БИОЛОГИИ И ДЕМЭКОЛОГИИ МОЛЛЮСКОВ РОДА FAGOTIA (GASTROPODA, PECTINIBRANCHIA, MELANOPSIDAE) УКРАИНЫ

Н. Макарова (Стельмашчук)

Житомирский государственный университет имени Ивана Франко  
ул. Большая Бердичевская, 40, Житомир 10008, Украина  
e-mail: natalya\_stelmashchuk@mail.ru

Впервые установлены особенности протекания жизненных циклов *Fagotia acicularis* (Férussac, 1823) и *F. esperi* (Férussac, 1823) в условиях лесной Полесской и Степной природно-географических зон Украины. Максимальная продолжительность их жизни составляет 2 года. Жизненные циклы *F. acicularis* и *F. esperi* характеризуются наличием трех периодов – предрепродуктивного, репродуктивного и послерепродуктивного. Из них самым длительным является первый – около года. Пространственная структура популяций этих видов пятнистая. Популяции *Fagotia* полициклические: они состоят обычно из особей трех возрастных групп – сеголеток, одно- и двулеток. Демографические показатели популяций *Fagotia* подлежат сезонным изменениям. Пик численности их приходится на тот период, когда массово появляются особи нулевого поколения – сеголетки. Наибольшей стабильностью возрастного разнообразия отличаются полесские популяции, в составе которых всегда имеются особи всех возрастных групп. Индекс возрастной гетерогенности их значительно превышает таковой популяций степных (2,41% против 1,53–1,96%).

*Ключевые слова:* *Fagotia*, жизненные циклы, демэкология, Украина.