

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ

ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ІМ. І. І. ШМАЛЬГАУЗЕНА

На правах рукопису

КРАМАРЕНКО Сергій Сергійович

ФЕНОТИПІЧНА МІНЛИВІСТЬ КРИМСЬКИХ МОЛОСКІВ

РОДУ *BREPHULOPSIS* LINDHOLM

(GASTROPODA; PULMONATA; BULIMINIDAE)

03.00.08. - зоологія

АВТОРЕЗЮМЕ

дисертації на здобуття наукового ступеня

кандидата біологічних наук

Київ - 1995

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



Дисертація є рукопис

Робота виконана на кафедрі зоології Сімферопольського держуніверситету

Науковий керівник:

кандидат біологічних наук, доцент ПОПОВ Валентин
Миколайович

Офіційні оповісти:

1. Доктор біологічних наук ПИЛЕЙКО А. О.
2. Кандидат біологічних наук БАЙДАШНИКОВ О. О.

Провідна організація:

Київський державний університет

Захист відбудеться " 28 " березня 1995 року.

на засіданні спеціалізованої ради Д 016.09.01
при Інституті зоології НАН України

Адреса: 252650, Київ - 30, вул. Б. Хмельницького, 15

З дисертацією можна ознайомитися в бібліотеці Інституту
зоології НАН України

Автореферат розіслав: " 10 " лютого 1995 року.

Вчений секретар

В. В. Володар

спеціалізованої ради

ЛНБ ім. В. Стефаніка
АН України

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ.

Актуальність проблеми. Одним із найважливіх завдань еволюційної екології та екогенетики наземних молюсків є вивчення меж мінливості їх популяцій у природних умовах та розподіл усього спектру мінливості на генетичний та екологічний складники. Крім того, широке поширення наземних молюсків у всіх природно-кліматичних регіонах Криму може бути використане для зоогеографічних та фауністичних досліджень Кримського півострову та сусідніх країн чорноморського басейну.

Валідність роду *Berghulopsis* Lindholm, 1925 була відновлена нещодавно (у 1978 році), тому багаточислених питань внутрішньовидової структури як *B. cylindrica*, так і *B. bidens*, а також філогенетичних зв'язків цих молюсків з іншими представниками п/род. Elinæ практично не торкалися попередні дослідники. Останній великий огляд міжпопуляційної мінливості молюсків роду *Berghulopsis* був зроблено І. І. Пузановим близько 70 років тому. Значне підвищення антропогенного впливу на природу Кримського півострову у останні роки викликало появу багаточислених перешкод для наземних молюсків, що обов'язково відіб'ється на швидкості мікроеволюційних процесів серед представників цього роду.

Завдання досліджень. В'язку з цим були поставлені такі завдання:

1. Вивчити міжпопуляційну мінливість як конкологічних ознак, так і відділів статеві системи двох видів молюсків роду *Berghulopsis* у Криму.

2. Проаналізувати залежність мінливості конкологічних ознак *B. cylindrica* та *B. bidens* від екологічних факторів:

3. Дослідити процеси формоутворення черепашки *B. cylindrica* та *B. bidens* із популяцій, розташованих у різних природно-кліматичних районах Криму;

4. Провести ревізію кожного з вивчаємих видів на підвидовому рівні;

5. Розглянути філогенетичні зв'язки молюсків роду *Berghulopsis* Криму.

Наукова новизна роботи. У нинішній роботі була зроблена спроба оцінювати роль генетичних та екологічних складників у загальному спектрі мінливості конкологічних ознак двох близьких видів наземних молюсків роду *Berghulopsis*. Вперше аналіз міжпопуляційної мінливості цих молюсків було здійснено на масовому матеріалі з використанням методів багатомірної статистики. На підставі сержаних даних була уточнена внутрішньовидова структура молюсків *B. cylindrica* та *B. bidens*. Вперше було проведено порівняльний аналіз мінливості статевої системи цих видів молюсків із популяцій розташованих у різних природно-кліматичних районах Кримського півострову.

Теоретичне та практичне значення роботи. Нові підходи до оцінки мінливості дозволили виявити групу ознак, які забезпечують найбільш надійне діагностування близьких видів молюсків. Особливості конкологічної мінливості наземних молюсків роду *Berghulopsis* та досить добрий рівень зберігання їх черепашок можуть бути використані для цілей стратиграфії та палеоекологічних реконструкцій природних ландшафтів Криму. Крім того, знання про локальні популяції наземних молюсків можуть використовуватися для оцінки паразитарної ситуації по таким небезпечним захворюванням свійських тварин, як дикроцеліоз та протостронгілхоз.

Положення, що виносяться на захист. Географічна мінливість конхологічних ознак молюсків роду *Berghulopsis* (Buliminidae) визначається впливом факторів навколишнього середовища та надієво обумовленим механізмом формування який визначається різною швидкістю зростання черепашки у висоту та ширину.

Міжпопуляційна мінливість молюсків *B. cylindrica* являється проявленням видової норми реакції на вплив факторів навколишнього середовища, тоді як різниця між двома групами локальних популяцій *B. bidens* викликана значними генетичними різницями між ними.

Апробація роботи. Матеріали дисертації доповідались на Всесоюзній малакологічній конференції (м. Ленінград, 1991), на науковій конференції "Актуальные проблемы экологии Азово-Черноморского региона и Средиземноморья" (м. Ялта, 1993), та на підсумковій науковій конференції професорсько-викладацького складу факультету природознавчих наук СДУ (м. Симферополь, 1994).

Публікації. За темою дисертації опубліковано 3 роботи.

Структура та обсяг дисертації. Дисертація викладена на 160 сторінках машинопису і складається із вступу, огляду літератури, стислого опису фізико-географічних характеристик Кримського півострову, матеріалів та методів досліджень, опису результатів їх обговорення і висновків. Роботу ілюстровано 20 малюнками та 23 таблицями. Список цитованої літератури містить 112 джерел, з яких 53 на іноземних мовах.

Об'єкти та методи досліджень.

В процесі роботи над дисертацією було досліджено 4525 особин *B. cylindrica* із 100 популяцій та 1349 особин *B. bidens* із 39 популяцій, розташованих у всіх природно-кліматичних районах Кримського півострову. Під час обробки матеріалу для кожної вибірки розра-

ховувались основні статистичні показники - \bar{X} , S , SK , CV - для п'ятих морфометричних параметрів черепашки - висоти черепашки (BP), ширини черепашки (ШР), висоти устя (ЕУ), ширини устя (ШУ) та кількості обертів (СЧО). Крім того, на усьому матеріалі аналізувалась мінливість двох альтернативних ознак - частка пігментованих морф (ДПМ) та частка особин з папатаальною складкою в глибині устя (ДПС).

Під час дослідження залежності між середньопопуляційними конхологічними ознаками та факторами навколишнього середовища використовувалися наступні показники - кількість безморозних днів в році, середня температура січня та середня температура липня, річна сума опадів та сума опадів з температурою більш 10° гр., коефіцієнт зволоження. Значення цих кліматичних параметрів в кожному із 21 фізико-географічних районів узяті із П. Д. Подгородецького (1988).

Для більш детального вивчення внутрішньо- та міжпопуляційної мінливості було зроблено аналіз головних компонентів, а також регресійний, кореляційний, дискримінантний та кластерний аналізи.

Під час дослідження статевої системи молюсків *B. cylindrica* були використовані десять морфологічних параметрів та один якісний (частка особин в відсутнім відділом А1 пеніального апендіксу).

Уся статистична обробка матеріалу була здійснена на ПЕОМ типу IBM PC/XI 286 з використанням пакетів статистичних програм "STATGRAF, CS" та "CSS".

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

1. Межі мінливості конхологічних ознак окремих молюсків роду *Bucculopsis*.

Після вивчення усього матеріалу ми можемо відзначити наступні

мінливості морфометричних ознак черепашки виду *B. cylindrica* та *B. bidens* виявилися більш широкими, ніж за даними цих видів у монографії А. А. Шлейко (1984).

Розподіл морфометричних ознак черепашки молдсків *B. cylindrica* та *B. bidens* як а абсолютних, так і в логарифмічних значеннях (для висоти та ширини черепашки) частіше відповідає нормальному розподілу, іноді при помітній асиметрії (для кількості обертів та висоти черепашки чи висоти устя). Навпаки, розподіли по ширині черепашки та ширині устя мають чіткі двохвершинні графіки, при цьому двохвершинність не виникла під час інтенсифікування чи нормування значень ширини черепашки.

Найбільш стабільною ознакою серед розглянутих для обох видів виявляється ширина черепашки, а найбільш мінливою — висота черепашки. Низька мінливість ширини черепашки та висоти устя, визначаючи частіше розмір та форму останнього обертку м'якого буття з'ясована з точки зору формування м'яких тканив молдска (у перлу чергу статевої системи), або подолання водного бар'єру (Матєкин, 1959; Шлейко, 1984; Фраїлева, 1990).

Екстремально популяційна мінливість морфометричних ознак черепашки молдсків в різних місцевостях в Криму, як і рідким виявляється, досить низька (значення CV знаходяться у межах 4-8 %). Найбільш стабільні та найбільш мінливі популяції не мають якої-небудь географічної прихильності, хоча частіше велика мінливість виявляється в популяціях розташованих у дуже нестабільних умовах гірського Криму. Крім того, мінливість усіх морфологічних ознак черепашки молдсків роду *Brachylophos* частіше цілком узгоджена — зміна рівня мінливості охоплює одразу весь морфотип.

Для кожного з вивчених видів характерна висока мінливість

двох яскравих ознак черепашки.

2. Вплив навколишнього середовища на географічну мінливість конхологічних ознак.

Для п'ятьох морфометричних ознак черепашки молосків роду *Berphilopsis* характерна наявність зв'язків як із середньою температурою липня, так і з характером зволоження (річною сумою опадів та коефіцієнтом зволоження) (табл. 1, 2).

Найбільш важливим при цьому є протилежний напрямок цих зв'язків у двох видів. Отже, для різних видів характерні різні механізми регулювання процесів життєдіяльності в залежності від факторів навколишнього середовища (Шварц, 1980).

Міжпопуляційна мінливість частки особин з палатальною складкою серед вивчених популяцій *B. cylindrica* та *B. bidens* виявилась практично не зв'язаною з мінливістю екологічних факторів, а висока різноманітність цієї ознаки в популяціях як того, так і іншого виду може бути пояснена або процесами мутагенезу, або міжвидовою гібридизацією в області спільного поширення.

Висока частка пігментованих морф у популяціях молосків обох видів з гірського Криму, і як наслідок наявність певних позитивних зв'язків між цєю ознакою та рівнем зволоження, в значному ступені пов'язане з ефектом "гірського меланізму", раніше відзначеним у багатьох видів наземних молосків (Dapice, 1972; Jones, Parkin, 1977; Heller, Volokita, 1981; Burla, Stabel, 1983).

3. Мінливість процесів формування черепашки.

Поміж з вивченням міжпопуляційної мінливості абсолютних значень морфометричних ознак черепашки, аналізувалися також і кореляційні зв'язки між ними, так як відомо, що природний добір в першу чергу діє не на окремі структури, а на ступінь їх зв'язку.

Таблиця 1

Значення коефіцієнтів кута нахилу (b) рівнянь лінійної регресії між конхологічними ознаками взаємних молюсків *B. cylindrica* та кліматичними показниками

Ознаки черепашки	Кліматичні показники					
	Кількість безморозних днів в році	Середня температура липня	Середня температура січня	Річна сума опадів	Сума опадів із температурою більш 10 град.	Коефіцієнт зволоження
BP	0,0066*	-0,4040	0,0470*	0,0081	0,0280	1,9710
ШР	0,0012*	-0,0680	0,0045*	0,0012	0,0037*	0,3170
BY	0,0005*	-0,1000	-0,0016*	0,0019	0,0061	0,4700
ШУ	0,0010*	-0,0480	0,0016*	0,0009	0,0029*	0,2380
СЧО	0,0023*	-0,0590	0,0280*	0,0014	0,0055	0,3250
ДПМ	0,1030*	-1,4020*	3,2030	0,0560	0,1940	11,7260
ДПС	-0,0730	-0,5100*	-0,8870*	0,4830*	0,0160*	1,3040*
BY*ШУ	0,0039*	-0,9270	-0,0830*	0,0170	0,0520	4,3670
BP/ШР	0,0007*	-0,0240	0,0086*	0,0006	0,0022	0,1300
lnBP/lnШР	0,0001*	-0,0014*	0,0012*	0,0001	0,0002	0,0093*
CV BP	0,0064*	0,0200*	0,1570	0,0005*	0,0025*	0,0430*
CV ШР	-0,0025*	-0,0220*	0,0053*	0,0002*	0,0018*	0,0440*
CV BY	-0,0006*	0,0100*	0,0040*	-0,0001*	0,0009*	-0,0480*
CV ШУ	-0,0045*	-0,0410*	0,0243*	0,0008*	0,0063*	0,0890*
CV СЧО	0,0010*	0,0100*	0,0390*	0,0002*	0,0020*	-0,0280*

Знаком * відмічені статистично непевні значення коефіцієнтів лінійної регресії

Таблиця 2

Значення коефіцієнтів кута нахилу (b) рівнянь лінійної регресії між конхологічними ознаками наземних молюсків *B. bidens* та кліматичними показниками

Ознаки черепашки	Кліматичні показники					
	Кількість безморозних днів в році	Середня температура липня	Середня температура січня	Річна сума опадів	Сума опадів із температурою більш 10 град.	Коефіцієнт зволоження
ВР	0,0210	0,2240	0,3340	-0,0027	-0,0096*	-0,6800
ШР	0,0047*	0,0860	0,1340	-0,0011	-0,0021*	-0,2620
ВУ	0,0051*	0,0880	0,1300	-0,0011	-0,0030*	-0,2650
ШУ	0,0030*	0,0660	0,0730	-0,0007	-0,0020*	-0,1680
СЧО	0,0056*	-0,0026*	-0,0031*	0,0001*	-0,0018*	0,0107*
ДПМ	-0,0570*	-3,8300	-2,8140*	0,0490	-0,0378*	12,5730
ДПС	0,0450*	-0,2660*	0,5870*	0,0049*	0,0440*	0,8480*
ВУ*ШУ	0,0270*	0,4940	0,6950	-0,0062	-0,0160*	-1,4960
ВР/ШР	0,0018*	-0,0076	-0,0177*	0,0001*	-0,0009*	0,0240*
lnВР/lnШР	-0,0001*	-0,0111	-0,0186	0,0001	0,0001*	0,0340
CV ВР	0,0035*	-0,0800*	-0,1660*	0,0011*	-0,0062*	0,3090*
CV ШР	0,0037*	-0,0330*	0,0970*	-0,0003*	0,0001*	-0,0860*
CV ВУ	-0,0004*	-0,0014*	0,0460*	0,0001*	0,0005*	0,0160*
CV ШУ	0,0042*	0,0300*	0,0870*	-0,0004*	-0,0049*	-0,0610*
CV СЧ	0,0055*	-0,0140*	0,0045*	0,0001*	-0,0054*	0,0830*

Знаком * відмічені статистично непевні значення коефіцієнтів лінійної регресії.

Аналіз головних компонент показав, що як для *B. cylindrica* так і для *B. bidens* характерна висока схожість у структурі мінливості, а найбільша частка загальної мінливості (від 70% до 90%) припадає на перші дві компоненти. При цьому перша компонента може бути охарактеризована як загальні розміри черепашки, а друга - як її форма.

Використання дискримінантного аналізу дозволяє виявити лінійні комбінації компонент для розподілу груп популяцій молосків роду *Brachylapsis*, а дискримінантні фактори дозволяють визначити такі ознаки, які вносять найбільший внесок у поділ об'єктів. Отже, перша дискримінантна функція розподіляє 14 популяцій *B. cylindrica* на дві групи - популяції що мешкають в гірському Криму та в рівнинній його частині. Підставою такого розподілу є максимальні розміри черепашки. Але усередині кожної із груп цього виду є деяка розкиданість і відносно другої дискримінантної функції. Найбільш значними при визначенні другої функції виявляються висота черепашки та кількість обертів і отже ця функція може бути охарактеризована як швидкість зростання черепашки у висоту.

Зовсім інші морфологічні показники виявляються визначаючими під час інтерпретації перших двох дискримінантних функцій, маючи найбільший внесок в розподіл 12 популяцій *B. bidens*. Перша вісь розподіляє популяції особини яких мають великі черепашки з малою кількістю обертів (характерні для рівнинних та передгірських районів), а також маленькі черепашки з великою кількістю обертів (характерні для гірських районів та півночі Керченського півострова). А друга - по швидкості зростання черепашки у ширину.

Отже, міжпопуляційна мінливість розмірів та форми черепашки молосків роду *Brachylapsis* може бути наслідком простого "перемікання" процесів формування на один із альтернативних шляхів

викликаного впливом факторів навколишнього середовища (Oosterhoff, 1977; Шварц, 1980).

4. Питання внутрішньовидової структури *B. cylindrica* та *B. bidens*.

Під час аналізу розподілів середньопопуляційних значень морфометричних ознак черепашки як для *B. cylindrica*, так і для *B. bidens* відмічається присутність двох груп популяцій, виділених на основі значень ширини черепашки. Ширина черепашки у молюсків роду *Brephulopsis* є найбільш стабільною морфологічною ознакою і розподіл популяцій на основі варіювання цього параметру може мати таксономічне значення. Отже усі популяції *B. cylindrica* були розподілені на дві групи локальних популяцій (ГЛП) - із шириною черепашки менш ніж 7,0 мм та шириною черепашки більш ніж 7,0 мм, а *B. bidens* - з шириною черепашки менш ніж 4,6 мм та шириною черепашки більш ніж 4,6 мм. Розподілені таким чином ГЛП для обох видів мають добре виражені географічні межі.

Для визначення ступеню морфологічного диференцювання між двома ГЛП, а також дослідження таксономічного рангу цих структурних одиниць кожного із видів, були розраховані середні значення використаних конхологічних показників для кожної ГЛП на основі середньопопуляційних значень та порівняні між собою.

Як видно із таблиці 3 обидві ГЛП *B. cylindrica* певно відрізняються по усім ознакам черепашки, крім логарифмічної форми черепашки (ЛФР). Отже, незважаючи на значні різниці по абсолютним значенням розмірів черепашки, в логарифмічному масштабі усі вивчені популяції виявляються дуже схожими в пропорціях черепашки, що може бути одним із доказів таксономічної спільності цього виду. Для *B. bidens*, також, практично усі ознаки черепашки певно відрізня-

Таблиця 3
Показники мінливості морфологічних ознак скійки наземних
молосків роду *Brephulopsis* із двох груп
локальних популяцій

Ознаки черепашки	<i>B. cylindrica</i>					<i>B. bidens</i>				
	Із ШР < 7,0 мм		Із ШР > 7,0 мм		t_{st}°	Із ШР < 4,6 мм		Із ШР > 4,6 мм		t_{st}
	\bar{X}	S \bar{x}	\bar{X}	S \bar{x}		\bar{X}	S \bar{x}	\bar{X}	S \bar{x}	
BP	17,85	0,21	23,77	0,42	-12,60	13,00	0,30	15,03	0,29	-4,87
ШР	6,49	0,06	7,82	0,07	-14,78	4,11	0,06	5,04	0,05	-11,92
BY	6,20	0,06	7,82	0,09	-15,00	3,89	0,08	4,79	0,07	-8,49
ШУ	4,40	0,04	5,43	0,05	-16,09	2,73	0,05	3,31	0,04	-9,06
СЧО	7,40	0,04	8,23	0,09	-8,47	7,94	0,16	7,67	0,12	1,35*
lnBP/lnШР	1,542	0,005	1,539	0,006	0,33*	1,815	0,019	1,677	0,009	6,57
BP/ШР	2,767	0,026	3,036	0,041	-5,49	3,166	0,070	2,992	0,044	2,10
ДПМ	11,71	3,21	28,38	4,40	-3,06	63,75	4,47	27,24	7,01	4,39
ДПС	9,72	2,63	0,29	0,18	3,57	98,07	1,20	93,28	3,06	1,46*

Знаком * відмічені статистично непевні значення t-критерія Стьюдента

ються при порівнянні їх значень у двох ГЛП (табл. 3). Але відсутність при цьому певних різниць по середній кількості обертів, а також практично повна схожість у межах мінливості цієї ознаки в обох ГЛП ставить під сумнів таксономічну спільність *B. bidens*.

Крім того, порівняння функційних залежностей між середньопопуляційною кількістю обертів та двома показниками форми черепашки між ГЛП як *B. cylindrica*, так і *B. bidens* демонструє наявність певних різниць між значеннями коефіцієнтів "b" рівнянь лінійної регресії для двох ГЛП молосків *B. bidens* та відсутність різниць для двох ГЛП молосків *B. cylindrica* (табл. 4).

5. Мінливість статевої системи.

Менш ніж конхологічні параметри, від факторів навколишнього середовища залежить загальний план будови статевої системи наземних молосків і особливо форма та відносні розміри тих чи інших відділів копулятивного апарату (Шилейко, 1978; 1984).

Для молосків *B. cylindrica* характерна висока міжпопуляційна мінливість по абсолютним розмірам декотрих відділів статевої системи. Але частіш середньопопуляційні значення розмірів різних відділів копулятивного апарату виявляються зв'язаними з розміром черепашки, як це було раніш показано для середньосазіатських енід (Матекін, 1959). Особливо це характерно для розмірів різних частин та усього пеніального апендіксу, для довжини епіфалуса та товщини пеніса (коефіцієнти рангової кореляції Спірмена для цих відділів коливаються від 0,8 до 0,95).

Поряд із цим, в декотрих популяціях *B. cylindrica* (із східної частини рівнинного Криму та півночі Керченського півострову), де підвищена частка особин із нетиповою будовою пеніального апендіксу (відсутність відділу А1) відбуваються значні зміни у

Таблиця 4

Значення коефіцієнтів кута нахилу (b) рівнянь лінійної регресії між конхологічними ознаками моллюсків роду *Brephulopsis*.

Групи локальних популяцій	Ознаки черепашки			
	Ф Р від С Ч О		Л Ф Р від С Ч О	
	b	Sb	b	Sb

B. cylindrica

В цілому для виду	0,399	0,014	0,036	0,005
Із ШР < 7,0 мм	0,406	0,038	0,066	0,014
Із ШР > 7,0 мм	0,435	0,020	0,058	0,005
Критерій Стюдента між двома ГЛП	-0,67*		0,53*	

B. bidens

В цілому для виду	0,417	0,021	0,108	0,017
Із ШР < 4,6 мм	0,437	0,021	0,103	0,013
Із ШР > 4,6 мм	0,325	0,034	0,054	0,013
Критерій Стюдента між двома ГЛП	2,80		2,72	

Знаком * відмічені непевні значення t-критерія Стюдента

будові когулятивного апарату, які можуть привести до зниження рівня панміксії в цих популяціях та при деяких обставинах з'являється важливим механізмом внутрішньовидової дивергенції.

В цілому для моллюсків *B. bidens* характерна деяка гомологія в будові різних відділів когулятивного апарату (цекума та флагелума), але рівень різноманітності цих відділів у *B. bidens* вищий ніж у *B. cylindrica*.

б. Походження та поширення наземних моллюсків роду *Berghulopsis* в Криму.

Разглядаючи філогенетичні зв'язки наземних моллюсків роду *Berghulopsis* з іншими родами п/род. *Eninae*, ми прийшли до висновку, що найбільш імовірними предками кримських бергулопсісів завдяки деякій схожості як у загальній морфології черепашки, так і в будові статеві системи можуть з'являтися викопні еніни, близькі до представників родів *Zebrina* та *Chondrus*.

Вірогідно, що на території Кримського півострова ці форми опинилися у міоцені або на початку пліоцену коли, згідно сучасним поглядам на палеогеографію чорноморського басейну, існував сухопутний зв'язок між Балканами та Кримом. Подібна - балканська - модель походження кримських наземних моллюсків роду *Clausiliidae* раніш була запропонована І. М. Лихаревим (1962) та О. А. Байдашниковим (1991).

Після відокремлення від материка, Кримський острів існує довгий час (Муратов, 1960), при цьому незатопленими водами Чорного моря залишаються тільки гірські райони. В той же час могла відбуватися значна дивергенція про-бергулопсісів, в наслідок чого з'явилися гірські морфотипи *B. cylindrica* та *B. bidens*. У ході цього процесу відбувається пониження конкуренції, так як один вид пристосовується до мешкання на трав'янистій рослинності, а другий

під камінням, при цьому його черепашка значно зменшується у розмірах, а в усті з'являється палатальна складка, як пристосування для управління високою багатообертвовою черепашкою.

В ранньому пліоцені площа Кримського острова збільжується насамперед за рахунок південних та північних передгор'їв та Керченського півострову (Муратов, 1960). Саме цим можна пояснювати поширення у сучасний час на Керченському півострові: популяції *B. cylindrica* та *B. bidens*, схожих по загальній морфології черепашки на гірські.

В середньому та пізньому пліоцені відбувається зростання площі Кримського острова та розповсюдження бредулопсів в степову частину Крима. При цьому популяції *B. cylindrica* потрапляють до типових біотопів, а зменшення розмірів черепашки здійснюється мабуть завдяки скорочуванню періодів росту через відносно низький рівень зволоження, порівняльно із гірськими районами. Завпаки, популяції *B. bidens* потрапляють у нетипові умови, що викликає помітну зміну усієї конституції організму. При деякому зменшенні кількості обертів (до 8-9) розміри черепашки (як висота, так і діаметр) у них значно збільшуються, що відіграє роль зберігача вологи (Увалієва, 1990).

Наявність двох основних - гірського та степового - морфотипів черепашки як для *B. cylindrica*, так і для *B. bidens* підтверджуються і результатами кластерного аналізу, що здійснювався на засаді п'ятих нормованих морфологічних ознак. Але, як це було показано вище, тільки в випадку *B. bidens* різниця між гірськими та степовими ГЛП має генетичну основу. Отже ми прийшли до висновку, що у складі цього виду реально існує два географічно ізольованих та морфологічно розрізняючих підвиди - *B. bidens typicus*

Puzanov, 1925 та *B. bidens attenuatus* Krynick., 1833.

Вид *B. cylindrica* ми розглядаємо як цілосний, а виділені І. І. Пузановим підвиди у великій мірі відбивають міжпопуляційну мінливість, яка викликала впливом факторів навколишнього середовища та просторовою ізоляцією.

В И С Н О В К И

1. Під час дослідження наземних молюсків роду *Berghulopsis* було вивчено 4525 особин *B. cylindrica* із 100 популяцій та 1349 особин *B. bidens* із 39 популяцій, розташованих у всіх природно-кліматичних районах Крицького півострову.

Під час аналізу літературних даних, колекційного матеріалу та власних зборів були уточнені межі видових ареалів молюсків *B. cylindrica* та *B. bidens*.

2. Вивчена наявність певних зв'язків між факторами навколишнього середовища (середня температура липня, річна сума опадів т. ін.) та середньопопуляційними значеннями конхологічних ознак молюсків. Крім того, надруком цих зв'язків у двох видів молюсків виявився протилежний.

3. Під час формування загального морфотипу черепашки наземних молюсків *B. cylindrica* та *B. bidens* найбільш важливу роль відіграє спільна швидкість зростання черепашки у висоту та ширину в залежності від кількості обертів. Географічна мінливість розмірів та форми черепашки молюсків роду *Berghulopsis* може бути описана спільною взаємодією цих параметрів.

4. Мінливість частоти стрічання особин з палатальною складкою у популяціях *B. cylindrica* та *B. bidens* може бути а'ясована або мутаційним процесом, або міжвидовою гібридизацією в області їх спільного поширення.

5. Аналіз абсолютних значень морфометричних ознак черепашки, а

КРИЦЬКИЙ ПІВОСТРОВ
ІНСТИТУТ РАДИКАЛЬНИХ
РЕФОРМ

таком взаємозв'язків як конкордантних параметрів між особ, так і з факторами навколишнього середовища у різних групах локальних популяцій обох видів показав, що міжпопуляційна мінливість моллюска *B. cylindrica* є проявом видової норми реакції на рівномірні фактори навколишнього середовища, тоді як різниця між ГМП *B. bidens* викликана значними генетичними різницями між ними.

6. Мінливість розмірів та форми різних відділів репродуктивного апарату *B. cylindrica* в значній мірі пов'язана із міжпопуляційною мінливістю розмірів черепашки.

7. На основі палеогеографічних даних та порівняльного аналізу морфологічної мінливості обґрунтована теорія балкавського походження кримських бредулопосів. Запропонована гіпотеза поширення та внутрішньовидової диференціації моллюсків *B. cylindrica* та *B. bidens*.

8. У складі *B. bidens* на підставі морфології черепашки та особливостей поширення на території Кримського півострову переописані два підвиди - *B. bidens typicus* Puzanov, 1925 та *B. bidens attenuatus* Krynicki, 1833.

Список праць, опублікованих по темі дисертації:

Крамаренко С. С. Сезонная изменчивость размерно-возрастной структуры популяции *Brephulopsis bidens* на окрестностях г. Симферополя // Актуальные вопросы экологии Азово-Черноморского региона и Средиземноморья : Сб. трудов. - Симферополь, 1993. - С. 195-199.

Крамаренко С. С., Попов В. Н. Изменчивость морфологических признаков наземных моллюсков рода *Brephulopsis* Lindholm, 1925 (*Gastropoda*; *Pulmonata*; *Buliminidae*) в зоне интродуктивной гибридизации // Журн. общ. биол. - 1993. - Т. 54. - С. 682-690.

Попов В. Н., Крамаренко С. С. О межвидовых различиях характера

роста раковин наземных моллюсков рода *Brephulopsis* (*Gastropoda*; *Buliminidae*) Крыма // Вестн. зоол. - 1994. - № 4-5. - С. 3-7.

А Н Н О Т А Ц И Я

Крамаренко С. С. Фенотипическая изменчивость крымских моллюсков рода *Brephulopsis* Lindholm (*Gastropoda*, *Pulmonata*, *Buliminidae*) (Рукопись).

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.08. - зоология. Симферопольский госуниверситет. Симферополь, 1994 г.

На примере двух видов наземных моллюсков рода *Brephulopsis* (*Buliminidae*) Крыма продемонстрировано влияние некоторых факторов внешней среды (средняя температура июля, годовая сумма осадков и т.п.) на географическую изменчивость конхологических признаков. Кроме того, межпопуляционная изменчивость размеров и формы раковины может быть охарактеризована комбинаторным взаимодействием двух основных параметров - скоростью нарастания раковины в высоту и скоростью нарастания раковины в ширину.

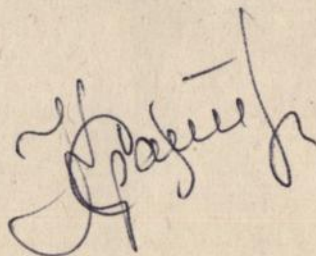
На основе особенностей географического распространения на территории Крымского полуострова, анализа значений конхологических признаков как в абсолютном, так и в логарифмическом масштабах и функциональных связей между некоторыми признаками раковины моллюсков из различных регионов Крыма проведена ревизия каждого из изученных видов на подвидовом уровне. Показана видовая целостность *Brephulopsis cylindrica* (Mönke, 1823), а в составе *B. bidens* восстановлены два подвида - *B. bidens typicus* Puzanov, 1925 и *B. bidens attenuatus* Krynicki, 1833.

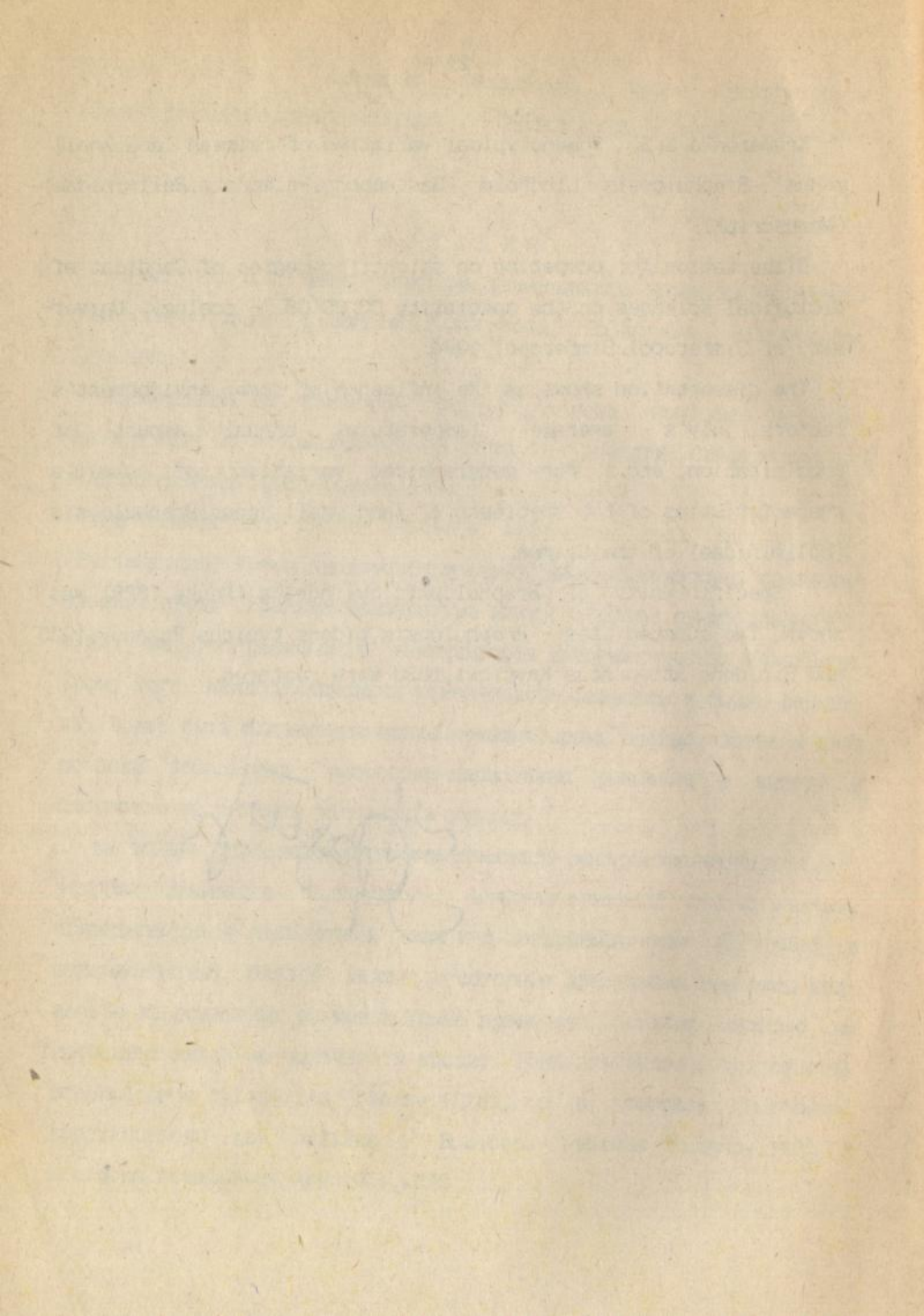
Kramarenko S.S. Phaenotypical variation of crimean land snail genus *Brephulopsis* Lindholm (Gastropoda, Fulmonata, Buliminidae) (Manuscript).

Dissertation for competition on scientific degree of Candidat of biological sciences on the speciality 03.00.08. - zoology. University of Simferopol. Simferopol, 1994.

The dissertation shows us the influence of some environment's factors (July's average temperature, annual amount of precipitation, etc.) for geographical variation of shell's characteristics of two specieses of land snail genus *Brephulopsis* (Buliminidae) of the Crimea.

Specific unity of *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828) was shown. Two subspecieses - *Brephulopsis bidens typicus* Puzanov, 1925 and *B. bidens attenuatus* Krynicky, 1833 were restored.

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'S.S. Kramarenko', is written in a cursive style in the lower right quadrant of the page.



Ms. A. 1. 2. 3.

AB 31.923