

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

КРАМАРЕНКО Сергій Сергійович



УДК 594.382

ФОРМУВАННЯ ПАТЕРНІВ ПРОСТОРОВО-ЧАСОВОЇ  
МІНЛИВОСТІ НАЗЕМНИХ МОЛЮСКІВ:  
МУЛЬТИМАСШТАБНИЙ ПІДХІД

03.00.08 – зоологія

Автореферат  
дисертації на здобуття наукового ступеня  
доктора біологічних наук

Київ – 2014

## АНОТАЦІЯ

**Крамаренко С.С. Формування патернів просторово-часової мінливості наземних молюсків: мультимасштабний підхід.** – Рукопис. Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 – зоологія. – Інститут зоології імені І.І. Шмальгаузена НАН України. Київ, 2014.

Для просторово-часових патернів мінливості наземних молюсків визначено три масштаби, в яких по різному проявляється дія факторів мікроеволюції: *мікрогеографічний* (порядку  $10^2$ - $10^3$  м), *мезогеографічний* (порядку  $10^5$  м) та *макрогеографічний* (порядку  $10^6$  м).

В мікрогеографічному масштабі головним чинником є обмежена можливість молюсків до міграції та наявність мікробіотопічної селекції. В мезогеографічному масштабі структура популяцій може бути результатом чисельних проявів ефекту засновника або ж результатом одного єдиного акту інтродукції. В макрогеографічному масштабі найбільш суттєвим фактором, що обумовлює просторову структуру міжпопуляційної генетичної та фенотипової структурованості є добір, що пов'язаний з градієнтом чинників довкілля. Отримані результати дозволяють більш точно визначити відносну роль механізмів мікроеволюції, що діють в різних просторово-часових масштабах, а також реконструювати процеси мікроеволюції у часі.

**Ключові слова:** патерни просторово-часової мінливості, мультимасштабний підхід, мікроеволюційні процеси, демекологічні характеристики, наземні молюски

## АННОТАЦИЯ

**Крамаренко С.С. Формирование паттернов пространственно-временной изменчивости наземных моллюсков: мультимасштабный подход.** – Рукопись. Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.00.08 – зоология. – Институт зоологии имени И.И. Шмальгаузена НАН Украины. Киев, 2014.

Для паттернов изменчивости наземных моллюсков выделены три пространственных масштаба, в которых по-разному проявляется роль различных факторов микроэволюции, и с помощью фрактального анализа установлена размерность этих масштабов: *микрореографического* (порядка  $10^2$ - $10^3$  м), *мезореографического* (порядка  $10^5$  м) и *макрореографического* (порядка  $10^6$  м).

Установлено, что на формирование паттернов изменчивости в различных масштабах требуется разные периоды времени, что позволяет рассматривать их как *пространственно-временные* паттерны.

В микрореографическом масштабе основным фактором, определяющим паттерн пространственной генетической и фенотипической структуры популяции, является ограниченная способность к миграции (низкая выживаемость) и наличие микробиотопической селекции, что может привести к проявлению структурированности даже в пределах небольших территорий (порядка метров или десятков метров). Структура генетически и фенотипически уникальных и пространственно разделенных популяций в мезореографическом масштабе может быть результатом многочисленных (и/или повторных) проявлений «эффекта основателя» или же результатом одного единственного акта интродукции и связанных с ними генетико-стохастических процессов. В макрореографическом масштабе популяции распределены вдоль широкого градиента факторов внешней среды и, соответственно, отбор, приводящий к формированию локальных адаптаций, становится наиболее существенным фактором, определяющим паттерн межпопуляционной генетической и фенотипической структурированности.

Показано, что пространственная структура внутривидовой изменчивости носит фрактальный (самоподобный) характер, хотя степень проявления фрактальности значительно изменяется в разных пространственных масштабах.

Отмечена высоко достоверная корреляция между уровнем генетической дифференциации и размерами исследованной территории, которая в наибольшей степени проявляется для *мезо-* и *макрореографического* масштабов и может быть описана моделью «перешагивания-по-камням» (stepping-stone model).

Показано, что характер размещения особей наземных моллюсков в пространстве носит фрактальный характер (т.е., особи собраны в агрегации, которые, в свою очередь, собраны в агрегации более высокого порядка); такая «крупнодисперсная» структура способствует повышению внутри- и межпопуляционного генетического и фенотипического разнообразия.

Процессы активного перемещения улиток в пределах популяции могут быть описаны моделью броуновского движения и также характеризуются элементами фрактальности. Показано формирование у наземных моллюсков различных механизмов пассивного переноса на далекие расстояния (LDD -- long distance dispersal), которые определяются различными вариантами анемохории, гидрохории, зоохории и антропохории.

Впервые выделено четыре группы наземных моллюсков, которые сформировали различные элементы репродуктивной стратегии в отношении признаков «размер кладки/размер яйца»: с немногочисленными кладками и мелкими яйцами; с немногочисленными кладками и крупными яйцами; с многочисленными кладками и мелкими яйцами; с многочисленными кладками и относительно крупными яйцами. В целом отмечена обратная зависимость между размерами кладки и величиной яиц среди разных видов улиток и слизней.

Полученные результаты позволяют уточнить относительную роль механизмов микроэволюции, действующих в разных пространственно-временных масштабах, а также реконструировать процессы микроэволюции во времени.

**Ключевые слова:** паттерны пространственно-временной изменчивости, мультимасштабный подход, микроэволюционные процессы, демэкологические характеристики, наземные моллюски.

## SUMMARY

**Kramarenko S.S. Formation of the land snail's spatial-temporal variability patterns: a multiscale approach.** – Manuscript. Thesis for a Doctor of biological sciences degree in speciality 03.00.08 – zoology. I.I. Schmalhausen Institute of Zoology of the National Academy of Sciences of Ukraine. Kyiv, 2014.

The three scales in which the different role of microevolution factors were established for the spatial and temporal patterns of land snails variability. *microgeographic* (of order  $10^2$ - $10^3$  m), *mesogeographic* (of order  $10^5$  m) and *macrogeographic* (of order  $10^6$  m).

At the *microgeographic* scale the major factors are the limited ability of molluscs to migration and the presence of microbiotopical selection. At the *mesogeographic* scale the observed structure of land snail populations may be the result of founder effect numerous manifestations as for the result of a single introduction. Finally at the *macrogeographic* scale the genetic and phenotypic selection along with environmental factors gradients are the most significant factors determining the observed pattern. The obtained results allow to define more precisely the relative role of microevolution mechanisms that operate at different spatial and temporal scales, and to reconstruct the processes of microevolution over time.

**Keywords:** patterns of spatial and temporal variability, multiscale approach, microevolution events, demecological characteristics, land snails.