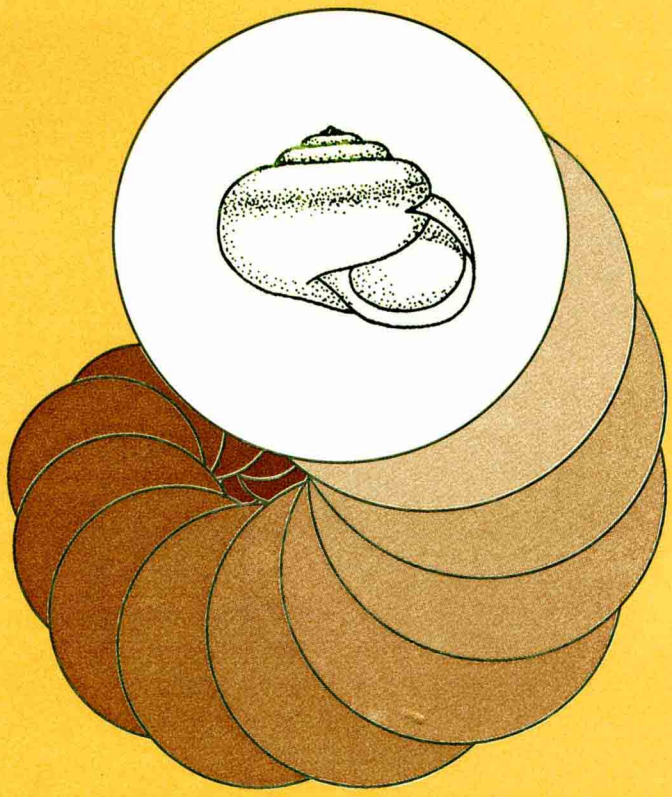
И. М. Хохуткин

СТРУКТУРА ИЗМЕНЧИВОСТИ ВИДОВ НА ПРИМЕРЕ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ



И. М. Хохуткин • СТРУКТУРА ИЗМЕНЧИВОСТИ ВИДОВ НА ПРИМЕРЕ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

И. М. Хохуткин

СТРУКТУРА ИЗМЕНЧИВОСТИ ВИДОВ НА ПРИМЕРЕ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ

ЕКАТЕРИНБУРГ 1997

УДК 594.382:575.1

Хохуткин И. М. **Структура изменчивости видов на примере наземных моллюсков.** Екатеринбург: УрО РАН, 1997. ISBN 5-7691-0696-4.

Изменчивость, т. е. разнообразие внутривидовых характеристик, рассматривается через призму устойчивого единства элементов, их отношений и целостности, составляющих структуру объекта. Для выявления адаптационных приспособлений на всех иерархических уровнях организации использованы генетически и фенетически детерминированные окрасочные признаки раковины наземных моллюсков. Они инвариантны относительно разных биологических объектов, что соответствует понятию элементного анализа. На основании изучения жизненных циклов ряда видов анализируется полиморфизм популяций в биотопическом, сезонном и географическом аспектах. Этот подход распространяется на группы близких и более далеких видов.

Для зоологов и специалистов, интересующихся проблемами популяционной биологии.

Ответственный редактор

доктор биологических наук **Л. Н. Добринский**

Рецензенты

кандидат биологических наук **Ю. А. Малоземов**
кандидат биологических наук **А. М. Марвин**

ISBN 5-7691-0696-4

$X\frac{4(97)}{8П6(03)1993}$ ПВ-1997

© УрО РАН, 1997

ОТ РЕДАКТОРА

Монография посвящена интересной проблеме, лежащей на грани проблем микроэволюции, видообразования и макроэволюции. В этом плане важно изучение преемственной связи между видовым разнообразием и разнообразием в группе близких видов. Даны общие характеристики изменчивости моллюсков, благодаря наличию ряда полиморфных систем — одних из самых удобных объектов для решения обсуждаемых эволюционных проблем. Внедрение популяционных методов в полевые исследования представляется весьма важным для оценки изменчивости природных биологических систем.

Анализ внутривидового разнообразия ("внутривидовой изменчивости") дает представление о структуре популяций. Показано, что признаки, относящиеся к разным системам, проявляют сходнонаправленные тенденции изменчивости. На основе вида, выбранного в качестве центрального для исследования — кустарниковой улитки, установлено, что популяционная структура малоподвижных наземных моллюсков хорошо описывается моделью подразделенной популяции. Рассматривается многообразие локальных и географических факторов среды обитания, могущих иметь самое разное селективное влияние в определенных условиях.

Автор показал на конкретном материале результативность фенетического подхода, ранее применявшегося только на внутрипопуляционном уровне, к решению вопросов о преемственности разнообразия и генетических механизмов, его определяющих, на внутривидовом, видовом и надвидовом уровнях.

Работа важна для целей мониторинга; в ней дана оценка антропогенного воздействия на природные популяции. Основные выводы сделаны на основе исследований синантропного вида, легко заселяющего парки и лесопарки, а также нарушенных или человеком, или в результате природных процессов древесных и кустарниковых насаждений.

Л. Н. Добринский

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 95-04-11041).

ПРЕДИСЛОВИЕ

В настоящее время факт биологической эволюции неоспорим. Однако до сих пор остается не вполне ясным и решенным вопрос о механизмах эволюции. Согласно классической концепции, процесс видообразования градуалистичен, т. е. происходит постепенно. В дальнейшем определенный пул фактов, как-то: пробелы в палеонтологической летописи, частое отсутствие промежуточных форм, относительно короткие и насыщенные периоды видообразования — привел к концепции, согласно которой в истории вида чередуются периоды устойчивого и неустойчивого положения. Последний относительно короток: многие виды в этот период вымирают, а переход от родительского вида к дочернему практически скачкообразен. Такие пунктуалистические воззрения рассматривали процесс эволюции в качестве альтернативы микроэволюционным подходам. Непротиворечивость и взаимодополняемость постепенной и внезапной форм видообразования показаны дальнейшим ходом научной мысли. В общем виде смена стабильности взрывной эволюцией — свойство термодинамической эволюции открытых систем.

При таком подходе значительную роль играют популяционная биология и ее более частные разделы — популяционная генетика и популяционная экология; в конкретных случаях требуется знание основ эколого-географических закономерностей, составляющих фундамент функционирования экосистем и эволюционных процессов, в результате которых они возникли. Центральным звеном этих направлений можно считать проблему адаптаций. Одним из объективных ограничений, мешающих получению адекватных данных о процессе адаптации, является рассмотрение биологических структур в статике, вне связи с пространственно-временными изменениями. Другой ограничительный фактор — исследование их без учета тех элементов (признаков), которые отражают целостную сущность биологического объекта. Все это не позволяет в достаточно четкой по-

следовательности изучать иерархически соподчиненные биологические системы и в конечном итоге затрудняет оценку их связей и функционирования.

Таким образом, актуальность проблемы "целостного" анализа структуры изменчивости биологических систем (видовых популяций и популяций взаимодействующих видов) определяется дальнейшим развитием теоретических основ популяционной биологии на базе элементного анализа. Для решения этих вопросов в качестве модельных объектов были выбраны виды наземных моллюсков отряда Geophila, многие из представителей которого являются полиморфными по окраске раковины и чрезвычайно удобны для эколого-генетического изучения.

В основу настоящего исследования положено выяснение принципов взаимосвязи биологических систем популяционного и видового уровня. Мы лишь кратко остановились на материалах по надвидовой изменчивости, поскольку они по сути дела составляют предмет самостоятельного изучения. Методология работы — исследование изменчивости этих систем, выполненное в методически едином ключе (фенетический анализ). Основная проблема, решаемая в работе, — анализ структур изменчивости морфологических признаков с экологических позиций.

Основная цель работы заключалась в изучении структуры изменчивости внутрипопуляционных, популяционных и видовых категорий у наземных моллюсков в разных географических точках и регионах. В соответствии с этим были поставлены следующие задачи: 1) выявить общие тенденции в структуре изменчивости моллюсков; 2) выяснить ряд биологических характеристик как комплекс признаков, отражающий уровень функционирования вида в конкретных условиях биогеоценоза; 3) исследовать общие принципы организации полиморфной структуры популяций разных видов.

Автор на протяжении многих лет работы имел возможность обсуждать ее основные положения с коллегами. Я благодарен за конструктивную и благожелательную критику и ценные замечания В. Н. Большакову, Л. М. Сюзюмовой, Я. И. Старобогатову, Н. В. Глотову, Н. Д. Круглову, Л. Ф. Семерикову, Э. А. Гилевой, Н. В. Николаевой и К. И. Бердюгину. Без постоянного внимания со стороны моей основной помощницы и соавтора многих работ А. И. Лазаревой выход этой книги в свет был бы невозможен.

Глава I

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИЗУЧЕНИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОЛЛЮСКОВ

I. 1. ПОПУЛЯЦИЯ И ВИД КАК ЭВОЛЮЦИОННЫЕ КАТЕГОРИИ

Живой природе в целом и ее отдельным объектам свойственна иерархическая организация. Относительно устойчивое единство элементов, их отношений и целостности составляет фундаментальную основу объекта — структуру. При этом объект выступает в качестве системы, структура рассматривается как ее инвариантный аспект. Таким образом, идея о структурных уровнях организации в биологии зиждется на изучении биологических систем. Во взаимодействии со средой система выступает как единое целое, поскольку совокупность элементов, ее составляющих, порождает интегративные системные качества. Иерархичность строения биологических систем подразумевает последовательное включение систем более низкого уровня в системы более высокого, причем система низшего ранга рассматривается как элемент (подсистема) системы высшего ранга. При этом соблюдается принцип эпиморфизма — одному элементарному процессу у низшей системы соответствует несколько элементарных процессов у высшей. При таком эпиморфном отображении основные отношения, характеризующие систему как целое, сохраняются. Подчеркнем далее еще один важный момент: отношения и связи в системах сами могут быть представлены как ее элементы. Наиболее конструктивно и рационально выделение четырех уровней организации жизни на Земле, предложенное Н. В. Тимофеевым-Ресовским (1962) на единой основе элементарных структур и явлений, определяющих специфику

этих уровней. События, протекающие на молекулярно-генетическом и онтогенетическом уровнях, приводят к историческому процессу изменения форм организмов на популяционном уровне. Это в свою очередь ведет к образованию пусковых механизмов эволюции, дифференциации, возникновению адаптаций, видообразованию и эволюционному процессу (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). Одумом (1975) высказаны близкие взгляды.

Синтез генетики и дарвинизма был осуществлен в работах ряда авторов, начиная с С. С. Четверикова (1926), предсказавшего неизбежность генетической гетерогенности природных популяций (Timofeeff-Ressovsky, 1927, 1939; Fisher, 1930; Wright, 1931; Дубинин, Ромашов, 1932; Холдейн, 1935; Dobzhansky, 1937), и закончился созданием синтетической теории эволюции (Huxley, 1942). Популяция выступает в качестве эколого-генетической интегрированной системы. Ее генофонд способен накапливать лишь коадаптивное количество наследственной изменчивости, т. е. только те гены, которые увеличивают приспособленность и способствуют созданию сбалансированных фенотипов. В "норме" такой интегрированный фенотип предназначен для обеспечения максимальной приспособленности: он обладает устойчивостью к изменениям, вызываемым новыми давлениями отбора; популяции свойствен гомеостаз (Darlington, Mather, 1949; Lerner, 1954; Майр, 1968). Популяция — элементарная эволюционная структура, а длительное и векторизованное изменение ее генотипического состава во времени — элементарное эволюционное явление. Вид — это группа викарирующих популяций, особи которых способны к скрещиванию друг с другом, иными словами — наибольшее сообщество особей, биологически изолированных от других таких же видов. Виды определяются не отличиями, а обособленностью. Таким образом, одним из возможных завершений микроэволюционных процессов является формирование видов. Вид — основной этап эволюционного формообразования. Главнейшими из пусковых механизмов эволюции можно считать образование и выход на межпопуляционную арену адаптаций и формообразование.

Проблема адаптации — одна из центральных проблем, на которую пытается пролить свет теория эволюции. Она связана с двумя принципами: оптимальности и адекватности (Рашевский, 1968). Конструкция органической структуры, необходимая для выполнения данной функции, должна быть оптимальной в отно-

шении нужного количества материала и необходимых затрат энергии. Конструкция также должна быть адекватна заданной функции при заданных изменяющихся условиях среды. В качестве показателя адекватности биологических систем используется понятие приспособленности. Адаптации могут быть классифицированы с точки зрения эволюционной значимости (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). Одни из них связаны с узколокальными условиями существования и характеризуют либо отдельные виды, либо очень небольшие группы видов, другие — с широким кругом условий существования, характеризуя обычно крупные таксоны, начиная с семейства. Адаптации в целом являются специализированными, эволюционными приспособлениями организма к элементам среды на любом из уровней организации. Эволюционный процесс связан не только с расширением возможностей освоения новых адаптивных зон, но и с появлением системы запретов, не позволяющих на данных генотипическом и морфофизиологическом уровнях осваивать определенные среды. Наряду с понятием популяционного гомеостаза, означающего поддержание во времени постоянства популяционных характеристик, было сформулировано понятие гомеореза (Уоддингтон, 1970). При этом на постоянном уровне должен поддерживаться протяженный во времени процесс изменения, т. е. траектория. Для канализованной траектории предложен термин "креод". Различаются эпигенетические и архетипические креоды. Оба канализованы и защищены порогоподобными барьерами от внешних воздействий. Но если у первых положение порогов устанавливается естественным отбором, то у вторых определяется внутренней необходимостью. Последнюю также создает естественный отбор, но на основе существующих в онтогенезе данной формы генотипически обусловленных морфофизиологических предпосылок для формирования соответствующих признаков и свойств. Такая постановка вопроса позволяет сделать вывод, что эволюционные изменения фенотипа, возникающие под действием естественного отбора, ограничены возможной полнотой ответа эпигенотипа. К этому можно добавить, очевидно, соображения Э. Майра об эволюционной инерции. Он пишет: "...чем большее число генов участвует в формировании данной фенотипической черты ("признака"), тем менее вероятно, что такой признак будет отвечать на естественный отбор. Этим объясняется ... существование родовых признаков,

а также признаков, характеризующих семейства и отряды" (1968. С. 486).

Зачастую считается, что весь процесс макрофилогенеза осуществляется только посредством элементарных микроэволюционных процессов на микрофилогенетическом уровне. Популяции организмов разных видов, образовавшихся в результате эволюции, вступают в сложные взаимоотношения как между собой, так и с косными элементами среды на биогеоценотическом уровне организации. Основа этих отношений экологическая. Но такая постановка вопроса довольно неожиданным образом приводит нас к выводу о неоднозначности этих связей. Одной из них является существование биотаксологической системы взаимосвязи крупных таксономических групп, реально существующих и взаимодействующих в природе (Численко, 1981). Разрабатывая затронутую здесь проблему, Я. Старобогатов (1988) подчеркивает, что правильнее делить единый эволюционный процесс на три этапа: микроэволюцию, видообразование и макроэволюцию. При этом микроэволюция складывается из элементарных актов — элементарных эволюционных явлений — и приводит к оптимизации существования вида в тех экосистемах, в которых он участвует. Видообразование складывается из тех же "элементарных явлений", но в конечном счете приводит к элементарному акту эволюции экосистем. Макроэволюция складывается из актов видообразования как элементарных актов и приводит к разнообразию экосистем в биосфере, иными словами, к усложнению строения биосферы в целом, а в связи с этим и к увеличению разнообразия органического мира.

Подходы синтетической теории эволюции подвергались острой критике, в частности, в работе М. Кимуры (1985). Однако автор этой критики подчеркивает, что анализ адаптивных стратегий может быть полезен при рассмотрении фенотипической эволюции. Он согласен с тем, что естественный отбор — движущая сила эволюции морфофизиологических особенностей организма; фенотипическая эволюция имеет ярко выраженный приспособительный характер.

Очертив таким образом круг теоретических и методологических основ изучения изменчивости, подчеркнем, что главное внимание мы сосредоточим на изменчивости фенотипически выраженных признаков; генетическая основа этих признаков у ряда видов моллюсков изучена также хорошо. Методически важно

и практически удобно оценить элементарные системы окрасочных признаков раковины моллюсков. Основная ценность их — инвариантность относительно рассматриваемых объектов (популяция — вид — комплексы видов — высшие таксоны). Они характеризуют любой из рассматриваемых объектов как целостную систему и отвечают, таким образом, принципам элементного анализа. Такой подход позволяет связать воедино два вида процессов, текущих на внутри- и межвидовом уровнях в плане единства систем элементарных признаков при микро- и макроэволюционных изменениях и видообразовании. Возможным становится подход к выявлению принципов взаимодействия этих процессов.

I. 2. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИЗМЕНЧИВОСТИ МОЛЛЮСКОВ

I. 2. 1. Непрерывная изменчивость

Литература, посвященная изменчивости моллюсков, огромна. Уже ранние авторы обратили внимание на крайнюю локализованность и значительную степень изменчивости популяций наземных моллюсков; аналогичные данные были получены вскоре при исследовании морских и пресноводных форм. При этом изучались как дискретные (опоясанность, полиморфизм по окраске и закрученность раковины), так и непрерывные (размеры, структура раковины, изменения фона окраски) формы ее проявления. Впоследствии непрерывной внутривидовой изменчивости было посвящено значительное число исследований, которые показали, что крайние внутривидовые формы связаны между собой переходами и образуют так называемые круги и кольца форм; такими же переходами связаны и близкие виды. Иными словами, в пределах ареалов близкородственных форм нелегко наметить границы между ними (Coutagne, 1894—1895; Plate, 1907; Kleinschmidt, 1926; Rensch, 1926, 1933, 1937; Forcart, 1933; Degner, 1936; Матекин, 1959; Муратов, 1989). В целом эти работы знаменовали собой перевод малакологических исследований в русло политипической концепции вида. Следует подчеркнуть, что, несмотря на значительную степень изменчивости размеров и структур раковины, эта изменчивость не безгранич-

на и подчинена определенным закономерностям, имеющим генетическую основу. Иначе говоря, граница фенотипической изменчивости генетически детерминирована (Boycott, 1938). В дальнейшем работы этого направления получили четкую базу при исключении из видовых списков негенетических вариантов модификационной изменчивости (Cook, Peake, 1960; Cook, 1965; Murray, Clarke, 1968).

Были сформулированы экологические правила географической изменчивости наземных моллюсков, иначе — экогеографические (Rensch, 1932, Klemm, 1939; Knipper, 1939). Они коротко сводятся к следующему. 1. В оптимальных климатических условиях моллюски достигают максимальных размеров. 2. В условиях сильной инсоляции или в наиболее засушливых местах относительная масса раковины больше. 3. В холодном климате появляется тенденция к коричневатой и гладкой раковине, в сухом и жарком — к белой и резко скульптурированной. Первое из этих правил требует некоторого пояснения. У каждого вида имеется оптимальный по сочетанию абиотических факторов район ареала, где особи могут достигнуть максимальных размеров. Любой из этих факторов, находящийся в минимуме, очерчивает оптимальные зоны ареалов сразу многих, в основном экологически близких, видов. Например, в горных условиях наименьшие размеры раковин разных видов бывают как близ верхней высотной границы распространения, так и близ нижней. В первом случае ограничительным фактором является низкая температура, во втором — недостаток влаги. Фактически это правило, получившее впоследствии название "правила оптимума", было доказано задолго до Б. Ренша, а затем неоднократно иллюстрировалось (Johnston, 1853; Geyer, 1909; Pelseneer, 1935; Schilder, 1952; Лихарев, Раммельмейер, 1952, Лихарев, 1962). П. В. Терентьев (1970) дает статистическое обоснование как правила оптимума, так и зависимого от него правила Хеммингсена: наименьшее число близких видов имеет наибольшие размеры раковины, отвечающие наиболее оптимальным температурам. Подчеркивается, что все экогеографические правила — суть популяционные, т. е. все они установлены на популяционном уровне (Майр, 1968; Wolda, 1971).

Общий подход к оценке окрасочных признаков как приспособительных может быть проиллюстрирован ссылкой на работу Х. Котта (1950). Он подробно рассматривает следующие ситуа-

ции у разных видов животных. Маскировка противотенью (сверху окраска темнее, снизу светлее) приводит к скрадыванию формы. Округленная поверхность выглядит при освещении сверху оптически плоской. Эффект усиливается белыми отметинами, которые напоминают блики солнечного света и отвлекают взор наблюдателя от оптически плоской поверхности тела на нижележащие блики. Типы пятнистых рисунков на расстоянии, достаточном для слияния пятен, создают эквивалент противотени. Прослеживается связь противотени с формой, средой, образом жизни, с положением тела и т. п. Все это приводит к созданию эффекта покровительственной окраски и скрадывающего затенения. Расчленяющая окраска, "работающая" по принципу контраста, "убирает" форму, сливая контур тела с контуром субстрата. Интересно положение, принимаемое некоторыми бабочками, когда параллельные бурые пятна на крыльях приходят в соответствие с параллельными жилками мертвых листьев растения. Таким образом, инстинкт так связан с рисунком, что система окраски гармонирует с окружающей средой; затушевываются контуры тела и его граница со средой. Аналогичная ситуация показана нами на *Caucasotachea atrolabiata*. Моллюск ориентирует раковину так, что широкая центральная спиральная полоса совпадает с трещиной коры дерева — животное выглядит на расстоянии естественным наростом дерева; иллюзия чрезвычайно полная. Раковины многих других видов также очень похожи на наросты и с определенного расстояния не отличимы от них. В случае, когда моллюски, имеющие цветные полосы, живут в открытых местообитаниях, например среди низкорослой растительности на склонах гор, окраска полос и раковины значительно "бледнеет", вплоть до образования гиалозонатных полос, и на расстоянии также сливается с данным фоном, при этом "расчленяясь" на нем. Ряд типов окраски вызывает имитацию или, напротив, скрывание тени. Покровительственная окраска, маскировка в целом несут защитную функцию. Так как большинство хищников не различают цвета, то для потенциальной жертвы маскировка связана не с цветовым зрением, а с убиранием контуров. Охотничья стратегия хищника направлена на различение тонов, а не цветов. Все это приводит к относительной элиминации из популяции жертвы, а вовсе не создает абсолютную безопасность. При этом действуют такие процессы, как избирательное поедание тех или иных окрасочных форм и научение хищника.

В литературе последнего времени можно найти также достаточно много примеров, связанных с изучением непрерывной изменчивости признаков раковины. А. Кэйн (Cain, 1977) на примере европейских видов подтверждает тенденции, ранее выявленные П. Пилсбри для американских видов: моллюски, населяющие открытые участки, характеризуются в основном светлыми, непрозрачными раковинами; в тенистых местах встречаются преимущественно более темные и просвечивающие раковины. С высотой наблюдается уменьшение размеров и ослабление пигментации (Burla, Stahel, 1983). Аналогичные закономерности отмечаются и в окраске тела (Cowie, 1990). Климатические и другие особенности биотопов могут определять морфологические различия внутривидовых форм даже на незначительном ареале некоторых видов; по их градиентам наблюдается непрерывная цепь конхологических переходов (Schröder, 1978; Cook, Pettitt, 1979; Coppois, Glowacki, 1982; Lopez-Alkantaria et al., 1983). В ряде случаев такие процессы могут привести к формированию подвидовых форм (Байдашников, 1990 а).

Число таких работ можно увеличить многократно. В целом при изучении непрерывной изменчивости мы сталкиваемся с географической изменчивостью. Под ней понимаются различия между пространственно разделенными популяциями вида; следовательно, она относится к разряду популяционных явлений (Майр, 1968). Давление отбора при географической изменчивости приводит к разным типам дифференциации популяций. Существующий же параллелизм в изменчивости видов позволил подойти к выявлению ряда общих закономерностей, т. е. означенных выше экогеографических правил. Изменения признаков при этом связаны зачастую с адаптациями к климатическим факторам, в том числе в зонально-вертикальном рассмотрении. Такие же тенденции прослеживаются на ископаемом материале (Kaltenbach, 1936). В ряде случаев адаптивность тех или иных признаков и структур достаточно ясна и может быть интерпретирована однозначно. В других случаях мы имеем дело со взаимосвязанными изменениями признаков. В более сложных ситуациях исследователь сталкивается с закономерным изменением признака по градиенту фактора, связь с которым даже в предположительной форме не устанавливается. И, наконец, встречаются чрезвычайно сложные ситуации: полифункциональность морфологических структур, резкая специфичность абиотических

факторов конкретных местообитаний, биотические отношения. Приведем несколько примеров, иллюстрирующих сказанное.

Моллюски большого размера обычно живут в условиях высокой влажности, в то же время при высокой плотности популяций улитки обычно имеют раковину меньших размеров, чем при низкой плотности. Киль на периферии раковины появляется, как правило, у уплощенных раковин, что связывается с механизмом равновесия (Goodfriend, 1986). Поверхность (площадь) устья относительно площади раковины играет роль при устойчивости к высыханию, поскольку связана с регуляцией водообмена (Gebhardt-Dunkel, 1953). У ксерофилов она меньше, чем у мезофилов; в то же время улиткам большого размера нужно относительно большое устье, так как от этого зависит успешность прикрепления к субстрату животного большей массы (Cameron, 1981; Goodfriend, 1986). Таким образом, отбор на экономию раковинного материала находится в противоречии с силами отбора по другим требованиям, в частности, с изменениями размера устья как регулятора водного режима. Геометрия раковины в целом играет значительную роль в водообмене и регуляции температуры: за счет определенного ее строения происходит перераспределение тепловых потоков и достигается, что особенно важно в аридных местообитаниях, нужная температура внутри раковины, где расположены жизненно важные органы (Schmidt-Nielsen et al., 1971). Заселение моллюсками таких местообитаний становится также возможным благодаря увеличению периода спячки, которая напрямую связана с размерами раковины, утолщением ее и эпифрагмы и с сокращением размеров апертуры (Machin, 1967). В большой серии работ показано, что форма раковины определенным образом связана с поверхностью субстрата, на котором находится животное. В конечном итоге это способствует выходу из конкуренции за пищу видов, имеющих разные раковины (Cain, 1977в, 1981в; Cameron, 1978; Cowie, Cain, 1978; и др.).

Число радиальных ребер на раковине у некоторых видов увеличивается при повышении средней температуры местообитания, но оно изменяется также с увеличением высоты раковины: последняя становится более тонкостенной, а число ребер — меньше (Stepczak, 1970). Показаны сложные адаптации замыкательного аппарата и устьевой арматуры раковин клаузилиид и пупиллид (Лихарев, 1962; Solem, 1972; Шилейко, 1978, 1984;

Goodfriend, 1986). Делается вывод о полифункциональности этих структур, с преобладанием функции защиты от высыхания, а также как регулятора в управлении раковины, функции защиты от хищников и ряда других. У морских гастропод преобладает защитная функция этого аппарата (Vermeij, 1975в; Vermej, Covich, 1978). Чрезвычайно интересно наличие его в редких случаях у пресноводных гастропод (Baker, 1945; Гожик, Присяжнюк, 1978; Richards, 1964). У них устьевая арматура рассматривается как образование, повышающее прочность раковины. Но так как хищники здесь менее специализированы на питании животными с твердой раковиной, чем морские, и фауна их значительно беднее, то и "защитные" признаки жертв развиты хуже и встречаются реже. Различие в изменчивости апертуры в близких популяциях вида зачастую может носить случайный характер, связанный с процессом генетического дрейфа (Bondesen, 1966).

Слабовыраженная микрогеографическая изменчивость может быть связана с экологическими условиями изучаемого района. В близких местообитаниях при этом могут возникать разные полувиды, различающиеся морфологически; размеры в таком случае не носят приспособительного характера (Gould et al., 1974; Gould, Woodruff, 1978, 1986). В то же время при изучении популяций одного из видов церионов, показано, что распределение размеров раковин по морским островам стабильно на протяжении примерно пятидесяти лет, что отражает стабильность условий внешней среды. Однако исследование ископаемых раковин данного вида из этих же местообитаний привело к выводу об отсутствии такой стабильности в масштабах тысячелетий. В целом необычность видов рода церион связана с тем, что локальные популяции способны резко меняться морфологически без приобретения репродуктивной изоляции (Gould et al., 1974; Gould, 1984). На одном из островных видов было показано, что высота завитка постепенно уменьшалась в течение столетия до нового стабильного уровня, причем эта векторизованная тенденция сопровождалась увеличением изменчивости формы раковины. Эти процессы связываются с изменением микроклиматических условий (Pettitt, 1977).

Как можно видеть из приведенных примеров, зачастую рассматривается изменение какого-либо одного или нескольких, но связанных между собой признаков по градиенту изменения также одного или близких факторов окружающей среды. Однако

всегда наблюдается взаимодействие комплекса признаков особей с разнообразными факторами биогеоценоза. Например, выявляется существенная корреляция между размерами раковин одного из видов садовых улиток в Южной Исландии и сразу несколькими факторами: средней минимальной температурой, содержанием кальция в почве и в растительных остатках (Bengtson et al., 1979). Такого же рода изменчивость раковин, коррелированная с несколькими факторами среды одновременно, показана на морских и пресноводных видах уже в ранних работах (Schnitter, 1922; Shih, 1937). Подробнее на этих закономерностях мы остановимся в одном из следующих разделов.

Таким образом, при анализе элементарных признаков раковинных структур устанавливаются определенные "правильности" в их распределении по ареалу вида; тенденции или тренды в зависимости от градиентов факторов среды. В других ситуациях мы сталкиваемся с более сложными закономерностями. В любом случае, если пользоваться таким подходом в разумных пределах, можно получить информацию об изменчивости значительного числа видов из работ фаунистического и систематического плана, где эти сведения приведены "попутно". Представим результаты такого анализа для наземной малакофауны бывшего СССР с использованием данных ряда работ (Лихарев, Раммельмейер, 1952; Лихарев, 1962; Шилейко, 1978). Выявляются следующие тенденции. 1. По мере продвижения с севера на юг во всех случаях наблюдается увеличение размеров раковины. Эта же тенденция сохраняется при сравнении между собой малакофауны гор севера и юга. 2. При сравнении размеров моллюсков, обитающих в горах, с равнинными отмечается увеличение таковых в пяти семействах и уменьшение в трех. Причем последняя группа сформирована мелкими видами, в то время как первая за одним исключением — крупными. 3. Количество видов, обладающих устьевой арматурой, относительно больше в зонах с менее оптимальными условиями. 4. Число радиальных ребер на раковине больше в оптимальных условиях, то же относится и к количеству видов с килем и имеющих губу на раковине. 5. В южных регионах видов с блестящей раковиной относительно больше в горах, чем на равнине. 6. Видов с твердостенной раковиной относительно больше на юге. 7. Видов с конхиолиновыми волосками на раковине относительно

больше на юге. 8. Усиление пигментации раковины в целом идет в направлении на юг. В инфраотряде гелексиния видов с менее пигментированными раковинами больше в горных районах, то же наблюдается и в окраске слизней.

I. 2. 2. Дискретная изменчивость

Закрученность и скаляридность раковины. С общих позиций первое явление рассмотрено в работах ряда авторов (Taylor, 1914; Pelseneer, 1920, б; Ludwig, 1932; Hubendick, 1951; Jaskó, 1968 (1971); Vermeij, 1975; Шилейко, 1975; Голиков, 1976; Seidl, 1989; Grossu, 1989; Johnson et al., 1990). Синистральность (левозакрученность) у современных моллюсков — довольно редкое явление. Контраст составляют ископаемые наутилоидеи и аммоноидеи, а также Pelagiella из гастропод кембрия с примерно равным числом право- и левозавитых видов. У эмбриональных раковин Siphonariidae почти с одинаковой частотой наблюдаются декстральность и синистральность. У неравносторонних двустворчатых моллюсков в редких случаях наблюдается примерно равное соотношение видов с преобладанием либо левой, либо правой створки. Топографически синистральность может возникнуть тремя путями: непосредственно от планиспиральных предков; от декстральных форм — путем гиперстрофии (с промежуточной планиспиральностью) и реверсией симметрии. В последнем случае синистральность касается не только раковины, но и организации мягких частей тела.

В общем виде явление выглядит следующим образом. 1. Полностью декстральные формы в таксоне. 2. Существование синистральных форм в виде мутаций. 3. Существование популяций, полиморфных по данной системе признаков; синистральность рецессивна. 4. Существование синистральных и декстральных форм одного вида в качестве самостоятельных популяций вплоть до образования подвидов; предполагается также их видовая самостоятельность, возникшая в процессе "мгновенного симпатрического видообразования". Выдвигается гипотеза и об аллопатрическом пути образования инверсных форм от близких видов. 5. Существование декстральных форм в качестве возвратных мутаций среди преобладающих по данному таксону синистральных. 6. Полиморфизм по данной системе признаков; декст-

ральность рецессивна. 7. Самостоятельное существование синистральных видов, вплоть до образования семейств.

Большинство гастропод имеет правозакрученную раковину, и определенное число видов содержит популяции как лево-, так и правозакрученных животных. Точная их цифра в мировой фауне неизвестна; во всяком случае, их не менее нескольких десятков, а хорошо изученных — около 30. Чаще встречаются случаи, когда среди большинства обычных у данного вида особей бывает незначительное количество инверсных; это преимущественно единичные особи, составляющие доли процента (Ludwig, 1932; Хохуткин, Лазарева, 1975б). Отмечается всего лишь 135 правозавитых видов, среди которых встречаются левозавитые. У переднежаберных и легочных моллюсков насчитывается 11 инверсных родов и 40 родов содержат инверсные виды. Таким образом, надо отметить пониженную частоту инверсных форм и форм, полиморфных по этому признаку, так как это незначительная доля от общего числа видов брюхоногих (не менее 80 тыс.). Однако по отдельным регионам (например в Юго-Восточной Азии) число инверсных видов может быть значительным, достигая в некоторых группах 50 %. В целом декстральные формы составляют свыше 80 %, синистральные — около 15 %, полиморфные — приблизительно 2 %. На этих признаках хорошо видно действие надсистемных запретов: организация "слизней", да и вообще всех форм со склонностью к редукции раковины, всегда "правая". Следует еще добавить, что инверсных мутантов относительно больше в менее оптимальных и резкоконтрастных условиях (маргинальные популяции); здесь же чаще встречаются и полиморфные виды (Голиков, 1976, 1980 и др.). Основными факторами возникновения левозавитых форм являются время изоляции, генетические мутации и влияние местных микроусловий (Davis, 1987).

Классические исследования генетики лео-дексиотропности раковины выполнены на прудовике *Lymnaea peregra* (Boycott et al., 1931; Diver, Anderson-Kottö, 1938), а также на наземном виде *Partula suturalis* (Crampton, 1916). В дальнейшем П. Г. Светлов (1978) подробно рассмотрел "эмбриологическое" существо этих процессов, обобщив многочисленные работы предшественников. Правое и левое вращение, изменяемое в процессе простой мутации, определяется ультраструктурой ооплазмы яйца. Плазма организована по принципу градиент-системы. Этот процесс

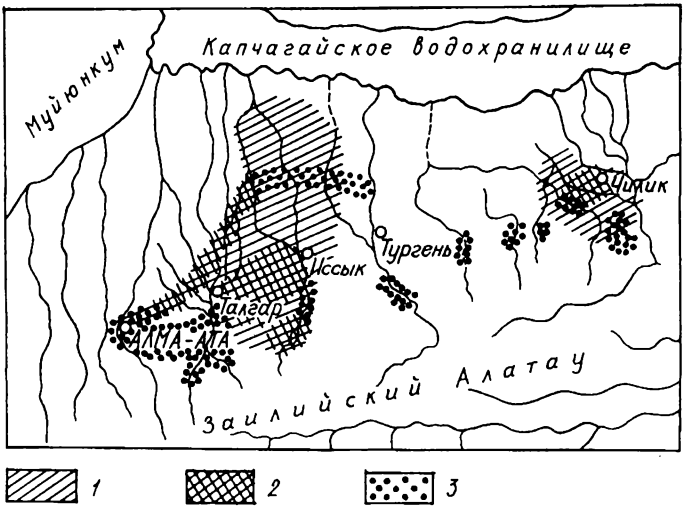


Рис. 1. Ареал *Bradybaena lantzi*:
1 — распространение левозакрученной морфы в 1936 г., *2* — в 1969 г., *3* — распространение правозакрученной морфы в 1969 г. (По: Цветков, 1938; Яблоков, Валецкий, 1971; Рымжанов, 1979)

происходит уже при первом дроблении зиготы, однако значительную роль играет так называемая преддетерминация, т. е. сам тип развития определяется материнской наследственностью.

В отношении самостоятельного существования правых и левых популяций наиболее изучен и показателен пример *Bradybaena lantzi* (Lindhlm, 1927; Цветков, 1938, 1941; Матекин, 1966, 1972; Яблоков, Валецкий, 1971; Хохуткин, 1974; Шилейко, 1975). Этим формам разными авторами придавался ранг подвидов, полувидов и самостоятельных видов. Популяции, состоящие исключительно из правой формы, занимают западную часть ареала вида (Алма-Ата — Джамбул); незначительная примесь левой формы (6,2 %) среди правой была найдена в Талгарском ущелье (рис. 1). Левая форма занимает восточную часть ареала, встречаясь изолированно в районах пос. Чилик, затем от г. Иссык до пос. Талгар. В последнее время показано, что левая форма обитает и на Джунгарском Алатау (Увалиева, 1990). Доля правой формы в популяции Иссыкского ущелья составила 4,5 %. Возможно, что между разорванными частями ареала левой формы и восточнее обитают "чистые" популяции правой формы, до-

ходя до Джунгарского Алатау. А. В. Яблоков и А. В. Валецкий указывают на сокращение ареала левой формы по сравнению с данными ранних авторов. Они отмечают также, что смешение левых и правых особей в зоне контакта их ареалов крайне незначительно и равно радиусу индивидуальной активности. Популяция, состоящая из достаточно большого числа обеих форм, найдена Б. Н. Цветковым в степном районе, примыкающем к основному ареалу вида.

Наши данные в основном соответствуют литературным: в популяциях на территории Алма-Аты все особи правозавитые; в популяциях близ оз. Иссык резко преобладают левозавитые (98,4 %). Сборы по обочине тракта Алма-Ата — Панфилово (у поворота на г. Иссык) показали уже отмеченную предшествующими авторами картину незначительного смешения особей. В то же время вблизи этого места, на береговой террасе р. Иссык, обе эти формы представлены статистически равным числом особей. Б. Н. Цветковым показано, что районы, занятые популяциями левой формы, отличаются рядом эколого-климатических особенностей от таковых ареала правой. Но что именно эти особенности вызывают появление конкретной формы — остается недоказанным. Предполагаемые морфологические различия между двумя формами, как внутри-, так и межпопуляционные, не подтверждаются известными публикациями и требуют специального анализа. Данные по дифференциации форм по эндогенной активности оксидаз и по газообмену противоречивы (Рункова и др., 1975б; Хохуткин, 1976). Ряд авторов, изучавших аминокислотный состав белков этих форм, пришли к следующим заключениям. Две формы по составу фракций эстеразоактивных белков различны, однако различаются лишь одной специфической фракцией эстераз, тогда как у близких и у "хороших" видов обычны различия по многим фракциям и системам. Также подчеркивается, что в силу определенного расположения половых отверстий у этих форм они не могут копулировать. Не исключается поэтому мгновенное становление половой изоляции и, следовательно, "мгновенное" образование нового вида из правой формы (Матекин, Иванькова, 1975; Александров, Сергиевский, 1979; Пахорукова, 1983; Пахорукова и др., 1986). Добавим к этому, что при раздельном содержании этих форм в террариумах из яиц, отложенных особями определенной из них, вылуплялась молодь только данной формы. В итоге можно думать, что имеющи-

еся в настоящее время факты не дают возможности для окончательных суждений. Постулируемая "эколого-географическая внутривидовая дивергенция", равно как и заключения о статусе лево- и правозакрученных форм, требуют дальнейшего анализа.

В заключение раздела несколько слов еще об одном типе дискретной изменчивости — скаляридности. Встречаются такие раковины чрезвычайно редко, всего по нескольку экземпляров на многие десятки тысяч особей того или иного вида (Taylor, 1914; Schlesch, 1934; Schilder, Schilder, 1957; Хохуткин, 1985). Б. Мур (Moor, 1981) отмечала (и наши наблюдения также соответствуют этому), что скаляридность — сравнительно небольшая часть уродств эмбрионов *Bradybaena fruticum* при террариумном выращивании (правда, относительно бóльшая, чем в природе). У этих эмбрионов меняется конфигурация раковинного поля в период высокой митотической активности и мантия начинает выделять раковину ненормальной формы. Также есть данные по виду *Cryptomphalus aspersa* о том, что скаляридность наследуется (Stelfox, 1968). Однако известны и другого рода данные. Так, отсутствие известняка в одной из стаций *Alopia mafteiana* привело к редукции и полному исчезновению у ряда особей губы и устьевой арматуры, к карликовости и, напротив — к гигантизму, а также к скаляридности (Lupu, 1980).

Окраска раковины. Наличие или отсутствие на раковине цветных спиральных или поперечных полос (так называемая опоясанность) у генетически изученных видов характеризует полиморфизм популяций. Ей специально посвящена одна из следующих глав, где мы также затронем вопрос о полиморфизме общего фона окраски. (Вопрос о приспособительном значении окраски рассмотрен выше).

I. 3. ФЕНОТИПЫ В ЦЕЛОМ КАК ОБЪЕКТ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА

В предыдущих разделах мы рассматривали (в основном для удобства подачи материала), как правило, изменчивость отдельных систем признаков. Однако, безусловно, в процессе эволюционных перестроек весь комплекс признаков организма, т. е. фенотип, претерпевает взаимосвязанные преобразования как целостная система.

Для популяций многих видов моллюсков характерна крайняя локализованность, т. е. довольно ограниченный популяционный, а зачастую и видовой ареал. Ученых привлекала возможность на примере таких животных исследовать различные стороны процесса видообразования. В частности, роль географической изоляции наземных моллюсков *Achatinella* Гавайских островов подробно изучал Д. Гулик (Gulick, 1905). Популяции этих видов приурочены к лесным долинам, а изоляция осуществляется сухими и малооблесенными склонами. Популяции отдельных долин изолированы в такой мере, что это приводит к их дифференциации и в конечном итоге — разграничению форм — вплоть до образования микротопогеографических рас. Создав теорию географической изоляции, Д. Гулик считал последнюю основным фактором, ведущим к видообразованию. Он обратил внимание на дифференцирующее значение случайного выделения небольшой группы особей. Такое выделение может происходить различными путями, например через миграцию или неизбирательную элиминацию большинства особей популяции. Г. Крэмптон (Crampton, 1916, 1925, 1932) в своих работах разбирает аналогичные вопросы на примере моллюсков рода *Partula* о-ва Таити. Он подчеркивает определенную роль случайных процессов, ведущих к изоляции, и рассматривает различия между популяциями по так называемым индифферентным признакам, например по доле разнозавитых раковин. А. Уэлш (Welch, 1938, 1942) описал хорошо выраженные расы *Achatinella mustelina* в горах о-ва Оаху и пришел к выводу, что эта дифференциация — результат процесса естественного отбора. Действие отбора сказывается на случайно выделившуюся группу особей в силу той же миграции или неизбирательной элиминации. Тем не менее два последних автора, а позднее К. Дайвер (Diver, 1929, 1939) приходят к выводу об отсутствии корреляции между фенотипами локальных рас и условиями среды. В той или иной степени все ранние авторы принижали роль естественного отбора, отводя значительное место изоляции и подчеркивая нейтральность признаков полиморфизма; различия по ним между популяциями представлялись случайными (Coutagne, 1894—1895; Lang, 1911). Впоследствии процессу изоляции была отведена подобающая роль на фоне действия естественного отбора: показано, как благодаря изоляции стимулируется процесс видообразования (Growley, Pain, 1961; Van Bruggen, 1967).

И. И. Шмальгаузен (1969, 1973), рассматривая названные выше работы, подробно остановился на анализе факторов эволюции. Им показано, что изоляция, имеющая большое значение для установления внутривидовой дифференциации, не является необходимым условием эволюции. Он пишет: "Последняя может идти и без изоляции и без дифференциации форм (по горизонтали) при историческом преобразовании всей массы особей данного вида, которые могут проходить последовательные стадии оформления новых видов по мере изменения окружающей обстановки (видообразование по вертикали)". Он напоминает также, что "...естественный отбор протекает только внутри самой популяции и определяется ее генетической структурой и свойствами отдельных особей; он контролируется борьбой за существование, т. е. взаимодействием организма как с абиотической, так и с биотической средой биогеоценоза. Таким образом, естественный отбор, неразрывно связанный с жизненным состязанием, проявляется не только в воздействии на "группу особей" внешних условий, но и в ответной ее реакции на среду. Отбор всегда имеет место, а так как группа особей всегда будет отличаться от материнской популяции, то первоначальная изоляция способствует дальнейшей дифференциации популяций. В то же время изолированные формы легко специализируются, но не имеют перспектив для прогрессивной эволюции" (1973. С. 9).

Понятие "балансированный отбор" впервые введено Д. Гуликом (Gulick, 1905). Ныне наиболее соответствует ему термин "нормализирующий отбор". Центростремительный отбор впервые был показан У. Уэлдоном (Weldon, 1901) на популяциях *Cochlodina laminata*, стабилизирующий — на *Arianta arbustorum* (Di Cesnola, 1907). В 1962 г. Б. Кларк (Clarke, 1962б) ввел термин "частотозависимый отбор"; впрочем, его действие продемонстрировано ранее (Cain, Sheppard, 1954; Haldane, 1955), а принципиальная основа показана К. Ли (Li, 1953). После первых работ появляется значительное число исследований, иллюстрирующих проявление естественного отбора многочисленными примерами (Cain, Sheppard, 1952; Carter, 1968; Clarke et al., 1968; Arnold, 1968; Bantock, 1974; Emberton, 1982, 1988; Abdel-Rehim, 1984; Зейферт, 1987б; и др.).

С. С. Четвериков (1926) показал неизбежность постоянной гетерогенности любой природной популяции. Его выводы были подтверждены другими авторами. Изучение в последние десяти-

летия белкового полиморфизма также показало значительную изменчивость природных популяций. Так, у беспозвоночных средняя полиморфность составила 0,469, средняя гетерозиготность — 0,134. Среднее число локусов у вида равно 22. У наземных моллюсков соответствующие показатели достаточно близки средним. В целом беспозвоночные животные генетически более изменчивы, чем позвоночные (Левонтин, 1978; Алтухов, 1983; Woodruff, Gould, 1987; Пудовкин, Манченко, 1988). Полиморфизм по одному гену создается благодаря повышенной приспособленности гетерозигот; преимущество гетерозигот — форма отбора, способствующая поддержанию полиморфизма. Это преимущество проявляется благодаря влиянию генов в первую очередь на плодовитость и жизнеспособность (Schnetter, Sedlmair, 1953). Такова позиция авторов балансовой гипотезы структуры популяций. Эта гипотеза утверждала не только дифференцированный отбор генотипов, но и отбор, сохраняющий (и даже увеличивающий) наследственную изменчивость в популяциях. В противовес ей классическая гипотеза утверждает существование изменчивости как "необходимого зла"; естественный отбор не дает ей возможности накапливаться; генетические изменения на протяжении большей части истории популяции чрезвычайно редки. Наконец, существует и неоклассическая гипотеза (гипотеза нейтральных мутаций). Она утверждает, как пишет Р. Левонтин, что "...в тех случаях, когда естественный отбор происходит, он почти всегда очищает популяцию, но что наряду с этим существует особый класс мутаций, не имеющих отношения к адаптации и естественному отбору" (1978. С. 202). Именно эти мутации обнаруживаются, как считают сторонники этой гипотезы, если для выявления индивидуальных и видовых различий использовать методы электрофореза и иммунологии.

К трудностям, связанным с оценкой изменчивости как внутренней категории, прибавляются трудности внешнего порядка. Как подчеркивал А. Кэйн (Cain, 1958), никакая терминология не может одновременно отразить независимую изменчивость, обусловленную столь различными факторами, как субстрат и климат. К этому нужно добавить, что существуют и еще более независимые факторы, взаимодействующие с популяцией. В последнее время не случайно появление разных гипотез для анализа изменчивости в стабильных и нестабильных местообитаниях. Воздействие факторов среды более выражено, по мнению исследо-

вателей, в первом типе местообитаний; во втором главенствующую роль приобретают меж- и внутрипопуляционные взаимодействия (Nevo, 1976; Cameron et al., 1980; Cameron, Dillon, 1984). В противовес приведенным работам рядом авторов придается бóльшая значимость пространственной изоляции по сравнению со степенью изолированности отдельных колоний и популяций. Изоляция пространством периферийных от "центральных" популяций широкораспространенных видов предохраняет вновь образующиеся генетические комплексы от разрушающего действия панмиксии (Cain, 1968; Clarke, Murray, 1969).

Наконец, следует отметить не только "комплексность" ответа популяционных структур, но и комплексность воздействия внешней среды на популяции: так, взаимоотношение флористических, эдафических и метеорологических факторов создало определенные возможности в преобладании разных морф в близкорасположенных популяциях у одного из видов садовых улиток (Ramos, 1980; Mazon et al., 1989). Фактически уже на первых этапах исследования полиморфизма было ясно, что адаптивность одного какого-либо фенотипа не существует сама по себе, а находится во взаимной связи с той или иной "степенью адаптивности" других признаков, что подтверждено и дальнейшими работами. Например, выявлена положительная корреляция между степенью затененности и увлажненности биотопа и наличием удлиненных полосатых раковин с редуцированными париетальными складами устья одного из видов *Partula* (Emberton, 1982). Заключая данный и предыдущий раздел, приходим к выводу о необходимости вычленения из общего вектора "отбор — жизненное состязание" воздействия факторов среды.

I. 4. ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Непрерывный и дискретный типы изменчивости, безусловно, не имеют принципиальных генетических различий, но для удобства исследования их обычно рассматривают независимо. В самом общем виде признаки, формирующие параллельные ряды изменчивости в ареале разных видов, адаптивны к тем или иным факторам биогеоценоза, но конкретные зависимости между ними зачастую довольно сложны и не всегда проявляются однозначно.

Мутация, достигшая в смежных популяциях вида достаточно высоких концентраций, может занять определенную территорию внутри ареала вида, т. е. выйти на эволюционную арену. Классическим тому примером служит левая морфа *P. suturalis*; в случае с *Br. lantzi* наблюдаем более сложную, но аналогичную ситуацию. Промежуточным примером могут служить виды рода *Alopia*: там наблюдается как расщепление потомства на левую и правую морфу, так и возникновение видов в результате выщепления инверсных мутаций.

Виды и подвиды отличаются друг от друга не единичными генами, т. е. каждая самая мелкая систематическая группа обладает характерным для нее комплексом наследственных факторов. Приспособительные свойства видов и подвидов обеспечиваются этой системой как целым, а не отдельными ее компонентами. В то же время вычленяются операционально значимые элементарные системы признаков, позволяющие оценить популяцию как целостное образование. При этом значительно упрощается анализ популяционной структуры. Вид, не распавшийся на вполне изолированные новые единицы, изменяется в процессе эволюции как сложная, но целостная система.

В основе своей наш подход базируется на изучении популяционной структуры вида. Она в свою очередь расшифровывает и объясняет пространственно-временную структуру генетической гетерогенности вида (Семериков, 1987).

Глава II

ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ СБОРА И ОБРАБОТКИ МАТЕРИАЛА

Ранее было констатировано, что одна из центральных проблем теории эволюции — это проблема адаптаций. Под последними понимаются специализированные приспособления организма к факторам среды биогеоценоза на любом из уровней организации. Имея дело с биологическими системами разного иерархического уровня, мы исходим из принципа, что для анализа изменчивости этих систем как единого целого желательно придерживаться следующих положений. Во-первых, анализироваться должны те элементы, т. е. признаки, которые отражают целостную сущность биологического объекта. Такие признаки организованы в элементарные системы. Под последними понимаются сложные признаки, состоящие из двух или более простых, но характеризующих близкие качественные состояния. Во-вторых, эти признаки должны присутствовать у всех исследуемых объектов, что позволяет анализировать отношения и связи в системах на основе такого элементного подхода. Наибольший интерес для популяционных исследований представляют признаки, мало подверженные модифицирующему влиянию среды и обладающие дискретным распределением в популяциях; кроме того, простой моногенный признак, подобный признакам, которым свойствен полиморфизм, обычно варьирует независимо от других (Майр, 1968; Алтухов, 1983). В то же время признаки, имеющие моногенную основу, быстрее отвечают на отбор, чем связанные с общей приспособленностью. В-третьих, выборки из популяций или иной материал должны быть репрезентативны поставленным целям исследования. Наиболее полно изложенным принципам анализа материала отвечают признаки раковин наземных моллюсков отряда Geophila. Многие виды

этого отряда полиморфны; наследование одного из окрасочных признаков раковины — опоясанности — у всех генетически изученных видов моногенно. Выборки из популяций собирались с учетом возрастной, сезонной, хронографической и биотопической форм изменчивости.

За основу исследования был принят материал по *Bradybaena fruticum* (Müll.) — кустарниковой улитке. Этот вид имеет европейский ареал, частично — в Зауралье (рис. 2). Я. И. Старобогатовым (устное сообщение) вид встречен в долине р. Иркут, ниже р. Енисей. Он представлен собственными сборами автора (27 243 экз.) и материалами коллекций, главным образом Зоологического института (ЗИН) РАН (1393 экз.). Сборы производились в 1965—1982 гг. в Ленинградской, Пермской, Свердловской, Челябинской и Тюменской областях, в Удмуртии, Татарии, Башкирии и Северной Осетии. В 1968—1969 и 1972—1982 гг. наблюдения производили в смежных колониях вида на левобережье Камы (г. Сарапул, Удмуртия) (рис. 3), а в 1976—1980 гг. — в смежных колониях на правобережье р. Пышмы (г. Талица, Свердловская обл.; данные Д. В. Зейферта) (рис. 4). Для сравнения производили выборки из популяций других видов этого рода и видов близких семейств.

1. *Br. schrencki* (Midd.). Ареал — Алтай, Западная и Средняя Сибирь, Прибайкалье, северо-восток Европы. Собрано 737 экз. в Восточно-Казахстанской области в 1969, 1980 и 1981 гг.; коллекции ЗИНа — 69 экз. 2. *Br. transbaicalia* Schil. Собрано 537 экз. из зоны площадью 20×20 км на отрогах хребта Хамар-Дабан (Бурятия) в 1971-1972 гг. Вид описан по нашим сборам. Материалы ЗИНа — 64 экз. Судя по коллекциям, вид (определенный как *Br. schrencki*) довольно широко распространен на территории Восточной Сибири. 3. *Br. almaatini* (Skv.). По мнению Матекина (1972) и Шилейко (1978), это — полувид надвида *Br. plectotropis* (Mart.). Специальными исследованиями (Лихарев, Рымжанов, 1983; Логвиненко, Кодолова, 1983; Рымжанов, Увалиева, 1983) доказывается, что правомочно все-таки первое название вида. Ареал — Тянь-Шань (в пределах Алма-Атинской области). Собрано 898 экз. в 1969 и 1973 гг. 4. *Br. lantzi* (Lndh.). Вопрос о систематическом ранге внутривидовых форм этого вида подробнее рассмотрен выше. Ареал — Тянь-Шань. Собрано 1853 экз. в Алма-Атинской области в 1969 и 1973 гг. Материал коллекций ЗИНа — 19 экз. 5. *Fruticocampylaea narzanensis* (Kryn.) Ареал —

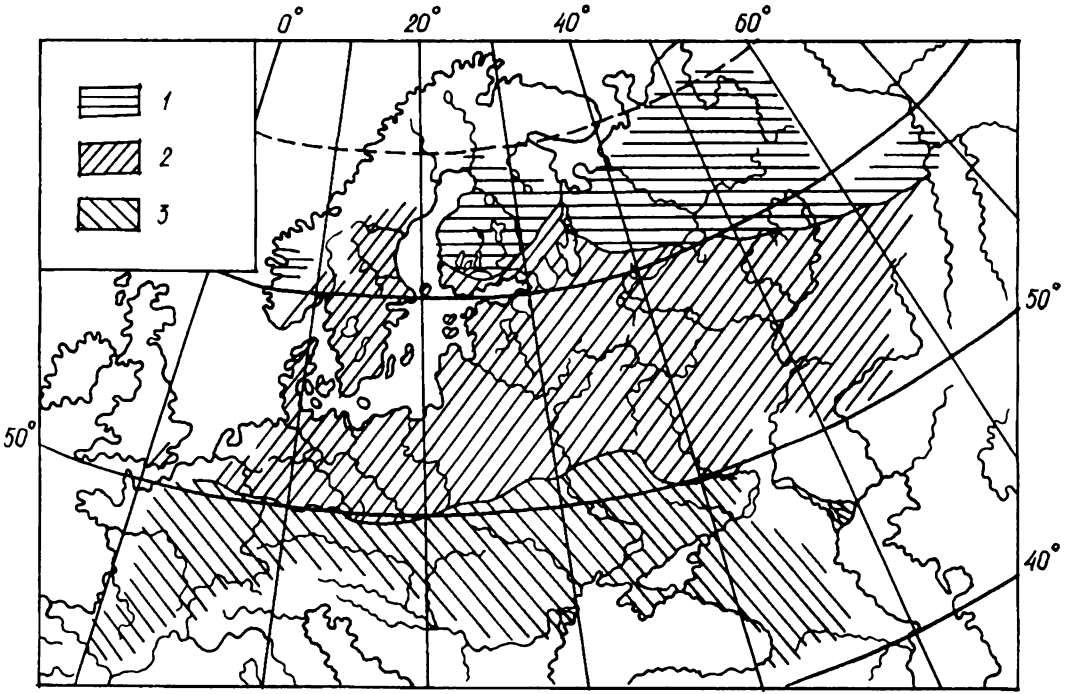


Рис. 2. Ареал *Bradybaena fruticum*:
Зоны: *1* — пессимума, *2* — переходная, *3* — оптимума (оригинальные данные и данные разных авторов, ссылки в тексте)

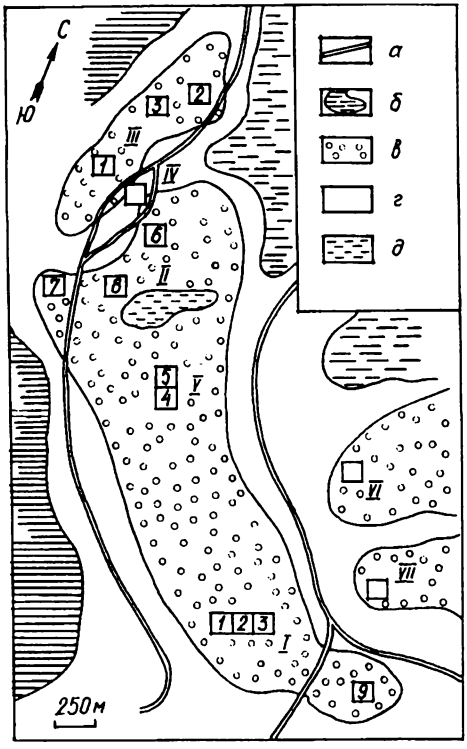


Рис. 3. Схема сарапульских колоний *Bradybaena fruticum*:
1—9 — номера площадок; I—VII — номера колоний; *а* — дороги, *б* — пруды, *в* — леса, *г* — луга, *д* — болота

Главный Кавказский хребет (кроме самых западных районов), Закавказье. Собрано 417 экз. в Северной Осетии. 6. *Xeropicta krynickii* (Kryn.). Ареал — Северо-Восточное Средиземноморье, затем на восток — вплоть до Ленкоранской низменности и нагорно-степной зоны Талыша, вероятно, — западная часть Копетдага. Собрано 672 экз. из Краснодарского края. 7. *Caucasotachea atrolabiata* (Kryn.). Подковообразный ареал вида охватывает западное крыло Большого Кавказа с севера, запада и юга. Сбор — 126 экз. из Краснодарского края. Ареалы видов приведены по разным источникам; для *Br. fruticum* и *Br. transbaicalia* использованы также собственные наблюдения. Названия популяций и колоний даны условно — по названию населенных пунктов вблизи места сбора. В тексте и в таблицах встречается название "СССР". Поскольку полностью работа была завершена до распада Советского Союза, то мы не сочли нужным заменять данную аббревиатуру.

Очень редко в популяциях ряда изученных видов встречались раковины с рисунком, отличным от основных окрасочных типов. Мы анализировали их в качестве разного рода мутаций. Во всех таблицах разными произвольными арабскими и римскими номерами обозначены различные популяции; одинаковыми — выборки из одной колонии или популяции в течение ряда лет. Во

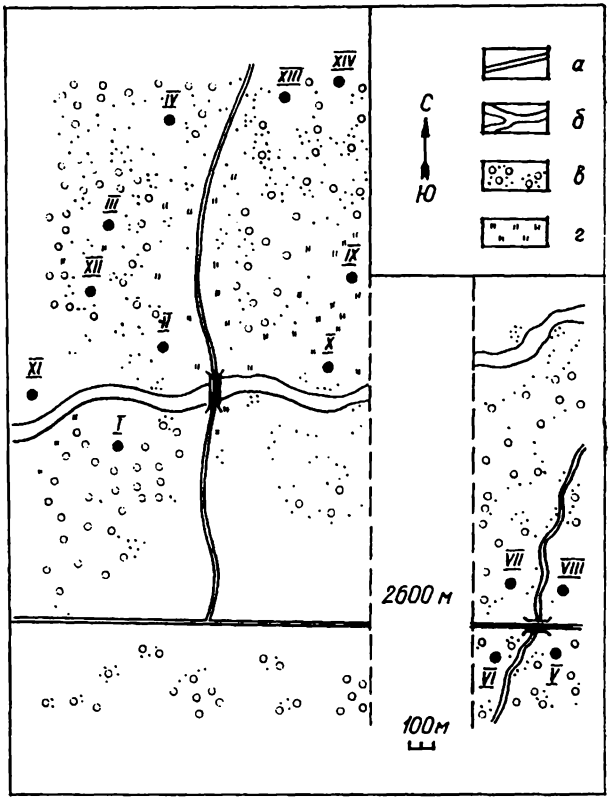


Рис. 4. Схема талицких колоний *Bradybaena fruticum*:
I—XIV — номера колоний; *а* — дороги, *б* — реки, *в* — древесно-кустарниковая растительность, *г* — травянистая растительность

всех случаях в скобках указано количество моллюсков в выборке (*n*). При характеристике цветовых вариантов использованы руководства А. С. Бондарцева (1954) и Г. Г. Автандилова (1962). Как правило, не возникает особых трудностей при нахождении на раковине цветной спиральной полосы — она бывает достаточно четкой. Однако у некоторых из них наблюдается слабовыраженное проявление полос, которое по аналогии с садовыми улитками определяется, вероятно, геном, подавляющим ее пигментацию (Cain et al., 1968). В таких случаях раковины просматривались под бинокуляром. Кроме того, нужно отметить, что

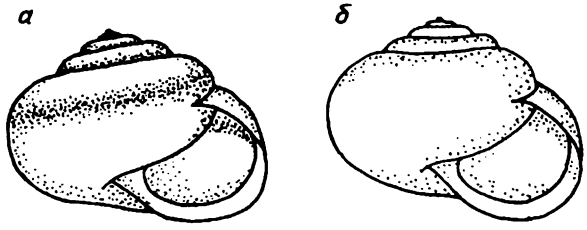


Рис. 5. Полиморфизм окраски раковин *Br. fruticum*:
а — раковина, опоясанная одной цветной спиральной полосой, полосатая морфа (I); *б* — раковина, не имеющая спиральной полосы, бесполосая морфа (0)

над периферией последнего оборота, где может находиться цветная полоса, в случае ее отсутствия иногда наблюдается более светлая окраска, чем фон остальной стенки оборота. Поскольку светлоокрашенная часть занимает довольно узкую зону, может возникнуть иллюзия нахождения здесь слабовыраженной полосы. Присутствие полосы на раковине нужно принимать во внимание лишь в случае ее окраски в любые оттенки желтого и красного цветов, начиная с бледно-желто-зеленого, но исключая бледно-зеленый. Иногда в анализ включались дополнительные материалы и уточнялись границы колоний. Эти дополнения не вносят принципиальных изменений в ранее опубликованные данные (Хохуткин, 1971а; Хохуткин, Лазарева, 1975б).

При количественной оценке полиморфизма рассматриваемых видов учитывалось число животных бесполосой (0) и полосатой морф (I—VIII); последние имели на раковине одну или несколько цветных спиральных или поперечных полос. Эти признаки входят в систему окрасочных признаков "опоясанности". У *Br. fruticum* однополосая морфа (I) гомозиготна по рецессивному аллелю (Хохуткин, 1970; рис. 5). Соотношение частот морф выражалось через долю рецессивного гена (q); формулы расчетов связанных с q величин и обозначения символов приведены ниже (по: Ли, 1978).

$q = \frac{\sum q_i}{K}$ — средняя величина частот гена в группе; $\sigma_q^2 = \sigma_p^2 =$

$= \frac{\sum (q_i - q)^2}{K} = \frac{\sum q_i^2}{K} - q^2$ — дисперсия частот гена в группе;

$F = \frac{\sigma_q^2}{q(1-q)}$ — коэффициент инбридинга; $\sigma_W^2 = 2(1 - F)pq$ — дисперсия внутри групп; $\sigma_M^2 = 4Fpq$ — дисперсия между группами; $\sigma_T^2 = 2(1 + F)pq$ — дисперсия в группировках (популяция, группы популяций, вид, виды).

Три последние величины связаны между собой: $\sigma_T^2 = \sigma_W^2 + \sigma_M^2$.

В тех случаях, когда наследование морф не изучено, их соотношение выражалось через одну из них в долях или процентах. Таким же образом проводился анализ животных, имеющих четко- или слабовыраженные, а также широкие и узкие полосы, и различных вариантов окраски полос, раковин, губы устья. У видов, имеющих несколько полос, при определении степени выраженности и окраски изучалось состояние средней полосы. У *X. krynickii* анализировалось количество основных полос. Несколько слов следует сказать о признаке многополосости. Как правило, при детальном популяционном исследовании выявляется полиморфизм видов, характеризуемый признаком "многополосости" с разным числом полос. Кроме того, раковины ряда видов в онтогенезе претерпевают изменение узора — происходит слияние полос. Для некоторых видов точно установлен характер этого слияния, у других он совершенно неизвестен. Раковина какой-либо особи, исходно имевшая, к примеру 3 или 5 полос, предстает перед исследователем как имеющая 1 или 2 широкие полосы. Причем, если у некоторых видов по разным оттенкам с внутренней стороны раковины еще можно различить былые границы полос, то у других они совершенно неразличимы. Поэтому в ряде случаев виды этой когорты можно рассматривать совместно с видами, обладающими полиморфизмом по количеству полос (хотя среди них, безусловно, встречаются и мономорфные). Для системы из 5 полос разработана их строгая индексация (Cain, Currey, 1963c). Место каждой полосы на раковине кодируется сверху вниз от 0—0—0—0—0 — полного их отсутствия до 1—2—3—4—5 — наличия всех полос. Учесть все имеющиеся у вида варианты довольно сложно; еще сложнее сравнить их с таковыми других видов. Поэтому иногда, как уже говорилось, мы пользовались упрощенной схемой кодировки, ограничившись указанием лишь общего числа полос. Наконец отметим, что кроме признака опоясанности к полиморфизму (или бо-

лее сложным случаям проявления дискретной изменчивости) относится характер закрученности раковины — в правую или левую сторону.

Раковины моллюсков промерялись штангенциркулем (с нониусом 0,05 мм) по общепринятой схеме (Лихарев, Раммельмейер, 1952). Брались значения высоты (*l*) и ширины, иначе диаметра (*L*), раковины и устья (*l′, L′*), а также ширины (диаметра, *d*) пупка. Производилось взвешивание животных (сырая масса, *P*) и их раковин (*p*) на микроаналитических и технических весах (с ценой деления соответственно 0,01 и 10 мг). Подсчитывалось число оборотов раковины (*an*) с шагом в четверть оборота. Вскрытие моллюсков, фиксированных 70-градусным спиртом, производилось под микроскопом МБС-1; крупные элементы половой системы *Br. fruticum* измерялись штангенциркулем, более мелкие — окуляр-микрометром. Измерена длина пениса (*P*), матки (*U*), протока семяприемника (*CRS*), семяприемника (*RS*); также отмечается наличие или отсутствие спермы (*S*).

Для наблюдений за животными в лабораторных условиях в качестве террариумов (садков) использовались 30-литровые прямоугольные аквариумы, на три четверти заполненные землей. Почва в них регулярно увлажнялась. Кормом животным служили: летом — преимущественно крапива, а также салат и некоторые другие зеленые растения, зимой — в основном морковь, порезанная на дольки. В террариумы регулярно добавлялся мел. Животные содержались в каждой емкости в разных количествах, в зависимости от целей наблюдения. В этих условиях взрослые особи, завезенные из природных колоний, откладывали яйца, из которых вылуплялась молодь. Кладки получали также и от животных, достигших половозрелости в условиях террариумов. “Самки”, за кладками которых велись индивидуальные наблюдения, помещались по одной; после вылупления из яиц молоди взрослая особь удалялась в другой террариум, молодь продолжала содержаться здесь же. В ряде случаев молодь из одной кладки разделялась на партии, по принадлежности к той или иной природной колонии, месяцу сбора и т. п. При исследовании вопроса о самооплодотворении молодь по прошествии определенного времени рассаживалась по террариумам индивидуально. Чистка террариумов, при которой удалялись погибшие животные и гниющие остатки растений, производилась 1—2 раза в неделю и обычно приурочивалась к тем

или иным манипуляциям с материалом (например, измерению раковин).

Промеры раковин молоди производились обычно в течение 1—3 сут после вылупления, но не позднее 10—15 сут. В дальнейшем сравнивались между собой моллюски с равным числом оборотов. Данные по индивидуальному росту связаны с наблюдениями над разными животными. Проследить последовательный ход развития в течение относительно продолжительного времени на каком-либо одном животном не удалось из-за гибели особей. В террариумах была получена молодь как от животных, взятых из природы, так и от выращенных здесь. Как показывает анализ данных, животные, рожденные разными, отдельно размещенными "самками", не существенно различаются по средним размерам раковин. Также не было существенных различий между молодью этих "самок" и остальных, рассаженных группами. К этому добавим, что размеры раковин молоди первого и второго поколений не имели существенных различий, как и размеры молоди "порционного" выхода, т. е. первая и вторая когорты поколений. И, наконец, данные промеров молоди, рожденной в разные годы, также совпадали. Для определения численности видов в местообитаниях проводился сбор животных на площадках в 1 м^2. Производилось мечение животных: номера или условные метки проставлялись на раковине цветной несмываемой тушью, медицинским клеем БФ-2 с наполнителями разного цвета или лаком. Мечение производилось как в целях изучения естественной миграции в природных популяциях, так и для индивидуальных наблюдений в террариумах.

Для оценки различий популяционных выборок по морфотипам вычислялся показатель сходства популяций (r) и показатель сходства нескольких популяций (множественный показатель сходства, r') по формулам, предложенным Л. А. Животовским (1982). Он трактует показатель сходства в качестве меры попарного сходства популяций и интерпретирует как частоту общих морф (в широком смысле слова, включая и фенотипы) в сравниваемых популяциях. Оценка значимости r производится через критерий идентичности (I); величина I распределена примерно как χ^2 с $m - 1$ степенями свободы при нуль-гипотезе о том, что обе выборки принадлежат одной генеральной совокупности. При этом вначале решается вопрос, значимо ли r отличается от 1, т. е. различаются ли сравниваемые популяции. Мы всюду ве-

дем дальнейшее обсуждение только при выполнении последнего условия, т. е. при значимом отличии r от 1. Расчет r' связан с вычислением усредненных по всем выборкам частот морф. В ряде случаев вычислялся и критерий соответствия (χ^2). Следует иметь в виду, что при использовании критерия соответствия принимается обратное (по сравнению с другими) соотношение между ответственностью исследований и уровнем значимости (Плохинский, 1970). Для выявления связей между показателями по размерно-возрастной структуре и численностью производился расчет коэффициентов корреляции по Пирсону (rp), Кендаллу (rk) и Спирмену (rs). Уровень значимости отличий при расчете различных критериев был принят равным 0,05; символом DF всюду обозначено число степеней свободы. Для количественной оценки связи иерархически соподчиненных таксонов был применен регрессионный анализ. При всех указанных расчетах использованы стандартные методы (Рокицкий, 1967; Ферстер, Ренц, 1983).

Анализ размерно-возрастной структуры проведен методами факторного и многомерного анализа по соответствующим программам (FACA и MANOVA), разработанным в вычислительном центре Института экологии растений и животных. В основу этих программ положены формулы расчетов, приведенные в ряде руководств, в частности Кендалла, Стюарта (1976) и Иберла (1980). Несколько подробнее остановимся на втором методе. В математической статистике для определения различий между двумя группами, оцениваемым по многим параметрам, используют обобщенное расстояние Махаланобиса (статистика D^2). Применение расстояния Махаланобиса в биометрии показало его высокую разрешающую способность и практичность. Кроме того, эти оценки сильно коррелируют с оценками генетического расстояния (Семериков, 1981, Животовский, 1984). Не вдаваясь в другие подробности применения этого показателя, нужно отметить следующие свойства статистики D^2: 1) вклад признаков в оценку обобщенного расстояния обратно пропорционален степени их внутригрупповой изменчивости; 2) наибольший "вес" имеют статистически независимые признаки; 3) чем выше корреляция данного признака с другими, тем меньше его вклад в расстояние D^2; 4) величина D^2 не уменьшается при использовании дополнительных признаков; при этом увеличение расстояния относительно мало, так что групповые объединения, полу-

ченные на основе первоначального ряда признаков, не нарушаются; 5) величина D^2 инвариантна при линейном преобразовании случайных величин. Величина D^2 геометрически интерпретируется как квадрат расстояния между двумя точками — векторами средних значений в n-мерном пространстве, изоморфном эвклидову (Рао, 1968). При этом рассматривают эвклидово расстояние как в исходном пространстве признаков, так и в пространстве, образованном главными компонентами. В последнем случае векторы значений признаков сравниваемых особей (или средние значения признаков двух совокупностей) взаимодействуют с ковариационной матрицей рассеяния.

О некоторых специальных расчетах удобнее вести речь по ходу текста соответствующих разделов. Все математические операции производились на электронно-вычислительном комплексе СМ-3, ЭВМ “Amstrad” и настольных калькуляторах.

Глава III

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ КАК БАЗА ПРИ ИССЛЕДОВАНИИ ИЗМЕНЧИВОСТИ

III.1. ХАРАКТЕРИСТИКА БИОГЕОЦЕНОЗА, БИОТОПА; РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИВОТНЫХ ПО АРЕАЛУ ПОПУЛЯЦИИ

Br. fruticum обитает в хвойных, лиственных и смешанных лесах, расположенных в долинах рек, часто на пойменных лугах и на лесных болотах; заходит в горные и степные ландшафты. В Центральной Европе вид встречается в самых разнообразных растительных ассоциациях, всюду имея достаточно высокую численность (Bába, 1971, 1985). А. Гроссу (Grossu, 1980) описан подвид данного вида, обитающий на территории Румынии. Он отличается меньшими размерами и окраской. Интересным представляется огромный ареал вида по сравнению с родственными ему видами, зачастую имеющими весьма ограниченное распространение. Это тем более удивительно, что многие из них тесно связаны в своем расселении с синантропизацией местообитаний с соответствующим комплексом растительности. Кроме того, все эти виды на стадии яйца хорошо приспособлены к перенесению длительного затопления при половодьях. *Br. schrencki* встречается в увлажненных участках хвойного леса с примесью лиственных пород, зачастую на прогалинах, вблизи водоемов. Она попадается также в хвойно-лиственных лесах, на вершинах и склонах гор и холмов, в горных расщелинах и долинах. *Br. transbaicalia* населяет склоны гор, поросшие хвойными лесами с примесью лиственных пород; обычно встречается вблизи водоемов, нередко на высокотравных лугах. *Br. almaatini* обитает в лиственных лесах и на лугах, часто на склонах гор, образующих спуск к берегам рек, а также в долинах и поймах рек, где среди

кустов образует наиболее плотные скопления. *Br. lantzi* обитает в предгорьях и горах, чаще всего встречается на среднегорных высокотравных лугах, по берегам водоемов, в узких тенистых ущельях, изредка на каменистых склонах, в антропогенных местообитаниях — садах, на городских газонах (Лихарев, Раммельмейер, 1952; Хохуткин, 1961, 1970; Рымжанов, 1983, 1986). *X. krynickii* населяет степные участки, преимущественно на морском побережье, заходит в горные луга; встречается и в антропогенных местообитаниях — по обочинам шоссе. *Fr. narzanensis* — эвритопный горный вид, встречается как в лесу, так и на открытых горных склонах, но в достаточно влажных условиях. *C. atrolabiata* обитает в лиственных и смешанных лесах в горах и предгорьях (Шилейко, 1978).

Основные исследования популяций *Br. fruticum* осуществлялись в бореально-лесной зоне, подтаежной подзоне — г. Сарапул (Предуралье), г. Талица (Зауралье) (Хохуткин, 1971б; Хохуткин, Лазарева, 1988; Зейферт, 1986). В первой точке сборы производились на левобережье р. Камы, в пойме р. Ершовки (см. рис. 3). На территории расположения колоний вида в настоящее время преобладают осиново-березовые леса (*Populus tremula, Betula pendula*), местами с участием сосны (*Pinus silvestris*) и широколиственных пород — дуба (*Quercus robur*), липы (*Tilia cordata*), ильма (*Ulmus laevis*).

Почвы данного района, т. е. средней части Камы, подробно охарактеризованы в работе Ю. К. Попова (1967). Пойма разработана; выражены две поверхности. На надпойменной террасе и ее останцах в пределах поймы развиты дерново-подзолитстые почвы. Почвы центральной поймы аллювиальные дерново-подзолистые, в прирусловой пойме — дерново-слоистые. В понижениях притеррасной поймы преобладают болотные почвы. Поймы равнинных рек характеризуются ясно выраженным весенне-летним половодьем. В период половодья происходит отложение наилков и иловатых фракций. Отложения содержат достаточное количество гумуса и имеют до 30 мг·экв обменных оснований на 100 г почвы при соотношении кальция к магнию 4:1 и нейтральную или слабощелочную реакцию среды; в подзолистых почвах реакция кислая. В поглощающем комплексе пойменных почв кроме кальция и магния в заметном количестве (до 5 %) встречаются натрий и калий. Эти почвы содержат значительное количество подвижного азота (0,5 % от валового содержания), фосфо-

ра (до 0,36 %), калия (до 2,3 %). По общему запасу доступной для развития растений воды пойменно-дерновые почвы, расположенные в центральной части поймы, в 3—4 раза превосходят пойменные слоистые почвы прирусловой части, где этот запас составляет 1—3 %, а в сухие годы наблюдается дефицит влаги. К концу лета происходит уменьшение содержания натрия и фосфора в почве за счет потребления их растениями.

В Среднем Зауралье исследован район, где в основном произрастают березово-еловые леса (см. рис. 4). В хорошо дренированных понижениях рельефа преобладают дерновые слабоподзолистые супесчаные почвы, в депрессиях рельефа — болотные. Местообитания колоний располагаются в поймах рек Белой и Ретин (притоки р. Пышмы). Почвы прибрежных и террасных биотопов характеризуются слабокислой реакцией; высоким содержанием обменных оснований (18—64 мг·экв), в составе которых кальция больше, чем магния, в 3—4 раза. В силу повышенной увлажненности и оглеенности в почвах накапливается значительное количество (до 1,2 %) несиликатного железа. Почвы хорошо обеспечены подвижным калием (13—40 мг на 100 г почвы) несколько меньше содержат фосфора (4—47 мг). Соотношение между остальными элементами такое же, как в почвах Предуралья.

Приуроченность к тем или иным видам растений довольно подробно рассмотрена нами на примере *Br. fruticum*. В Сарапульском районе она обитает в липовом лесу с примесью березы, осины, дуба, сосны, с подлеском из черемухи (*Padus racemosa*), ольхи (*Alnus incana*), малины (*Rubus idaeus*), ежевики (*Rubus caesius*). Травяно-кустарничковый ярус состоял из крапивы (*Urtica dioica*) и лабазника или таволги вязолистной (*Fillipendula ulmaria*), которые большей частью образуют заросли. *Br. fruticum* имеет здесь массовое распространение. Кроме того, она обитает на следующих растениях, произрастающих в основном по краю крапивных зарослей: хвоще (*Equisetum sp.*), папоротнике-орляке (*Pteridium aquilinum*), борце высоком (*Aconitum excelsum*), воронце колосистом (*Actaea spicata*), иван-чае (*Chamaenerium angustifolium*), гравилате речном (*Geum rivale*), манжетке (*Alchimilla sp.*), лопухе большом (*Arctium lappa*), дуднике лесном (*Angelica sylvestris*), хмеле обыкновенном (*Humulus lupulus*), бодяке (*Cirsium setosum*), какалии копьелистной (*Cacalia hastata*), медунице неясной (*Pulmonaria obscura*), наперстянке пурпуровой

(*Digitalis purpurea*), веронике (*Veronica officinalis*), зюзнике (*Lycopus europeus*), пустырнике (*Leonorus tataricus*), тростнике обыкновенном (*Phragmites communis*), пырее ползучем (*Agropirum repens*), щучке (*Deschampsia caespitosa*). На листьях невысоких деревьев, кустарников и кустарничков моллюски попадаются также довольно часто.

В условиях Зауралья моллюски этого вида встречаются в более разнородных стациях. 1. Разнотравно-вейниковый (*Calamagrostis sp.*) луг с отдельными деревьями березы и подростом ели (*Pica abies*). В травяно-кустарничковом ярусе доминирует лабазник, отдельными пятнами произрастают мхи; остальная растительность близка к описанной для Предуралья. 2. Участок с разреженным березняком и куртинами ели, в травяно-кустарничковом ярусе доминирует крапива. В подлеске растут четыре вида ив (*Salix cinerea, S. myrsinifolia, S. dasiclados, S. triandra*), смородина (*Rubus nigrum*), черемуха. Остальные растения такие же, как и на предыдущем участке. 3. Участок суходольного луга с преобладанием лабазника. 4. Участок, занятый ольхой, ивой, черемухой, малиной и смородиной с преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе крапивы; по кромке — вейниковые заросли. На первом из этих участков многочисленны кочки, образованные корневищами осок и злаков. На втором участке их гораздо меньше. На первом участке отсутствует слой листового опада, естественно, его нет и на третьем; на втором он незначителен, на последнем достигает большой толщины. Кроме того, сборы проводились в тростниковом болоте и на участках с зарослями крапивы на опушке елового леса. Первое из этих двух местообитаний удалено от предыдущих на 3 км.

Приуроченность *Br. fruticum* во всех без исключения биотопах Урала в основном к двум видам растений — крапиве двудомной и лабазнику — весьма характерна. Она связана с пищевой избирательностью; из более чем 30 видов растений в конкретных биотопах потребляются в основном два приведенных выше и еще два—три. В то же время показано, что в опыте из 85 видов, предложенных животным, охотно поедалось 34 (Frömming, 1939). В природных условиях животные располагаются на листьях (изредка засохших) этих растений, иногда на стеблях, обычно рядом с погрызами, остающимися от ночного питания, но также и на совершенно неповрежденных листьях. Ядовитые волоски крапивы не представляют никакой опасности для моллюсков; они часто си-

дят на них, и большие участки листьев поедаются сплошь. Как показали лабораторные наблюдения, животные при питании производят очень энергичные движения головой, отрывая кусочки листа. В биотопах других ландшафтных зон вид может предпочитать и другие растения. Однако следует отметить высокую ценность крапивы как кормового растения (Bredemann, 1959). Установлено также, что животные как этого, так и других видов концентрируются на участках зарослей крапивы с наиболее высоким содержанием микроэлементов и кальция (Жулидов, 1980).

Крапива и таволга служат для *Br. fruticum* не только источником пищи, но и совершенным дневным убежищем. При повышенной влажности и инсоляции, а следовательно, и температуре у поверхности почвы животные, особенно молодь, поднимаются по растениям на высоту 50—60 см от поверхности земли (и вплоть до 2,5 м на деревья и кустарники), так как там, на высоте, условия влажности более благоприятны. При этом довольно высоко (до 1,7 м) заползают и крупные особи, хотя в большинстве они предпочитают держаться в подстилке. Для среднеазиатских видов Bradybaena также отмечается, что животные забираются на травы и кустарники, избегая перегрева на поверхности почвы (Лихарев, Раммельмейер, 1952; Рымжанов, 1983). В связи с изложенным приведем конкретное наблюдение. Так, один из сборов произведен в начале августа. Температура воздуха колебалась в эти дни от 20 до 25 °С. Дневная температура воздуха припочвенного слоя была на 0,6 °С выше, чем на высоте роста человека (1,7 м); в зарослях крапивы она была несколько ниже, чем вне их. Влажность воздуха в этом биотопе достаточно высока и постоянна (80—100 %), что обеспечивается наличием водоемов и болотистых участков, находящиеся среди густой растительности. Часто днем, а при засушливой погоде всегда, животные прикрепляются к листьям посредством высохшей слизи. Они располагаются на одном растении в количестве до 8 экз., часто вместе с янтарками, иногда с *Euomphalia strigella*, реже с другими видами. Чаще всего на листьях и стеблях они сидят поодиночке, иногда на одном листе от 2 до 5 животных, на расстоянии 1—2 и до 5 см друг от друга, реже вплотную. Как правило, моллюски находятся на растениях, отстоящих друг от друга на расстоянии 40—60 см. Довольно часто крупные и средние особи скапливаются на перегное, вблизи трухлявых пней и лежащих стволов. Молодые животные распределены на территории более равномерно. Моллюски в

бóльшей мере активны ночью, когда происходит их кормежка. Днем они также иногда передвигаются, особенно при возрастающей влажности, когда нет прямого солнечного освещения. В целом особям свойственны регулярные вертикальные перемещения, ночью — на растения, днем — в подстилку.

Важно было также изучить характер горизонтальных перемещений по территории популяций (Зейферт, Хохуткин, 1979). Зафиксированное нами максимальное расстояние, на которое перемещались особи в популяциях *Br. fruticum*, составляет 5 м. Здесь приведены данные по опытам в природных условиях с созданием на определенном участке градиента степени фенотипов. Наблюдения производились над меченными и немеченными животными. В среднем за двое суток животные проползали 1,19 м. Позднее (15 сут) расползание животных замедлялось. При повторных проверках некоторых улиток обнаруживали даже ближе к месту выпуска, чем в предыдущий учет, что говорит о кольцевом или радиальном движении от места выпуска. Одна из индивидуально меченных особей в сарапульской популяции, положенная нами около приметного ориентира (большого пня), ровно через год была найдена здесь же. Этот вид способен и к относительно большим миграциям за пределы популяционного ареала (до 25 м). Такого же рода данные о миграции отдельных особей на расстояния, в значительной степени превышающие радиус индивидуальной активности, имеются в литературе и для ряда других видов моллюсков. Однако эти миграции связаны с определенными факторами, резко отличными от нормальных условий существования популяций, например, при половодьях, проливных дождях и т. д. (Frömming, 1954; Шиков, 1977). Наши данные полностью согласуются с данными других авторов, отмечающих, что жизнедеятельность большинства особей осуществляется на весьма ограниченной территории внутри ареала популяции. Немаловажным является также тот факт, что миграция резко ограничена в репродуктивный период (Cameron, Williamson, 1977; Murray, Clarke, 1984; Livschits, 1985; Lind, 1990).

Br. schrencki обитает под пологом кустарников, кустарничков и на различных травянистых растениях. Многие из них такие же или близки тем, которые населяет *Br. fruticum* (крапива, лабазник, рогоз), а также иные виды: спирея (*Spirea sp.*), полынь (*Artemisia sp.*). Характер распределения на растениях такой же, как у предыдущего вида (Лихарев, Раммельмейер, 1952; Хохут-

кин, 1970; Омарханова, 1987). *Br. transbaicalia* встречается в основном в зарослях осота на лугах, под пологом леса также и на другой травянистой растительности. *Br. almaatini* предпочитает заросли крапивы, хмеля и некоторых травянистых растений, часто под пологом деревьев и кустарников. Она поднимается по деревьям до 3—4 м (а возможно и выше). Погрызы животных этого вида наиболее часты на листьях хмеля. Нередко особи вида встречаются и на почве. На склонах гор, где преобладает низкорослая растительность, животные располагаются на малине, крапиве, хмеле, вике (*Vicia sp.*). Они сидят по одному-два, редко — по нескольку экземпляров на одном растении. *Br. lantzi* в условиях городов отмечена в садах на травянистых растениях; также под пологом кустарников, среди гниющей листвы и на хмеле, где наиболее обычны ее погрызы. В горных биотопах моллюски этого вида обтают среди травянистой растительности и в зарослях крапивы (Лихарев, Раммельмейер, 1952; Хохуткин, 1970). Таким образом, среднеазиатские брадибениды для питания также выбирают два — три вида зеленых растений. Эти улитки обитают на почвах, имеющих слабокислую, нейтральную или слабощелочную реакцию, наибольшая численность отмечена на нейтральных почвах (Рымжанов, 1986).

Распределение *Br. fruticum* по плотности в биотопах смешанных пойменных лесов происходит следующим образом (Хохуткин, 1970). В центре густых крапивных зарослей на 1 м^2 в годы высокой численности приходилось до 50, в иных случаях — до 80—90 животных этого вида; янтарки, слизни и более мелкие виды моллюсков встречались единично. Ближе к краю крапивных зарослей численность доминирующего вида понижалась до 20 экз. Еще дальше, где лес уже граничил с пойменным лугом, количество особей кустарниковой улитки падало до 2—8 экз. на 1 м^2, а количество янтарок увеличивалось до 40 особей. На лугу *Br. fruticum* полностью отсутствует. Доминирующий вид в этом биотопе — *Succinea putris*. Большинство других популяций первого вида обладает аналогичным размещением животных в биотопе по плотности. На рис. 6 представлены усредненные данные из ряда популяций. Это касается популяций как с большим количеством особей, так и малочисленных. Однако в некоторых случаях наблюдались более равномерное размещение животных по ареалу популяции, а также концентрация особей на определенных участках; иногда общее распределение выглядело нитеоб-

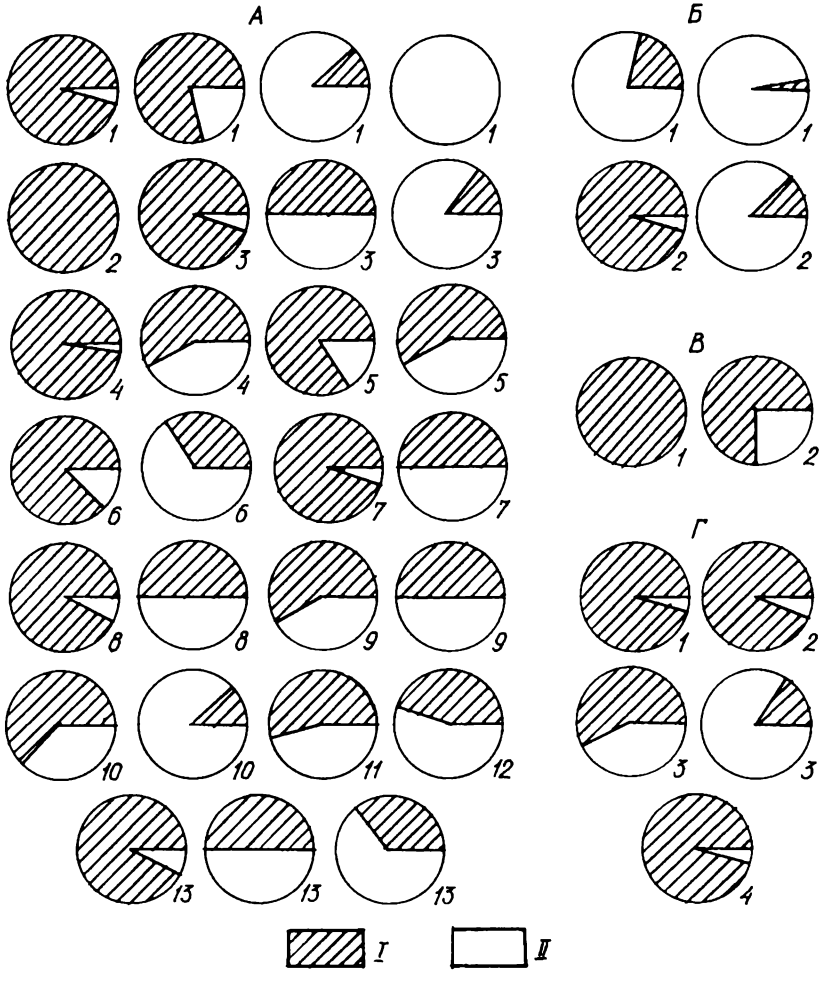


Рис. 6. Соотношение плотностей моллюсков в биотопах:

А — *Br. fruticum*, *Б* — *Br. schrencki*, *В* — *Br. lantzi*, *Г* — *Br. almaatini*; *I* — доля моллюсков рассматриваемого вида, *II* — доля всех остальных видов; произвольными цифрами обозначены разные популяции; повторяющиеся цифры — сборы в одной и той же популяции за ряд лет

Таблица 1

Количество животных на площадках в 1 м² в сарапульских колониях

Год	Месяц	Колония			
		I	II	III	IV
1967	Август	8, 21, 15, 90, 80, 15, 13			
1968	Июль	18, 10 12, 4, 16, 16, 32, 21, 12, 5, 13, 11, 12		16, 17	
1969	Июнь	5, 7, 5, 17	10	28	15
1974	Июнь			29	
1976	Апрель			5	
	Июнь			25, 18	
1977	Май			3, 7, 11, 4	
	Июнь	6, 8, 9, 24, 22			
	Август			20, 55, 15, 15	
1978	Май	9, 8, 2, 2, 2, 2	30	43, 28	
	Август	11, 16, 15, 5			
1979	Июнь	6, 12	27, 14	19	
1980	Август	32, 32, 8	17, 18	42,3	
1981	Август	9, 4	17, 12, 4		
1982	Август		5, 5, 5	11, 5, 10, 5	

Примечание. В 1967 г. сборы производились без разграничения колоний, но преимущественно на территории колонии I.

разно. Важно подчеркнуть, что сохранялся общий принцип распределения: наибольшая плотность особей связывалась с наибольшей концентрацией кустиков крапивы, к краям зарослей крапивы и лабазника численность падала. Такое распределение проявляется на фоне агрегированных скоплений особей как в куртинах растений, так и на отдельных растениях. Агрегированный тип распределения доказывается следующим расчетом. За все время наблюдений во всех колониях сарапульской популяции заложено 83 площадки по 1 м², с которых собрано 1315 животных (в среднем — 15,8 экз. на одну площадку) (табл. 1). Относительная дисперсия ($\sigma^2/\bar{x}$) равна 14,1. Среднеквадратическое отклонение ($S = \sqrt{2/N-1}$) составило 0,16. Групповое распределение (теоретически, по: Грейг-Смит, 1967) наблюдается при $\sigma^2/\bar{x} > 1$, что и имеет место в данном примере. Достоверность отличия $\sigma^2/\bar{x}$ от 1 рассчитывается по формуле $t = (\sigma^2/\bar{x} - 1)/S$. В нашем

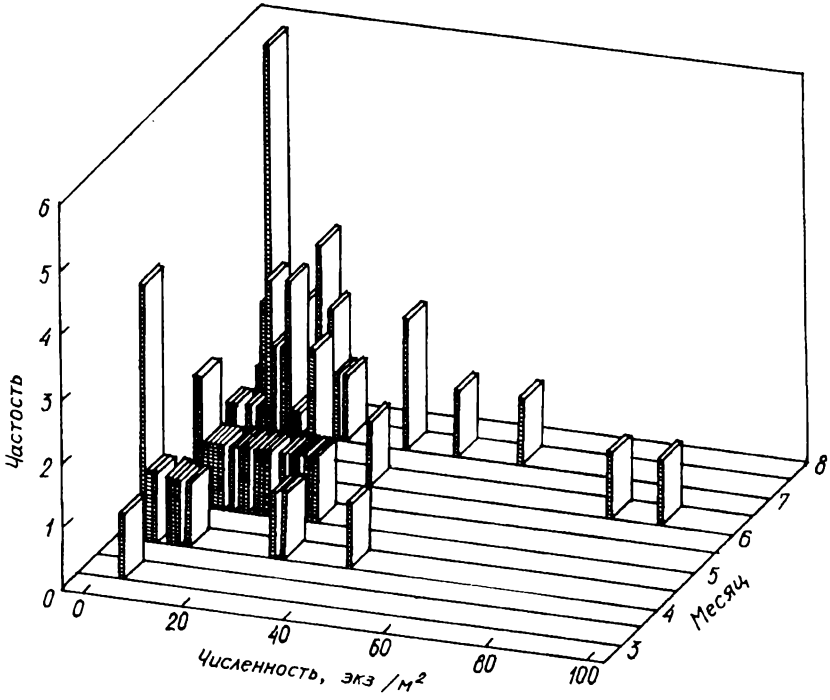


Рис. 7. Распределение плотностей в сарапульской популяции *Bradybaena fruticum* в течение сезона

случае $t = 81{,}9$ при $P < 0{,}001$. В популяции вида из Северной Греции средняя плотность улиток составила 6,4 экз/м^2; пространственное распределение их контагиозно.

В заключение раздела отметим, что термин "агрегированность" правомочно отнести лишь к пробам конкретного размера, т. е. в нашем случае — с площадок в 1 м^2. Более точные расчеты связаны с анализом эмпирического распределения численности относительно модельных. Таковые показали, что распределение численности животных на наших площадках (по программе Statgraph с использованием критерия χ^2) не соответствует ни одному из имеющихся в программе Amstrad четырнадцати типов распределений. Это связано с тем, что в нашем случае мы имеем дело, скорее всего, с несколькими типами распределений

даже в условиях относительно однородных выборок (например, при рассмотрении по отдельным месяцам) (рис. 7). Поэтому приходится считать, что даже сравнительно грубая оценка через индекс дисперсии предпочтительней, чем отсутствие вообще любой количественной оценки, тем более что качественная оценка указывает именно на агрегированность животных: мы имеем реальные наблюдения по скоплению животных на участках биотопа с наиболее благоприятными условиями влажности, при весеннем пике половой активности и в подобных случаях. Отмеченная суточная изменчивость активности моллюсков, связанная с колебаниями температуры и влажности, вносит свою лепту в перераспределение животных на конкретных площадках, не изменяя характеристики распределения в целом. В общем наши данные хорошо согласуются с данными других авторов, подробно занимавшихся изучением влияния растительности на малакофауну. Наличие пригодной в пищу растительности определяет не только заселение моллюсками тех или иных биотопов, но и распределение отдельных видов внутри биотопов (Шиков, 1990). В целом агрегации обусловлены как гетерогенностью среды, так и разного рода "кооперативными" связями, например, облегчением поиска партнера для спаривания. Показано, что у многих видов доля кладок с неоплодотворенными яйцами связана обратной зависимостью с долей особей, располагающихся группами (Wyatt, 1960).

В колониях отмечались осенние миграции животных старшевозрастных групп, связанные с поиском наиболее благоприятных условий для зимовки. Так, их привлекает повышенная влажность более толстого слоя подстилки около стволов деревьев, в которой они и зимуют. В летние месяцы животные (особенно молодые) распределялись по всей территории лесных участков более равномерно. Однако в один из дождливых сезонов наблюдалась значительная концентрация взрослых особей (до 50 экз.) около стволов деревьев, в то время как молодь располагалась в основном в травянистом ярусе. Весенние скопления этих животных связаны с выбором оптимальных мест для спаривания и откладки яиц. Во всех сарапульских колониях взрослые особи в этом случае скапливались по нескольку штук у стволов деревьев, пней, в кучах хвороста, трухи и листового опада, а также под упавшими стволами. Следует заметить, что в этих местах иногда концентрируется и значительное количество молодых моллюс-

ков, особенно в более сухой период. В долговременных полевых экспериментах над виноградными улитками показано, что конкретные особи возвращаются на постоянное место зимовки; видимо, наличествует долговременная память на микротопографические условия и химические сигналы (Lind, 1989).

Активность моллюсков в первые летние месяцы в жаркие периоды, как уже отмечалось, имеет четко выраженную суточную ритмику, в ряде популяций с подразделением на вечерний и утренний пики. При понижении суточной температуры и повышении влажности с 4 до 7 ч, моллюски проявляли повышенную активность: ползали, питались и спаривались. К 9 ч утра их активность понижалась, и с наступлением дня они уходили в укрытия или оставались неподвижно сидеть на растениях. Здесь приведены данные нескольких наблюдений; в условиях затемненных или увлажненных биотопов, а также более холодной и дождливой погоды они были активны и в дневное время суток.

У *Br. transbaicalia* структура распределения особей в биотопе и взаимоотношения с другими видами были аналогичны структуре первого вида. *Br.schrencki* в некоторых биотопах доминирует, но иногда уступает эту роль *Lindholmomneme nordenskiöldi*. Структура распределения популяции также, как и у предыдущих видов, концентрична. В одном из местообитаний, где вдоль лесной дороги лежала прелая солома, особи данного вида сплошь занимали этот участок. Два среднеазиатских вида доминируют в биотопах, для них характерных, и лишь по самой периферии их численность уступает численности других видов. Иногда наблюдается "субдоминирование": присутствие нескольких крупных видов на одной территории в равном числе. Это же отмечалось и в случае с кавказскими популяциями *Br. fruticum*. В некоторых антропогенных местообитаниях (растительность на газонах с остатками гниющей листвы и сучьями) плотность *Br. lantzi* достигала 550 экз. на 1 м^2, превосходя максимальную плотность в других местообитаниях в 5—7 раз.

Остановимся далее на характеристике климатических факторов, играющих немаловажную роль в адаптации популяций в качестве периодически повторяющихся процессов. По отношению к организмам собственно климатические факторы разделяются на макро-, мезо- и микроклимат. В нашем распоряжении были данные метеорологических наблюдений метеостанций городов Сарапула и Талицы, расположенных на довольно значи-

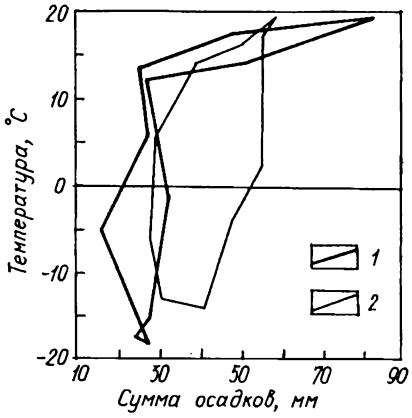


Рис. 8. Климаграммы Талицкого (*1*) и Сарапульского (*2*) районов

тельном расстоянии от мест сбора материала. Таким образом, мы имели данные по микроклимату, иначе — региональному климату, который является в основном результатом географического местоположения. На рис. 8 представлены климаграммы Сарапульского и Талицкого районов. Среднемесячные температуры января составляют соответственно –14,6 и –17,6 °С, таковые июля — 18,9 и 18,5 °С; среднегодовые температуры за ряд лет равны соответственно 2,6 и 1,6 °С. Количество дней вегетационного периода составляет 158 в Сарапульском и 162 — в Талицком районах. Сумма положительных температур — 2399 и 2260 °С, а сумма осадков за год —532 и 507 мм. Из этих данных видно, что район Предуралья отличается более мягким климатом, там более высокие средние температуры и выпадает большее количество осадков. Проанализированы данные по среднемесячным температурам почвы в районе г. Сарапула на глубинах 5, 10, 20 и 40 см. Температура нижележащих слоев ниже, максимальная разница составляет 3,2 °С. Наиболее низкая температура свойственна февралю (–2,3 °С на глубине 20 см), наиболее высокая — июлю — (20,7 °С). С февраля по июль идет равномерное повышение, а затем столь же равномерное понижение температуры. Непосредственно в районе исследования нами отмечены более низкие температуры, что связано с экранирующей ролью растительности. Так, на глубине 35 см в начале июня температура равнялась 4,8 °С, здесь же скопилась талая вода; на 10-сантиметровой глубине температура составила 8,8 °С, вблизи поверхности (0,5—1 см) — 12,5 °С. В то же время температура подстилки колебалась от 8 до 14 °С. В мае другого года температура на поверхности почвы под опадом составляла от 8 до 17,9 °С. Отмечается также, что *Br. fruticum* довольно светолюбива, обитает в области освещенности около 3000 люкс (Frömming, 1954).

В заключение раздела несколько слов о взаимоотношениях

наших видов с другими, населяющими данные биотопы. В работах Л. Круликовского (1903б) и В. Рощиненко, Л. Мамыкиной (1984) было описано 22 вида наземных моллюсков из Удмуртии. Географический район, изученный нами,— Сарапульская возвышенность. Наши сборы подтвердили наличие 19 из них и добавили два других вида. Таким образом, фауна наземных моллюсков Удмуртии слагается из следующих видов: 1) *Carichium minimum*, 2) *S. putris*, 3) *S. oblonga* 4) *Cochlicopa lubrica*, 5) *Vertigo antivertigo* 6) *V. pygmaea*, 7) *V. angustior*, 8) *Pupilla muscorum*, 9) *Columella edentula*, 10) *Vallonia pulchella*, 11) *V. costata*, 12) *C. laminata*, 13) *Discus ruderatus*. 14) *Nesovitrea hammonis*, 15) *N. petronella*, 16) *Euconulus fulvus*, 17) *Zonitoides nitidus*, 18) *Helicolimax pellucidus*, 19) *Arion subfuscus*, 20) *Deroceras agreste*, 21) *D. reticulatium*, 22) *Br. fruticum*, 23) *Pseudotrichia rubiginosa*, 24) *Euomphalia strigella*. Не исключено нахождение на данной территории еще некоторых видов, в частности *Punctum pygmaeum*. Здесь преобладает широко распространенные виды. Шесть видов относятся к европейским. В целом фауна моллюсков этого региона принадлежит Европейско-Сибирской подобласти Палеарктической области. Малакофаунистический облик Удмуртии не претерпел качественных изменений за почти вековой период наблюдений. Это связано с тем, что усиливающийся антропогенный пресс лишь сокращает общую площадь видовых ареалов, не изменяя характера местообитаний большинства исследованных видов. В общей сложности в различных местообитаниях все отмеченные виды встречаются совместно с *Br. fruticum*. Но в любом конкретном местообитании вместе с ней встречается не более девяти следующих видов: *S. purtis, C. lubrica, V. pulchella, Ch. tridens, N. petronella, D. agreste, A. subfuscus, Z. nitidus, E. strigella*.

III.2. РАЗМНОЖЕНИЕ, РОСТ, РАЗВИТИЕ, ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ

Подробное изучение жизненного цикла *Br. fruticum* было начато К. Кюнкелем (Künkel, 1928) и продолжено Э. Фремингом (Frömming, 1939, 1954) на популяциях вида из Германии. Совсем недавно появилась детальная работа по экологии вида в Северной Греции (Staikou et al., 1990). Дальнейшее описание, если не будет оговорено особо, основано на данных названных выше ра-

бот, на материалах собственных и Д. В. Зейферта (1986, 1987а, б), а также на наших совместных с последним автором данных. Ранние авторы проводили наблюдения в садках, установленных на воздухе, в лабораторных помещениях и в природной обстановке. Из их работ не всегда ясно, с каким материалом они имели дело; там, где это возможно установить, мы будем говорить о лабораторных (в садках и помещении) и природных наблюдениях.

Брачные игры этого вида длятся около 20 мин. Копуляция может продолжаться до 4,5—5 ч и происходит преимущественно в утренние часы, но также и в другое время суток, в зависимости от температуры и влажности. Не исключено при этом, что одновременно две особи оплодотворяют друг друга. Диапазон температур, при которых встречались копулирующие пары, в Удмуртии составил от 12,2 до 19,8 °С. Обычно копуляция происходила в дни, когда влажность была повышена вследствие выпадения осадков. Е. В. Шиков (устное сообщение) отмечал в Тверской области значительное число скрещивающихся пар в пасмурную погоду при 8 °С. Таковые нами фиксировались в промежутке от 4 до 10 ч, одна пара — в 17 ч. Копулирующие животные могут находится на почве, ветках, лежащих на почве или расположенных невысоко над ней, на траве, пнях. Взрослые животные могут копулировать уже через 2—3 сут после выхода из спячки. В условиях Германии спячка заканчивается обычно в марте-начале апреля, в Северной Греции — в середине марта. В условиях Удмуртии самый ранний выход из спячки зафиксирован в конце апреля, обычно — в середине мая, иногда — в начале июня. Провокационный в силу резкого потепления и многодневных дождей выход из спячки в условиях Германии отмечался в середине января. По лабораторным наблюдениям самая ранняя копуляция в условиях Германии отмечена в конце февраля, самая поздняя — в конце сентября-начале октября, причем за этот период она повторялась неоднократно. В природной популяции копуляция наблюдалась теплой осенью в октябре. В Удмуртии в природных условиях самая ранняя находка копулирующих особей пришлась на 12 мая, последующие находки продолжались до конца мая. Самая ранняя копуляция животных в условиях Тверской области наблюдалась 3 мая. Поздняя находка одной копулирующей пары была отмечена в Зауралье 1 сентября.

Помещенные в террариумы взрослые моллюски сразу же или по прошествии 3—5 сут приступают к откладке яиц. После

скрещивания откладка яиц этими животными фиксировалась, как правило, на вторые-пятые сутки. Однако отдельные особи значительно затягивали откладку. Так, одна особь отложила несколько яиц спустя 24 сут после копуляции, а затем еще через 23 сут у нее появилась большая кладка. Откладка фиксировалась с 5 мая вплоть до второй половины августа. Отдельные животные, вероятно, приносили яйца и позже. Моллюски, завезенные летом 1975 г. и прекратившие в большинстве своем откладку в августе, в январе-феврале следующего года дали новые кладки, продолжая их до августа включительно. Скрещивание этих животных в террариумах, где они находились совместно по нескольку десятков экземпляров, нами не наблюдалось. Животные, готовые приступить к откладке яиц, передней частью туловища вырывают гнездовую ямку — вертикальный ход в землю до 3,5 см глубиной, диаметром не менее 2 мм под углом 45°. Зачастую угол входа может быть иным и ямка имеет не круглую, а овальную форму; все зависит от плотности почвы, наличия в ней пустот и т. п. Откладка яиц происходит следующим образом. Яйца опускаются в ямку по одному. Первая партия яиц поступает с интервалом в 13—16 мин каждое, затем этот интервал увеличивается до 30—40 и даже 50 мин. После того как отложена определенная порция яиц, откладка прерывается на 20—48 ч. В природе она может происходить в любое время суток, ее интенсивность зависит от температуры, влажности, освещенности, возможно, и плотности особей, что отмечается и для других видов (Wolda, Kreulen, 1973). Нередко в некоторых местообитаниях наблюдалась откладка лишь в вечерние часы.

Диаметр яйца составляет 2—3 мм. Как показано на садовых улитках, размер яиц зависит от размера родителей, их возраста, а также от времени года (Wolda, Kreulen, 1973). В целом отмечено, что чем больше яиц в кладке, тем они мельче. Яйца распадаются по массе на две группы — мелкие (в среднем 8,5±0,17 мг; n = 13 экз.) и крупные (12,7±0,28 мг; n = 31 экз.). Лимиты массы равны соответственно 7,5—10 мг и 9,5—15,5 мг. Отмечается также, что яйца, имеющие не круглую, а овальную форму, откладывают особи, пораженные паразитами. Очень мелкие (не более 2,3 мм) яйца откладывают особи, не закончившие рост. В то же время показано, что разноразмерные яйца могут откладываться одним и тем же животным. Подобная дифференциация яиц свойственна и многим другим видам моллюсков. Также отмечается, что в отдельных кладках могут “беспричинно” погиб-

нуть все эмбрионы. Это явление нужно рассматривать как адаптацию популяционного ранга: прекратившие развитие или погибшие яйца поедаются молодью, вылупившейся из других кладок. Как предполагается, определенные вещества, содержащиеся в яйцах, ускоряют рост и развитие молодых моллюсков. Яйца также обеспечивают молодь кальцием (Андрейкович, 1969б; Kothbauer, 1970, 1972). Плотность яиц на популяционном ареале непостоянна в разные годы. Так, в талицкой популяции она колебалась от 2,4 до 77,7 экз/м^2. Яйца этого вида белого цвета. Устойчивость их к экстремальным воздействиям различна: длительную засуху они не переносят, но затопление могут переждать. Развитие молоди в яйцах, находящихся под водой, затягивается до 56—75 дней, и все-таки молодь из них вылупляется.

В условиях Германии в природных популяциях откладка яиц начинается вскоре после выхода моллюсков из спячки, т. е. в апреле. В Удмуртии находки моллюсков, откладывающих яйца, и сами кладки отмечены во вторую половину мая, последующие — во вторую половину июня; в эти же сроки — и в восточных районах Предуралья. Наиболее ранние кладки в Предуралье имеют место, по-видимому, в конце апреля — начале мая. Так, в середине мая в одной из кладок найдена вылупляющаяся из яйца особь. В Зауралье наиболее ранняя откладка яиц отмечена 29 апреля, сразу же после схода снега. Животные в это время спариваться не могли. Спаривание происходило, как и зафиксировано в этой популяции, в самом конце лета. Несмотря на то, что после июня кладки в условиях Удмуртии не регистрировались, откладка, как и в Германии, может, вероятно, происходить и позже. По крайней мере, молодь минимальных размеров, не имеющая дефинитивных оборотов (т. е. только что вылупившаяся), встречалась в Предуралье в течение всего летнего сезона. Такая молодь, находясь большей частью среди корней растений, в почве, под слоем мха и опада, потребляет почвенные организмы, заглатывая частицы почвы. Она поедает также остатки яйцевой скорлупы, прилипшей к раковинам и, как указывалось, мелкие яйца. Поедание яиц взрослыми особями также имеет место.

Молодые животные, созревшие весной или летом, копулируют, но не откладывают яиц. Первая откладка яиц в лабораторных условиях происходит обычно в возрасте 3+ лет, а зачастую и ранее этого срока (в 1,1—1,2 года). В течение первого года половозрелости только 70 % животных откладывают яйца. В спе-

циальном опыте по выяснению вопроса о самооплодотворении у этого вида два изолированных молодых моллюска (вылупившиеся из яиц в условиях лаборатории) в террариумном возрасте 1+ лет отложили яйца. В одном случае яйца были разрушены (по-видимому, в результате бактериального разложения), во втором — из них через 27 сут вылупилась молодь. Обычно считается, что к моменту наступления половозрелости раковина затвердевает и ее рост прекращается. Наши наблюдения и работы других авторов по разным видам показывают, что раковина моллюсков, половая система которых полностью сформирована, могут продолжать свой рост, хотя он и замедляется. Об этом также свидетельствует и тот факт, что моллюски как из лабораторных, так и из природных колоний, откладывающие оплодотворенные яйца или имевшие вполне сформированную половую систему, зачастую не имели губы на устье, что считается надежным признаком раковины, закончившей рост. По мере образования губы рост раковины прекращается, но на отвернутом крае устья в базальноколумеллярной области различимы бороздки, отражающие периодический рост раковины в толщину (Pollard, 1973). Впрочем по другим данным (Williamson, 1976), раковина растет и после формирования губы.

Особи *Br. fruticum*, родившиеся в террариумах от животных из сарапульской популяции в июле 1974 г., прожили там около 29 мес (2,4 года). Взрослые животные, завезенные в этом же году (4,5—5,5 оборота раковины), погибли через 21 мес (1,8 год). В террариумах такое количество оборотов наращивается минимум за период 125—290 сут. Максимальная продолжительность жизни этих животных в террариумах могла составить 25—30 мес (2,1—2,5 лет). Если эти данные перенести на животных из природных колоний, то с учетом зимней спячки они могли бы прожить 48—51 мес (4—4,3 года). Очевидно, что животные в террариумах растут и созревают несколько быстрее природных. В тоже время и продолжительность жизни их больше (до 6+ лет). Если сопоставить лабораторные и природные наблюдения по оценке жизненного цикла и учесть период зимнего покоя, то можно заключить, что в природных условиях Удмуртии сроки окончательного формирования половой системы приходятся на возраст 2+, а молодь начинает выходить из яиц особей 3+ лет. Продолжительность жизни основной массы животных в этих колония составляет 3,5—4 года, в отдельных случаях — 5—6 лет. Мече-

Таблица 2

Характеристика параметров плодовитости *Bradybaena fruticum*

Возраст	Кратность кладок у одного животного	Среднее число яиц на кладку, экз.	Среднее число яиц у одного животного в течение жизни, экз.
3+	3—4	22,3	90
4+	5—6	30,6	140
5+	8—12	23,2	203
6+	3—4	14,7	52
Среднее	7,6	23,5	121

ние животных в этих колониях не дало однозначного ответа на рассмотренный вопрос, но мечение, проведенное в талицкой популяции, показало, что особи весенней генерации становятся половозрелыми на четвертый год жизни, осенней — на пятый. Половозрелые животные живут год, зимуют и после откладки яиц весной в массе своей погибают. Лишь небольшая часть животных живет во взрослом состоянии 2 года, а отдельные особи еще больше. В популяции из Северной Греции половозрелость наступает через 21 мес (1,9 год) после вылупления. Продолжительность жизни этого вида в природных условиях Германии составляет 3,5 года.

Кратность кладок, число яиц в кладке и общее число яиц, отложенное отдельной особью за жизнь, связаны с возрастом (табл. 2). Плодовитость в целом у ряда видов положительно коррелирует с размером животных конкретной популяции (Carter, Ashdown, 1984). Отдельное животное за всю жизнь откладывает от 400 до 540 яиц. Максимально известное число яиц, отложенное одной родительской парой (возможно, одним животным этой пары), составило 271 экз. Максимальное число яиц, отложенное одной "самкой" в двух кладках, разделенных 5 мес, без повторного оплодотворения, составило 243 экз. Эта особь была взята из сарапульской популяции. В природных условиях Германии число яиц в каждой порции, последовательно откладываемой в течение сезона одной родительской парой, колебалось от 3 до 29. Всего было исследовано 35 порций от двух родительских пар, а также 10 порций, отложенных бóльшим числом животных (табл. 3). В этих условиях среднее число яиц наибольшим было в

Таблица 3

Количество яиц в кладках и вылупившихся животных у *Bradybaena fruticum* в течение сезона, экз.

Кладка	Месяц					
	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Пара № 1	61	57	24	129	—	—
Пара № 2	—	34	—	55	73	46
Несколько пар животных	15	30	—	80	—	—
Всего яиц	76	121	24	264	73	46
Среднее	38,0	40,3	24,0	88,0	73,0	46,0
Кол-во вылупившихся ювенис	48	104	20	243	72	43
Смертность, %	36,8	14,1	16,7	8,0	1,4	6,5

июле; оно уменьшалось соответственно в августе, мае, апреле, сентябре и июне.

Количество яиц в кладках из разных биотопов варьировало незначительно. В целом в кладках разных особей оно колебалось в условиях Германии (лабораторное разведение) от 3 до 76; в Удмуртии ("самки", взятые из природы) — от 3 до 152; в Зауралье ("самки" из природы) — от 13 до 18. Среднее число яиц, приходящееся на "самку", составило соответственно 26,7; 40,3 и 14,7. В Северной Греции среднее число яиц в кладке составило (природная популяция) 44,2, при повторной кладке — 17,2. Не исключено, что левые пределы в некоторых случаях занижены, так как при взятии материала из природы определенная часть яиц могла быть отложена ранее и не учтена. По наблюдениям, в природных условиях количество яиц в отдельных кладках было следующим: в Мурзинке (Горный Урал) — более 66, Сарапуле (Предуралье) — в различных кладках от 12 до 105 или чуть больше. Причем, чтобы не повредить кладки, подсчитывалось лишь видимое число яиц. В среднем на одну кладку приходилось около 44,3 яйца.

Время эмбрионального развития от момента откладки яиц до вылупления молоди, по лабораторным данным, составило в Германии 36 (26—50) сут, в природных популяциях Германии — 32,9 (25—42), в таковых Северной Греции — 22,5 (20—25), в Удмуртии, по лабораторным данным — 22,1 (8—36), в природных популяциях Зауралья минимальный срок составил 10,5 (8—13) сут.

По данным Б. Мур (Moor, 1977), эмбриогенез при температуре 20 °С у этого вида занимает в среднем 20 сут.

В целом можно сделать однозначный вывод о том, что эмбриональное развитие (при прочих равных условиях) зависит в первую очередь от температурного режима. Яйца, отложенные в более благоприятное время сезона (в июне), развиваются быстрее, чем в в более холодное время (в мае). В случае с 8-дневным развитием яиц в Зауралье они, как уже упоминалось, были отложены сразу же после схода снега — 29 апреля. Быстрое их развитие и выход молоди были обусловлены резким подъемом температуры — до 35 °С на поверхности почвы. Обычно же в Зауралье основная масса молоди вылупляется во второй декаде мая. В Предуралье, как отмечалось, только что вылупившиеся молодые моллюски встречались начиная с 13 мая и вплоть до первой декады августа, что характерно и для популяций Горного Урала. Основной выход молоди здесь приходится на июнь, конец июля и начало августа.

Чрезвычайно важные данные получены при анализе работы Э. Фреминга (1954), где он приводит цифровые материалы по выходу молоди из яиц отдельных кладок в разных биотопах (см. табл. 3). Эти материалы позволяют характеризовать смертность молоди, развивающейся в яйцах в природных условиях, поскольку известно общее число яиц. В среднем за все месяцы сезона (апрель — сентябрь) смертность составила 12,5 %. Наибольший ее показатель приходится на апрель, постепенно снижаясь к маю — июню, затем к июлю — сентябрю. Наименьшая смертность была в августе. Яйца из которых молодь не смогла выклюнуться по прошествии 50 дней, были оплодотворенными. Гибель эмбрионов вызвали какие-то дефекты развития. Несколько иные данные приводятся для природных популяций Северной Греции. Смертность яиц составляла 34,5 %; непосредственно после вылупления гибнет 30 % улиток. Совершенно другие данные приводятся для *C. nemoralis*: выживание яиц в природных колониях составляет 45—60 % для летних кладок и 35—56 % — для поздних осенних (Wolda, Kreulen, 1973). Как показано, гибель зародышей свидетельствует о нарушениях в генетическом аппарате гамет и служит показателем неблагоприятного влияния среды в процессе эмбриогенеза (Ватти, Тихомирова, 1975).

Особи *Br. fruticum* зимуют в подстилке, а также в различных полостях почвы. Образование эпифрагмы регулируется влажно-

стью воздуха; иногда вслед за первым откладывается еще до двух слоев. Зимовка моллюсков преимущественно в слое подстилки объясняется тем, что при весеннем таянии снега вода служит основным сигналом к выходу из спячки. Она смачивает эпифрагму, высохшая слизь, держащая ее в плоскости устья, растворяется и эпифрагма отпадает. Одновременно подстилка не позволяет скапливаться массе воды и прогреваться быстрее, чем слои почвы. (Конкретные данные по температуре прогрева почвы приведены ранее.)

В литературе имеются краткие данные по биологии *Br. schrencki* из Семипалатинской области (Увалиева, Рымжанов, 1982; Омарханова, 1987; Омарханова, Рымжанов, 1988). Вид изучался в долине р. Иртыш. В конце сентября улитки уходят на зимовку, зарываясь в почву под подстилкой на глубину до 15—18 см. Молодь уходит на зимовку раньше, чем взрослые особи, устье закрывается двухслойной эпифрагмой. Яйца прозрачные, шаровидные, разрозненные, но лежат отдельными кучками — от 15 до 100 шт. в каждой. Плотность — до 1000 шт./м^2. Инкубационный период при температуре 20 °С — 16 сут. Молодь образует скопления во мху, а взрослые особи держатся в основном в подстилке. Зимняя спячка в горно-степном и горно-лесостепном поясах начинается в конце сентября, в горно-лесном и высокогорном — в августе. При спячке животные группируются под кустами, валежником. В почву проникают на глубину до 7 см, но в каменистых участках — до 20—30 см. Вид доходит до высоты 2000 м над ур. м., имеет два периода размножения — весенний (май — июнь) и осенний (сентябрь или октябрь).

Т. С. Рымжановым довольно подробно описана биология пяти среднеазиатских видов: *Br. lantzi, Br. almaatini, Br. phaeozona, Br. plectotropis, Br. stschukini*. Автор приводит материалы без указания конкретных видов. Брачные игры у них в общей сложности длятся 20—30 мин. Период полового созревания у каждой особи подразделяется на три фазы: мужскую, женскую и гермафродитную. Первая длится с III декады августа до III декады марта следующего года. Женская фаза протекает со II декады мая до II декады августа. Гермафродитная фаза осуществляется с апреля по май и затем — с августа по сентябрь. В это время копуляция чаще всего отсутствует. Первая копуляция наблюдается в марте-апреле при среднесуточной температуре воздуха 10—18 °С, почвы — 6—8 °С и относительно влажности воздуха 80—

90 %, через 7—16 сут после выхода из спячки, после росы или дождя; последующая — в августе-сентябре, обычно в дождливую погоду. Отмечено, что одни и те же особи могут копулировать дважды в сезон. Длительность копуляции — от 0,5 до 4 ч, оплодотворение перекрестное. Яйцекладка начинается в возрасте 19—24 мес при среднесуточной температуре воздуха 12—20 °С, почвы — 8—12 °С и относительной влажности воздуха 60—80 %, через 9—52 сут после копуляции. Яйца откладываются в гнездовые ямки, а также в щели, у прикорневой части растений, под камни. Число яиц в кучках — от 8 до 74. Яйца шарообразные, у *Br. stschukini* — слегка эллипсоидные; их окраска молочно-белая, бурая или розоватая, иногда с крапинками. Откладка яиц при температуре 18—20 °С длится от 0,5 до 3 ч, зачастую со значительными перерывами. У животных, размножающихся на третьем-четвертом году жизни, кладки, как правило, состоят из отдельных яиц. Обычно яйца имеют по одному эмбриону, однако почти во всех кладках встречаются единичные яйца с 2—4 эмбрионами. С возрастом число последних увеличивается, а количество яиц в кладке уменьшается.

По лабораторным данным, продолжительность развития яиц зависит от температуры и относительной влажности воздуха. При 18 °С (сумма эффективных температур до 288 °С) и влажности 80—90 % развитие длится 16 сут; при 9 °С (сумма до 387 °С) и влажности 70—80 % — 43 сут; при 27 °С (сумма до 675 °С) и влажности 60—70 % — 25 сут. Максимум вылупления молоди (до 98 %) отмечен в первом случае. Во втором и третьем случаях вылупляется соответственно 37 и 42 %. В природных условиях в развитии яиц наблюдаются колебания от 12 до 36 сут. Процесс вылупления длится от 0,75 до 2 ч. Продолжительность жизни в природе составляет у *Br. lantzi* 4,5 года; у *Br. almaatini* — 4,5—5, *Br. phaeozona* — 3,4—4,5; у *Br. plectotropis* — 3—4; *Br. stschukini* — 2—2,5 года. Особи, взятые из природы, в лабораторных условиях прожили от 18 до 37 мес. Часть животных первого вида, с 5—6,25 оборотами раковины, помещенных нами в террариумы, прожила в них 5 лет. Их возраст, исходя из лабораторных наблюдений, мог составить ко времени сбора от 13 до 53 мес. Таким образом, их максимальная потенциальная продолжительность жизни превышает 8 лет. Откладка яиц животными, выросшими в террариумах, началась в возрасте 630 сут (1,8 года). Судя по этим данным, репродуктив-

ная часть популяции этого вида представлена тремя-пятью возрастными группами.

Пробуждение от зимней спячки на высоте до 800—1500 м над ур. м. происходит в начале марта — апреле при среднесуточной температуре воздуха 10—14 °С, почвы — 6—8 °С и относительной влажности 70—90 %. На высотах свыше 1500 м и до 3000 м над ур. м. пробуждение наступает в середине апреля — мае при среднесуточной температуре воздуха 8—12 °С, почвы — 4—6 °С и относительной влажности — 80—90 %. В иных случаях пробуждение на высотах 2000—2200 м над ур. м. фиксировалось в конце марта — середине апреля при температуре воздуха 15—20 °С; свыше 2500 м — в конце апреля — мае. После первого дождя число активных особей резко увеличивается. Летняя спячка на высотах до 800—1500 м над ур. м. отмечается в конце апреля — мае, иногда позже, при среднесуточной температуре воздуха 22—26 °С, почвы 10—12 °С и относительной влажности — 40—60 %. На высотах 1500—2500 м летняя спячка наступает в июне при температуре воздуха 18—20 °С, почвы — 8—10 °С, относительной влажности — 50—60 %. На высотах 2800—3000 м сроки летней спячки не строго фиксированы из-за больших перепадов температуры и осадков. При среднесуточной температуре воздуха 8—12 °С, почвы — 4—6 °С осуществляется переход к зимней спячке в сентябре — октябре на высотах до 800—2000 м, в августе — на бóльших высотах. В период спячки животные зарываются в почву на глубину 5—15 см. Кустарниковые популяции проводят спячку на поверхности почвы. Животные выделяют до пяти эпифрагм, чаще одну толстую, две-четыре более тонкие. Особи кустарниковых популяций выделяют по восемь-десять эпифрагм (при летней спячке — не более пяти). Летние эпифрагмы гораздо толще зимних. Наружная эпифрагма тяжами соединяется с предметами на почве. Основная функция эпифрагмы — замедление испарения. В спячке животные располагаются группами, ориентируясь устьем кверху. Такая ориентация свойственна вообще всем видам умеренных широт в отличие от тропических видов, прижимающих устье с эпифрагмой к почве. Последняя поза в значительной степени замедляет испарение, что не является такой острой проблемой для первой группы видов (Raut, Ghose, 1977). Ксерофилы в спячке располагаются около прикорневой части растений, часто в листве, трещинах скал, а в рыхлую почву зарываются. Так, *Ponsadenia semenovi* за-

рывается до глубины 3—10 см, в осыпях проникает до 1—2 м. Необходимо отметить следующий момент: соответствующие физиологические акты и акклимация животных к понижению температуры среды к концу вегетационного сезона приводят к уменьшению обводненности тканей и понижению температуры переохлаждения тканей вплоть до минусовых значений (Stöver, 1973; Riddle, 1981). Все эти процессы — суть адаптации к перенесению неблагоприятных условий зимней спячки.

Имеются также краткие данные по биологии *Br. similaris* (Leahi, 1984). Спаривание продолжается около часа; яйца откладываются в гнездовую ямку, в одной кладке — в среднем 12 яиц. Время от откладки до вылупления — 15 сут. Эти данные приведены для природных популяций из Бразилии, куда этот вид проник из Юго-Восточной Азии.

III.3. ЧИСЛЕННОСТЬ И ПЛОТНОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ

Общая тенденция такова, что увеличение плотности популяции у наземных моллюсков приводит к снижению плодовитости (Carter, Ashdown, 1984). Подчеркивается также, что изменения в скорости роста являются решающим звеном в динамике численности популяций, причем скорость роста и размер взрослых особей находятся в обратной зависимости от плотности популяции (Willamson et al., 1976; Oosterhoff, 1977).

В сарапульских колониях *Br. fruticum* производился учет численности на площадках в 1 м^2 в 1967—1969 и 1976—1982 гг. (Хохуткин, Лазарева, 1989). В среднем за все годы наблюдений количество животных, приходящихся на 1 м^2, статистически равноценно, т. е. недостоверно различается в разные месяцы наблюдений: мае — 11,9 экз., июне — 15,3, июле — 14,3, августе — 18,8 экз. Однако выявляется тенденция, связанная с повышением численности от мая к июню-июлю и затем к августу. Графический анализ полученного материала (табл. 4) по годам представлен на рис. 9. Его оценка была произведена следующим образом. Среднее количество моллюсков за все время наблюдений составило 15,8 экз. на площадку. Это среднее было принято за 100 %, и от него рассчитаны пропорциональные отклонения средних значений численности на площадку за каждый год. За 1972—1975 гг. таких данных нет (за исключением сбора с одной пло-

Таблица 4

Среднее количество животных на площадках в 1 м^2 в сарапульской популяции *Bradybaena fruticum*

Год	Кол-во площадок	Общее кол-во животных, экз.	Среднее кол-во животных на площадку, экз.	Отклонение от общего среднего (15,8), %	Год	Общее кол-во животных на площади IV колонии, экз.	Кол-во животных в расчете на площадку, экз.	Отклонение от общего среднего (0,58), %
1967	7	242	34,6	219	1969	104	0,52	89,7
1968	15	215	14,3	90,5	1972	238	1,19	205
1969	7	87	12,4	78,5	1973	209	1,05	181
1974	1	29	29,0	184	1974	109	0,55	94,8
1976	3	48	16,0	101	1975	52	0,26	44,8
1977	13	199	15,3	96,8	1976	100	0,50	86,2
1978	13	173	13,3	84,2	1977	201	1,01	174
1979	5	78	15,6	98,7	1978	113	0,57	98,3
1980	7	152	21,7	137	1979	105	0,53	91,4
1981	5	46	9,2	58,2	1980	85	0,43	74,1
1982	7	46	6,6	41,8	1981	26	0,13	22,4
					1982	37	0,19	32,8

щадки в 1974 г.). Однако есть общая визуальная оценка (много-мало), и она нашла свое отражение на графике. Данная картина ничем не отличается от той, которая получается при графическом анализе абсолютных значений плотности на площадках, но позволяет оценить размах колебаний численности. Кроме того, мы произвели расчет количества животных на 1 м^2 территории колонии IV, общая площадь которой составила 200 м^2, и с нее собирали практически всех, находящихся там животным. В период 1972—1976 гг. здесь наблюдаются те же тенденции в динамике численности, что и предполагаемые в популяции в целом, но с опережением на год. В дальнейшем, при сохранении общей картины, разница в опережении достигает нескольких лет.

Значительные отклонения от среднего во всей популяции в сторону максимума отмечались в 1967 г. и, по-видимому, в 1972—1974 гг. В 1980 г. рост численности был менее значительным. Наибольшие отклонения в сторону минимума наблюдались в 1981—1982 гг. и, по-видимому, в 1975 г. Эти данные мы постарались оценить через параметры размерно-возрастной структуры (табл. 5), разбив их по годам наблюдений с наибольшими от-

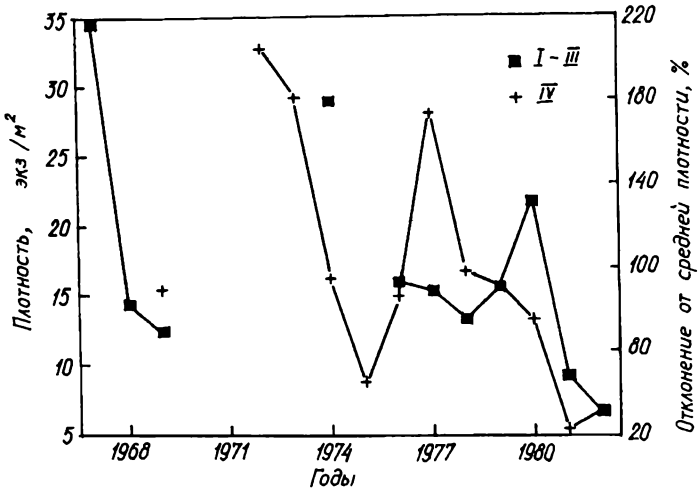


Рис. 9. Хронографические колебания плотности в сарапульской популяции *Bradybaena fruticum* (*I—IV* — колонии)

клонениями численности в минимальную и максимальную стороны от средней и на группу лет, когда численность отклонялась от средней не более чем на 25 % (1968—1969 и 1976—1979 гг.). Неполовозрелые животные в выборках с наибольшими отклонениями в сторону минимума и максимума и при незначительных отклонениях в обе стороны составили соответственно 81,3; 88,6; 73,9 %. Так как подавляющее большинство животных среди неполовозрелых за все годы наблюдений — сеголетки (88,8 %), то практически приведенная разница образуется животными именно этой группы. Таким образом, наименьшее количество неполовозрелых (в первую очередь сеголеток) приходится на годы с численностью, близкой к средней, а максимальное число — на годы с наибольшей численностью. Майские выборки, в силу значительных отклонений размерно-возрастной структуры от выборок остальных месяцев вегетационного сезона, при этом не учитывались.

Обратимся к величинам, характеризующим численность репродуктивной группы. Соответствующие показатели относительной численности этой группы составляют 1,6; 4,6 и 11,4 %. В

Таблица 5

Численность и структура колоний *Bradybaena fruticum*, обитающих в районе г. Сарапула

Год	Месяц	Колония	Среднее кол-во, экз/м^2	Неполовозрелые		Половозрелые		Репродуктивные		Кол-во животных морфы I	
				n	Доля	*n*	Доля	*n*	Доля	*n*	Доля
1967	Август	I	34,6	1333	0,97	43	0,03	4	0,003	312	0,47
1968	Июль	I	14,0	289	0,59	157	0,32	47	0,10	113	0,48
	Июль	III	16,5	574	0,83	89	0,13	25	0,04	85	0,34
1969	Июнь	I	8,5	106	1,00	0	0,00	0	0,00	13	0,35
	Июнь	II	10,0	90	0,86	10	0,10	5	0,05	12	0,33
	Июнь	III	28,0	82	0,77	17	0,16	8	0,08	5	0,22
	Июнь	IV	15,0	37	0,36	42	0,41	23	0,23	9	0,30
1974	Июнь	III	29,0	275	0,84	8	0,02	46	0,14	77	0,37
1976	Июнь	III	21,5	70	0,63	21	0,19	21	0,19	8	0,29
1977	Май	III	6,3	24	0,20	58	0,49	37	0,31	18	0,39
	Июль	I	13,8	139	0,67	38	0,18	31	0,15	45	0,47
	Август	III	26,3	112	0,79	9	0,06	20	0,14	31	0,47
1978	Май	I	4,2	26	0,48	8	0,15	20	0,37	15	0,53
	Май	II	30,0	61	0,34	64	0,35	57	0,31	28	0,39
	Май	III	35,5	73	0,52	28	0,20	40	0,28	15	0,33
	Август	I	11,8	73	0,68	28	0,26	7	0,07	21	0,44
1979	Июнь	I	9,0	141	0,83	10	0,06	18	0,11	41	0,50
	Июнь	II	20,0	100	0,67	10	0,07	39	0,26	26	0,42
	Июнь	III	19,0	85	0,69	20	0,16	18	0,15	17	0,37
1980	Август	I	24,0	93	0,85	9	0,08	8	0,07	29	0,51
	Август	III	22,5	82	0,80	17	0,17	3	0,03	12	0,34
1981	Август	I	6,5	93	0,93	4	0,04	3	0,03	21	0,46
	Август	II	11,0	49	0,88	20	0,12	0	0,00	35	0,46
1982	Август	I	7,5	68	0,73	23	0,25	2	0,02	9	0,31
	Август	III	5,0	61	0,64	31	0,33	3	0,03	12	0,36

годы с численностью, близкой к средней, по отношению к годам с минимальной численностью они выше в 7,1 раза, тогда как у неполовозрелых это отношение равно 0,91. Таким образом, восстановление популяционной структуры при больших колебаниях численности происходит в силу значительного воспроизводительного потенциала репродуктивной группы, наиболее резко меняющей свою численность. Этот потенциал компенсирует циклические макро- и мезоклиматические колебания, при этом в популяции всегда находится относительно высокое количество

Таблица 6

Коэффициенты корреляции (I) и достоверности (II) плотности с долей животных размерно-возрастных классов и с *q* в Сарапульских колониях *Bradybaena fruticum*

Переменная	I			II		
	Пирсон	Кендалл	Спирмен	Пирсон	Кендалл	Спирмен
1,2	0,107	0,009	0,016	0,481	0,057	0,071
1,3	–0,310	–0,160	–0,229	–1,458	–1,043	–1,051
1,4	0,243	0,200	0,310	1,121	1,300	1,456
1,5	–0,036	0,000	0,019	–0,160	0,000	0,086
2,3	–0,864	–0,672	–0,812	–7,677	–4,380	–6,226
2,4	–0,682	–0,530	–0,702	–4,175	–3,455	–4,411
2,5	0,263	0,159	0,216	1,220	1,033	0,989
3,4	0,222	0,200	0,249	1,017	1,300	1,150
3,5	–0,303	–0,220	–0,334	–1,422	–1,432	–1,584
4,5	–0,070	–0,018	–0,015	–3,315	–0,115	–0,067

Примечание. 1 — экз/м^2, 2—4 — соответственно доли неполовозрелых, половозрелых и репродуктивных групп животных в выборке, 5 — *q*; Пирсон, Кендалл, Спирмен здесь — источники.

неполовозрелых особей. Наши выводы соответствуют данным других авторов. Так, в популяциях садовых улиток, за которыми велись долговременные наблюдения, колебания численности определялись колебаниями уровня пополнения молодью, а не выживанием взрослых улиток (Cain, Cook, 1989). Такова общая картина. Расчет коэффициентов корреляции не показал достоверных связей исследуемых величин в годы наблюдений: численность моллюсков не коррелирует с долей животных тех или иных размерно-возрастных классов (табл. 6). В предположении, что размерно-возрастная структура настоящего времени, т. е. данного года наблюдений, может определять численность животных следующего года, мы просчитали вариант на выявление корреляций при этом условии. Достоверная корреляция наблюдается при связи численности с долей животных репродуктивной группы (r = 0,72 при t = 2,55, P = 0,95). Доля всех половозрелых особей достоверно связана с численностью (r = 0,56 при t = 1,67, P = 0,90). Однако доля этих животных, за вычетом доли репродуктивной части, не дает значимой связи с численностью. Таким

образом, можно сделать вывод о том, что численность популяций в данный год наблюдения определяется в значительной степени долей животных репродуктивной группы предшествующего сезона.

III.4. РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ

Групповой рост особей в популяциях лежит в основе процесса продуцирования и представляет материал для анализа внутривидовой изменчивости роста (Голиков, 1970). Молодь *Br. fruticum* вылупляется из яиц, имея минимальный размер по высоте раковины 1,30 мм, максимальный — 2,20 мм при ширине от 1,90 до 2,85 мм и 0,75—1,75 оборотах (отдельные особи — до 2,25). Их масса составляла от 1,75 до 5,25 мг. Таким образом, получив молодь от "самок", взятых из природных популяций, как и выросших в террариумах, мы можем, не опасаясь возможных искажений в росте раковины, констатировать, что эти животные при выходе из яиц имеют среднюю высоту раковины 1,97±0,01 мм. Если взять группу только что вылупившихся моллюсков (не старше трех дней), то они имеют среднюю высоту раковины 1,79±0,02 мм. При дальнейшем содержании этих животных в террариумах могут возникнуть определенные нарушения роста (в частности, ярко выраженная тенденция к скаляридности), отражающиеся главным образом на форме раковины. Дальнейший рост раковины согласуется с логистической кривой (рис. 10). Вначале, до возраста 90 сут, прирост раковины наибольший. Затем, по достижении в среднем высоты 6,74 мм (максимальной — 7,85 мм) наблюдается замедление прироста. В возрасте, равным в среднем 380 сут, наблюдается очередное замедление роста; средняя высота раковины при этом равна 10,3 мм. Рост продолжается, и в возрасте 540—610 сут ($\bar{l}$ = 12,5 мм) террариумные животные приступают к откладке яиц. Рост прекращается в возрасте 750—800 сут ($\bar{l}$ = 13,3 мм). Такому ходу роста раковины соответствует и наращивание оборотов. В 90 сут их образуется до 3,75—4,25, следующая точка перегиба приходится на 4,50—5,75 оборотов. Последующее наращивание долей оборотов весьма незначительно. Приведены средние размеры, средний возраст или лимиты. Однако колебания этих показателей

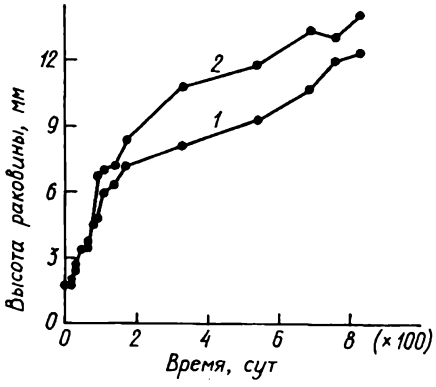


Рис. 10. Ход группового роста в террариумных колониях *Bradybaena fruticum*
1 — средние значения, *2* — максимальные

были весьма значительны. Поэтому считаем необходимым дать и некоторые минимальные значения. Так, $\bar{l}$ = 10,3 мм достигается минимально в 340 сут; в одном случае такое животное отложило яйца. Минимальный размер, при котором у животного из отложенных яиц вылупилась молодь, составил 12,9 мм. В других сериях опыта высота раковины в пределах 13,4—13,9 мм достигалась животными в 314 сут. К. Кюнкель (1928) также приводит данные, показывающие значительные колебания этих величин. Рост раковины в садках у животных разных сроков рождения полностью заканчивался в период от 450 до 720 сут. В тоже время животные в возрасте 420 дней при l = 12 мм были еще неполовозрелыми.

Для того чтобы можно было сравнить рост животных в природных или лабораторных колониях, нами произведено вскрытие моллюсков из природных популяций (табл. 7). Половая система в мужской стадии зрелости полностью развита при минимальной высоте раковины 10,2 мм, в то время как животные с высотой раковины до 9,80 мм (3,50—4,25 оборотов) имеют еще не вполне сформированную половую систему, как мужскую, так и женскую. Последнее соответствует минимальному лабораторному возрасту в 320 сут. Первый из приведенных размеров достигается в среднем за 360 сут. У животных, имеющих высоту раковины до 10,8 мм (4,50 оборота) в семяприемнике не было спермы. Лабораторный возраст, соответствующий этим размерам, колеблется от 330 до 430 сут. Минимальный размер, при котором в семяприемнике отмечена сперма,— 13,4 мм; средний лабораторный возраст соответственно 690 сут. При минимальной высоте раковины 13,6 мм, животные из природной популяции начинают откладку яиц. Выход же молоди происходил из кла-

Таблица 7

Размеры раковины и половой системы *Bradybaena fruticum* из природных популяций, мм

№	*an*	*l*	*L*	*l'*	*L'*	*d*	*P*	*U*	*CRS*	*RS*	*S*
1	3,50	7,60	9,75	6,30	5,85	—	Половая система недоразвита				
2	4,25	9,80	12,0	8,05	6,85	1,75	То же				
3	4,50	10,3	14,8	8,10	8,00	2,50	8,00	5,50	7,50	1,20	–
4	4,50	10,7	13,9	8,10	7,65	2,75	9,00	5,00	10,0	—	–
5	4,50	10,8	14,7	8,75	8,40	2,45	8,50	6,50	9,00	1,50	–
6	4,75	13,4	18,1	9,60	10,5	3,10	15,0	14,5	9,50	4,50	+
7	4,75	13,7	—	—	—	—	14,8	11,8	—	—	+
8	5,00	14,3	17,7	8,95	9,65	2,90	11,5	13,0	13,0	7,00	+
9	5,50	14,8	18,5	9,65	10,1	3,60	13,5	14,0	13,0	5,50	+
10	5,50	15,0	—	—	—	—	13,5	18,0	—	—	+
11	5,75	15,8	19,4	9,65	10,2	4,15	11,0	14,5	12,0	7,00	+
12	5,75	—	—	—	—	—	11,5	14,5	—	—	+
13	—	—	—	—	—	—	18,0	—	—	9,00	+
14	—	—	—	—	—	—	26,0	—	—	11,0	+

Примечание. № 1—9, 11, 12 — популяция из Сарапула (Удмуртия); № 10 — Башкирия; № 13, 14 — данные К. Кюнкеля; "+" — наличие спермы.

док особей с минимальной высотой раковины 13,9 мм, что соответствует лабораторному возрасту более чем 800 сут.

О значительных колебаниях возраста, при котором достигаются последние из приведенных размеров, уже говорилось. К. Бáба (1985) для природных популяций вида из Венгрии отмечал наступление половозрелости у особей, имеющих высоту раковины 12—14 мм. Самое любопытное состоит в том, что минимальный размер, при котором животные, выросшие из яиц, отложенных в террариуме, сами отложили яйца соответствует размеру группы 3 природных животных, а функция — группе 5. Молодь у террариумных животных появилась при минимальном размере, соответствующем группе 6 по функции и группе 4 по размерам животных природной популяции. Здесь мы имеем дело с гетерохронными изменениями в процессе онтогенеза, что представляет значительный интерес и в общем плане при исследовании эволюции моллюсков (Geary, 1988; Lindberg, 1988). Несмотря на то, что у многих видов в различных условиях половозре-

лость наступает при разной величине раковины, изменение характера роста в процессе онтогенеза может служить практическим индикатором возраста и размеров (массы), при котором моллюски достигают половозрелости. Начало параболического роста определяется завершением развития гонады и образования в ней гамет (Голиков, 1980). Таким образом, проведенный анализ показывает, что возрастные группировки животных, выявление при лабораторном разведении, не могут адекватно отразить картину возрастов природных колоний. В талицкой популяции, где производились мечение и повторный отлов животных в целях выяснения размерно-возрастной структуры, также удалось выявить лишь крайние пределы возрастных групп.

А. Н. Голиков (1970) пишет о ярко выраженной генеративной дискретности популяций у морских моллюсков, связанной с прерывистым размножением. На основании приведенных фактов по процессу размножения нашего вида мы могли предполагать здесь аналогичные закономерности. Однако предварительный графический анализ распределения животных по высоте раковины суммарно по всем колониям сарапульской популяции за конец июля-начало августа 1967 г. выявил лишь один четко выраженный провал в предполагаемой зоне перекреста между сеголетками и годовиками (Хохуткин, 1971б) (рис. 11,а). Требовалось доказать существенность различия в распределении этих двух групп. Нуль-гипотеза заключается в том, что все параметры этой зоны принадлежат одной нормальной кривой. Дальнейшая процедура выглядит следующим образом. Был построен новый график (см. рис. 11,б), в основу которого положены соображения следующего порядка. Реальные размеры животных искусственно ограничены точностью измерительного прибора, в нашем случае ценой деления нониуса штангенциркуля. На самом деле могут иметь место любые размеры по высоте раковины (или любому другому измерению) в интервале, например, между 1,95 и 2,00 мм, а именно: 1,96, 1,97 … 1,99 или с любой другой, теоретически бесконечно большой точностью. Реальные размеры, строго говоря, относятся не к указанным размерам, а к классам с данными границами. Середины классов будут равны соответственно: (1,95 + 1,96 + … 2,00)/6 = 1,975. Рассчитав середины классов, переведем их значения в логарифмы, с тем чтобы "убрать" непропорциональность левой и правой частей графика, определяемую закономерностями роста (замедлением его с возрастом).

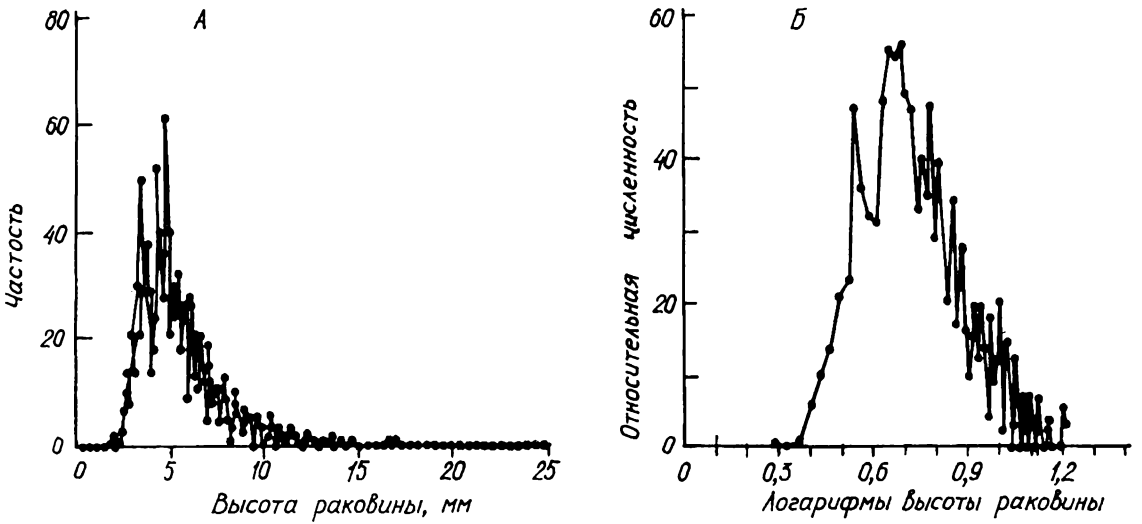


Рис. 11. Размерно-возрастная структура сарапульской популяции *Bradybaena fruticum* (июль—август 1967 г.):

А — кривая реального распределения, *Б* — ее анализ

Затем отнесем количество животных к некоторой площади, определяемой разницей между левой и правой серединами классов, с тем чтобы стандартизировать разночисленные выборки. При этом выбран интервал из четырех измерений в соответствии с рядом правил статистики (Плохинский, 1970). Полученные величины для удобства анализа выразим через сотую долю площади; эти цифры нанесем на ось ординат. В левой части группы "разошлись", провал в зоне неполовозрелых выявляется наиболее четко. Весь график принимает симметричный вид, так как в правой части произошло схождение групп. Дальнейший анализ заключается в следующем. Приняв весь ряд за единое целое, найдем его медиану. Медиана и мода приходятся на точку, где суммированы следующие значения l: 4,90—4,95—5,00—5,05 мм. Средневзвешенное значение l = 4,96 мм, среднее — 4,98. Сигма, рассчитанная по левой половине ряда, равна 1,18. Возьмем для анализа эту левую половину ряда. В логарифмическом масштабе по шкале абсцисс ряд начинается с точки 0,273, а заканчивается в точке 0,700. Разница составляет 0,427. Этот интервал практически равен 3σ, одна дисперсия равна соответственно 0,142. Проведем анализ по χ^2 в предложении, что в левой части мы имеем однородную группу неполовозрелых животных и что разница между двумя пиками и провал между ними несущественны. Для этого от крайнего правого значения ряда отнимем последовательно, начиная с крайней левой точки, каждую крайне правую точку каждого столбца. При первом вычитании получаем, что все 100 % особей ряда лежат справа от исходной точки и их ожидаемое число равно половине числа животных выборки, т. е. 691 экз. Реальное же наблюдаемое число — 712 экз. Чтобы найти значение функции распределения (F) для каждой точки, мы должны каждую последовательную разницу перевести в эту функцию (Митропольский, 1961). Для первой точки F = 3,01. По таблице значений функции находим, что ожидаемое число животных, лежащих справа от этой точки, составит 99,986 % (а не 99,999 %) за счет округления чисел в последовательном ряду операций. Во всех остальных случаях, деля разницу между 0,700 и границей последовательного столбца, будем получать значение функции, которой в таблице будет соответствовать ожидаемое количество (%) животных, лежащих правее этой точки. Таким образом, нам каждый раз будет известна сумма животных правее каждой границы. Эти значения легко перевести, вычтя из

100 %, в суммы левее границы. Вычитая последовательно предыдущие суммы, мы получим ожидаемое число животных в каждой точке. Окончательный расчет дает значение χ^2, равное 38,4. При $DF = 14$ вероятность принятия нуль-гипотезы меньше 0,001. Таким образом, в исследуемой зоне мы сталкиваемся с двумя распределениями, из которых первое, как уже указывалось, суть распределение сеголеток (0+). Второе же большей частью — (1+). Однако мы не можем провести строгую границу межу этими размерно-возрастными группами, так как не различаем животных из зоны перекреста. Нужно отметить также, что при анализе мы исходили из следующих двух соображений. Во-первых, нормальное распределение является довольно точным представлением частот распределения большого числа переменных, в частности в нашем случае. Во-вторых, благодаря усреднению отдельных значений, которые распределены ненормально, распределение в среднем для многих случаев оказывается нормальным — условие центральной предельной теоремы.

Таким образом, примененные методы не позволяют с достаточной точностью определить те или иные возрастные группы в природных колониях исследованного вида. Оценка возраста конкретных животных по так называемым "годовым" кольцам также не дала желаемого результата. Такого же рода трудности возникают и при определении возраста у других видов моллюсков (Williamson, 1979). При оценке массового материала наиболее точно идентифицируются размерно-возрастные группировки, определение которых базируется на характеристике функционального состояния животных (Lazaridou-Dimitriadou, 1980). В Сарапульской популяции выделяются следующие группы. 1. Сеголетки. l — около 4 мм, l_{max} — около 7,9 мм. 2. Годовики — половая система недоразвита, $l_{max} = 10{,}2$ мм. 3. Животные промежуточной группы — половая система развита, но в семяприемниках нет спермы; $l_{max} = 10{,}8$ мм, средний возраст 2+ лет. 4. Половозрелые животные — в семяприемниках есть сперма; $l_{max} = 13{,}5$ мм, возраст — 2—3+ лет. 5. Группа животных, приносящих кладки, из которых молодь не вылупляется, $l_{max} = 13{,}8$ мм, возраст 2—3+ лет. 6. Репродуктивная группа $l_{max} = 18{,}9$ мм, возраст от 3+ до 5+ лет. В талицкой популяции размеры животных в первых четырех группах довольно близки таковым из сарапульской популяции; но функция группы 5 достигается при минимальной $l = 12{,}8$ мм. Однако в целом рост раковин в этой популяции идет в

более медленном темпе, и половозрелость, как уже отмечалось, наступает на год-два позже, чем в сарапульской. Имеются аналогичные материалы по этому виду из Северной Греции (Staikou et al., 1990). Половозрелость наступает через 21 мес (1,9 год) при ширине раковины более 19,3 мм. Рост раковины этого вида в природных условиях Греции происходит более быстрыми темпами, чем в Предуралье: за год *L* достигает 10,5 мм (*l* = 7,65—7,95), за 2 года *L* около 20,5 мм (*l* = 16,6). Максимальная *L* репродуктивных животных здесь 24,5 мм против 22,5 мм в Удмуртии. Если рассматривать изменения размеров раковины репродуктивной группы по ареалу вида, то можно выделить три зоны: пессимума, переходную и оптимума (см. рис. 1). Максимальная высота раковины в каждой из них составляет соответственно 15,9; 18,9 и 21,5 мм.

На основании выделенных функциональных групп проведем дальнейший анализ размерно-возрастной структуры сарапульской популяции. В силу малочисленности некоторых групп и для удобства общей оценки функциональные группировки были объединены следующим образом: 1+2 — неполовозрелые, 3+4+5 — половозрелые, 6 — репродуктивные. Предварительный анализ показал, что влияние месяца сбора на средние размеры значительно существеннее, чем года. Размах колебаний относительного числа неполовозрелых животных в разные месяцы года значительно выше, чем таковой в разные годы за одинаковые месяцы. Учитывая это, мы объединили материал по месяцам в каждой из колоний. Также было показано, что высота и ширина раковины — признаки, тесно коррелирующие между собой во всех размерно-возрастных группах. Поэтому в дальнейшем анализировали лишь первый из них. При таком рассмотрении размерных параметров животных этих групп за ряд лет мы наблюдали довольно постоянную структуру в выборках, связанную с определенными сезонно-климатическими характеристиками (рис. 12). В мае доля сеголеток незначительна или они отсутствуют. Основная масса — половозрелые животные или неполовозрелые старшей группы. Исключение составляли лишь выборки, сделанные в самом конце месяца, они по своим характеристикам приближались к июньским. В июне во всех колониях значительна доля сеголеток и неполовозрелых старшей группы. Доля половозрелых мала, или они отсутствуют. Последнее говорит о том,

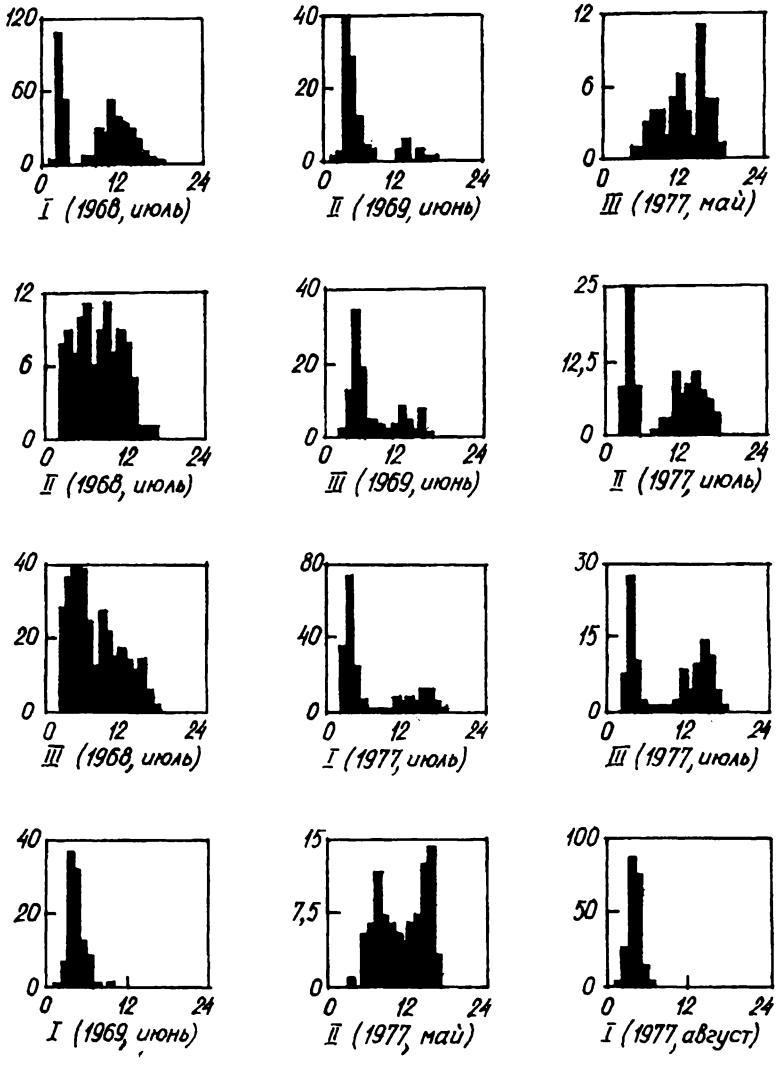
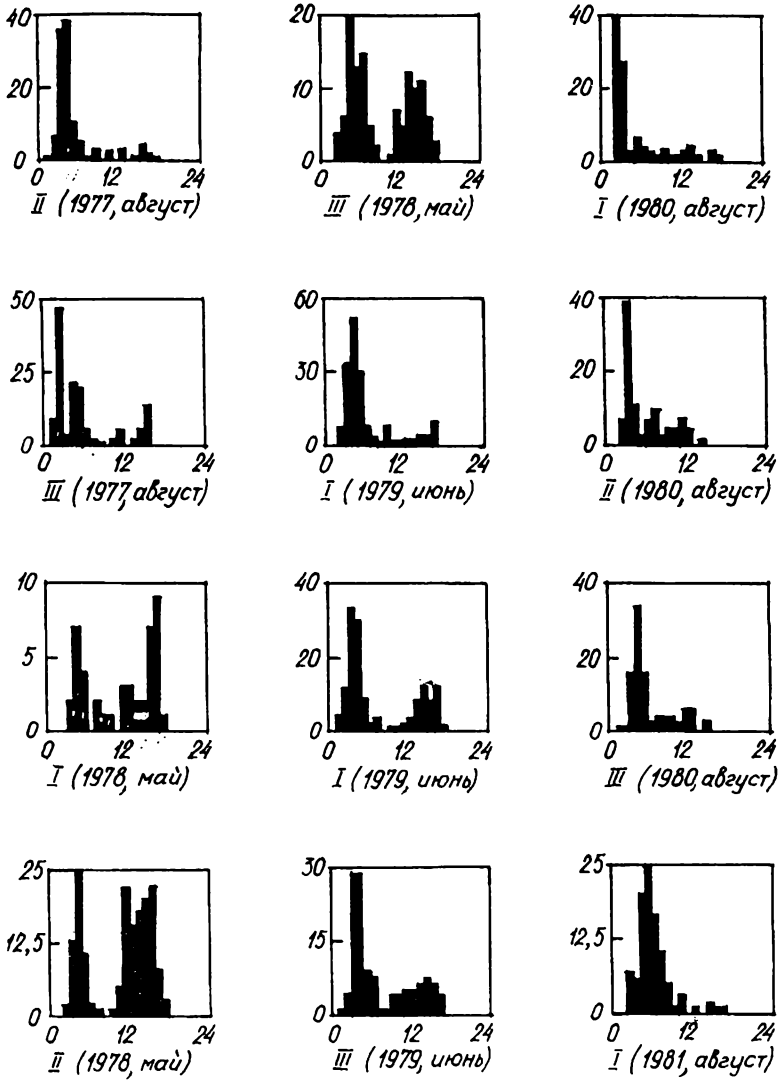


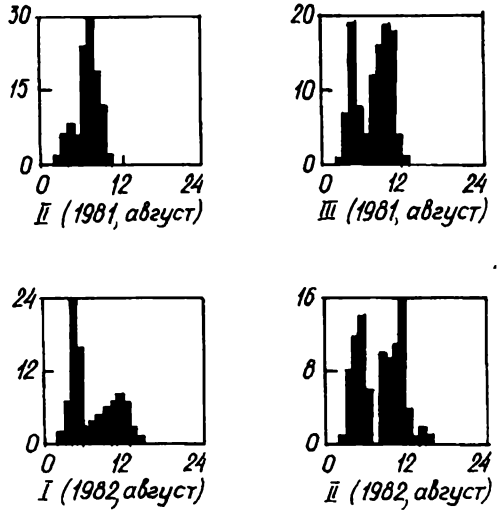
Рис. 12. Сезонное распределение животных по годам в сарапульской популяции *Bradybaena fruticum* по высоте раковины, мм:

I—III — колонии; по оси ординат — частость



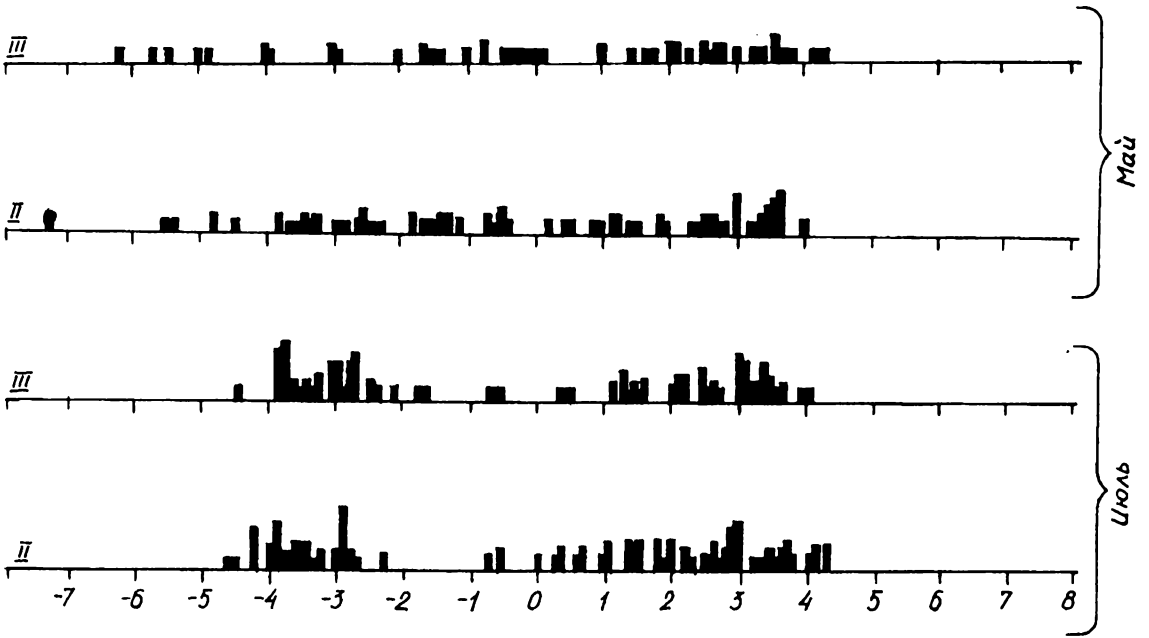
Продолжение рис. 12

Окончание рис. 12



что эти животные не попали в выборку из конкретных, относительно ограниченных площадей сбора, но не о том, что их вовсе нет на территории той или иной колонии, так как имеют место миграции животных. В июле очень высока доля ювенис и обычно значительна — половозрелых. В августе основную массу в колониях оставляют сеголетки и примыкающие к ним группы неполовозрелых. Доля половозрелых, как правило, невелика.

Для строгого доказательства полученной картины мы провели изучение этой структуры методами факторного и многомерного анализа. В первом случае в анализ были включены следующие признаки: *l*, *L* и *an*; выборки рассматривались без предварительного разделения по возрастным группам. Данная система признаков содержит не менее 87 % информации об анализируемой структуре; то же самое относится и к системе из первых двух признаков. По программе FACA проанализированы майские выборки из колоний II и III, июльские и августовские из I, II и III колоний за 1977 г. (рис. 13). В июле во всех трех колониях с довольно четкими хиатусами выделяется компактная группа особей с наиболее значительными отклонениями от нулевой точки в сторону отрицательных значений. В августовских выборках такие группы имеются во II и III колониях; в майских выборках четкие группировки в этой зоне отсутствуют. Так как каждая особь имеет порядковый номер, то не составляет труда установить, что в пространстве двух или трех признаков в июльских выборках четко выделяются в первую очередь молодые особи (сеголетки), отсутствующие в мае. Их дальнейшая судьба отчасти прослеживается в августовских выборках. Из-за снижения темпа роста


III
II
Май
III
II
Июль
-7
-6
-5
-4
-3
-2
-1
0
1
2
3
4
5
6
7
8

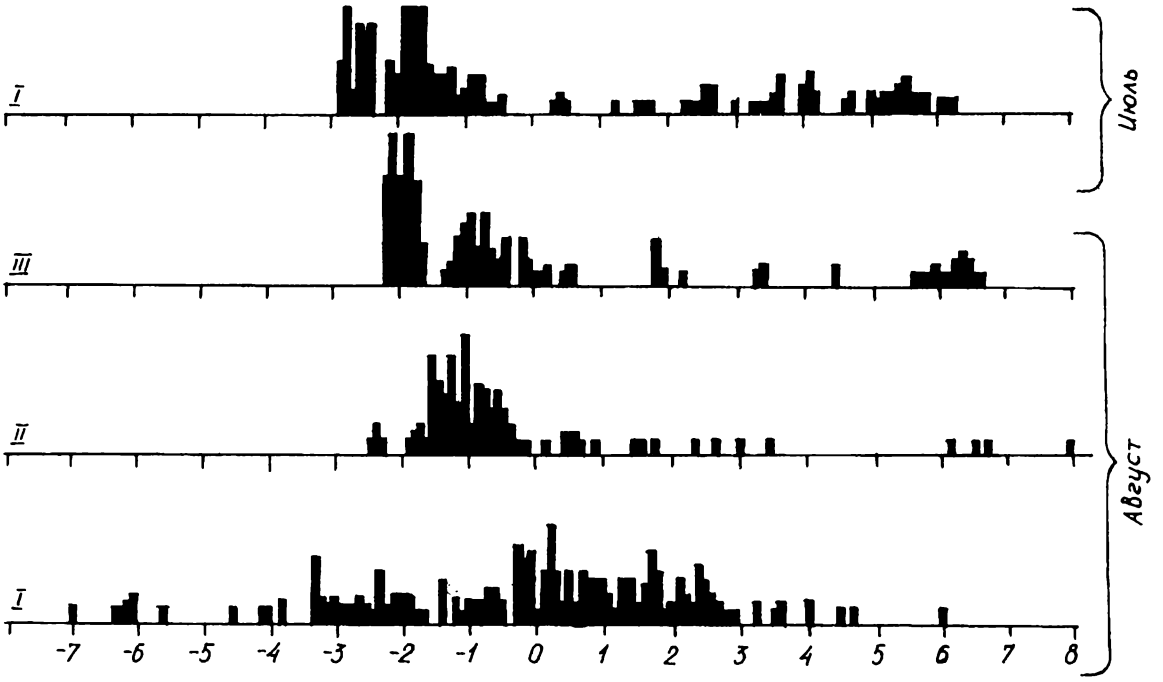


Рис. 13. Размерно-возрастная структура выборок из колоний сарапульской популяции *Bradybaena fruticum* в факторном пространстве координат (*пояснения в тексте*)

размерно-возрастная структура в зоне старших групп представляется здесь гораздо более однообразной. Таким образом, и этот анализ подтверждает тенденции распределения животных, выявленные ранее.

Затем был проведен анализ выборок по программе MANOVA для установления связи размерно-возрастных характеристик выборок, распределенных по месяцам. Оценивалось расстояние Махалонобиса (D^2-статистика) между сравниваемыми выборками; достоверность его оценивалась по критерию χ^2. Результаты анализа приведены в табл. 8, где указано, в скольких случаях мы наблюдаем достоверную разницу в размерно-возрастной структуре выборок и в скольких ее нет. Здесь также приведены средние показатели двух параметров l и L в целом по выборкам. Понятно, что чем меньше любой из них относительно аналогичного из сравниваемой группы, тем больше молодых животных присутствует в данной выборке.

В последней четверти августа в колониях появилось значительное число сеголеток второй сезонной когорты. В мае, как уже говорилось, сеголетки в массе отсутствовали. Первая когорта сеголеток появилась в колониях в июне. В 9 случаях из 15 июньские и майские выборки различались по своей структуре. В июле количество молоди в колониях было снижено по сравнению с июньскими и особенно августовскими выборками. Тем не менее размерно-возрастная структура выборок июня и июля во всех случаях не различалась, в то время как июльские выборки часто достоверно отличались от августовских. В июне, так же как и в июле, не говоря уже о мае, в популяции особи старших возрастов присутствовали в большой доле, чем в августе (элиминация, темп роста). Колония I отличалась от II и III структурой во все месяцы, за исключением мая, но колонии II и III не отличимы одна от другой в любой из месяцев. Полученная картина хорошо увязывается с процессами размножения и вылупления молоди, о которых писалось выше. Напомним, что откладка яиц в сарапульской популяции происходит в апреле, мае и июне. Наиболее часто кладки встречаются с середины мая и до конца июня. Молодь из яиц, отложенных в конце апреля — начале мая, вылупляется в мае — июне, причем основная масса — в июне, а из кладок середины — конца июня — в основном в конце июля — начале августа. Собственно, эта картина и наблюдается при анализе популяционных выборок — основное вылупление

Таблица 8

Расстояние Махаланобиса между выборками *Bradybaena fruticum* в течение вегетационного сезона

Колония	D^2	χ^2	Месяц	Колония	D^2	χ^2	Месяц
I—I	1,19	40,4*	V—VI	I—III	0,47	29,4	VI—VII
I—I	1,09	37,8	V—VII	I—III	0,03	2,11	VI—VIII
I—I	2,84	98,2*	V—VIII	I—I	0,42	40,2*	VII—VIII
I—II	0,09	2,66	V—V	I—II	1,22	71,8*	VII—V
I—II	0,17	5,68	V—V	I—II	1,06	92,7	VII—V
I—II	0,70	22,9	V—VI	I—II	0,07	5,37	VII—VI
I—II	0,29	8,78	V—VII	I—II	0,37	24,9	VII—VII
I—II	1,76	54,7*	V—VIII	I—II	0,08	5,96	VII—VIII
I—III	0,14	3,37	V—V	I—III	1,61	67,7*	VII—V
I—III	0,20	6,31	V—V	I—III	0,45	32,2	VII—V
I—III	0,78	24,8	V—VI	I—III	0,03	2,17	VII—VI
I—III	0,22	6,62	V—VII	I—III	0,38	25,2	VII—VII
I—III	1,54	49,8	V—VIII	I—III	0,06	4,98	VII—VIII
I—I	0,01	0,68	VI—VII	I—II	3,01	175*	VIII—V
I—I	0,36	32,6	VI—VIII	I—II	2,71	234*	VIII—V
I—II	1,37	77,3*	VI—V	I—II	0,76	61,1*	VIII—VI
I—II	1,22	99,7*	VI—V	I—II	1,52	101*	VIII—VII
I—II	0,07	5,64	VI—VI	I—II	0,13	9,84	VIII—VIII
I—II	0,47	29,8	VI—VII	I—III	3,62	150*	VIII—V
I—II	0,07	4,68	VI—VIII	I—III	1,69	122*	VIII—V
I—III	1,79	72,5*	VI—V	I—III	0,65	49,5*	VIII—VI
I—III	0,54	37,2	VI—V	I—III	1,58	103*	VIII—VII
I—III	0,06	4,26	VI—VI	I—III	0,23	19,0	VIII—VIII
II—II	0,02	1,20	V—V	II—III	0,16	11,3	VI—VIII
II—II	0,91	48,3	V—VI	II—II	0,76	41,4*	VII—VIII
II—II	0,25	12,1	V—VII	II—III	0,45	16,2	VII—V
II—II	1,88	92,4*	V—VIII	II—III	0,01	0,45	VII—V
II—III	0,03	0,98	V—V	II—III	0,19	11,0	VII—VI
II—III	0,19	9,55	V—V	II—III	0,01	0,45	VII—VII
II—III	0,87	44,4*	V—VI	II—III	0,72	42,5*	VII—VIII
II—III	0,23	11,0	V—VII	II—III	2,37	87,0*	VIII—V
II—III	1,77	93,0	V—VIII	II—III	0,88	51,1*	VIII—V
II—II	0,83	62,0*	V—VI	II—III	0,20	12,0	VIII—VI
II—II	0,18	11,4	V—VII	II—III	0,80	42,9*	VIII—VII
II—II	1,66	112*	V—VIII	II—III	0,05	3,17	VIII—VIII

Колония	D^2	χ^2	Месяц	Колония	D^2	χ^2	Месяц
II—III	0,08	3,42	V—V	III—III	0,37	13,7	V—V
II—III	0,14	9,65	V—V	III—III	1,21	45,7*	V—VI
II—III	0,74	52,4*	V—VI	III—III	0,42	15,1	V—VII
II—III	0,18	11,5	V—VII	III—III	2,24	86,2*	V—VIII
II—III	1,61	119*	V—VIII	III—III	0,25	14,9	V—VI
II—II	0,26	15,6	VI—VII	III—III	0,003	0,17	V—VII
II—II	0,28	17,9	VI—VIII	III—III	0,81	50,9*	V—VIII
II—III	1,24	48,2*	VI—V	III—III	0,20	11,3	VI—VII
II—III	0,29	18,4	VI—V	III—III	0,17	11,0	VI—VIII
II—III	0,04	2,70	VI—VI	III—III	0,72	41,6*	VII—VIII
II—III	0,23	13,6	VI—VII				

Примечание. 1. Повторные пары колоний и месяцев — разные годы. *Отличия достоверны при 95 %-ом уровне значимости.

приходится на июнь и август. Пониженное количество молоди в июле может быть объяснено следующим образом. Из девяти нахождений кладок в природе четыре приходятся на конец мая, а пять — на вторую половину июня. Этот разрыв в полмесяца в сроках нахождения кладок, вероятно, не случаен и говорит об определенной порционности их откладки. В мае, после выхода из зимовки (до размножения), молоди очень мало из-за значительной смертности ее в поствегетационный период. Для сравнения приведем данные по Северной Греции (Staikou et al., 1990). В течение года в популяции присутствуют две возрастные когорты улиток; третья появляется после периода размножения, начинающегося в III декаде июня, а при сухой погоде — в конце июля. Полученные данные прямо противоположены данным Г. М. Лившица (Livshits, 1983) по виду *Br. bidens*. Так, в наблюдаемых им колониях доля половозрелых была максимальной осенью (75 %), минимальной — весной (25 %). Скорее всего, это виды совершенно различной экологической ориентировки, имеющие разную стратегию популяционных адаптаций.

Все эти процессы тесно связаны с колебаниями климатических параметров. Средняя температура мая — 12 °С, средняя сум-

ма осадков — около 40 мм; в июне — соответственно 15,5 °С и 51 мм. Эти условия климатического режима июня и определяют "дружный" выход молоди. Определенное значение имеют и биотопические условия территорий, на которых распложены колонии. Так, III колония обитает на участке леса, к которому примыкает сырой луг на берегу реки и болото, вклинивающееся на его территорию. В то же время сырой луг, примыкающий к ареалу I колонии и обеспечивавший значительное увлажнение лесного участка, высох в течение первых трех лет наблюдений. Территория, на которой расположена II колония, отчасти ограничена болотом, и на ней расположен влажный лес, но значительную ее часть занимает более сухой участок. Разумеется, что там, где сохраняется постоянная влажность, условия существования более стабильны и, соответственно, более высока и стабильна численность.

Приведем некоторые наблюдения по другим видам рода. У сеголеток *Br. schrencki* $\bar{l}$ = 4,71 мм, $\bar{a}n$ = 3,5 (max — 4). По данным С. К. Омархановой (1987), уходящие на зимовку особи имеют следующую длину: молодь — 2,7 мм, подросшие особи — 5,5 мм и взрослые — 13,5 мм. У сеголеток *Br. transbaicalila* $\bar{l}$ = = 5,07 мм; an_{max} = 3,75. Репродуктивная часть популяции этого вида имеет в среднем 5,75 оборота при l = 13,8 мм. Молодь *Br. lantzi* выходит из яиц, имея 1,5—2,25 оборота и l от 1,45 до 1,95 мм. Первая точка перегиба кривой роста приходится на террариумный возраст 110 сут, $\bar{l}$ = 5,90 мм (max — 9,50) при 4,25—4,75 оборота. В возрасте около 200 сут наблюдается вторая точка перегиба кривой роста ($\bar{l}$ = 7,00 мм, l_{max} = 10,0 при an = 4,5—5). После 750—800 сут рост практически прекращается; l_{max} в природных популяциях составила 19,9 мм при an = 6,5. По лабораторным данным, годовики этого вида имеют an = 5—5,25 и l_{max} = 11,0; животные 2+ — an = 5,5—5,75 и l_{max} = 12,2 мм. Репродуктивная часть популяции имеет $\bar{a}n$ = 6,25 при l_{max} = 15,4 мм и L = 18,7 мм. Аналогичные данные о ряде среднеазиатских видов рода приведены в ряде работ (Рымжанов, 1983, 1986, 1987; Рымжанов, Карабаева, 1989). Постэмбриональное развитие этих видов также делится на несколько периодов. Первый, инфантильный, длится 70—90 сут и характеризуется высоким темпом роста. Далее, в ювенильный период продолжительностью 90—120 сут, темп роста замедляется. Период полового созревания длится около 600 сут, из них активный — до 150 сут, в конце периода

рост полностью прекращается. Период размножения длится 120—140 сут.

Спаривание и откладка яиц происходят регулярно. Климактерический период длится 60—90 сут и характеризуется нерегулярной откладкой бесформенных яиц с несколькими эмбрионами, погибающими до вылупления. В старческий период 70—80 % животных достигают предельной массы; брачные игры и спаривание отсутствуют.

В природных популяциях рассмотренных видов функциональные группы оставляют в среднем: неполовозрелые — от 53 до 73 %, половозрелые — от 14 до 20 % и репродуктивные — от 13 до 28 %. Интересно отметить, что у экваториального вида *Limicolaria martensiana* репродуктивная группа животных в популяциях составила 25 % (Owen, 1967). Биомасса животных в популяциях составляет у *Br. fruticum*: неполовозрелых — свыше 80 %, половозрелых — свыше 13 %, репродуктивных — около 6 %; у *Br. schrencki* — соответственно 24, 60 и 17 %; у двух среднеазиатских видов — от 19 до 38, от 50 до 57 и от 12 до 25 % соответственно.

III.5. ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Популяционные комплексы *Br. fruticum* в районах Предуралья и Зауралья обитают в условиях динамически стабильных региональных климатов. Данный вид встречается в разнообразных растительных сообществах. Он приурочен к растительности, характеризующей ранний этап лесной сукцессии. Крупные популяции имеют концентрическую структуру: в центре популяционного ареала, т. е. в оптимальных условиях обитания, создается "ядро" с наиболее плотным размещением особей. Отмеченная приуроченность к растительности и концентрическая структура популяций свойственны и другим изученным видам. В популяциях разных видов отмечаются суточные и сезонные миграции, не выходящие за пределы популяционного ареала. Правильные сезонные миграции — интенсивное расползание при выходе из зимней спячки и возвращение к прежним местам осенью — отмечены и у других видов средних широт (Pollard, 1975). Распределение животных внутри колоний мозаично в вертикальной и горизонтальной плоскостях; тип его — агрегированный. Эти скопления увеличивают вероятность встречи партне-

ров для спаривания. Численность популяций регулируется климатическими факторами, в первую очередь — количеством осадков. Это обстоятельство, а также постоянство кормовых ресурсов определяют довольно высокие показатели плотности и ее относительно незначительные колебания. Однако осадки и баланс влажности не влияют на общий цикл размножения, после которого и наблюдается пик плотности (Baker, 1970). При этом главный фактор поддержания оптимальной численности популяций — регуляция численности потомства, достигающего половозрелого состояния (Greenwood, 1975). Смертность в популяциях исследованных видов не носит катастрофического характера. В популяциях *Br. fruticum* она закономерно нарастает с возрастом, что связано с соответствующей кривой выживания. Размер популяций *Br. fruticum* довольно постоянен во времени.

Продолжительность жизни исследованных видов — несколько лет, то же справедливо и в отношении большинства других видов наземных гастропод. Развитие в онтогенезе относительно замедленно, размножение начинается поздно и повторяется в течение жизни неоднократно. Физиологический половой цикл идет по следующей схеме: созревание мужских половых продуктов — спаривание, обмен сперматофорами — хранение аллоспермы — ослабление сперматогенеза — смена пола — созревание женских половых продуктов — оплодотворение — созревание оплодотворенных яиц до некоторой стадии — откладка яиц (Smith, 1976). Важно отметить, что нормальное развитие гонад, оплодотворение и эмбриогенез происходят в узком температурном диапазоне, специфичном для видов (Tardy, 1982). Оплодотворение перекрестное. Очень редко отмечается самооплодотворение. Как у изученных видов, так и у большинства других наземных гастропод, наблюдается относительно небольшое число довольно крупных потомков. У *Br. fruticum* выделено шесть функциональных групп в популяциях, из них последняя — собственно репродуктивная. При анализе размерных параметров животных этих групп за ряд лет мы наблюдаем довольно постоянную структуру в выборках, связанную с определенными сезонно-климатическими характеристиками. В целом данная структура соответствует стабильному возрастному распределению, при котором устанавливаются специфические для месяцев сезона пропорции возрастных групп.

Глава IV

ОРГАНИЗАЦИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЛИМОРФНОЙ СТРУКТУРЫ ВИДОВ

IV.1. ОПОЯСАННОСТЬ РАКОВИНЫ

Элементарные окрасочные признаки раковины фенотипически составляют две системы: общий фон окраски и наличие или отсутствие на раковине цветных спиральных или поперечных полос (опоясанность). Эти признаки у генетически изученных видов характеризуют полиморфизм популяций. Уже в работах ранних эволюционистов они были подробно исследованы (Gulick, 1905; Crampton, 1916, 1925, 1932; Welch, 1938, 1942). В последующие годы изучение полиморфных и фенотипически дискретных окрасочных признаков было продолжено. Имеются многочисленные публикации, касающиеся данного вопроса. Мы дадим ретроспективный обзор основных направлений этого плана.

Прежде всего отметим, что полиморфизм — понятие внутрипопуляционное. Законченный генетический анализ полиморфизма произведен лишь в немногих случаях, но даже и тогда он не дает абсолютной ясности. Как отмечалось, наследование полос у *Cepaea nemoralis*, изучавшееся в течение более чем 50 лет, до сих пор до конца не понято (Cain, Sheppard, 1957). Важно подчеркнуть и следующий момент: наиболее частый фенотип в полиморфной популяции вовсе не обязательно определяется доминантными генами. Рецессивные аллели во многих местностях превосходят по численности доминантные в популяциях европейских видов *Cepaea* и в большинстве популяций восточноазиатской *Bradybaena similaris* (Komai, Emura, 1955; Кэйн, 1958). Объяснить это явление довольно трудно. Возможно, оно связано с определенным селективным преимуществом численного ра-

венства различных фенотипов или доминантностью рецессивных генов по физиологическому проявлению (Sedlmair, 1956; Lamotte, 1959; Майр, 1968).

Возникновение окрасочного полиморфизма может быть в определенной степени объяснено влиянием факторов биогеоценоза. Так, по А. А. Шилейко (1972, 1978), анцестральные формы гигромиид были лесными животными. Они имели довольно тонкую раковину более или менее темного (рогового) цвета со светлой, размытой по периферии, зоной, похожей на спиральную полосу. Дальнейшие изменения окраски шли в направлении к белому цвету раковины, имеющей спиральные цветные полосы, которые вторично могли отсутствовать. Эти виды обитают в открытых горных участках. Светлая раковина — адаптивный признак, позволяющий отражать солнечные лучи, а степень развития спиральных лент является тонким регулятором количества получаемого тепла. Последний тип окраски свойствен взрослым особям, тогда как ювенильные формы ксерофильных видов имеют более темную окраску, вплоть до черной, за счет просвечивания сквозь раковину темнопигментированной мантии. Связано это с тем, что молодь держится в дернинах трав, в то время как взрослые заползают на стебли.

Среди огромного количества наземных моллюсков (25 тыс. видов) не более 30 видов исследованы в отношении популяционной экологии, из них 14 — в отношении генетики полиморфизма, включая и систему ферментных генов (Lang, 1904; Lamotte, 1951; Komai, Emura, 1955; Cain, Sheppard, 1957; Murray, 1963; Cook, King, 1966; Murray, Clarke, 1966, 1976а, в; Cook, 1967; Barker, 1968; Cain et al., 1968; Cook, 1969; Lewis, 1975; Albuquerque de Matos, 1977—1979, 1989; Лившиц, 1978; Хохуткин, 1979б; Cain, 1984, 1988; Alvares et al., 1986—1987; Alvares, Canchez, 1988; Booth et al., 1990). Эти числа ненамного выше у пресноводных и морских форм. Важно еще раз подчеркнуть, что у всех изученных наземных видов наследование опоясанности носит моногенный характер. Напомним, что полиморфизмом называется существование в одном и том же местообитании двух или более форм вида, причем частоту редкой формы нельзя объяснить повторными мутациями (Ford, 1965). Довольно подробно, как уже отмечалось, исследован полиморфизм популяций садовых улиток (*Cepaea*). У них наличие тесного сцепления между генами, способствующего возникновению полиморфизма, имеет широкое рас-

пространение. Показано, что окраска раковины *C. nemoralis* детерминируется рядом множественных аллелей одного локуса. Пара альтернативных аллелей другого локуса контролирует наличие-отсутствие спиральных цветных полос на раковине, еще одна пара — выраженность пигментации спиральных полос (Sheppard, 1952; Cain, Sheppard, 1954; Lamotte, 1959; Cain et al., 1960; Guerrucci, 1971, 1976; Jones, 1973). Набор локусов служит хорошо известным примером супергена. Другой пример супергена — полиморфизм окраски видов *Partula* (Murray, Clark, 1976а, в). В ряде случаев трудно бывает различить и доказать наличие супергенов. У *Limicolaria aurora*, например, полиморфная окраска определяется не серией аллелей одного локуса, а двумя тесно связанными генами (Barker, 1969). Упомянем еще одну детальную работу по полиморфизму слизня (Albonico, 1948), где показано, что на генетическую основу окрасочного полиморфизма накладываются морфозы, приводящие к определенным видоизменениям окраски. Аналогичные данные существуют и в отношении пресноводного вида *Theodoxus fluviatilis* (Neumann, 1959 в).

Достаточно сложен вопрос об адаптивности полиморфизма. Мы дадим заключение по нему ниже. Здесь же приведем противоречивые оценки этого явления, данные рядом авторов. Многие из них считают адаптивность полиморфизма несомненной. Выявляется и подчеркивается зависимость полиморфизма от таких факторов, как характер биотопа (топография, растительность, почва), общий "фон субстрата", микро- и макроклимат (Schnetter, 1951; Sheppard, 1952; Cain, 1968, 1977; Boettger, 1954; Cain, Sheppard, 1954; 1961; Sedlmair, 1956; Clarke, 1960; Cain, Currey, 1963а, в, с, 1968; Wolda, 1963; Guerrucci- Henrion, 1966; Clarke et al., 1968; Arnold, 1968; Carter, 1968; Currey, Cain, 1968; Parkin, 1972; Cameron et al., 1973; Lewis, 1977; Heller, 1981; Ramos, 1980; Александров, Сергиевский 1980; Сергиевский, 1982, 1987; Sacchi, 1984; Abdel-Renim, 1988; Lamotte, 1988; Vicario et al., 1988; Stine, 1989; Mazon et al., 1990; Hubert, 1990; и др.). Отбор хищниками (птицами, грызунами, насекомыми и т.п.) на том или ином фоне субстрата рассматривается специально во многих работах (Cain, Sheppard, 1954; Frömming, 1958; Goodhart, 1958; Cain, Gur-rey, 1963с; Currey et al., 1964; Wolda, 1965; Owen, Bengtston, 1972; Jones et al., 1974; Krieger, Austin, 1975; Richardson, 1975; Heller, 1981; Häkkinen, Koponen, 1982; De Smet, Van Rompu, 1989; и др.). Таким образом, адаптивность полиморфизма связана с селективными

различиями морф: по интенсивности размножения и плодовитости, обмену, выживаемости в экстремальных условиях, поведению и другим показателям (Гаузе, Смарагдова, 1939; Кизель и др., 1939; Кизель, 1941; Boettger, 1954; Sedlmair, 1956; De Ruiter, 1958; Wolda, 1963, 1967; Murray, 1964; Williamson, 1976; Рымжанов, Карабаева, 1988; Bergstrom, Whelan, 1988). Особо следует отметить точно доказанное различие в теплоустойчивости мышечной ткани между гетеро- и гомозиготными по рисунку раковины особями моллюска *Brephulopsis bidens* (Джамусова, Кесаманлы, 1983). Однако в ряде случаев такие связи отсутствуют (Carter, Ashdown, 1984). Многие авторы приходят к выводу о географической изменчивости полиморфизма, зачастую носящей клинальный характер (Crampton, 1932; Arnold, 1968; Jones, 1973; Johnson, 1980; Von Proschwitz, 1985).

Как показано, рисунок раковины, способствует слиянию окраски с фоном субстрата (Cain, Sheppard, 1952). Раковина имеет цветные полосы не только на верхней стороне, но и на нижней, там, где они при обычном положении животного не видны хищнику. Однако при охоте на моллюска птица может сбить его на землю с растения и упасть он может любой стороной. В этом случае нижняя окраска также становится покровительственной (Cain, 1984). Данный пример показывает, как непросто бывает оценить в этом плане даже относительно ясные ситуации. Следует добавить и более сложные случаи, связанные с корреляционными зависимостями признаков между собой и с факторами среды. Неоднозначна бывает реакция даже на градиенты одного и того же фактора (Cain, Sheppard, 1961; Lamotte, 1959; Clarke, 1962а, в; Wolda, 1967; Barker, 1969; Arnold, 1969; Cain et al., 1969; Bantock, Noble, 1973; Jones, 1973; Richardson, 1974; De Smet, Van Rompu, 1989 в). Эти и многие другие авторы говорят о взаимодействии разных форм отбора, при этом приходится считаться с изменением действия определенных факторов во времени. Показано, например, что за вегетационный сезон на территории одной из популяций *C. nemoralis* пара дроздов уничтожила 5,2 % животных, а на следующий год за этот же период времени — вообще ни одного моллюска (Sheppard, 1951). Доля разных морф, расклеванных дроздами, различна в разных местообитаниях и значительно изменяется в течение сезона (De Smet, Van Rompu, 1989а). Таким образом, в одних случаях визуальный отбор отдельных морф очевиден, в других — нет. Полифункциональ-

ность полиморфизма, т.е. его одновременная зависимость от совершено различных факторов, демонстрируется значительным числом исследований. Показано, что полиморфизм одного какого-либо вида связан во многих случаях с тем, встречается в этом месте другой вид рода или нет. От конкретных условий местообитания он может зависеть в гораздо меньшей степени (Schilder, Schilder, 1953а, в, с, 1954—1955; Clarke, 1960; Meeuse, 1968; Sacchi, 1981; Goodfriend, 1983; Сергиевский, 1983 б, Greenwood, Parkin, 1984). Другой пример: хотя белые раковины вида *Theba pisana* лучше отражают солнечные лучи и, следовательно, лучше адаптированы к открытым местообитаниям, но песчанки поедают в первую очередь особей, имеющих бесполосые раковины белого цвета (Heller, Gadot, 1984).

Следует отметить ряд работ, посвященных исследованию эффекта популяционного ареала. Под последним понимается резкая смена частот морф на внешне однообразной территории, занятой популяцией (Goodhart, 1963; Cain, Currey, 1963а, в, с; Carter, 1968). Разные авторы, разрабатывающие этот вопрос, поразному оценивали причины этого явления. К. Гудхарт считает, что "эффект ареала" может возникнуть в результате случайной колонизации и дальнейшей эволюции таких колоний под воздействием среды до популяционного ранга. В противовес ему авторы эффекта ареала (А. Кэйн и др.) настаивают на том, что главная причина этого эффекта — естественный отбор, действующий не обязательно в явной для исследователя форме. В частности, предполагается, что частоты фенотипов не показывают прямой связи с топографией района, но зависят от других микрогеографических условий. Приведем еще пример, характеризующий чрезвычайную сложность оценки полиморфизма как адаптивной системы взаимоотношения популяции со средой. Популяция одного из видов *Cerion*, часть которой обитала под редким пологом деревьев, на поляне, имела в своем составе тонкостенные пятнистые раковины, дающие совершенный криптический эффект на фоне солнечных пятен, проникающих сквозь редкую листву. До этого было описано около 600 (!) видов — за них принимались бесконечные морфотипы лишь нескольких видов (Woodruff, Gould, 1980).

Ряд авторов приходит к выводу об отсутствии связи между полиморфизмом популяций и факторами биогеоценоза, т. е. о том, что полиморфизм не адаптивен (Lamotte, 1951, 1954, 1959;

Komai, Emura, 1955; Goodhart, 1962, 1963; Owen, 1965, 1969; Anadon, Anadon, 1976—1978; Heatwole, Clarke, 1980; Goodfriend, 1983). Отчасти, вероятно, такой вывод делается из-за рассмотрения относительно ограниченных ситуаций в тех или иных популяциях. В других случаях все материалы свидетельствуют именно об отсутствии такой связи. Подчеркивается, например, что общая изменчивость вида не подтверждает гипотез о связи частоты встречаемости морф с климатическими условиями и с выеданием хищниками (Harvey, 1972). Разумеется, он полностью противоречит выводу работ, рассмотренных выше, о том, что полиморфизм обусловливается взаимодействующими силами отбора, несмотря на оговорки, допускающие ту или иную степень "присутствия" отбора. В итоге те же авторы в более поздних работах приходят к единственно, вероятно, верному решению: о взаимодействии разных форм отбора и эффекта основателя (Ratel et al., 1988, 1989).

В связи с изложенным отметим, что процессы приспособления организмов к факторам биогеоценоза протекают во времени не мгновенно. В этом плане важны работы, показывающие стабильность полиморфизма в течение более или менее длительного существования популяции. Именно такой характер полиморфизма показан при сравнении ныне живущих моллюсков и выборок из этих же местообитаний плейстоценового времени (Diver, 1929). В других работах этого плана показана значительная устойчивость популяционных комплексов: средняя частота гена практически не изменилась на протяжении тысяч поколений, несмотря на сильное давления отбора (Калабушкин, Алтухов, 1974; Калабушкин, 1976). Таким образом, показана стабильность сбалансированного полиморфизма в природных популяциях. Частота типов окраски может существовать продолжительное время. Имеет место стабилизирующий отбор (Lang, 1912; Boettger, 1950; Lamotte, 1951; Schnetter, 1951; Cain, Sheppard, 1952, 1954; Schilder, Schilder, 1953a, в, с; Goodhart, 1956, 1973; Schilder, 1957; Cain, Currey, 1968; Currey, Cain, 1968; Wolda, 1969; Алтухов, Калабушкин, 1974; Алтухов, Лившиц, 1978; Макеева, 1988, Сергиевский, 1988). Такая динамическая стабильность полиморфных структур наблюдается и на протяжении более коротких отрезков времени и обусловлена в первую очередь короткопериодными колебаниями климата. Интересно подчеркнуть при этом, что хронографические изменения частот морф достигают максимальных размеров в периферийных популяциях (Arnason, Grant, 1976).

Генетическая и селекционная природа равновесного полиморфизма может быть различной (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). В первом случае устанавливается определенное количественное соотношение между двумя (при диморфизме) фенотипами в зависимости от количественных соотношений относительных жизнеспособностей всех трех генотипов. Во втором — полиморфизм вызывается тем, что генетически различные формы обладают преимуществом в разных условиях. В результате разнонаправленных давлений отбора на эти формы наблюдается их количественное динамическое равновесие. Подчеркнем также, что частоты морф, как бы случайно они ни были распределены и как бы ни реагировали на факторы биогеоценоза, в своей основе определяются всем генофондом популяции, составляющим кодоминантное единство (Goodhart, 1956, Guerrucci-Henrion, 1966; и др.).

Остановимся кратко еще на одном типе окраски. В популяциях разных видов в незначительном числе (около 5 %) встречаются альбинистические особи, но в ряде случаев они в довольно большой доле могут составлять устойчивую часть популяции. Что касается меланизма, то у разных видов животных описаны так называемые меланистические островные расы. Главную роль при этом играют генетические изменения, являющиеся следствием ограниченной численности популяций. Меланизм и альбинизм — два крайних варианта одной системы окраски; во втором случае — проявление действия одного гена, блокирующего в гомозиготном состоянии синтез меланина (Lang, 1911; Rensch, 1928; Майр, 1968; Stelfox, 1969; Seidl, 1981).

Таким образом, мы рассмотрели в этом разделе основные моменты приспособлений, связанных с взаимодействием особей в популяциях. Заключая раздел, важно подчеркнуть следующий момент. Внешний полиморфизм цвета и рисунка раковины, хотя и свойствен многим видам брюхоногих моллюсков, но не универсален. Другие близкородственные виды мономорфны по этим признакам. Вместе с тем они полиморфны по составу изоферментов и другим неявным признакам. По мнению К. Гудхарта (1987), наиболее вероятно, что в принципе все виды имеют генетическую основу внешнего разнообразия, но для большинства из них по ряду причин выгоден какой-то один фенотип или небольшое их число, так что внешние эффекты генетического разнообразия подавляются отбором на эпистатические гены. К этому

можно лишь добавить, что еще Г. Крэмптон отметил сильную изменчивость одних видов и весьма незначительную других из близких местообитаний.

IV.2. ГЕНЕТИКА И БИОХИМИЯ ОПОЯСАННОСТИ

Выяснение наследования определенных признаков в природных популяциях животных является одной из наиболее важных и актуальных задач популяционной биологии. Первые опыты по выяснению наследования опоясанности у *Br fruticum* были поставлены К. Беттгером (Boettger, 1950). При разведении и скрещивании животных этого вида в террариумах он показал, что бесполосость доминирует над признаком одной спиральной полосы. В конечном эксперименте участвовало две пары животных. Автор не анализировал количественно полученные результаты или, во всяком случае, не привел никаких данных этого плана.

Настоящий вид — гермафродит, но в популяциях преобладает перекрестное оплодотворение, поэтому особей, откладывающих яйца, мы условно называем самками, а особей, с которыми они скрещивались, — самцами. Здесь важно подчеркнуть, что в природных популяциях других гермафродитных видов наземных раковинных моллюсков преобладает перекрестное оплодотворение (Fisher, Diver, 1934; Wyatt, 1960; Murray, 1964; McCracken, Brussard, 1980), исключения довольно редки (Baur, Klemm, 1989). В первоначальных опытах (Хохуткин, 1977, 1979) при анализе потомства животных двух морф, сидящих в разных террариумах по нескольку десятков в каждом, мы получили результаты, позволяющие также считать морфу I гомозиготной по рецессивному аллелю (а), а морфу 0 — представленной гетерозиготами и гомозиготами по доминантному аллелю (А). Требовались точные, количественно обоснованные данные.

В 1976—1979 гг. из сарапульской популяции брались самки обеих морф. Каждое отдельно взятое животное помещали в изолированный садок и после выхода молоди из отложенных яиц подсчитывали количество животных обеих морф в потомстве. Результаты анализа приведены в табл. 9.

В потомстве самок морфы 0 № 24—26 преобладают животные с бесполосой раковиной, причем отношение их к количест-

Таблица 9

Соотношение морф в потомстве самок разных генотипов *Bradybaena fruticum*

№ самки	Морфа	Кол-во молодых в потомстве				Проверяемая гипотеза	χ^2	*P*
		0	I	Всего	Морфа 0, %			
1	I	6	5	11	54,5	1:1	0,09	>0,75
2	I	26	24	50	52,0	1:1	0,08	>0,75
3	I	20	20	40	50,0	1:1	0,00	1,00
4	I	17	8	25	68,0	1:1	3,24	>0,05
5	I	35	26	61	57,4	1:1	1,33	>0,25
6	I	35	32	67	52,2	1:1	0,13	>0,50
7	I	30	20	50	60,0	1:1	2,00	>0,10
8	I	20	15	35	57,1	1:1	0,71	>0,25
9	I	26	22	48	54,1	1:1	0,33	>0,50
10	I	52	41	93	55,9	1:1	1,30	>0,25
11	I	22	58	80	27,5	1:1	16,2	<0,001
12*	I	87	65	152	57,2	1:1;	3,18	>0,05
		63	28	91	69,2	1:1	13,5	<0,001
13	I	5	5	10	50,0	1:1	0,00	1,00
14	I	8	2	10	80,0	1:1	3,60	>0,05
15	I	23	14	37	62,1	1:1	2,19	>0,10
16	I	12	7	19	63,2	1:1	1,32	0,25
17	I	4	6	10	40,0	1:1	0,40	>0,50
18	I	5	5	10	50,0	1:1	0,00	1,00
19	I	2	0	2	100	1:1	—	—
20	I	27	5	32	84,4	1:1	15,1	0,001
21	I	1	0	1	100	1:1	—	—
22*	I	0	45	45	0,0	0:1	—	—
		0	8	8	0,0	0:1	—	—
23	I	0	26	26	0,0	0:1	—	—
24	0	26	11	37	70,3	3:1	0,44	0,50
25	0	8	2	10	80,0	3:1	0,13	0,50
26	0	7	3	10	70,0	3:1	0,13	0,50
27	0	102	0	102	100	1:0	—	—
28	0	97	0	97	100	1:0	—	—
29	0	48	0	48	100	1:0	—	—
30	0	3	0	3	100	1:0	—	—
31	0	10	0	10	100	1:0	—	—

*Анализ потомства из двух кладок.

ву молодых полосатой морфы соответствует распределению 3:1. Такое распределение должно наблюдаться, если принять высказанную гипотезу и доминирование бесполосой морфы, в случае скрещивания гетерозиготной самки (Аа) с гетерозиготным же самцом. Характер распределения молоди в потомстве в случае скрещивания гомозиготной по рецессивному аллелю самки (аа) с гетерозиготным самцом должен соответствовать распределению 1:1, т.е. должно наблюдаться равное число потомков обеих морф. Этот результат получен в потомстве самок морфы I за № 1—10 и 13—18. Совершенно четкий отклик дают самки морфы I № 22 и 23, в потомстве которых присутствуют только животные морфы I. Такой результат должен получиться в случае скрещивания самок, рецессивных по гомозиготному аллелю, с такими же самцами. Наконец, в случае скрещивания самок, гомозиготных по доминантному аллелю (АА) с любыми самцами, будем иметь полностью бесполосое потомство, что и наблюдалось у самок № 27—31. Аналогичный результат будет и при скрещивании гетерозиготных самок с самцами, гомозиготными по доминантному аллею.

В нашем опыте нет довольно показательного варианта, когда самка морфы I даст полностью бесполосое потомство, в случае скрещивания с доминантным самцом. Кроме того, самки морфы I № 11 и 12 (вторая кладка) не дали ожидаемого расщепления признака потомства (1:1). Отклонения, наблюдаемые здесь, связаны, вероятно, с самооплодотворением (Хохуткин, Лазарева, 1979). Нельзя также исключить оплодотворения каждой из них разными самцами. Наконец, теоретически возможна избирательная элиминация животных определенной морфы до выхода из яиц. Несмотря на эти ограничения, мы с достаточной степенью уверенности можем считать доказанным моногенный характер наследования данного признака с доминированием бесполосости. Морфа I гомозиготна по рецессивному аллелю. Ниже мы остановимся на некоторых особенностях размножения моллюсков, имеющих отношение к расшифровке эффективной величины популяции. Речь пойдет о многократности спаривания отдельных особей. Она была показана отклонением в фенотипе потомства от предполагаемых к данному типу скрещивания и приближению к общепопуляционному. У одного из видов садовых улиток из 35 выводков в 80 % случаев расщепление шло по менделевскому типу (Murray, 1964). Как показано выше, все от-

клонения в фенотипе потомства в наших опытах точно фиксируются.

Особо следует остановиться на вопросе о самооплодотворении у данного вида, поскольку в случае большой доли таких особей встает вопрос о правомочности расчетов частот аллелей в панмиктичной популяции (Березкина, Старобогатов, 1989). Будем исходить из следующих посылок. 1. Доля самооплодотворенных яиц в свободно скрещивающихся популяциях пульмонат может колебаться от 7 до 41 %. 2. Самооплодотворение — суть простейший и самый крайний случай инбридинга. 3. Другой источник инбридинга — возврат аутоспермы. 4. Имеются многолетние данные по структуре полиморфизма и по наследованию морф у *Br. fruticum*. 5. Требуется доказать, что инбридинг в изученных колониях популяционной системы вида или не играет никакой роли, или его влиянием можно пренебречь. Иными словами, можно ли считать панмиксию существенно преобладающей в данных колониях и на этом основании вести расчеты соотношения частот морф и генов?

При самооплодотворении в отношении одной пары генов возможны только три родительские комбинации (AA×AA, Aa×Aa, aa×aa) в отличие от шести при случайном скрещивании. Если гомозиготные формы самооплодотворяются, то все их потомки будут гомозиготными формами родительского типа. Если гетерозиготные формы самооплодотворяются, то их потомство будет: 1/4AA + 1/2Aa + 1/aa. Другими словами, гетерозиготы при самооплодотворении дают половину гетерозигот и половину гомозигот, среди которых AA и aa имеют одинаковую численность. В конечном итоге исходная популяция (D, H, R) превратиться в популяцию ($D + 1/2H$, 0, $1/2H + R$), т.е. в p, 0, q, где p и q — частоты соответствующих генов. Поскольку при самооплодотворении каждый гетерозиготный индивидуум дает 50 % таких же гетерозигот, как и он сам, а остальные 50 % потомства представлены двумя соответствующими гомозиготами, величина H (т.е. доля гетерозигот) будет уменьшаться наполовину в каждом поколении. Соответственно, на 1/4 часть будет возрастать доля каждой из гомозигот. Однако абсолютные доли различных генотипов зависят от состава соответствующей исходной популяции, а также от числа поколений, на протяжении которых в ней поддерживается определенная система инбридинга. При этом, если в популяции с инбридингом в любое время возможен возврат к

случайному скрещиванию, то уже в следующем поколении она превратится в популяцию $p^2 + 2pq + q^2$ независимо от долей гомо- и гетерозигот перед началом случайного скрещивания.

Взяв исходные данные для изученных колоний (табл. 10), имеем соответственно p^2, $2pq$, q^2 в I колонии — 0,27; 0,50; 0,23; во II — 0,31; 0,49; 0,20; в III — 0,43; 0,45; 0,12; в IV — 0,50; 0,42; 0,09.

В случае самооплодотворения во втором поколении (т.е. на следующий год наблюдений) доля гетерозигот была бы равна в I—IV колониях 0,25; 0,25; 0,23; 0,21 с соответствующим возрастанием доли гомозигот. Ни в одном случае это условие не выполняется. Здесь взяты данные по структуре колоний в целом, без выделения тех или иных возрастных групп. Сделано это на том основании, что соотношение частот морф не имеет существенных различий в разных группах. Полностью аналогичный результат получается и при отдельном анализе половозрелых и репродуктивных групп животных. Разумеется, можно говорить о какой-то небольшой доле инбредности, могущей присутствовать в той или иной колонии (допустим, те же 7 %). Возьмем для примера первую колонию. За все годы наблюдений (исключая 1969 и 1982 гг.) частота *H* составляет 0,50. Падение доли гетерозигот с 0,50 в 1968 г. до 0,46 в 1969 г. в принципе может соответствовать 7 % "степени инбридинга"; но гораздо более вероятно предположить адаптацию популяционной структуры полиморфизма к изменениям микроклиматических условий. Неравноценность морф по отношению к температурным воздействиям доказана биохимически, о чем подробнее речь пойдет ниже. В последующих поколениях после "возмущающих" воздействий мы наблюдаем возвращение структуры к исходному равновесному состоянию. В других колониях колебания полиморфной структуры хотя и более сильны, но не столь значительны, какими должны быть при постоянном давлении инбридинга. Принципиально такие же результаты можно получить и для колоний талицкой популяции (табл. 11).

Теперь имеет смысл остановиться на результате анализа соотношения частот морф в потомстве самок разных генотипов (табл. 12).

Возьмем для примера "подозрительных" животных № 11, 12 (вторая кладка), 20 — морфы I и "неподозрительных" № 6, 12 (первая кладка) морфы I № 24 морфы 0. Анализ приведенных данных свидетельствует о том, что потомство самки № 11 — ре-

Таблица 10

Соотношение частот морф и генов в колониях сарапульской популяции *Bradybaena fruticum*

Год	q^2	q	p^2	p	$2pq$	n
			I колония			
1968	0,23	0,48	0,52	0,27	0,50	493
1969	0,12	0,35	0,65	0,42	0,46	106
1972	0,26	0,51	0,49	0,24	0,50	784
1973	0,23	0,47	0,53	0,28	0,50	258
1974	0,22	0,47	0,53	0,29	0,50	174
1975	0,25	0,50	0,50	0,25	0,50	107
1976	0,21	0,46	0,54	0,29	0,50	285
1977	0,22	0,47	0,53	0,29	0,50	411
1978	0,22	0,47	0,53	0,28	0,50	162
1979	0,25	0,50	0,50	0,25	0,50	200
1980	0,26	0,51	0,49	0,24	0,50	110
1981	0,21	0,46	0,54	0,29	0,50	100
1982	0,10	0,31	0,69	0,47	0,43	93
Среднее	0,23	0,48	0,52	0,27	0,50	3293
			II колония			
1968	0,20	0,45	0,55	0,31	0,49	105
1969	0,11	0,34	0,66	0,44	0,45	106
1972	0,21	0,46	0,54	0,29	0,50	935
1973	0,18	0,43	0,57	0,33	0,49	2348
1974	0,20	0,45	0,55	0,31	0,49	601
1975	0,15	0,39	0,61	0,37	0,48	159
1976	0,15	0,38	0,62	0,38	0,47	154
1977	0,16	0,39	0,61	0,37	0,48	817
1978	0,15	0,39	0,61	0,37	0,48	402
1979	0,17	0,41	0,59	0,35	0,48	156
1980	0,18	0,42	0,58	0,33	0,49	195
1981	0,21	0,45	0,55	0,30	0,50	169
1982	0,13	0,35	0,65	0,42	0,46	95
Среднее	0,18	0,42	0,58	0,33	0,49	6542
			III колония			
1968	0,12	0,34	0,66	0,43	0,45	729
1969	0,05	0,22	0,78	0,61	0,34	107
1972	0,12	0,34	0,66	0,43	0,45	354

Окончание табл. 10

Год	q^2	q	p^2	p	$2pq$	n
1973	0,11	0,33	0,67	0,45	0,44	852
1974	0,14	0,37	0,63	0,40	0,47	564
1975	0,15	0,39	0,61	0,38	0,47	174
1976	0,11	0,33	0,67	0,45	0,44	223
1977	0,18	0,43	0,57	0,33	0,49	365
1978	0,10	0,32	0,68	0,46	0,43	245
1979	0,14	0,37	0,63	0,39	0,47	123
1980	0,13	0,36	0,64	0,42	0,46	103
1981	0,12	0,34	0,66	0,43	0,45	110
Среднее	0,12	0,35	0,65	0,42	0,46	3949
IV колония						
1969	0,09	0,30	0,70	0,50	0,42	104
1972	0,10	0,32	0,68	0,47	0,34	238
1973	0,09	0,29	0,71	0,50	0,41	209
1974	0,08	0,29	0,71	0,51	0,41	109
1975	0,10	0,31	0,69	0,48	0,43	52
1976	0,08	0,28	0,72	0,51	0,41	100
1977	0,07	0,27	0,73	0,54	0,39	201
1978	0,11	0,33	0,67	0,45	0,44	113
1979	0,18	0,43	0,57	0,33	0,49	105
1980	0,11	0,33	0,67	0,45	0,44	85
1981	0,00	0,00	1,00	1,00	0,00	26
1982	0,24	0,49	0,51	0,26	0,50	38
Среднее	0,10	0,31	0,69	0,47	0,43	1380

зультат самооплодотворения; расчет и реальные цифры практически полностью совпадают для "степени инбредности" 41—50 %. Нет никакого совпадения в соотношении частот морф в потомстве самок № 24 и 12 (первая кладка) в предположении самооплодотворения. Совершенно незначительное совпадение наблюдается в потомстве особей № 6 и, возможно, 20 и 12 (вторая кладка). Таким образом, даже в "подозрительных" случаях мы не всегда с уверенностью можем говорить, что произошло самооплодотворение. При другой раскладке частот морф потомства можно совершенно однозначно констатировать скрещивание особей с известным генотипом. Результаты этого последнего про-

Таблица 11

Доля животных морфы I в талицких колониях *Bradybaena fruticum*, %

Город	Колония				
	I	II	III	IV	V
1976	18,6(365)*	—	—	23,3(56)	—
1977	20,7(615)	—	—	32,7(462)	30,8(26)
1978	19,4(504)	—	—	40,2(366)	36,6(123)
1979	22,7(608)	27,2(92)	50,0(28)	37,9(391)	27,4(114)
1980	21,8(871)	20,1(164)	35,3(102)	38,3(1078)	24,7(77)
Среднее	21,0(2963)	22,7(256)	38,5(130)	37,3(2353)	30,4(340)

**В скобках* — кол-во животных, экз.

цесса мы и фиксируем в популяционной структуре полиморфизма. Таким образом, можно с уверенностью говорить о значительной степени панмиксии в колониях единого популяционного комплекса. Инбридинг, если и имеет место, то влиянием его можно пренебречь.

Полученные данные далее могут быть проанализированы следующим образом:

Фенотип самки	Число животных, доживших до репродуктивного возраста	Общее число живых потомков	Среднее число потомков на одного родителя	Дисперсия
1	23	1010	43,9	1232
0	7	314	44,9	1616

При этом мы исключили данные по самкам, где число потомков было меньше 10. При анализе выводков у других видов исключались таковые с числом меньше 25 (Murray, 1964). Связано это с тем, что у нас есть все основания полагать, что часть животных, собранных в природе, уже отложила яйца. Так как выход яиц растянут во времени, то в террариумах они откладывают, скорее всего, остатки яиц от основных порций.

Из анализа данных видно, что в среднем на одну самку обеих морф приходятся довольно близкое число потомков. Эти числа ненамного различаются и в случае учета всех самок — соответственно 44,0 и 39,6 экз. молоди. Другой вариант расчета связан с

Таблица 12

“Степень инбредности” в потомстве ряда самок, %

№ самки и пропорции морф в потомстве		Пропорция		
		При 50 %	При 41 %	При 7 %
№ 11	22—0 58—I 80 22:58	40—I 20—I 20—0 20:60	33—I 24—I 23—0 23:57	6—I 37—I 37—0 37:43
№ 12 Кладка 2	63—0 28—I 91 63:28	46—I 23—I 22—0 22:69	37—I 27—I 27—0 27:64	6—I 43—I 42—0 42:49
№ 20	27—0 5—I 32 27:5		13—I 10—I 9—0 9:23	2—I 15—I 15—0 15:17
№ 12 Кладка 1	87—0 65—I 152 87:65	76—I 38—I 38—0 38:114		11—I 71—I 70—0 70:82
№ 6	35—0 32—I 67 35:32			5—I 31—I 31—0 31:36
№ 24	26—0 11—I 37 26:11	19—I 9—I 9—0 9:28		3—I 17—I 17—0 17:20

Таблица 13

Расчет числа животных по возможным типам скрещивания

Тип скрещивания	Число животных, доживших до репродуктивного возраста, экз.	Общее число живых потомков, экз.	Среднее число потомков на два родителя, экз.
Аа×Аа	3	57	19,0
аа×Аа	16	576	36,0
аа×аа	2	79	39,5
АА× любой из вариантов (АА, Аа, аа)	4	257	64,3

Таблица 14

Данные о смертности животных по годам

Год	Кол-во ювенис			Год	Кол-во репродуктивных особей			Смертность, %		
	0	I	Всего		0	I	Всего	0	I	Всего
1972	1310	282	1592	1975	45	9	54	96,6	96,8	96,6
1973	2080	447	2527	1976	161	22	183	92,3	95,1	92,8
1974	821	177	998	1977	271	76	347	67,0	57,1	65,2
1975	279	60	339	1978	130	24	154	53,4	60,0	54,6
1976	643	114	757	1979	59	13	72	90,8	88,6	90,5
Итого	5133	1080	6213	Сумма	666	144	810	87,0	86,7	87,0

учетом повторных кладок, произведенных одной и той же особью (№ 12 и 22) по отдельности. Получаем 43,9 и 44,9 экз. на самку, с чуть меньшим коэффициентом вариации (0,8 против 0,9). В табл. 13 приведены данные по типам скрещивания.

Таким образом, наши данные не позволяют с уверенностью говорить о каких-либо различиях в приспособленности генотипов, требуются дополнительные исследования.

В приведенных таблицах отсутствуют сведения о числе животных, которые конкретно дожили до репродуктивного возраста. Однако имеющиеся данные о размерно-возрастной структуре популяционных выборок и вылуплении в террариумах позволяют (с определенным приближением) рассчитать смертность (табл. 14).

Как видим, она близка у животных обеих морф. До репродуктивного возраста доживает в среднем 13 % особей. Соответствующие показатели для природной популяции Северной Греции (Staikou et al., 1990): смертность животных между первым и вторым годами жизни составила 73,4 %, между третьим и четвертым — 95 %. У садовых улиток ежегодное выживание взрослых особей в популяциях составляет 60—70 %, т.е. их смертность составит в среднем 35 % (Williamson, 1976). Для *Helicella caperata* отмечается значительная смертность молоди в раннем постэмбриональном периоде. Численность же взрослых особей колеблется незначительно (Baker, 1968). Однако весьма высока смертность у особей, отложивших яйца.

Характер наследования опоясанности в популяциях других исследованных нами видов неизвестен. Есть основания полагать, что и для *Br. schrencki* будут те же закономерности. У *Br. lantzi* мы обнаруживаем мономорфное проявление данного признака. Таким образом, популяции рассматриваемых видов полиморфны по признаку опоясанности. С достаточной степенью уверенности признак выраженности полос у наших видов можно отнести к разряду полиморфизма (то же касается и окраски тела). Вопрос с другими окрасочными признаками у этих видов остается открытым.

Генетика окрасочных признаков раковины и ее частей у *Br. fruticum* неизвестна. Они довольно сильно отличаются от таковых у хорошо изученных представителей *Cepaea*; аналогию провести затруднительно. Несколько иначе обстоит дело с окраской тела, хотя эти данные по садовым улиткам разных авторов противоречивы. В целом серая окраска тела (вплоть до черной) доминантна по отношению к бледной (вплоть до белой). Применим эту схему к нашему виду. По соотношению этих типов окраски сарапульские колонии существенно различались в ряде случаев лишь при сравнении взрослых животных (данные 1973 г., $I \geq 18$ при $DF = 1$). Соответствующие данные по частотам гена белой окраски в I—III колониях: 0,47; 0,22; 0,48 для всех и 0,22 и 0,57 — для взрослых ($n = 549$ экз.). В отдаленной популяции из Горного Урала (ст. Мурзинка) частота гена белой окраски составила 0,24 (106 экз.).

Биохимическими исследованиями данного вида (Рункова и др., 1974) установлено, что полосатая и бесполосая морфы исходно различаются по активности окислительных ферментов в диапазоне температур от –8° до 16 °С. Изменчивость активности окислительных ферментов при колебаниях температуры ярче выражена у бесполосой морфы, тогда как ход температурной кривой у однополосой морфы сглажен. Иными словами, перестройка системы окислительных ферментов морфы 0 в большей степени, чем у морфы I, направлена на приспособление к варьированию температурного режима. В пределах температурного диапазона от 0 до –8 °С у животных морфы I наблюдается увеличение активности оксидаз, у морфы 0 оно отсутствует. В диапазоне температур от 0 до 16 °С у морфы I активность оксидаз равномерна, у морфы 0 вначале наблюдается резкое уменьшение их активности, затем увеличение. Таким образом, у морфы I мета-

болический ответ на снижение температуры больше, чем у морфы 0. В целом у морфы I активность оксидаз не в такой степени зависит от температуры, как у морфы 0. Для получения дополнительной информации в опыте было использовано добавление тироксина — гормона, регулирующего термоадаптацию. У животных морфы 0 добавление тироксина увеличивает активность оксидаз, у морфы I реакция на тироксин менее выражена. Иными словами, при низкой окислительной активности тироксин вызывает ее активацию, при высокой — эффект практически отсутствует. Таким образом, у морфы I рост окислительной активности ферментов при снижении температуры позволяет адаптироваться к холодовому воздействию с минимальными энергетическими затратами, поскольку в области положительных температур колебания этих ферментов и их реакция на введение гормона незначительны. Морфа 0 обладает более лабильной системой окислительных ферментов. Можно констатировать, что имеется определенный механизм адаптации к холоду, по-разному выраженный у животных с разными генотипами. В целом энергетика животных морфы I более совершенна, т.е. реакция ферментов на градиент температур осуществляется с меньшими энергетическими затратами. Аналогичные закономерности отмечены и у других видов (Steigen, 1979).

В заключение раздела приведем еще несколько кратких наблюдений. На нашем материале показана физиологическая неравноценность морф *Br. fruticum* и *Br. transbacalia*, несмотря на то что в этих опытах нам не удавалось полностью исключить действие эффекта группы (Хохуткин, 1976). У этих же видов был измерен пульс (сокращение сердца хорошо видно через раковину). У первого вида (30 экз.) число сердечных сокращений не различались у двух морф и составило 77,8 (50—107) ударов в минуту. У второго вида (30 экз.) средние значения для морф 0 и I также недостоверно различались, составляя соответственно 75,2 и 67,3 удара в минуту.

IV.3. ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОПОЯСАННОСТИ

Как отмечалось, полиморфизм в популяциях наземных моллюсков — явление довольно распространенное, и полиморфные виды служат удобной моделью для изучения многих

вопросов микроэволюции. Исследование полиморфизма разных видов животных имеет сравнительное значение для анализа генетики популяций. Наиболее полно в этом отношении изучены виды отряда Ceophila подотрядов Achatinina и Helexina. Существуют обзорные публикации (Jones et al., 1977; Clarke et al., 1978) и ряд работ, не вошедших в них, главным образом по видам семейства Bradybaenidae (Хохуткин, 1971, 1983; Новоженов и др., 1973; Бадави, 1977; Иванькова, 1977, 1985; Матекин, Макеева, 1977; Макеева, 1980, 1988, 1989; Матекин и др., 1981; Хохуткин, Лазарева, 1985а, б; Зейферт, 1987, 1991; Токобаев, Моисеева, 1987). Цель настоящего раздела — выработка целостного взгляда на пространственно-временной аспект популяционной структуры отдельных видов и сравнение на единой основе фенетической структуры ряда видов отряда. Имеющиеся как собственные, так и литературные данные подготовили для этого почву.

Несмотря на большое количество работ, посвященных изучению популяционных структур, многие вопросы далеки от окончательного решения. К таковым в первую очередь относится вопрос о границах популяций в природе. Трудности выявления этих границ связаны с двумя моментами. Во-первых, в подавляющем большинстве случаев неизвестна генетика изучаемых признаков: признаки, трактуемые как элементарные, зачастую достаточно сложны, что затрудняет их анализ. Во-вторых, многие исследования относительно кратковременны, и из поля зрения выпадают колебания (сезонные, хронографические и т.п.) тех или иных показателей, способных существенно изменить первоначальную характеристику структуры. Проанализируем данные многолетних наблюдений внутрипопуляционных параметров сарапульской популяции *Br. fruticum*. Это позволит выработать подход к динамической оценке популяций вида в целом.

Вначале рассмотрим распределение морф по территории на примере выборки из колонии I сарапульской популяции (июль 1968 г.). Было заложено 12 площадок по 1 м^2. Соотношение частот морф дает следующие значения q: 0,45; 0,58; 0,50; 0,71; 0,00; 0,56; 0,53; 0,41; 0,45; 0,39; 0,52; 0,00. При нанесении этих величин на сетку координат получаем кривую нормального распределения в том случае, если исключены значения q, равные нулю. Ниже мы остановимся подробнее на данной закономерности. При

суточной миграции отмечена более высокая активность животных бесполосой морфы: их меньше, чем полосатых, остается днем на растениях (Зейферт, 1985).

Перейдем далее к анализу сезонной изменчивости опоясанности (Лазарева, Хохуткин, 1974). Соотношение частот морф на одних и тех же площадках сбора могло существенно меняться, или, напротив, оставалось постоянным в течение вегетационного сезона (табл. 15).

В целом за весь период наблюдений (по всем колониям суммарно) распределение q довольно равномерно. Средневзвешенные оценки показывают определенное увеличение этого показателя в июле и уменьшение к концу вегетационного сезона до исходного значения. В начале лета (май-июнь) его величина составляет 0,40, в июле — 0,45, в августе-сентябре — вновь 0,40. Эти отличия достоверны ($I \geq 5{,}17$ при $DF = 1$).

Наблюдения за хронографическими изменениями структуры постоянно вели на пограничных площадках сарапульской и талицкой популяций. Остановимся подробнее на анализе данных по первой из них (см. табл. 10, рис, 14). Среднее многолетнее соотношение частот двух морф не различалось между площадками 6—8 колонии II, как и между площадками 1—3 колонии I. Эти соотношения различались при сравнении площадок 1—3 в целом с площадками 6—8, так же как последних с площадкой 1 колонии III. Соотношение частот морф в колонии IV отличалось от такового колоний II и III, но было ближе к последней, из которой, вероятно, в большей мере происходит пополнение этого поселения.

При исследовании популяций разных видов, в том числе и *Br. fruticum*, в некоторых случаях не отмечено изменение частоты встречаемости отдельных морф с возрастом (Andreassen, 1978; Зейферт, 1985). Наши предварительные расчеты показали, что соотношение частот морф в разных размерно-возрастных группах меняется по годам в одинаковой степени, поэтому сравнивались между собой выборки в целом (табл. 16).

Во всех колониях хронографические колебания нашего показателя существенны. Анализ выявил наибольшие отклонения каждого из значений от среднего в 1969, 1972 и 1982 гг. в колонии I; в 1972 г. — в колонии II; в 1969 и 1977 гг. — в колонии III. Не исключено, что эти колебания могут быть определенным образом связаны с флюктуациями численности, зависящей в свою

Таблица 15

Соотношение частот двух морф в колониях сарапульской популяции *Bradybaena fruticum* в течение вегетационного сезона, % морфы I

Год	Месяц	Колония						
		I		II			III	IV
		1—3	11	6	7	8	1	—
1968	Июль	22,9 (493)	—	20,0 (105)	—	—	9,8 (112)	—
1969	Июнь	12,3 (106)	—	11,3 (106)	—	—	4,7 (107)	8,6 (104)
1972	Июнь	29,6 (203)	—	13,3 (105)	24,8 (298)	—	9,8 (112)	10,9 (101)
	Июль	29,5 (346)	17,6 (34)	20,4 (103)	24,8 (113)	—	11,7 (128)	11,0 (100)
	Сен-тябрь	27,0 (100)	11,9 (101)	21,0 (100)	20,2 (119)	10,3 (97)	13,2 (114)	5,4 (37)
1973	Июнь	17,8 (101)	23,1 (52)	17,5 (804)	18,4 (309)	24,8 (101)	11,2 (542)	7,5 (107)
	Август	—	26,7 (105)	18,6 (624)	21,9 (260)	14,8 (250)	10,0 (310)	9,9 (102)
1974	Июнь	22,4 (174)	—	19,8 (338)	15,8 (101)	22,3 (162)	13,7 (564)	8,3 (109)
1975	Май	27,5 (69)	21,1 (38)	—	—	15,1 (159)	14,9 (174)	9,6 (52)
1976	Июнь	27,5 (101)	19,6 (51)	12,5 (104)	5,9 (34)	21,2 (66)	7,1 (112)	8,0 (100)
	Август	15,7 (70)	23,3 (60)	—	—	—	14,4 (111)	—
1977	Май	—	—	8,4 (107)	—	—	14,6 (123)	4,1 (49)
	Июль	25,7 (101)	18,5 (108)	27,6 (105)	11,9 (101)	17,0 (100)	17,3 (104)	11,0 (100)
	Август	25,0 (104)	17,3 (98)	19,6 (112)	15,5 (97)	14,7 (102)	22,5 (138)	1,9 (52)
1978	Май	27,8 (54)	—	15,8 (184)	—	—	11,1 (144)	20,0 (10)
	Август	19,4 (108)	—	22,0 (100)	8,5 (118)	—	8,9 (101)	9,8 (103)

Год	Месяц	Колония						
		I		II			III	IV
		1—3	11	6	7	8	1	—
1979	Июнь	24,0 (100)	26,0 (100)	16,7 (156)	—	—	13,8 (123)	18,1 (105)
1980	Август	26,4 (110)	10,7 (103)	10,7 (103)	—	—	12,6 (103)	10,6 (85)
1981	Август	21,0 (100)	—	18,3 (109)	—	—	11,8 (110)	0,0 (26)
1982	Август	9,7 (93)	—	12,6 (95)	—	—	—	28,9 (38)

Примечание. 1—3, 6—8, 11 — площадки; в мае 1978 г. — показатель вычислен по площадкам 6—8 совместно, в августе 1978 г. — совместно по площадкам 7 и 8; в скобках — кол-во животных, экз.

очередь от климатических факторов, прежде всего температуры и влажности. Так, наибольшая численность моллюсков (до 90 экз/м^2) отмечена в июле 1967 г. Количество осадков за апрель — июль составило 144, 163 и 196 мм, а сумма положительных температур за вегетационный период 2488, 2617 и 2142 °С соответственно в 1966—1968 гг. Таким образом, изменения этих факторов могли существенно повлиять на изменение структуры той или иной колонии. Впоследствии происходило возвращение ее к исходному состоянию, которое вновь могло быть нарушено, как, например, в 1977 г. в колонии III. Разумеется, эта связь не строго пропорциональна — так, корреляция между численностью на площадках в 1 м^2 и частотой q недостоверна (см. табл. 6). Тем не менее, как можно видеть из табл. 17, намечается связь между частотой q в колониях и популяции в целом и фазами численности: на подъеме и на пике численности количество животных морфы I (за одним исключением) всегда несколько больше, чем в противофазах.

Позднее анализ материала в данном направлении по сарапульской и талицкой популяциям произвел Д. В. Зейферт (1991). Он приходит к выводу, что хронографические изменения в соотношении частот морф в первой популяции определяются коле-

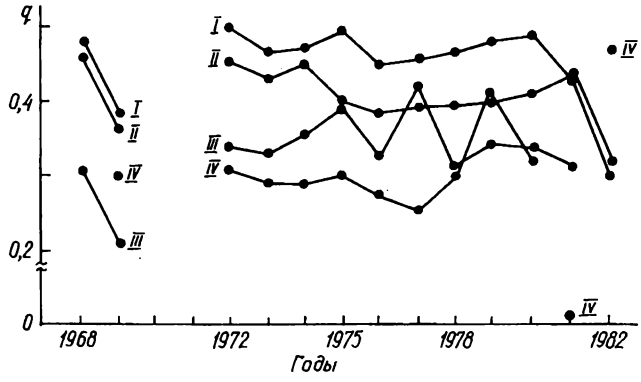


Рис. 14. Хронографическая изменчивость частоты рецессивного гена (q) в колониях (I—IV) сарапульской популяции *Bradybaena fruticum*

баниями температуры воздуха в периоды образования устойчивого снежного покрова, а также в время выхода улиток из спячки. При этом в старших возрастных группах имеет место дифференциальная выживаемость фенотипов. Во второй популяции эти соотношения связаны в основном с количеством осадков. Причем в Предуралье климатические факторы влияют на данный показатель преимущественно в начале периода активности (в мае), тогда как в Зауралье — в конце (III декада августа — II декада сентября). Сравнение соотношения частот морф одновременно на всех участках показало, что вклад в изменчивость морфы I несравнимо больше, чем морфы 0 (χ^2 = 239 и 47 соответственно при DF = 3). Сравнение между собой колоний подтвердило существенность их различий (χ^2 = 286, DF = 3) и, следовательно, специфичность каждой из них. Отклонения от среднего (χ^2 = 72) для всех колоний соответственно равны 47; 41; 4,3 и 11.

Таким образом, относительно небольшие по амплитуде и зачастую однонаправленные колебания изученного параметра заставляют предполагать существование в данном местообитании единой популяционной системы в виде полуизолированных панмиктичных колоний.

Таблица 16

Значения χ^2 для анализа однородности выборки в каждой из колоний сарапульской популяции *Bradybaena fruticum*

Год	Колония				Возможность принятия 0-гипотезы
	I	II	III	IV	
1968—1969, 1972—1982	24,9 $DF = 12$				Отвергается
1968—1969, 1972—1982		23,6 $DF = 12$			Отвергается
1968—1969, 1972—1981			24,7 $DF = 11$		Отвергается
1969, 1972—1982				22,6 $DF = 11$	Отвергается

Таблица 17

Распределение частоты встречаемости *q* в сарапульской популяции *Bradybaena fruticum* в зависимости от фазы численности

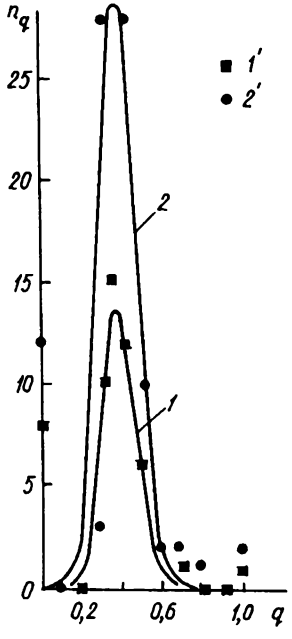
Фаза численности	Годы	Значения *q* в колониях				Среднее
		I	II	III	IV	
Пик	1972—	0,51	0,46	0,34	0,32	0,40*
	1974,	0,47	0,43	0,33	0,29	
	1980	0,47	0,45	0,37	0,29	
		0,51	0,42	0,36	0,33	
	Среднее	0,49	0,44	0,35	0,31	
Подъем	1976—	0,46	0,38	0,33	0,28	0,40
	1979	0,47	0,39	0,43	0,27	
		0,50	0,41	0,37	0,43	
	Среднее	0,44	0,39	0,38	0,33	
Депрессия	1975	0,50	0,39	0,39	0,31	0,36
	1981	0,46	0,46	0,34	0,00	
	1982	0,31	0,36	—	0,49	
	Среднее	0,42	0,40	0,37	0,27	
Спад	1968	0,48	0,45	0,34	0,29	0,36
	1969	0,35	0,34	0,22	0,33	
	1978	0,47	0,39	0,32	—	
	Среднее	0,43	0,39	0,29	0,31	
Подъем, пик	(среднее)	0,48	0,42	0,36	0,32	0,40
Спад, депрессия	(среднее)	0,43	0,40	0,32	0,28	0,36

*Включено значение $q = 0,47$ за 1967 г., в котором сбор произведен без разграничения колоний.

IV.4. МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ И МЕЖВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЛИМОРФНОЙ СТРУКТУРЫ

В популяционной генетике существует понятие "численность репродуктивной группы (breeding size)" — число особей, являющихся фактическими предшественниками следующего поколения. Иными словами, это особи, непосредственно вносящие вклад в генетический состав следующего поколения (Ли, 1978). В случае с *Br. fruticum* на материале, взятом из природы, в лабораторных террариумах с достаточной степенью точности определяется относительное количество как скрещивавшихся животных, так и тех из них, которые оставляют после себя потомство. Дальнейшим шагом была оценка эффективной величины популяции, иначе — эффективной численности (Ne). Эта величина значительно варьирует в связи с разной структурой популяций, тем не менее она достаточно надежно отражает то или иное состояние популяции в определенном цикле поколений (Ли, 1978; Яблоков, 1987; Cain et al., 1990). Ne расчитывается как среднегармоническая численностей скрещивающихся особей (Wright, 1931; Ли, 1978). Существуют три основных типа распределения *q*, отвечающих определенной эффективной численности популяции. В случае малой численности кривая распределения имеет U-образный характер, в случае средней — "волнообразный" с одним небольшим гребнем. При большой численности — это I-образная кривая нормального распределения с очень узким основанием и высокой вершиной (Ли, 1978). В наших опытах Ne колебалась от 10 до 20 экз. при максимальном числе скрещивающихся особей до 146. Эти величины можно было бы оценить как небольшие. Однако в популяциях гастропод существуют механизмы, в силу которых значения Ne должны быть увеличены как минимум в 1,5—2 раза. Это множественные спаривания и процессы длительного хранения спермы животными (Murray, 1963, 1964; Clark, 1978; Cook, Cain, 1980), что свойственно и данному виду. Они являются адаптациями к резкому снижению численности репродуктивной группы. Так, при размножении *C. nemoralis* в 5—10 % случаев используется сперма, запасенная с прошлого года.

При дальнейшем анализе мы рассмотрели все колонии суммарно. Данные по колонии IV здесь не анализировались, поскольку, как было сказано, это поселение не самостоятельно.



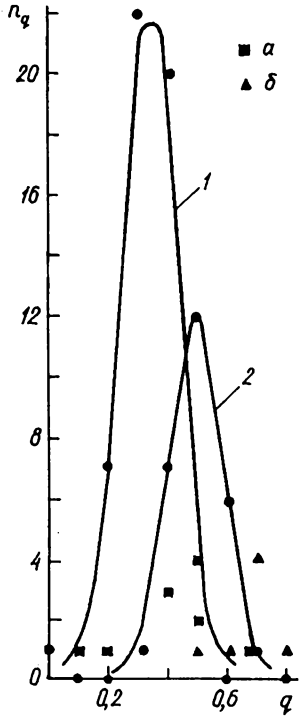


Рис. 15. Распределение частоты рецессивного гена (q) в сарапульской популяции *Bradybaena fruticum*:

1, 2 — теоретические распределения q в репродуктивной и половозрелой группах; *1', 2'* — соответствующие им эмпирические точки

Рис. 16. Распределение частоты рецессивного гена (q) в географически удаленных популяциях *Bradybaena fruticum*:

1 — сарапульская популяция, *2* — талицкая; *а* — из Свердловской и Курганской областей, *б* — из Удмуртии и Татарии

Эмпирическое распределение q в репродуктивной, а также и в скрещивающейся группе животных приближается к теоретическому, отвечающему большой эффективной численности (рис. 15). Лишь в одном случае $q = 0$, что соответствовало точке U-образного распределения. При I-образном распределении группировка частот генов происходит вокруг точки устойчивого равновесия, которая определяется противодействующими систе-

матическими давлениями мутаций, отбора и миграции (Wright, 1931; Dobzhansky, 1970; Ли, 1978). Такое состояние популяции возникает при динамически постоянных факторах биогеоценоза. В случае панмиктического единства популяции частоты зигот в ней были бы равны p^2, $2pq$, q^2. В сарапульской и талицкой популяциях мы наблюдем увеличение доли каждой из гомозигот на величину σ_q^2 за счет уменьшения доли гетерозигот (табл. 18, 19).

Это свидетельствует о подразделенности популяции по данной системе признаков (Ли, 1978; Хохуткин, 1984). Величина дисперсии q для разных групп является мерой степени дифференциации (гетерогенности или изменчивости). Ее можно использовать как меру дифференциации в популяции. Ей прямо пропорциональна величина F. Из свойств функции распределения q можно сделать вывод: когда $F > 0{,}33$, то популяция в целом очень сильно дифференцирована. Высокая степень дифференциации сохраняется при $F > 0{,}005$. С другой стороны, если $F \leq 0{,}005$, дифференциация будет весьма невелика. Большая, непрерывно распределенная на значительной площади популяция, в которой скрещивание индивидуумов ограничено "соседством" (heighborhood), так что две отдаленные особи практически не могут скреститься друг с другом, демонстрирует нам неявно выраженную форму подразделенности, известную как изоляция расстоянием (isolation by dystance). Это же показано и для популяций других видов моллюсков (Robert, 1984; Сергиевский, 1988). Таким образом, крупные популяции *Br. fruticum* существуют в виде подразделенных популяций, состоящих из полуизолированных панмиктических колоний.

Распределение q в группе половозрелых особей и во всей популяционной выборке аналогично распределению его в репродуктивной группе. Поэтому сравнительный анализ изменчивости был проведен через распределение q в популяциях в целом. В сарапульской популяции q колеблется от 0 до 0,6, в талицкой — от 0,2 до 0,8. Большой диапазон перекрывания показателей не изменяет достоверных различий двух популяций по средневзвешенным значениям для каждой из них — 0,40 и 0,48 соответственно ($I > 83$ при $DF = 1$). В других популяциях вида из Удмуртии и Татарии, с одной стороны, и из Свердловской и Курганской областей — с другой, колебания q также велики (рис. 16). В этих последних проводились одноразовые сборы. Таким образом, только длительные наблюдения позволили выявить изменчивость полиморфной структуры популяций близких географичес-

Таблица 18

Подразделенность сарапульской популяции *Bradybaena fruticum*

Колония	p	q	p^2	$2pq$	q^2	n
I	0,52	0,48	0,27	0,50	0,23	3293
II	0,58	0,42	0,33	0,49	0,18	6542
III	0,65	0,35	0,42	0,465	0,12	3949
IV	0,69	0,31	0,47	0,43	0,10	1380
Среднее	0,61	0,39	0,37	0,47	0,16	15164
Теоретические частоты генотипов в отсутствие подразделенности			0,37	0,48	0,15	
Разность (σ_q^2)			0,00	–0,01	+0,01	

Примечание. Здесь и в табл. 19: $F = 0{,}04$.

Таблица 19

Подразделенность талицкой популяции *Bradybaena fruticum*

Колония	p	q	p^2	$2pq$	q^2	n
I	0,55	0,45	0,30	0,50	0,21	2963
II	0,52	0,48	0,27	0,50	0,23	256
III	0,35	0,65	0,12	0,46	0,42	130
IV	0,41	0,59	0,17	0,48	0,35	353
V	0,45	0,55	0,20	0,50	0,30	340
Среднее	0,46	0,54	0,21	0,49	0,30	4042
Теоретические частоты генотипов в отсутствие подразделенности			0,21	0,50	0,29	
Разность (σ_q^2)			0,00	–0,01	+0,01	

Таблица 20

Соотношение частот двух морф в популяциях разных видов *Bradybaena*

Популяция	Год сбора*	Кол-во однополосых раковин, %	*n*
	Bradybaena fruticum		
Франция, г. Лион	К	5,6	18
Германия**	К	13,6	22
Балтика, о-в Лонгернц	К	100	6
г. Архангельск (I)	К	14,6	41
г. Архангельск (II)	К	20,8	24
Республика Коми, р. Большая Сыня	К	7,0	57
Ленинградская обл.			
ст. Поповка	1969	64,4	101
д. Красный Бор	1969	0,0	29
г. Петергоф	К	54,5	22
г. Павловск (I)	К	40,7	27
г. Павловск (II)	К	33,3	21
г. Павловск (III)	К	5,0	20
г. Луга (I)	К	4,5	22
г. Луга (II)	К	12,5	40
г. С.-Петербург	К	21,6	37
Ярославская обл.			
г. Переславль-Залесский	К	18,1	83
с. Купанское	К	6,7	30
Московская обл.			
г. Звенигород (I)	Л	57,6	368
г. Звенигород (II)	Л	38,1	470
с. Манихино	Л	32,2	745
д. Мешково	Л	12,4	550
Курская обл.			
г. Курск	К	23,3	43
г. Новый Оскол	К	23,3	30
Брянская обл.**	К	23,9	88
Центральноевропейская часть СССР (I)**	К	11,8	34
Центральноевропейская часть СССР (II)**	К	45,3	53
Полтавская обл.**	К	8,9	34
Кавказ			
г. Владикавказ	1968	21,3	230

Популяция	Год сбора*	Кол-во однополосых раковин, %	*n*
с. Тарское	1968	50,0	14
Кавказ (I)	К	3,2	31
Кавказ (II)	К	29,6	71
Удмуртия, Татария			
г. Сарапул (V)	1968	22,7	225
г. Сарапул (VI)	1972	8,3	516
г. Сарапул (VII)	1972	17,0	200
г. Сарапул (VIII)	1967	50,0	20
г. Сарапул (VIII)	1972	61,5	13
г. Чайковский	1973	35,3	34
г. Ижевск	1974	50,5	105
пос. Воложка	1974	39,5	124
пос. Пыжман	1974	53,8	26
г. Елабуга	1967	78,0	123
Челябинская обл.			
г. Катав-Ивановск	1967	0,0	107
пос. Миассово (I)	1967	0,0	101
пос. Миассово (II)	1966, 1972	0,0	54
Башкирия			
пос. Красноусольский (I)	1967	30,0	570
пос. Красноусольский (II)	1967	24,8	527
г. Ишимбай	1967	11,9	126
с. Старо-Субхангулово (I)	1957	29,5	44
с. Старо-Субхангулово (II)	К	20,0	35
Свердловская обл.			
ст. Мурзинка	1971	21,4	56
ст. Мурзинка	1973	19,8	106
г. Екатеринбург	1967	6,1	96
г. Екатеринбург	1968	16,6	30
г. Талица (VI)	1979—1980	32,1	218
г. Талица (VII)	1980	32,9	140
г. Талица (VIII)	1980	39,8	88
г. Талица (IX)	1976	36,8	57
г. Талица (X)	1977	33,3	33
г. Талица (XI)	1980	34,2	117
г. Талица (XII)	1980	13,4	119
г. Талица (XIII)	1980	33,1	254
г. Талица (XIV)	1980	34,5	119

Популяция	Год сбора*	Кол-во однополосых раковин, %	*n*
Висимский заповедник	К	26,9	26
В целом по виду***		22,0	30769
Bradybaena schrencki			
Восточный Казахстан			
д. Горная Ульбинка	1969	94,9	39
д. Бобровка	1969	85,1	101
пос. Ленинка****	1969	84,3	287
д. Черемшанка	1980	100	63
д. Зимовье	1981	100	168
Алтай			
г. Горно-Алтайск	К	80,8	26
В целом по виду***		89,2	737
Bradybaena transbaicalia			
Бурятия			
ст. Мамай (I)	1971	46,7	212
ст. Мамай (I)	1972	36,7	258
ст. Мамай (II)	1971	61,9	21
ст. Мамай (III)	1971	57,1	21
ст. Толбузиха	1972	90,0	20
ст. Байкал	К	60,0	25
Томская обл.			
г. Томск	К	79,2	24
В целом по виду***		47,5	601
Bradybaena almaatini			
Алмаатинская обл.			
г. Алма-Ата (I)	1969	98,9	277
г. Алма-Ата (II)	1969	100	109
пос. Медео (I)	1973	90,2	41
пос. Медео (II)	1973	94,6	334
г. Иссык (I)	1969	29,9	120
г. Иссык (II)	1969	35,3	17
В целом по виду		86,6	898

*Также коллекции (К) и литературные данные (Л).
**Отдельные сборы.
***Учтены также разрозненные коллекционные материалы и основные сборы из сарапульских колоний, не включенные в данную таблицу.
****Нефоссилизованные раковины.

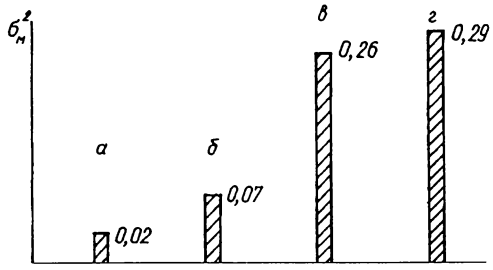


Рис. 17. Межгрупповой дисперсионный анализ уровня изменчивости опоясанности:
а — колонии подразделенной популяции, *б* — популяции географических групп популяций, *в* — популяции вида, *г* — виды отряда

ких районов (Хохуткин, 1984). Соотношение частот морф в других популяциях приведено в табл. 20.

Расширим область применения понятия "подразделенность", перенеся его вначале на все популяции вида, а затем и на все виды отряда, изученные генетически (табл. 21, 22).

Результаты дисперсионного анализа этих данных по соответствующим группировкам свидетельствуют, что как внутри групп, так и по группировке в целом уровень колебания изменчивости незначителен и находится в пределах близких величин. Наиболее показательны изменения этого уровня при межгрупповом анализе (табл. 23).

Из графика на рис. 17, где приведены средние показатели, следует чрезвычайно интересная закономерность. Уровень изменчивости между колониями подразделенной популяции и между популяциями разных географических районов имеет один порядок величин, в то время как между всеми популяциями вида он на порядок выше и мало отличим от такового между видами отряда.

При изучении микрогеографической изменчивости этого вида нами отмечен ее относительно небольшой диапазон: q колеблется в среднем в пределах от 0,42 до 0,60 в разных биотопах (Хохуткин, Лазарева, 1983) (табл. 24).

Вероятно, основная причина этого — значительная однотипность микростаций. Общая картина соотношения частот морф по биотопам следующая: 1) хвойный лес — 0,58; 2) смешанный — 0,42; 3) лиственный — 0,55; 4) широколиственный — 0,48; 5) биотопы, подвергнутые резким антропогенным воздействиям (насыпи, скашиваемые луга) — 0,60. За двумя исключениями (1 и 5; 3 и 5), биотопы значимо отличаются друг от друга по соотношению частот морф в популяциях ($I \geq 9{,}13$ при $DF = 1$). При этом имеют полное сходство ($r = 1{,}00$) популяции хвойных

Таблица 21

Подразделенность отдаленных популяций *Bradybaena fruticum*

Популяция	p	q	p^2	$2pq$	q^2	n
г. Талица	0,46	0,54	0,21	0,50	0,29	4042
г. Екатеринбург	0,78	0,22	0,61	0,34	0,05	132
ст. Мурзинка	0,55	0,45	0,30	0,50	0,21	156
г. Катав-Ивановск	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	107
пос. Миассово	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	152
пос. Красноусольский	0,65	0,35	0,42	0,45	0,12	1097
г. Ишимбай	0,65	0,35	0,42	0,45	0,12	126
с. Старо-Субхангулово	0,46	0,54	0,21	0,50	0,30	42
г. Сарапул (I—VII)	0,61	0,39	0,37	0,48	0,15	15164
г. Сарапул (VIII)	0,26	0,74	0,07	0,39	0,55	32
г. Чайковский	0,41	0,59	0,17	0,48	0,35	34
г. Ижевск	0,29	0,71	0,08	0,41	0,51	105
пос. Воложка	0,37	0,63	0,14	0,46	0,40	124
пос. Пыжман	0,27	0,73	0,07	0,39	0,54	26
г. Елабуга	0,12	0,88	0,01	0,21	0,78	123
с. Манихино*	0,43	0,57	0,19	0,49	0,32	2133
Звенигород*	0,31	0,69	0,10	0,43	0,47	341
с. Мешково*	0,65	0,35	0,42	0,46	0,12	3447
д. Поповка	0,20	0,80	0,04	0,32	0,65	101
д. Красный бор	1,00	0,00	1,00	0,00	0,00	29
г. Владикавказ	0,54	0,46	0,29	0,50	0,21	230
с. Тарское	0,29	0,71	0,09	0,41	0,50	14
Среднее по всем популяциям	0,51	0,49	0,33	0,37	0,30	27757
Теоретические частоты генотипов при условии рассмотрения популяций как единого целого			0,26	0,50	0,24	
Разность (σ_q^2)			0,07	–0,13	0,06	

Примечание. $F = 0{,}26$.
*Обработка литературных данных.

Таблица 22

Подразделенность видов отрядя Geophila

Виды	p	q	p^2	$2pq$	q^2
Limicolaria aurora	0,23	0,77	0,05	0,35	0,60
Brephulopsis bidens	0,83	0,17	0,68	0,29	0,03
Bradybaena fruticum	0,51	0,49	0,26	0,50	0,24
Br. similaris	0,06	0,94	<0,01	0,12	0,88
Theba pisana	0,30	0,70	0,09	0,42	0,49
Cepaea nemoralis	0,16	0,84	0,02	0,27	0,71
C. hortensis	0,27	0,74	0,07	0,39	0,54
Cochlicella acuta	0,68	0,32	0,47	0,43	0,10
Среднее	0,38	0,62	0,20	0,35	0,45
Теоретические частоты генотипов при условии рассмотрения видов как единого целого			0,14	0,47	0,38
Разность (σ_q^2)			0,06	–0,12	0,07

Примечание: $F = 0{,}28$.

Таблица 23

Дисперсионный анализ опоясанности в отряде Geophila

Вид	Уровень изменчивости		
	(σ_W^2)	(σ_M^2)	(σ_T^2)
Br. fruticum			
Популяции			
Сарапульская	0,46	0,04	0,50
Талицкая	0,48	0,04	0,52
Группы популяций			
Свердловской обл.	0,44	0,08	0,52
Башкирии	0,47	0,03	0,50
Удмуртии	0,40	0,10	0,50
Московской обл.	0,46	0,08	0,54
Северной Осетии	0,46	0,06	0,52
Вид в целом	0,37	0,26	0,63
Разные виды	0,34	0,26	0,60

Таблица 24

Соотношение частот морф в популяциях *Bradybaena fruticum* из различных биотопов

Биотоп	Морфа	
	I, %	Доля раковин со "слабой" полосой, %
Хвойный лес	34,1(1495)	42,9(7)
Поляна в еловом лесу	64,5(858)	—
Смешанный лес	46,2(26)	35,7(14)
Опушка в смешанном лесу	33,3(33)	—
Смешанный лес на холмах в долинах рек	20,7(159)	63,4(30)
Пойменный смешанный лес	17,0(17416)	48,6(941)
Увлажненная куртина смешанного леса	64,4(101)	75,4(65)
Пойменные луга в смешанном лесу	20,4(1806)	26,9(82)
Заболоченные участки смешанного леса и болота	13,4(474)	43,8(64)
Заросли крапивы на насыпи	64,4(149)	—
Скашиваемый луг	63,2(57)	—
Лиственный лес	30,0(614)	46,8(171)
Лиственный лес в долине реки*	57,6(368)	—
Лиственный лес в овраге*	23,8(295)	—
Пойменный лиственный лес	24,8(527)	15,3(131)
Широколиственный лес в горах	21,3(230)	18,4(49)
Болото в горном широколиственном лесу	50,0(14)	0,0(7)

Примечание. *В скобках* — кол-во, экз.
*Литературные данные.

лесов и антропогенных биотопов. Следовательно, наибольшая частота q проявляется в биотопах, менее благоприятных для обитания вида.

Частота q изменяется по ареалу вида следующим образом (табл. 25). В пределах от 10 до 30° восточной долготы происходит увеличение ее с 0,3 до 0,6, затем довольно равномерное уменьшение с шагом в 10° — до 0,4, а с 50 до 64° она вновь увеличивается до 0,5. Эти изменения, за исключением последнего значения, существенны ($I \geq 8{,}65$ при $DF = 1$). Таким образом, мы имеем дело с клинальной изменчивостью. По широте мы не наблюдаем таких закономерных изменений. Следует заметить, что в целом клинальная изменчивость гораздо четче проявляется при анализе качественного состояния морф и может вовсе не выявляться при анализе тех же признаков в качестве счетных —

Таблица 25

Значения частот *q* в зависимости от географического положения популяций *Bradybaena fruticum*

в. д.°	Морфа, экз.			*q*	с. ш.°	Морфа, экз.			*q*
	0	I	Всего			0	I	Всего	
12	103	8	111	0,27	46	219	58	277	0,46
29	305	183	488	0,61	48	155	32	187	0,41
33	75	28	103	0,52	51	149	23	172	0,37
34	31	3	34	0,30	54	1045	365	1410	0,51
35	44	7	51	0,37	55	293	99	392	0,50
36	71	17	88	0,44	56	1552	754	2306	0,57
38	1552	754	2306	0,57	57	14602	3111	17718	0,42
39	96	17	113	0,39	58	5676	2299	7975	0,54
41	80	22	102	0,46	68	123	26	149	0,42
44	188	56	244	0,48					
48	66	15	81	0,43					
52	37	96	133	0,85					
53	14658	3120	17778	0,42					
56	970	337	1307	0,51					
60	264	0	264	0,00					
64	5274	2109	7383	0,53					

Таблица 26

Соотношение частот морф в популяциях *Bradybaena lantzi* (Алмаатинская обл.)

Популяция	Год	Кол-во полос, %					*n*
		0	1	2	3	4	
г. Алма-Ата (I)	1969	0,51	0,13	1,2	98,2	—	784
г. Алма-Ата (II)	1973	0,78	0,39	3,5	95,3	—	256
г. Алма-Ата (III)	1973	—	—	1,2	98,8	—	242
г. Алма-Ата (IV)	1967	—	—	—	100	—	14
пос. Медео	1973	—	—	—	100	—	20
пос. Илийск	1967	—	—	—	100	—	5
Шоссе (I)	1973	5,1	—	—	94,9	—	79
Шоссе (II)	1973	—	—	—	100	—	40
оз. Иссык	1969	—	0,97	1,9	97,1	—	103
оз. Иссык	1973	—	—	0,3	99,7	—	329
В целом по виду		0,53	0,17	1,3	98,0	<0,1*	1872

*<0,1 % (по: Цветков, 1938).

например, по цвету, но не по числу полос (Jones, 1973). Может также наблюдаться параллелизм в географической структуре молекулярного и морфологического полиморфизма, хотя в целом распределение этих двух видов полиморфизма в пространстве не зависит друг от друга (Caugant et al., 1982).

Генетика *Br. schrencki* неизвестна. По нашим предварительным данным, есть некоторые основания предполагать моногенное наследование опоясанности с доминированием однополосой морфы. В двух популяциях (район Усть-Каменогорска — Лениногорска) присутствует только морфа I; в двух других (расположенных на несколько десятков километров севернее первых) она составляет 87,8 % (см. табл. 21). Эти две группы популяций значимо различаются между собой по соотношению морфотипов ($I \geq 5{,}00$ при $DF = 1$); отличия внутри групп несущественны. Коллекционная выборка из Алтайского края незначимо отличается от южной группы популяций и значимо — от северной. Выборка из окрестностей пос. Ленинка значимо отличалась от всех других, кроме бобровской, но она представлена исключительно нефоссилизованными раковинами. Показатель r' довольно высок — 0,92 ± 0,01. Если принять гипотезу о рецессивности морфы 0, то в среднем по виду q состоит 0,33. Наследование у *Br. transbaicalia* не изучалось. В течение двух лет наблюдений количество животных морфы I в одной из мамаевских популяций уменьшилось на 10 %, составляя в среднем 41,2 %. Это изменение существенно ($I = 4{,}68$ при $DF = 1$). В среднем по виду эта морфа составила 47,5 % (см. табл. 20). Некоторые отдаленные популяции существенно различаются по соотношению морфотипов, но в целом анализ затруднен из-за незначительного материала по ряду выборок. Показатель r' составляет 0,64 ± 0,03. Так как соотношение частот бесполосой и однополосой морф статистически равно, то q составит в среднем 0,71 при условии моногенного типа наследования опоясанности. У *Br. almaatini* генетика неизвестна; морфа I составляла в среднем по виду 86,6 % (см. табл. 20). Ее количество в популяциях резко изменялось — от 99,2 % в рощах Алма-Аты (1000 м над ур. м.) до 94,1 % в районе пос. Медео (2200 м) и до 30,6 % в колониях из окрестностей г. Иссык (1500 м). Эти изменения существенны ($I \geq 6{,}48$ при $DF = 1$). Показатель $r' = 0{,}67 \pm 0{,}04$ при сравнении всех изученных популяций; он повышается при сравнении популяций из определенных биотопов. Соответствующие его значения для популяций

рощ, горных лесов и осыпей следующие: 0,99 ± 0,003; 0,76 ± 0,08; 0,78 ± 0,06. У *Br. lantzi* резко преобладает трехполосая морфа (98 %). Отдельные популяции из одного и того же биотопа (за одним исключением) незначимо различаются между собой по морфотипическому составу (табл. 26).

Популяции из разных (особенно контрастных по своим характеристикам) биотопов, как правило, существенно отличны ($I \geq 8{,}47$ при $DF = 2$ и 3) при большом сходстве ($r \geq 0{,}97$) по наличию основной и редких морф. В целом также высокогорные популяции значимо отличны от популяций предгорий (Хохуткин, 1974). Следует отметить, что морфа 0 отсутствует в популяции с берегов оз. Иссык (свыше 2000 м над ур. м.), в то время как остальные редкие морфы обнаружены и в горных, и в предгорных (до 750 м над ур. м.) биотопах.

Кратко охарактеризуем эту систему признаков у других видов (Хохуткин, Лазарева, 1975 б) (табл. 27).

Две выборки (1 и 2) *X. krynickii* с горных лугов в окрестностях с. Макопсе (Большое Сочи) статистически не отличаются ($I \leq 9{,}62$ при $DF = 7$) по морфотипическому составу друг от друга и от выборки 3 у подножья горы. Эти местообитания изолированы горной долиной временно пересыхающей реки, горными обрывами и лентой шоссе. Расстояние по прямой между лугами составляет около 5 км. Популяция, обитающая у подножья горы, отстоит от ближайшего луга примерно на 4 км. Во всех случаях $r \geq 0{,}99$. Выборка *Fr. narzanensis*, произведенная у подножья гор в окрестностях г. Владикавказа, значимо отличается от выборки из Тарской котловины и от выборки с Крестового перевала ($I \geq 17$ при $DF = 4$); отличия второй и третьей выборок незначимы. При этом наблюдается значительная степень сходства между всеми выборками ($r \geq 0{,}86$). Однако все три местообитания хорошо изолированы значительными расстояниями в горных условиях, и там, несомненно, обитают различные популяции. Следовательно, по опоясанности более высокогорные популяции достоверно отличаются от владикавказской и лесные — от популяции с перевала. Две выборки *C. atrolabiata* из горного леса в окрестностях Макопсе статистически не различаются между собой и значимо различны ($I \geq 6{,}11$ при $DF = 1$ и 2) от выборки из дендрария г. Сочи.

Таким образом, анализ данных по микрогеографической (биотопической) изменчивости признака опоясанности позволя-

Таблица 27

Соотношение частот морф в популяциях разных видов

Популяция	Год	Кол-во полос, %								*n*
		0	1	2	3	4	5	6	7	
					Xeropicta krynickii					
Краснодарский край										
с. Макопсе (I)	1971	—	—	2,8	21,2	41,9	27,2	5,5	1,4	217
с. Макопсе (II)	1971	—	—	6,8	15,3	45,7	27,1	4,2	0,9	118
с. Макопсе (III)	1971	—	0,30	4,2	19,0	38,5	26,1	9,8	1,8	337*
В целом по виду			0,15	4,2	19,1	40,9	26,6	7,4	1,5	672*
					Fruticocampylaea narzanensis					
Грузия										
Крестовый перевал	1968	8,6	6,8	53,4	24,9	6,3	—	—	—	221
Северная Осетия										
с. Тарское	1968	25,0	—	50,0	18,7	6,3	—	—	—	16
г. Владикавказ	1968	16,2	21,2	43,0	19,6	—	—	—	—	179
В целом по виду		12,5	12,7	48,8	22,4	3,6	—	—	—	416
					Caucasotachea atrolabiata					
Краснодарский край										
с. Макопсе (I)	1971	—	—	—	—	98,2	1,8	—	—	56
с. Макопсе (I)	1971	—	—	—	—	100	—	—	—	24
с. Макопсе (III)	1971	—	—	—	—	89,1	6,5	4,4	—	46
В целом по виду		—	—	—	—	95,2	3,2	1,6	—	126

*У *X. krynickii* восьмиполосых в Макопсе (III) — 0,30 %, в целом по виду — 0,15 %.

ет сделать вывод, что с возрастанием абсолютной высоты местообитаний в популяциях разных видов, как правило, увеличивается доля бесполосых раковин или раковин с относительно меньшим числом полос. Также возрастает доля таких раковин в открытых местообитаниях по сравнению с лесными.

IV.5. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДРУГИХ СИСТЕМ ОКРАСОЧНЫХ ПРИЗНАКОВ

У моллюсков рода *Bradybaena* признак опоясанности является ключевым для описания полиморфизма, а связанный с ним признак степени выраженности этих полос практически не изучен. Последний имеет две качественные градации: слабую и четкую. Генетика признака не известна (Хохуткин, Лазарева, 1985 б).

Сарапульские колонии *Br. fruticum* из двух лесных участков в целом значимо отличаются друг от друга по этому признаку (I = 4,10 при $DF = 1$), хотя в отдельные годы они могут и не различаться. Колебания этого признака внутри колоний в определенные годы также существенны.Приведем данные по частоте встречаемости слабовыраженной полосы на этих участках за 1968, 1969 и 1973 гг., % от числа полосатых раковин: I — 32,4; 48,0; 51,3 и II — 38,5; 20,0; 37,5. Средние величины составили соответственно 46,5 и 37,4 при $n = 671$ и 147. Показатель $r' = 0{,}99 \pm 0{,}004$. При сравнении популяций разных биотопов наблюдается довольно пестрая картина наличия или отсутствия значимых различий. Распределение слабополосых раковин по основным типам биотопов следующее (см. табл. 25): хвойный лес — 0,43, смешанный — 0,50, лиственный — 0,33, луг — 0,27, широколиственный лес — 0,16. При сравнении популяций этих биотопов различия значимы ($I \geq 4{,}56$ при $DF = 1$). В то же время сходство их также весьма значительно ($r' = 0{,}96 \pm 0{,}02$), но в некоторых случаях (популяции горных лесов Кавказа) оно гораздо меньше ($r = 0{,}50$—$0{,}85$). При рассмотрении этого признака у кавказских и среднеазиатских видов (табл. 28) сходство популяций не очень высоко ($r' = 0{,}75 \pm 0{,}02$). Оно возрастает независимо от вида при сравнении популяций по группам биотопов: открытые горные склоны (0,95±0,02), горные леса (0,99±0,01), леса у подножья гор (0,99±0,001). В целом доля раковин с нечет-

Таблица 28

Соотношение частот двух морф в популяциях среднеазиатских видов *Bradybaena*

Биотоп	Доля раковин со "слабой" полосой, %	Биотоп	Доля раковин со "слабой" полосой, %
Bradybaena almaatini		*Bradybaena lantzi*	
Городские рощи	25,4 (354)	Городские рощи, лес у подножья гор	24,1 (1295)
Горные осыпи	47,2 (72)	Горный лес	26,7 (135)
Горный лес	39,6 (325)	Горный склон с зарослями крапивы	18,3 (432)

Примечание. У *Br. lantzi* — средняя полоса; в скобках — кол-во полосатых раковин, экз.

Таблица 29

Сравнительные данные по окраске полос и раковин в сарапульских колониях *Bradybaena fruticum*

Год	Цвет полосы, %			Цвет раковины, %					
	ЖР	К	*n'*	Б	СЖ	ЛЖ	МЖ	Р	*n*
	Колонии первого участка								
1968	97,2	2,2	184	—	83,8	—	16,1	0,1	886
1969	100*	—	25	—	73,6	—	26,4	—	212
1973	89,3	10,7	462	4,1	70,5	2,0	21,2	2,2	1131
Среднее	92,0	8,0	671	2,2	75,7	1,1	19,8	1,2	2329
	Колонии второго участка								
1968	93,5	6,5	78	—	83,0	—	16,8	0,3	734
1969	20,0	80,0	5	0,9	87,9	—	10,3	0,9	107
1973	60,6	39,4	74	1,4	59,5	3,7	30,7	4,7	492
Среднее	76,4	23,6	157	0,6	74,6	1,4	21,4	2,0	1333

Примечание. ЖР — желто-рыжий, К — каштановый, Б — беловатый, СЖ — серно-желтый, ЛЖ — лимонно-желтый, МЖ — медово-желтый, Р — ржавый; *n* — кол-во полосатых раковин.
* Бледно-желто-зеленые полосы (4%) объединены с этой группой.

ко выраженной полосой в популяциях разных видов возрастает в высокогорных и открытых местообитаниях по сравнению с предгорными и лесными.

Остановимся кратко на остальных окрасочных признаках. Генетика их у данных видов неизвестна. Проводить аналогии с хорошо изученными видами садовых улиток затруднительно из-за меньшей резкости различия цветовых гамм, но следует отметить, что альбиносы, светлоокрашенные раковины и очень бледноокрашенные полосы у некоторых видов рецессивны по отношению к темным вариантам (Cook, 1969). Полосы на раковинах всех видов могут иметь бледно-желто-зеленую, желто-рыжую, буро-желтую или каштановую окраску. Первые два варианта условно отнесем к светлому, два других — к темному окрасочным типам. Раковины также бывают окрашены в разные цвета. Светлый тип: беловатые, серно-желто-беловатые, серно-желтые. Темный тип: серно-желто-оранжевые, лимонно-желтые, ореховые, медово-желтые, ржавые, цвета сомон, малиновые. Некоторые из этих вариантов могут отсутствовать у тех или иных видов, но разделение на два типа сохраняется.

В колониях *Br. fruticum* обитающих в районе г. Сарапула, наблюдались существенные ($I \geq 4{,}93$ при $DF = 1$) колебания соотношения частот светлых и темных типов окраски полос и раковин по годам (табл. 29). Однако в целом колонии двух лесных участков значимо различались ($I \geq 22$ при $DF = 1$). По окраске полос (табл. 30) наибольшим сходством ($r \geq 0{,}93$) обладают популяции из разных типов леса, за исключением хвойного. По окраске раковин (табл. 31) сходство велико лишь при сравнении популяций смешанных и лиственных лесов ($r = 0{,}90$), в других случаях $r \leq 0{,}27$. Так, в популяциях горных широколиственных лесов Кавказа доля раковин светлого типа намного выше (74%), чем в других популяциях вида. У кавказских и среднеазиатских видов анализ выборок показывает тенденцию бо́льшего сходства популяций из однотипных биотопов, в особенности в горных условиях (табл. 32, 33). По окраске полос значения r' равны соответственно 0,71±0,03 и 0,74±0,04 для открытых горных склонов и горных лесов; по окраске раковин таковые составляют 0,42±0,03 и 0,39±0,04. Значения r' для лесов у подножья гор существенно ниже: 0,49±0,02 — по окраске полос и 0,17±0,01 — по окраске раковин.

Таким образом, с возрастанием абсолютной высоты место-

Таблица 30

Сравнительные данные по окраске полос на раковинах *Bradybaena fruticum* в популяциях различных биотопов

Биотоп	Цвет полосы, %				*n*
	БЖЗ	ЖР	БЖ	К	
Хвойный лес	14,3	—	85,7	—	7
Смешанный лес	—	—	57,1	42,9	14
Смешанный лес на холмах в долинах рек	—	77,5	19,4	3,1	31
Пойменный смешанный лес	1,3	87,7	11,0	—	936
Увлажненная куртина смешанного леса	6,0	94,0	—	—	65
Пойменные луга в смешанном лесу	—	34,1	58,5	7,3	82
Заболоченные участки смешанного леса, болота	—	20,1	72,0	7,8	64
Лиственный лес	—	98,8	1,2	—	171
Пойменный лиственный лес	—	98,5	1,5	—	131
Широколиственный лес в горах	—	100	—	—	49
Болото в горном широколиственном лесу	—	42,9	57,1	—	7

Примечания. БЖЗ — бледно-желто-зеленый, ЖР — желтовато-рыжий, БЖ — буро-желтый, К — каштановый; *n* — кол-во полосатых раковин в выборке.

обитаний в популяциях разных видов увеличивается доля наиболее светлоокрашенных раковин и раковин со светлоокрашенными полосами. Аналогичные изменения констатируются при переходе от лесных местообитаний к открытым. У некоторых видов, в особенности у *C. atrolabiata* окраска дополняется: раковины покрываются белесым налетом, почти полностью "замазывающим" как основной желтый фон, так и цвет полос. Это создает настолько совершенный эффект маскировки, что моллюски не отличимы от утолщений на стволах и ветвях грабов в горных лесах, где они обитают. Стволы этих деревьев также покрыты беловатым налетом и изрезаны трещинами. Широкие полосы раковин зрительно буквально совпадают с этими трещинами. Есть все основания полагать, что такое совпадение вызвано ориентацией моллюска на стволе по светотени. Иной тип адаптации к открытым местообитаниям — создание расчленяющей окрас-

Таблица 31

Сравнительные данные по окраске раковин *Bradybaena fruticum* в популяциях различных биотопов

Биотоп	Цвет раковины, %							*n*
	Б	СЖБ	СЖ	ЛЖ	О	МЖ	Р	
Хвойный лес	—	—	—	100	—	—	—	26
Смешанный лес	3,9	—	15,3	—	—	46,2	34,6	26
Смешанный лес на холмах в долинах рек	—	—	79,3	—	—	16,9	3,8	161
Пойменный смешанный лес	1,6	—	72,8	1,2	3,0	19,9	1,5	3818
Увлажненная куртина смешанного леса	—	5,0	56,4	—	—	38,6	—	101
Пойменные луга в смешанном лесу	3,0	4,5	35,8	5,4	—	47,6	3,6	332
Заболоченные участки смешанного леса, болота	1,0	—	42,6	1,9	5,4	44,4	4,6	478
Лиственный лес	—	—	92,6	—	—	3,7	3,7	570
Пойменный лиственный лес	2,5	—	97,2	—	—	—	0,3	527
Широколиственный лес в горах	33,0	67,0	—	—	—	—	—	230
Болото в горном широколиственном лесу	—	42,9	57,1	—	—	—	—	14

Примечание. Б — беловатый, СЖБ — серно-желто-беловатый, СЖ — серно-желтый, ЛЖ — лимонно-желтый, О — ореховый, МЖ — медово-желтый, Р — ржавый.

ки за счет расположения многочисленных четко выраженных и ярко (темного типа) окрашенных полос на гораздо более светлом и менее интенсивном основном фоне раковины. Описанная окраска раковин издалека представляется глазу как "разбитый" набор концентрических полос и животные (*X. krynickii*) при этом трудно отличимы от скрученных тонких листьев и плодов пушицы (*Eriophorum sp.*). Часто моллюски этого вида совместно с однотонными, светлоокрашенными *Monacha orientalis* располагаются среди мощных шипов чертополоха (*Carduus sp.*), где они недоступны многим врагам, в частности птицам. Интересно отметить, что *Br. transbaicalia* также часто встречается на осоте (*Cirsium sp.*), имеющем шипы на листьях. Принципиально такая же схема расчленяющей окраски присуща видам, обитающим в

Таблица 32

Сравнительные данные по окраске полос на раковинах среднеазиатских и кавказских видов в популяциях различных биотопов

Биотоп	Цвет полосы, %				*n*
	БЖЗ	ЖР	БЖ	К	
Bradybaena almaatini					
Городские рощи	10,2	22,7	54,8	12,3	383
Горные осыпи	41,1	31,4	27,4	0,0	73
Горный лес	1,9	48,6	17,4	32,1	321
Bradybaena lantzi					
Горные рощи, лес у подножья гор	0,0	31,4	26,3	42,3	798
Горный лес	0,0	5,0	5,0	90,0	20
Горный склон с зарослями крапивы	0,0	10,8	73,5	15,7	102
Xeropicta krynickii					
Горный луг на склоне	0,0	4,5	90,2	5,3	335
Лес у подножья гор	0,0	2,1	52,2	45,7	337
Fruticocampylaea narzanensis					
Горный склон с участками леса и зарослями крапивы	13,0	5,6	59,8	21,6	162
Высокогорье; заросли крапивы у ручья	1,5	21,3	61,9	15,3	202

Примечание. БЖЗ — бледно-желто-зеленый, ЖР — желтовато-рыжий, БЖ — буро-желтый, К — каштановый; *n* — кол-во полосатых раковин в выборке.

совершенно другого рода биотопах. Речь идет о пупиллинах, ряд видов которых обитает на каменистых горных осыпях. Субстрат осыпей содержит мелкий песок бело-розового цвета. Раковины данных видов имеют белые поперечные полоски, чередующиеся с темными, роговыми. Все это создает, как и у предыдущего вида, “разбитый”, пестроватый рисунок. В целом раковина имеет красноватый оттенок и практически полностью сливается с фоном субстрата.

Таким образом, у исследованных видов по ряду признаков выявляется географическая и микрогеографическая (биотопическая) изменчивость. Клинальный характер географической изменчивости опоясанности у Br. fruticum был показан выше. Таким образом, популяции данного вида из определенного географического района обладают бóльшим сходством, что отмечено

Таблица 33

Сравнительные данные по окраске раковин среднеазиатских и кавказских видов в популяциях различных биотопов

Биотоп	Цвет раковины, %							*n*
	Б	СЖБ	СЖ	СЖО	О	С	М	
			Bradybaena almaatini					
Городские рощи	11,4	23,9	50,4	3,4	0,3	9,6	1,0	386
Горные осыпи	24,2	23,5	27,9	—	14,3	8,1	1,9	161
Горный лес	10,0	64,0	3,7	—	0,7	18,8	2,9	351
			Bradybaena lantzi					
Городские рощи, лес у подножья гор	1,9	0,1	95,2	—	2.5	—	0,3	803
Горный лес	—	30,0	70,0	—	—	—	—	20
Горный склон с зарослями крапивы	4,9	11,7	83,5	—	—	—	—	103
			Xeropicta krynickii					
Горный луг на склоне	45,9	31,3	1,2	—	—	20,9	0,6	335
Лес у подножья гор	49,6	—	26,1	—	—	—	24,3	337
			Fruticocampylaea narzanensis					
Горный склон с участками леса и зарослями крапивы	47,2	2,6	49,2	—	—	—	1,0	195
Высокогорье; заросли крапивы у ручья	48,9	—	44,8	—	—	—	6,3	221

Примечания. Б — беловатый, СЖБ — серно-желто-беловатый, СЖ — серно-желтый, СЖО — серно-желто-оранжевый, О — ореховый, С — сомон, М — малиновый.

и у других видов (Rensch, 1933; Sheppard, 1952; Lamotte, 1959; Arnold, 1968). Прослеженные изменения могут быть связаны с различиями климатических условий. Как уже говорилось, животные морфы I более выносливы по отношению к низким температурам, чем морфы 0. В то же время с повышением влажности увеличивается доля животных морфы 0. Такая же зависимость отмечена для желтых бесполосых морф садовых улиток (Schnetter, 1951). Микрогеографическая изменчивость наземных моллюсков описывалась неоднократно. Наше внимание было сосредоточено главным образом на тех реакциях близких видов, которые позволяют характеризовать их общий облик в зависи-

мости от условий стации, т. е. жизненную форму. У таких видов, как *Br. fruticum, Br. schrencki* и *Br. transbaicalia*, обитающих в сравнительно однотипных биотопах, эта изменчивость выражена в меньшей мере, чем у среднеазиатских видов рода, встречающихся как в предгорьях, так и в горах на разной высоте.

Кратко резюмируем представленные данные. Темноокрашенные морфы разных видов относительно чаще встречаются в лесных биотопах и в высокотравье, а светлые типы — в открытых местообитаниях, в частности, на лугах с разреженным травостоем. Наши материалы аналогичны таковым по садовым улиткам (Lamotte, 1951; Schnetter, 1951; Cain, Sheppard, 1954; Arnold, 1970). С возрастанием абсолютной высоты местообитаний в популяциях увеличиваются доли животных бесполосой морфы, животных со слабовыраженной полосой на раковине и морф светлых типов окраски полос и раковин.

Таким образом, выявляется адаптивный характер связи между фенотипом и особенностями субстрата, понимаемого в широком смысле. Особенное значение эта связь приобретает в открытых и высокогорных местообитаниях. Там вырабатывается жизненная форма с максимально выраженным маскирующим эффектом, способствующим слиянию расцветки раковины с фоном субстрата. Последнее значительно ослабляет давление пресса хищников и хорошо объясняется гипотезой визуального отбора (Cain, Sheppard, 1952; Майр, 1968). В целом образ жизни в одинаковых стациях формирует сходный облик популяций разных видов. Изменчивость различных систем окрасочных признаков раковины при этом синхронизируется. Происходит выработка определенной жизненной формы (Хохуткин, Лазарева, 1975а, б; Хохуткин, 1974).

IV. 6. ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Таким образом, генетическая изменчивость популяций реализуется через пространственную и временную изменчивость. В конечном итоге генетическая изменчивость довольно тесно связана с гетерогенностью среды. Адаптивный смысл полиморфных вариантов, в частности, подтверждается положительной корреляцией между гетерогенностью среды и степенью полиморфизма, а также уровнем генетического разнообразия

обитающих в этой среде видов (Nevo, 1976, 1978; Stiven, 1989). Иными словами, пространственная и временная изменчивость — важные факторы в поддержании генетической изменчивости популяций. Разнообразие внешних условий благоприятствует генетическому полиморфизму. В общем виде считается, что в стабильной среде организмы генетически истощены; популяции гомогенны. Полиморфная популяция по сравнению с мономорфной менее специализирована, ее сравнительно большая генетическая изменчивость позволяет эффективнее использовать ресурсы окружающей среды, биологические параметры более специализированы (Добжанский, 1970; Karlin, 1982; Лекявичюс, 1986). В то же время генотипы такой популяции, определенным образом различающиеся по своей специализации, позволяют ей лучше противостоять изменениям внешних условий. В частности, при колебаниях численности ее снижение, вызванное неблагоприятным фактором, сопровождается повышением устойчивости к этому фактору за счет присутствия более устойчивой морфы (Ford, 1965; Pimentel, 1961). И, наконец, та или иная степень различий генотипов по своим требованиям снижает внутривидовую конкуренцию. Таким образом, полиморфная структура популяций в значительной степени способствует увеличению приспособленности. Поддержание полиморфизма определяется отбором и само по себе представляет компонент адаптированности (Майр, 1968). Постоянные циклические колебания параметров среды во времени изменяют интенсивность и направленность отбора, что препятствует закреплению репродуктивных преимуществ за одной из морф. На садовых улитках показано, что в популяциях в течение года происходят циклические изменения относительных частот морф. Таким образом, одно и то же поколение подвергается разным давлениям отбора в разное время года (Cain, Sheppard, 1954, 1961; Sheppard, 1959). Сезонные изменения в соотношении частот фенотипов часто объясняются разным давлением отбора при сезонном изменении фона субстрата, хронографические — связываются с колебаниями климатических условий, что обеспечивает сохранение полиморфизма. Однако глубинный механизм поддержания полиморфизма природных популяций — преимущество гетерозигот. Он "работает" независимо от любых дополнительных факторов (в том числе и от неоднородности внешних факторов), также участвующих в создании генетического разнообразия (Майр, 1968). Полимор-

физм, поддерживаемый такой "сверхдоминантностью" гетерозигот, является сбалансированным (Ford, 1965). Реализация этого типа отбора происходит обычно в больших структурированных популяциях. В целом естественный отбор на сохранение полиморфизма действует через физиологические особенности моллюсков.

Популяционная система колониального типа, с точки зрения ряда авторов (Wright, 1931; Грант, 1980), является наиболее "рациональной". Такая популяция в целом обладает децентрализованным запасом генетической изменчивости, распределенной между разными колониями. Эта изменчивость может распространяться от колонии к колонии путем возникающего время от времени междемового обмена генами. Даже незначительные миграции особей каждой из колоний на территорию соседних колоний очень важны для поддержания гетерогенности популяций. Каждая колония способна быстро реагировать на локальные условия среды благодаря взаимодействию между имеющейся в данный момент изменчивостью, с одной стороны, отбором и дрейфом генов — с другой. Благоприятные новые сочетания генов могут закрепляться в той или иной колонии благодаря защите от свободного скрещивания, которую создает полуизоляция. Взаимоотношения между указанными параметрами определяют степень полиморфизма. При этом общей мерой выступает изменчивость во времени и пространстве какой-либо функционально значимой переменной. В пространственном плане колонии подразделенной популяции могут быть распределены различным образом. Соответственно рассматриваются разные модели взаимодействия в системе "миграция — отбор" (Wright, 1943; Karlin, 1982), влияющие на полиморфизм. Эти типы распределения и описывающие их модели зачастую связаны между собой. Островная модель во многих случаях хорошо описывает структуру комплекса. Она предполагает, что существует ряд полуизолированных колоний — "островов", одинаково обменивающихся генами. В более сложных случаях предполагается, что скорость миграции между демами зависит от расстояния между ними.

В конечном итоге подразделение большого вида (или большой популяции) на частично изолированные локальные группы обусловливает эволюционное развитие путем межгруппового отбора. Иными словами, эволюционный процесс зависит от не-

прерывно изменяющегося, но никогда не нарушающегося равновесия между факторами стабильности и динамики. Наиболее благоприятной для этого процесса является подразделенная популяция, в которой изоляция и обмен особями соответствующим образом сбалансированы (Dobzhansky, 1970; Ли, 1971). К этому следует добавить, что определенная степень сгруппированности усиливает возможности защитного полиморфизма; определенная же степень хоминга усиливает аллельную защищенность.

Подчеркивается удивительная стабильность популяционных комплексов. Изменчивость в этих комплексах резко сокращается по сравнению с изменчивостью в малых популяциях (Lamotte, 1951, 1954, 1959). В последних частоты генов различны (в больших — довольно сходны). Те или иные авторы придают разное значение процессам, формирующим облик колоний, но, по-видимому, дрейф генов в форме "принципа основателя" играет определенную роль в дивергенции малых колоний. Недавно образовавшиеся колонии могли еще не достичь равновесия со средой — на них продолжает сказываться принцип основателя.

Оценена эффективная величина популяции *Br. fruticum,* иначе — эффективная численность (Ne). Ne рассчитывается как среднегармоническая численностей скрещивающихся особей. Сделана поправка в сторону увеличения значений Ne в силу наличия множественных спариваний и процессов длительного хранения спермы животными. С учетом сказанного Ne определена как большая. У данного вида доказан моногенный характер наследования опоясанности с доминированием бесполосости; морфа I гомозиготна по рецессивному аллелю. Показано, что у животных морфы I реакция ферментов на градиент температур осуществляется с меньшими энергетическими затратами, чем у морфы 0. Крупные популяции *Br. fruticum* существуют в виде подразделенных популяций, состоящих из полуизолированных панмиктических колоний, или демов. Колонии специфичны по соотношению частот двух морф. Эмпирическое распределение q в репродуктивной группе приближается к теоретическому, отвечающему большой эффективной численности. Предварительные данные свидетельствуют о том, что намечается связь между частотой q популяции и фазами численности.

Многолетние исследования полиморфизма крупных поселений модельного вида выявляют картину динамически стабильных популяционных систем. Устойчивый полиморфизм возника-

ет в том случае, когда баланс противоположных направлений отбора поддерживает два (или более) аллеломорфа одного гена в популяциях. Это явление базируется на закономерностях генетического гомеостаза. В относительно стабильных условиях биогеоценоза соотношение частот фенотипов в них колеблется вокруг определенного уровня. В данной ситуации действует стабилизирующая форма естественного отбора. Резкие отклонения от средней видовой нормы могут быть связаны со случайными причинами, например с действием генетико-автоматических процессов. Наши данные свидетельствуют в пользу все более распространяющейся гипотезы о том, что сбалансированный полиморфизм в популяциях моллюсков поддерживается естественным отбором. В целом полиморфизм способствует адаптации к гетерогенным условиям, обеспечивая высокую эволюционную пластичность. Сокращение изменчивости способствует стенобионтности. Интегрированность вида обусловлена (помимо потока генов) тем, что все его популяции обладают одними и теми же гомеостатическими системами и что эта, характерная для всего вида, система канализации обеспечивает бóльшую стабильность.

Глава V

СМЕНА ДОМИНИРОВАНИЯ В СИСТЕМЕ ПРИЗНАКОВ ОПОЯСАННОСТИ У БЛИЗКИХ ФОРМ

Первоначально нами предполагалось в данной главе рассмотреть вопрос о полиморфизме и структуре таксонов высокого ранга. Эта работа в основном была выполнена, и появились следующие разделы: надвидовая изменчивость; опыт количественной оценки связи иерархически соподчиненных таксонов; структура видов и высших таксонов как единая система. Третий раздел имел несколько подразделов, в том числе — структура таксонов выше видового ранга и структура видовых комплексов как части биотических сообществ. Однако, как нам думается, все они представляют тему самостоятельного исследования.

Открытие Г. Менделем доминантности и рецессивности — важнейших генетических принципов, поставило перед биологами проблему: как и почему возникло доминирование в процессе эволюции? Была разработана теория эволюции доминантности (Fisher, 1928, 1930; Wright, 1934; Haldane, 1939), доказывающая, что доминантность мутантного признака может возникнуть в процессе эволюции путем накопления генов-модификаторов, нейтрализующих вредное действие мутации. О существе проблемы дает достаточно полное представление ряд обзоров (Хатт, 1969; Шеппард, 1970; Митрофанов, 1981). В подавляющем большинстве публикаций рассматриваются генетические системы в пределах определенного вида, и лишь незначительное число исследований посвящено анализу систем близких видов (Harland, 1932; Fisher, 1935; Patterson, Stone, 1952). Вопрос о том, на каком уровне проявляется доминантность, дискуссионен (Митрофанов, 1981; Инге-Вечтомов, Сойдла, 1978).

В связи с разным характером распределения полос на раковине нужно отметить, что все эти морфы относятся к одной сис-

теме признаков, образуя параллельные ряды изменчивости (табл. 34). *Limicolaria flammulata, L. aurora, Brephulopsis bidens* имеют не спиральную, как остальные виды, а косо расположенную, фактически близкую к поперечной (первые два вида) и поперечную (третий вид) полосы на раковине. В качестве редкой разновидности *undulata* такая же морфа встречается у *C. nemoralis* (Lang, 1912; Lamotte, 1951; Barker, 1968). Косо расположенные полосы (совместно со спиральными) встречаются у других видов семейства Achatinidae, причем имеются все переходы между расположением полос (Crowley, Pain, 1961). На основании приведенных фактов мы можем рассматривать все эти варианты относящимися к одной и той же системе окрасочных признаков. Параллельные ряды морф остальных видов хорошо видны их табл. 34, в которой приведены данные о видах, изученных генетически, о близких им и видах с резким преобладанием одной из морф. Данные по видам *Cepaea* приведены из ряда источников (Clarke, 1960; Clarke, Murray, 1962; Cain, Currey, 1963а, в, с; Emberton, 1963; Currey et al., 1964; Wolda, 1967; Cain, 1968, 1984а, в; Cain et al., 1968, 1969; Currey, Cain, 1968; Arnold, 1969; Williamson et al., 1977; Andreassen, 1978). Количество полос на раковинах ряда видов может быть достаточно большим. У различных видов существуют многочисленные варианты их слияния или расхождения, контролируемые полигенно (Murray, 1963).

Известно, что локусы фонового цвета раковины (а иногда и другие признаки) сцеплены с локусами опоясанности и зачастую рассматриваются как супергены (Cain, Sheppard, 1957; Murray, Clarke, 1976а, в; и др.). Мы ограничимся анализом опоясанности, не учитывая характер взаимоотношений внутри полосатых вариантов. Так, у *C. aspersa* пятиполосая морфа 1-2-3-4-5 доминирует над двухполосой 1-0-0-0-5, но в то же время бесполосая морфа доминирует над всеми полосатыми (Cook, 1969, Albuquerque de Matos, 1977—1979). У других видов порядок доминирования среди полосатых морф может быть иным, причем локусы числа полос не сцеплены с локусами их отсутствия — наличия. Как уже отмечалось, наследование опоясанности носит для всех без исключения генетически изученных видов моногенный характер. Наши предварительные материалы свидетельствуют о наличии такого же типа наследования и у *Br. schrenki*. Из табл. 34 видно, что в пределах первого подотряда бесполосость выступает как доминантный признак, в третьем подотряде наблюдаем

Таблица 34

Генетическая и экологическая структура видов отряда Geophila

Вид и высший таксон	Число исследованных животных	Генетическое свойство морфы 0	Кол-во животных разных морф в популяциях вида, %						
			0	1	2	3	4	5	>5
			Подотряд Achatinina						
Partula taeniata	Нет свед.	Р	+	+	+	+	–	–	–
P. suturalis	—"—	Р	*	+	+	×	×	–	–
Limicolaria flammulata	—"—	Р	*	+	–	–	–	–	–
L. aurora	—"—	Р	60	40	–	–	–	–	–
			Подотряд Pupillina						
Brephulopsis bidens	14474	Д	97	+	+	+	+	+	+
			Подотряд Helexina, инфраотряд Helexinia						
Bradybaena fruticum	28636	Д	80	20	×	×	×	–	–
Br. schrencki	667	Р?	9	91	–	–	–	–	–
Br. transbaicalia	601	–	50	50	–	–	–	–	–
Br. almaatini	898	–	13	87	×	–	–	–	–
Br. lantzi	1872	–	×	×	×	98	×	–	–
Br. similaris	59154	Р	88	12	–	–	–	–	–
Cernuella virgata	Нет свед.	Р	–	–	–	–	–	–	–
Arianta arbustorum	—"—	Р	+	+	×	?	–	–	–
Theba pisana	2417	Д	51	41	×	8	–	–	–
Cepaea nemoralis	195446	Д	29	20	×	×	×	48	×
C. hortensis	155697	Д	46	×	×	×	×	52	×
C. vindobonensis	4080	–	×	×	×	×	26	73	–
Caucasotachea atrolabiata	126	–	–	–	–	–	99	×	×
Cryptomphalus aspersa	Нет свед.	Д	+	+	+	–	×	+	–
Cochlicella acuta	—"—	Р	10	20	70	–	–	–	–

Примечание. Д, Р — доминантность или рецессивность признака; (+) — основная морфа; × — редкая морфа; * — преобладание в популяциях одной из основных морф; (–) — отсутствие данных или признака; (?) — наличие свойства или признака сомнительно.

неоднократную смену доминирования: у четырех видов бесполосая морфа доминирует, у трех она рецессивна. У *Br. bidens* доминирует бесполосая морфа.

Вид *Br. fruticum* наиболее близок по своей морфологической организации к исходной форме для всего семейства Bradybaenidae (Шилейко, 1978). В среднем по виду преобладает бесполосая морфа, она же доминирует генетически. Вместе с однополосой морфой она составляет практически 100% особей. В качестве мутаций встречаются двух-трех-и четырехполосые раковины с частотой около 0,02%. Производными от этого вида являются *Br. schrenki* и *Br. transbaicalia*. У первого из них бесполосая морфа, скорее всего, рецессивна, она составляет 9% особей. Наследование у второго не изучалось, обе морфы представлены в статистически равном числе. *Br. lantzi* достаточно близка рассмотренным видам. У нее в популяциях резко преобладает трехполосая морфа. Все другие встречаются в качестве "реликтов" — возвратных мутаций. *Br. almaatini* близка этому виду; бесполосая морфа составляет 13%, характер наследования неизвестен. Популяции последнего вида этого рода — *Br. similaris* — содержат в большинстве (88% в среднем по виду) рецессивную бесполосую морфу. У *Cepaea vindobonensis* основными являются две из полосатых морф. У *C. atrolabiata* одна из морф резко преобладает, остальные редки. Картина напоминает рассмотренную у *Bradybaena*, так как последний вид относится к тому же подсемейству, что и *Cepaea*. У двух других видов *Cepaea* в популяциях преобладает пятиполосая морфа, доминирует же бесполосая; у *Cochlicella acuta* преобладает двухполосая морфа, бесполосая — рецессивна.

Заключительные замечания. Взаимодействие между видами реализуется через конкуренцию и коэволюцию. При этом последовательно наблюдаются смещение признаков и параллелизмы. В первом случае смещаются одноименные признаки, подчиняясь закону уравнительной изменчивости Уолша. Суть его заключается в том, что в близкой группе видов наблюдаются одинаковые тенденции в структуре изменчивости: признак, изменчивый у одного из этих видов, меняется и у других видов, константный признак остается таковым и у других видов. В целом наблюдается взаимосвязанная эволюция родственных видов. На макроэволюционном уровне реализуется лишь небольшая часть возможных генетических комбинаций и весь процесс приобрета-

ет направленность. Направленность процессов макроэволюции формируется отбором на основе богатства разнонаправленной изменчивости популяций.

Реализация последних закономерностей происходит, как показано Н. И. Вавиловым (1968), таким образом, что возникают центры формообразования, иначе — центры разнообразия. Это центры скопления фенотипов с преобладанием доминантных признаков. К периферии распространения определенных систем признаков наблюдаются убывание доминантов и накопление рецессивных форм, т. е. происходит процесс освобождения рецессивных генов. Все это позволяет раскрыть роль генотипической детерминации процессов макроэволюции.

Темпы эволюции признаков на современной плоскости характеризуют различия между таксонами. В элементарных системах признаков окраски в процессе дивергентной эволюции близких видов наблюдаем энергетически выгодное и довольно свободное "переключение" доминантности, т. е. смену доминирующих морф. При этом следуют "кодирование" общими фенами любого количества видов за счет бесчисленных вариаций внутри каждой морфы и канализация основных вариантов фенотипического проявления изменчивости. Изменение экологической структуры этих видов, выраженное через соотношение частот морф, позволяет в первом приближении количественно охарактеризовать экологические ниши видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Элементарной формой существования видов в природных условиях является популяция. Она обладает имманентными качествами, позволяющими рассматривать ее как целостную, ограниченную во времени и пространстве элементарную эволюционную структуру. Генотипический состав популяции — вот та цементирующая основа, которая придает ей системные качества. В конечном счете изучение объема и границ популяций, так же как определение популяционной структуры вида, сводится к изучению структуры генотипической изменчивости в определенных ландшафтно-географических подразделениях ареала данного вида.

Мобилизация внутрипопуляционных резервов изменчивости осуществляется естественным отбором и в ряде случаев может закрепляться давлением изоляции. Она приводит к возникновению внутрипопуляционного (внутривидового) полиморфизма, образованию адаптаций и формированию внутривидовых таксонов. Появление определенного генотипа на эволюционной арене и размножение его в определенных условиях можно считать элементарным адаптационным явлением.

Популяционная структура вида специфична. Анализ популяционных структур различных видов организмов позволяет понять закономерности, лежащие в основе их приспособленности к функционированию в условиях изменяющейся среды. Это функционирование реализуется через принципы оптимальности и адекватности и таким образом связано с проблемой адаптаций. В качестве показателя адекватности биологических систем используется понятие приспособленности. Адаптации могут быть классифицированы с точки зрения эволюционной значимости. Те из них, которые связаны с узколокальными условиями существования, характеризуют отдельные виды. Адаптации в целом рассматриваются как специализированные приспособления организма к элементам среды на любом из уровней организации.

Взаимосвязанные процессы, текущие в онто- и филогенети-

ческом времени, базируются на устойчивости популяционных структур конкретных видов в среде биогеоценоза. Для выявления и анализа закономерностей этих процессов необходимо было подобрать такие морфологические структуры, которые бы соответствовали понятию элементного анализа. Это означает, что признаки, входящие в эти структуры, инвариантны, т. е. неизменно повторяются во всех взаимосвязанных или иерархически соподчиненных биосистемах. Эти признаки должны быть операционально значимыми, т. е. характеризовать любую из рассматриваемых систем как целостный объект. Таким требованиям в полной мере удовлетворяет элементарная система окрасочных признаков раковины наземных моллюсков отряда Geophila, так называемая "опоясанность". В популяциях вида на раковине отдельных особей может находиться одна или несколько цветных спиральных или поперечных полос; у других особей они отсутствуют. Опоясанность, как показано при изучении генетики 14 видов отряда, генетически закрепленный признак. У разных видов имеет место доминирование бесполосых или полосатых морф. Таким образом, в случае генетической доказанности мы имеем дело с истинным полиморфизмом видов. Поскольку предполагается, что полиморфизм окраски раковины обеспечивается единой функциональной системой, то есть основания анализировать те или иные окрасочные типы (фены) в сравнительном плане у разных видов.

Общая изменчивость раковины моллюсков подразделяется на непрерывную и дискретную. Эти типы изменчивости, безусловно, не имеют принципиальных генетических различий, но практически их удобнее анализировать раздельно. Относительно небольшой радиус индивидуальной активности особей в популяциях подавляющего большинства видов моллюсков, особенно наземных, предопределяет крайнюю степень локализованности их популяций. Это в значительной мере отражается на изменчивости как морфометрических, так и окрасочных признаков раковины. При исследовании размеров, структуры раковины и общего фона окраски показано, что как внутривидовые формы, так и близкие виды связаны между собой переходами, образуя так называемые круги и кольца форм. Показано в то же время, что определенные признаки раковины в определенных географических условиях изменяются у многих видов одинаковым образом, подчиняясь так называемым экогеографическим прави-

лам. Давление отбора при географической изменчивости приводит к разным типам дифференциации популяций. Существующий же параллелизм в изменчивости разных видов позволил выявить некоторые общие закономерности, т. е. означенные выше экогеографические правила. Эти закономерности реализуются на основе адаптаций организмов, и в первую очередь к факторам климата. При этом лишь для удобства рассмотрения обычно анализируется изменение какого-либо одного признака по градиенту одного фактора. Всегда необходимо иметь в виду, что приспособленность организма определяется взаимодействием между его фенотипом и всей средой биогеоценоза в целом.

При анализе дискретных признаков в первую очередь обращается внимание на морфологию и окраску раковин. Как уже подчеркивалось, эти признаки у генетически изученных видов характеризуют полиморфизм популяций. В первом случае оценивается характер оси навивания: левая или правая эакрученность раковины. Первый признак — синистральность (леотропность) — довольно редкое явление у современных моллюсков. Имеются всевозможные варианты — от полностью декстральных (дексиотропных) до полностью леотропных форм, образующих самостоятельные популяции, виды, семейства, а также полиморфные популяции. Зачастую та или иная инверсная форма составляет незначительную долю в популяции, т. е. в целом (независимо от характера возникновения) их частота понижена. Наиболее сложен и интересен для анализа пример самостоятельного существования популяций правых и левых форм *Br. lantzi*, причем исходной формой является декстральная. У разных видов рода *Alopia* наблюдается как полиморфизм по этому признаку, так и возникновение более сложных ситуаций, вплоть до возникновения видов в результате выщепления инверсных мутаций. Все эти примеры — прекрасная иллюстрация теоретического положения о выходе мутации на эволюционную арену.

Во втором случае речь идет о характере общей окраски раковины и ее частей (цветных полос). Строго говоря, рассматривая элементарную систему "отсутствие-наличие цветных полос", мы оцениваем не только окрасочный полиморфизм. Однако опоясанность тесно связана с общим фоном окраски, и такой подход правомочен. Показано, например, что окраска раковины *C. nemoralis* детерминируется рядом множественных аллелей одного локуса. Пара альтернативных аллелей другого локуса кон-

тролирует наличие-отсутствие спиральных цветных полос на раковине, еще одна пара — выраженность пигментации спиральных полос. Набор локусов служит хорошо известным примером супергена, что характерно и для видов *Partula*. В целом при анализе различных признаков следует помнить, что приспособительные свойства видов и подвидов обеспечиваются специфическим комплексом наследственных факторов как единым целым.

Одна из задач работы — выяснение ряда биологических характеристик и свойств исследованных популяций, отражающих уровень функционирования вида в конкретных условиях биогеоценоза. Последнее позволяет связать воедино оценку среды биогеноценоза и параметров популяции через понятие отбора и жизненного состязания, иными словами, оценить тип отбора и его результаты в конкретной среде. Отметим наиболее важные из полученных результатов при конкретном изучении разных видов. В качестве модельных исследованы популяции *Br. fruticum*.

Br. fruticum встречается в разнообразных растительных сообществах. Она приурочена к растительности, характеризующей ранний этап лесной сукцессии. Отдельные внутрипопуляционные группировки существуют относительно небольшой отрезок времени, а общая устойчивость популяционных комплексов обеспечивается постоянно идущими процессами заселения подходящих для существования мест. Тем не менее в центре популяционного ареала, т. е. в оптимальных условиях обитания создается ядро с наиболее плотным размещением особей. Отмеченная приуроченность к растительности и концентрическая структура популяций свойственны и другим изученным видам, хотя местообитания среднеазиатских видов, занимающих горные биотопы, значительно более разнообразны. Численность популяций регулируется климатическими факторами и в первую очередь — количеством осадков. Это, а также постоянство кормовых ресурсов определяют довольно высокие показатели плотности и их относительно небольшие колебания. Смертность в популяциях исследованных видов не носит катастрофического характера. Она определенным образом направленна и зависит от плотности. Смертность в популяциях *Br. fruticum* закономерно нарастает с возрастом, она коррелирует с соответствующей кривой выживания. Размер популяций *Br. fruticum* довольно постоя-

нен во времени. Крупные популяции *Br. fruticum* находятся в состоянии, близком к состоянию равновесия со своими ресурсами, т. е. к предельной емкости среды.

Развитие в онтогенезе относительно замедленно. Размножение начинается поздно и повторяется в течение жизни неоднократно. Оплодотворение перекрестное; очень редко отмечается самооплодотворение. Как у изученных видов, так и у большинства других наземных гастропод наблюдается относительно небольшое число довольно крупных потомков. Оценка репродуктивных особенностей популяции того или иного вида чрезвычайно важна, поскольку главный источник изменчивости особей — процессы, происходящие на генном уровне при половом размножении. Немаловажно и то, что естественный отбор стремится максимально увеличить суммарный (в течение жизни) репродуктивный успех любых организмов. Это положение реализуется таким образом, что в каждом конкретном местообитании тактика размножения обеспечивает данному виду максимально возможный репродуктивный успех. Размножаемость может рассматриваться как мера истребляемости. Этот параметр указывает на интенсивность элиминации в борьбе за существование. Главный фактор поддержания оптимальной численности популяций — регуляция численности потомства, достигающего половозрелого состояния.

У *Br. fruticum* выделено шесть функциональных групп в популяциях, из них последняя — собственно репродуктивная. При анализе размерных параметров животных этих групп за ряд лет мы наблюдаем довольно постоянную структуру в выборках, связанную с определенными сезонно-климатическими характеристиками. В целом данная структура соответствует стабильному возрастному распределению, при котором устанавливаются специфические для месяцев сезона пропорции возрастных групп. Полученные данные позволили оценить эффективную величину популяции, иначе — эффективную численность (Ne). Ne рассчитывается как среднегармоническая численностей скрещивающихся особей. В популяциях гастропод существуют механизмы, в силу которых значения Ne должны быть увеличены как минимум в 1,5—2 раза против наблюдаемых. Это множественные спаривания и процессы длительного хранения спермы животными, что свойственно и данному виду. Они являются адаптациями к резкому снижению

численности репродуктивной группы. С учетом сказанного Ne в популяциях вида определена как большая.

Продолжительность жизни исследованных видов — несколько лет. В популяциях разных видов отмечаются суточные и сезонные миграции, не выходящие, как правило, за пределы популяционного ареала. Распределение животных внутри колоний мозаично в вертикальной и горизонтальной плоскости; тип его — агрегированный. Эти скопления животных увеличивают вероятность встречи партнеров для спаривания. Сравнение климаграмм по районам Предуралья и Зауралья показывает, что популяционные комплексы *Br. fruticum* обитают в условиях динамически стабильных региональных климатов.

У *Br. fruticum* изучена генетика полиморфизма. Доказан моногенный характер наследования опоясанности с доминированием бесполосости; морфа I гомозиготна по рецессивному аллелю. Для выяснения адаптированности к одному из важнейших факторов — температуре — было проведено биохимическое исследование активности окислительных ферментов в определенном диапазоне температур у *Br. fruticum*. Показано, что энергетика животных морфы I более совершенна, чем морфы 0, у которой реакция ферментов на градиент температур осуществляется с меньшими энергозатратами. В целом можно считать, что отбор цветовых морф в значительной степени предопределяется генотипической средой.

Признак опоясанности в популяциях в пространственном и временном аспектах подробно рассмотрен нами на примере *Br. fruticum*. Колонии данного вида специфичны по соотношению частот двух морф. Эта специфика сохраняется во времени, несмотря на определенные колебания, достигающие величины разницы между ними. Однако в целом относительно небольшие по амплитуде и зачастую однонаправленные колебания изученного параметра заставляют предполагать существование в определенном местообитании единой популяционной системы. Эмпирическое распределение q в репродуктивной, а также и в скрещивающейся группе животных приближается к теоретическому, отвечающему большой эффективной численности. При I-образном распределении группировка частот генов происходит вокруг точки устойчивого равновесия, которая определяется противодействующими систематическими давлениями мутаций, отбора и миграции. Такое состояние популя-

ции возникает при динамически постоянных факторах биогеоценоза. Расчеты показывают увеличение доли каждой из гомозигот в популяциях на величину дисперсии q за счет уменьшения доли гетерозигот. Это свидетельствует о подразделенности популяции по данной системе признаков. Таким образом, крупные популяции *Br. fruticum* существуют в виде подразделенных популяций, состоящих из полуизолированных панмиктических колоний, или демов. Предварительные данные свидетельствуют о том, что намечается связь между частотой q популяции и фазами численности.

Достаточно сложен вопрос об адаптивности полиморфизма. Его решение лежит в комплексной оценке явления. При этом должно учитываться несколько моментов: во-первых, полифункциональность тех или иных признаков: один и тот же признак может нести разные функциональные нагрузки. Во-вторых, параллелизм признаков окрасочного полиморфизма близких видов: возникают сложные взаимодействия в экологической системе "хищник — виды жертв". В-третьих, скрытые коррелятивные зависимости, приводящие к селективным различиям в жизнеотправлениях различных морф. В-четвертых, сложные взаимоотношения между факторами биогеоценоза, приводящие к разному давлению отбора на один и тот же признак.

В процессе видообразования наблюдается смена доминирования в элементарной системе опоясанности у близких форм. Также отмечается изменение экологической структуры этих видов, выражающееся в изменении долей морфотипов в природных популяциях.

Анализ биологических особенностей исследованных видов и литературные данные о наземных гастроподах свидетельствуют о том, что их популяции подвержены К-отбору. Этот тип отбора приводит к бóльшей эффективности функционирования популяций в среде биогеоценоза. При этом популяционный генофонд, в процессе стабилизирующего отбора накапливает гены, увеличивающие приспособленность, и приводит к выработке максимально приспособленного интегрированного фенотипа. В силу этих процессов вырабатывается колониальная система популяционных комплексов. Функционирование популяции во времени обеспечивается поддержанием постоянства ее характеристик, т. е. популяционным гомеостазом. Внутрипопуляционные, популяционные и межпопуляционные структуры признаков стабильны

во времени. Реализация гомеостатических механизмов происходит на структурных уровнях.

Виды наземных моллюсков зачастую обладают ограниченным ареалом. На популяциях таких видов хорошо прослеживается действие изолирующих барьеров, способствующих адаптивной радиации видов. В то же время среди наземных моллюсков существуют виды со значительными ареалами. На таких ареалах пространственная изоляция популяций играет значительно бóльшую роль в процессах микроэволюции и видообразования, чем любые другие формы изоляции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Автандилов Г. Г. Краткая шкала цветов. М. : Изд-во АН СССР, 1962.

Александров Д. А., Сергиевский С. О. Об одном варианте симпатрического видообразования у брюхоногих моллюсков // Моллюски: Основные результаты их изучения. Л., 1979. Вып. 6. С. 153—154.

Александров Д. А., Сергиевский С. О. Генетическая структура периферических популяций полиморфного наземного моллюска *Cepaea hortensis* (Müll.) // ДАН СССР. 1980. Т. 255, № 1. С. 206—208.

Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М. : Наука, 1983.

Алтухов Ю. П., Калабушкин Б. А. Стабильный полиморфизм в современной и ископаемой популяциях моллюска *Littorina squalida* // Дан СССР. 1974. Т. 215, № 6. С. 1477—1480.

Алтухов Ю. П., Лившиц Г. М. Факторы дифференциации и интеграции генофонда изолированной популяции моллюска *Chondrus bidens* (Kryn.) // ДАН СССР. 1978. Т. 238, № 4. С. 955—958.

Андрейкович Е. В. Биология размножения виноградной улитки в Литве // Тр. АН ЛитССР. 1969а. Т. В, № 1 (48). С. 111—117.

Андрейкович Е. В. О некоторых экологических особенностях виноградной улитки в Литве // Тр. АН ЛитССР. 1969б. Т. В, № 3 (50). С. 63—68.

Бадави М. Э. Анализ внутривидовой пространственной структуры *Bradybaena plectotropis* (*Mollusca, Stylommatophora*) с использованием признаков раковины и белковых маркеров аллелей в пределах ограниченной территории: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1977.

Байдашников А. А. О внутривидовых формах моллюсков рода *Mentissa* (*Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae*) // Зоол. журн. 1990а. Т. 69, № 8. С. 19—31.

Байдашников А. А. О видовой дивергенции моллюсков рода *Mentissa* (*Gastropoda, Clausiliidae*) // Вестн. зоологии. 1990б. № 4. С. 3—8.

Березкина Г. В., Старобогатов Я. И. Экология размножения и кладки яиц пресноводных легочных моллюсков // Тр. Зоол. ин-та. Л., 1988. Т. 174.

Бондарцев А. С. Шкала цветов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954.

Вавилов Н. И. Географические закономерности в распределении генов культурных растений // Классики советской генетики. Л.: Наука, 1968. С. 51—57.

Ватти К. В., Тихомирова М. М. Изучение динамики реализации спонтанных доминантных летальных мутаций в онтогенезе дрозофилы // Онтогенез. 1975. Т. 6, № 3. С. 269—276.

Воронцов Н. Н. Синтетическая теория эволюции: ее источники, основные постулаты и нерешенные проблемы // Журн. Всесоюз. хим. о-ва. 1980. Т. 25, № 3. С. 295—314.

Воронцов Н. Н. Генетика и география // Тр. симпозиума по современным проблемам биологии. Ереван, 1983. С. 200—236.

Гаузе Г. Ф., Смарагдова Н. П. Потеря в весе и смертность у правозавитых и левозавитых особей улитки Fruticicola lantzi // Зоол. журн. 1939. Т. 18, вып. 2. С. 154—161.

Гласс Дж., Стенли Дж. Статистические методы в педагогике и психологии. М.: Прогресс, 1976.

Гожик П. Ф., Присяжнюк В. А. Пресноводные и наземные моллюски миоцена правобережной Украины. Киев: Наук. думка, 1978.

Голиков А. Н. Метод определения продукционных свойств популяций по размерной структуре и численности // ДАН СССР. 1970. Т. 193, № 3. С. 730—733.

Голиков А. Н. О параллелизме и конвергенции в развитии морских экосистем // Биология шельфа: Тез. докл. Всесоюз. конф. Владивосток, 1975. С. 30—31.

Голиков А. Н. Моллюски Buccininae Мирового океана // Фауна СССР. Моллюски. Нов. сер. Л.: Наука, 1980. Т. 5, вып. 2.

Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980.

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М. : Мир, 1967.

Джамусова Т. А., Кесаманлы Н. В. Различие в теплоустойчивости мышечной ткани между гетерозиготными и гомозиготными по рисунку раковины особями моллюска *Chondrus bidens* // Цитология. 1983. Т. 25, № 7. С. 838—841.

Дубинин Н. П., Ромашов Д. Д. Генетическое строение вида и его эволюция // Биол. журн. 1932. Т. 1, вып. 5—6. С. 52—95.

Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М., 1982. С. 38—44.

Животовский Л. А. Интеграция полигенных систем в популяциях. М.: Наука, 1984.

Жулидов А. В. О концентрации брюхоногих (*Mollusca, Pulmonata*) на участках крапивы с повышенным содержанием некоторых химических элементов // Вест. зоологии. 1980. № 2. С. 78—79.

Зейферт Д. В. Характер полиморфизма наземного моллюска *Bradybaena fruticum* (Müll.) на восточной границе ареала // Фенетика популяций. М., 1985. С. 103—105.

Зейферт Д. В. Количественные закономерности питания и биоэнергетика наземных моллюсков на примере модельных видов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1986.

Зейферт Д. В. Действие естественного отбора на генетическую структуру популяции наземного моллюска *Bradydaena fruticum* (Müll.) // Журн. общей биологии. 1987а. Т. 48, № 4. С. 549—554.

Зейферт Д. В. Популяционная динамика наземной улитки *Bradybaena fruticum* (Müll.) в разных типах местообитаний // Моллюски: Результаты и перспективы их исследований. Л., 1987б. Вып. 8. С. 442—445.

Зейферт Д. В. Географические различия в действии естественного отбора на генетическую структуру популяций наземного моллюска *Bradybaena fruticum* (Müll.) // Журн. общей биологии. 1991. Т. 52, № 5. С. 738—745.

Зейферт Д. В., Хохуткин И. М. Опыт изучения естественной миграции в популяциях аборигенных и интродуцированных видов моллюсков //

Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск, 1979. С. 46— 50.

Иберла К. Факторный анализ. М. : Статистика, 1980.

Иванькова А. Ф. Внутривидовая структура *Bradybaena plectotropis* — одного из массовых наземных моллюсков Тянь-Шаня: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1977.

Иванькова А. Ф. Сравнение популяций кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М., 1985. С. 106—108.

Инге-Вечтомов С. Г., Сойдла Т. Р. Эволюционные аспекты проблемы доминирования и молекулярные взаимодействия // Общая генетика. М., 1978. Т. 3. С. 7—37.

Калабушкин Б. А. Внутрипопуляционная изменчивость современной и голоценовой популяции *Littorina squalida* // Журн. общей биологии. 1976. Т. 37, № 3. С. 369—377.

Калабушкин Б. А., Алтухов Ю. П. Стабильный полиморфизм в изолированной популяции моллюска *Littorina squalida* лагуны Буссе от голоценового климатического оптимума до наших дней // Биология морских моллюсков и иглокожих. Владивосток, 1974. С. 61—71.

Кендалл М., Стьюарт А. Многомерный статистический анализ и временные ряды. М. : Наука, 1976.

Кизель А. Р. К вопросу о возможной связи между асимметрией и оптической активностью входящих в его состав веществ. 2. Аминокислоты из белков ноги *Fruticicola lantzi Lindh.* с правым и левым направлением завитков раковины // ДАН СССР. 1941. Т. 31, № 6. С. 602—604.

Кизель А., Ефимочкина Е., Ралль Ю. К вопросу о возможной связи между асимметрией организма и оптической активностью входящих в его состав веществ. 1. Аминокислоты из конхиолина раковины с правым и левым направлением завитков // ДАН СССР. 1939. Т. 25, № 6. С. 481—483.

Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир, 1985.

Котт Х. Приспособительная окраска животных. М. : Иностр. лит., 1950.

Круликовский Л. Зоологические заметки. 3. О моллюсках Малмыжского уезда Вятской губернии // Зап. Урал. о-ва любителей естествознания. 1903а. Т. 24. С. 37—39.

Круликовский Л. Зоологические заметки. 5. Сведения о моллюсках Уржумского уезда Вятской губернии // Зап. Урал. о-ва любителей естествознания. 1903б. Т. 24. С. 43—45.

Кэйн А. Вид и его эволюция. М.: Иностр. лит., 1958.

Лазарева А. И., Хохуткин И. М. Сезонные изменения в полиморфной структуре двух популяций наземного моллюска *Bradybaena fruticum* (Müll.) // Экология. 1974. № 3. С. 71.

Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978.

Лекявичюс Э. Элементы общей теории адаптации. Вильнюс: Мокслас, 1986.

Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978.

Лившиц Г. М. Адаптивное поведение как фактор поддержания генетической стабильности изолированной популяции наземного моллюска Chondrus bidens (Kryn.) // Генетика. 1978. Т. 14, № 3. С. 449—455.

Лихарев И. М. Клаузилииды (Clausiliidae) // Фауна СССР. Моллюски. Нов. сер. М.; Л., 1962. Т. 3, вып. 4.

Лихарев И. М., Раммельмейер Е. С. Наземные моллюски фауны СССР // Определители по фауне. М.; Л., 1952. Вып. 43.

Лихарев И. М., Рымжанов Т. С. К вопросу о таксономическом ранге некоторых среднеазиатских наземных моллюсков из группы *Bradybaena plectotropis* (Gatropoda, Stylommatophora) // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 2. С. 165—174.

Логвиненко Б. М., Кодолова О. П. Сравнение электрофоретических спектров миогенов некоторых представителей наземных моллюсков семейства Bradybaenidae // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 11. С. 1735—1740.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968.

Макеева В. М. Популяционная структура кустарниковой улитки (*Bradybaena fruticum* Müll.) в условиях антропогенного ландшафта Подмосковья): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1980.

Макеева В. М. Эколого-генетический анализ структуры колоний кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Müll) в условиях антропогенного ландшафта Подмосковья // Журн. общей биологии. 1988. Т. 49, № 3. С. 333—342.

Макеева В. М. Роль естественного отбора в формировании генотипического своеобразия популяций моллюсков (на примере кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Müll.) // Журн. общей биологии. 1989. Т. 50, № 1. С. 101—107.

Матекин П. В. Приспособительная изменчивость и процесс видообразования у среднеазиатских наземных моллюсков семейства Enidae // Зоол. журн. 1959. Т. 38, вып. 10. С. 1518—1536.

Матекин П. В. Определитель раковинных моллюсков Средней Азии — промежуточных хозяев гельминтов // Гельминты животных Киргизии и сопредельных территорий. Фрунзе, 1966. С. 97—137.

Матекин П. В. Наземные моллюски семейства Bradybaenidae Средней Азии // Тр. Зоол. музея МГУ: Исследования по фауне Советского Союза. М., 1972. Т. 12. С. 112—114.

Матекин П. В., Иванькова А. Ф. Структура некоторых полиморфных видов Bradybaenidae из Тянь-Шаня // Моллюски, их система, эволюция и роль в природе. Л., 1975. Вып. 5. С. 31—32.

Матекин П. В., Макеева В. М. Полиморфная система эстераз и пространственная структура вида у кустарниковой улитки (*Bradybaena fruticum* Müll.) // Журн. общей биологии. 1977. Т. 38, № 6. С. 908—913.

Матекин П. В., Соболева Т. Н., Пахорукова Л. В. Генотипическая характеристика Bradybaena tzwetkovi Uvalieva et Soboleva, 1973 (Mollusca, Stylommatophora) // Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1981. № 1. С. 25—30.

Митропольский А. К. Техника статистических вычислений. М.: Физматгиз, 1961.

Митрофанов В. Г. Физиологические основы и эволюция доминантности: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1981.

Муратов И. В. Одна из возможных причин межпопуляционной изменчивости у наземных моллюсков семейства Enidae в горных районах Средней Азии // Проблемы экологии горных регионов. Душанбе, 1989. С. 9—13.

Новоженов Ю. И., Береговой В. Е., Хохуткин И. М. Обнару-

жение границ элементарных популяций у полиморфных видов по частоте встречаемости форм // Проблемы эволюции. Новосибирск, 1973. Т. 3. С. 252—258.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975.

Омарханова С. К. К изучению экологии массовых видов наземных моллюсков долины р. Иртыш // Моллюски: Результаты и перспективы их исследования Л., 1987. Вып. 8. С. 195—196.

Омарханова С. К., Рымжанов Т. С. Сравнительное изучение динамики сезонных изменений гермафродитного протока и белковой железы двух видов наземных моллюсков семейства Bradybaenidae (Gastropoda, Stylommatophora) // Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1988. № 4. С. 78—81.

Пахорукова Л. В. Генотипический анализ некоторых форм наземных моллюсков Тянь-Шаня // Моллюски: Систематика, экология и закономерности распространения Л., 1983. Вып. 7. С. 80.

Пахорукова Л. В., Матекин П. В., Уголкова Н. Г. Электрофоретическое сравнение водорастворимых белков и некоторых ферментов право- и левозакрученных форм *Bradybaena lantzi* (Lindholm) (Mollusca, Stylommatophora) / Ред. Журн. Биол. науки. М., 1986. Деп. в ВИНИТИ. 25.03.86, № 1952-В.

Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск: Наука, 1970.

Попов Ю. К. Почвы пойм рек Среднего Предуралья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 1967.

Пудовкин А. И., Манченко Г. П. Характер и уровень аллозимной изменчивости у морских беспозвоночных // Проблемы микроэволюции. М., 1988. С. 70—71.

Рао С. Р. Линейные статистические методы и их применение. М.: Наука, 1968.

Рашевский Н. Модели и математические принципы в биологии // Теоретическая и математическая биология. М., 1968. С. 48—68.

Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979.

Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. 2-е изд. Минск: Вышэйш. шк., 1967.

Рощиненко В. И., Мамыкина Л. Н. Материалы к фауне и экологии наземных моллюсков Удмуртии // Фауна и экология животных УАССР и прилежащих районов. Ижевск, 1984. С. 77—81.

Рункова Г. Г., Максимов В. Н., Ковальчук Л. А. Хохуткин И. М. Эндогенная активность оксидаз и их реакция на тироксин в гомогенатах двух морф *Bradybaena fruticum* (Müll.) в условиях разных температур // ДАН СССР. 1974. Т. 219, № 2. С. 471—472.

Рункова Г. Г., Максимов В. Н., Ковальчук Л. А., Хохуткин И. М. Интенсивность экстрамитохондральных и митохондральных путей окисления у различных морф *Bradybaena lantzi* в условиях охлаждения // Математическое планирование эксперимента в биологических исследованиях. Свердловск, 1975а. Вып. 97. С. 113—116.

Рункова Г. Г., Максимов В. Н., Ковальчук Л. А., Хохуткин И. М. О чувствительности эндогенных оксидаз в гомогенатах двух морф *Bradybaena lantzi* к тироксину // Математическое планирование эксперимента в биологических исследованиях. Свердловск, 1975б. С. 117—120. Вып. 97.

Рымжанов Т. С. Наземные моллюски семейства Bradybaenidae

(*Mollusca, Gastropoda*) Средней Азии и Казахстана // Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1983. № 4. С. 28—32.

Рымжанов Т. С. Таксономическая структура и образ жизни среднеазиатских моллюсков семейства Bradybaenidae: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1986.

Рымжанов Т. С. Некоторые особенности образа жизни наземных моллюсков семейства Bradybaenidae Северного Тянь-Шаня // Моллюски: Результаты и перспективы их исследований. Л., 1987. Вып. 8. С. 366—368.

Рымжанов Т. С., Карабаева С. Д. Изменчивость некоторых видов наземных моллюсков семейства Bradybaenidae (Mollusca, Geophila) рода *Ponsadenia* Schileyko, 1978 // Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1988. № 4. С. 38—43.

Рымжанов Т. С., Карабаева С. Д. Изменчивость некоторых видов наземных моллюсков семейства Bradybaenidae (Mollusca, Geophila). Род *Bradybaena* Beck, 1837 // Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1989. № 1. С. 26—31.

Рымжанов Т. С., Увалиева К. К. Морфолого-экологическая характеристика моллюсков семейства Bradybaenidae юга и востока Казахстана. Сообщ. 2 // Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1983. № 3. С. 23—29.

Светлов П. Г. Физиология (механика) развития. Л.: Наука, 1978. Т. 1—2.

Семериков Л. Ф. Популяционная структура древесных растений (на примере видов дуба европейской части СССР и Кавказа): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск, 1981.

Семериков Л. Ф. Логика развития популяционной биологии // Экология. 1987. № 5. С. 22—28.

Сергиевский С. О. Клинальная изменчивость полиморфизма окраски раковины в популяциях *Cepaea hortensis* (Müll.) // Генетика. 1982. Т. 18, № 11. С. 1845—1848.

Сергиевский С. О. Парапатрическая дифференциация популяций // Журн. общей биологии. 1983. Т. 44, С. 491—500.

Сергиевский С. О. Клинальная изменчивость генетической структуры популяции полиморфного наземного моллюска *Chondrus bidens* // Генетика. 1987. Т. 23, № 8. С. 1441—1448.

Сергиевский С. О. Стабильность микроклинальной изменчивости в популяции полиморфного моллюска *Cepaea hortensis* (Müll.) // Генетика. 1988. Т. 24, № 6. С. 1027—1033.

Старобогатов Я. И. О соотношении между микро- и макроэволюцией // Дарвинизм: история и современность. Л., 1988. С. 138—145.

Терентьев П. В. Влияние климатической температуры на размеры раковин наземных моллюсков // Зоол. журн. 1970. Т. 49, вып. 1. С. 5—10.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Некоторые проблемы радиационной биогеоценологии: Докл. по опубл. работам для защиты учен. степ. д-ра биол. наук. Свердловск, 1962.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. 2-е изд. М.: Наука, 1977.

Токобаев М. М., Моисеева С. Е. Эколого-морфологические особенности популяций брадибенид (Gastropoda, Pulmonata, Helicoidea) пояса еловых лесов Восточного Прииссыккулья // Изв. АН КиргССР. Хим.-технол. науки. 1987. № 3. С. 35—42.

Увалиева К. К. Наземные моллюски Казахстана и сопредельных территорий. Алма-Ата: Наука, 1990.

Увалиева К. К., Рымжанов Т. С. Географическое и экологическое распределение моллюсков сем. Bradybaenidae в Казахстане // Животный мир Казахстана и проблемы его охраны. Алма-Ата, 1982. С. 178—181.

Уоддингтон К. Х. Основные биологические концепции // На путях к теоретической биологии. 1. Пролегомены. М., 1970. С. 11—38.

Ферстер Э., Ренц Р. Методы корреляционного и регрессионного анализа. М.: Финансы и статистика, 1983.

Хатт Ф. Генетика животных. М.: Колос, 1969.

Холдейн (Холдэн) Дж. Б. С. Факторы эволюции. М.; Л.: Биомедгиз, 1935.

Хохуткин И. М. О распространении наземных моллюсков на Урале // Зоол. журн. 1961. Т. 40, вып. 2. С. 179—184.

Хохуткин И. М. Численность и биомасса популяций четырех видов наземных моллюсков из рода *Bradybaena* // Экология. 1970. № 3. С. 92—94.

Хохуткин И. М. Полиморфизм и границы популяций наземных моллюсков рода *Bradybaena* // Экология. 1971а. № 4. С. 73—80.

Хохуткин И. М. Эколого-морфологическая характеристика популяций наземных моллюсков рода *Bradybaena* (Gastropoda, Bradybaenidae) // Экология. 1971б. № 5. С. 82—88.

Хохуткин И. М. Характеристика полиморфизма популяций двух среднеазиатских видов *Bradybaena* // Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1974. Вып. 2. С. 12—15.

Хохуткин И. М. О физиологической дифференциации моллюсков рода *Bradybaena* // Биол. науки: Науч. докл. высш. школы. Зоология. 1976. № 7. С. 54—57.

Хохуткин И. М. Анализ полиморфизма генераций в популяциях *Bradybaena fruticum* (Müll.) // Проблемы генетики и селекции на Урале. Свердловск, 1977. С. 28—30.

Хохуткин И. М. Наследование признака "опоясанности" у *Bradybaena fruticum* (Müll.) // Вопросы генетики и селекции на Урале и в Зауралье. Свердловск, 1979а. С. 27—28.

Хохуткин И. М. О наследовании признака "опоясанности" в естественных популяциях наземного брюхоногого моллюска *Bradybaena fruticum* (Müll.) // Генетика. 1979б. Т. 15, № 5. С. 868—871.

Хохуткин И. М. Внутрипопуляционная изменчивость полиморфной структуры наземного моллюска *Bradybaena fruticum* (Müll.) // Экология. 1983. № 1. С. 84—86.

Хохуткин И. М. Организация и изменчивость полиморфной структуры видов наземных моллюсков // Журн. общей биологии. 1984. Т. 45, № 5. С. 615—623.

Хохуткин И. М. О находке скаляридий у большого болотного прудовика *Lymnaea stagnalis* (L.) // Экологическое изучение гидробионтов Урала. Свердловск, 1985. С. 17—20.

Хохуткин И. М., Лазарева А. И. Полиморфизм и маскирующая окраска популяций наземных моллюсков // Журн. общей биологии. 1975а. Т. 36, № 6. С. 863—869.

Хохуткин И. М., Лазарева А. И. Полиморфизм популяций некоторых кавказских наземных моллюсков // Моллюски, их система, эволюция и роль в природе. Л., 1975б. Вып. 5. С. 32—34.

Хохуткин И. М., Лазарева А. И. Возрастная изменчивость и структура популяций моллюсков рода *Bradybaena* // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск, 1979. Вып. 122. С. 107—122.

Хохуткин И. М., Лазарева А. И. Биотопическая и географическая изменчивость полиморфной структуры популяций *Bradybaena fruticum* (Müll.) // Моллюски: Систематика, экология и закономерности распространения. Л. , 1983. Вып. 7. С. 62—63.

Хохуткин И. М., Лазарева А. И. Популяционная экология брюхоногого наземного моллюска *Bradybaena fruticum* (Müll.) // Региональные проблемы экологии. Казань, 1985а. С. 122—124.

Хохуткин И. М., Лазарева А. И. Малоизученный признак окрасочного полиморфизма наземных моллюсков // Фенетика популяций. М., 1985б. С. 116—117.

Хохуткин И. М., Лазарева А. И. Биология и экология брюхоногого наземного моллюска Bradybaena fruticum (Müll.) // Вид и его продуктивность в ареале. Вильнюс, 1988. С. 217—219.

Хохуткин И. М., Лазарева А. И. Многолетние наблюдения за численностью наземного моллюска // Опыт кадастровой характеристики, материалы к кадастру по беспозвоночным животным. Уфа, 1989. Ч. 4. С. 279—281.

Цветков Б. Н. Правые и левые формы моллюска *Fruticicola lantzi* Lndh. и их географическое распространение // Бюл. МОИП. 1938. Т. 47, вып. 5—6. С. 414— 419.

Цветков Б. Н. Изменчивость *Fruticicola lantzi* Lndh. (*Mollusca, Pulmonata*) // Тр. Зоол. музея МГУ. М., 1941. Т. 6. С. 287—302.

Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биологии. Сер. 2А. 1926. Т. 2, вып. 1—4. С. 3—54.

Шеппард Ф. М. Естественный отбор и наследственность. М. : Просвещение, 1970.

Численко Л. Л. Структура фауны в связи с размерами организмов. М.: Изд-во МГУ, 1981.

Шиков Е. В. О расселении наземных моллюсков во время половодий // Зоол. журн. 1977. Т. 56, вып. 3. С. 361—367.

Шиков Е. В. Прямое влияние растительности на малакофауну // Фауна и экология животных. Тверь, 1990. С. 29—33.

Шилейко А. А. Некоторые аспекты изучения современных континентальных брюхоногих моллюсков // Наземные и пресноводные моллюски. Сер. Зоол. беспозвоночных. М., 1973. Т. 1.

Шилейко А. А. Явление синистральности у брюхоногих моллюсков и его роль в процессе видообразования // Фауна и ее охрана в республиках Закавказья. Ереван, 1975. С. 171—173.

Шилейко А. А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea // Фауна СССР. Моллюски. Нов. сер. 1978. Т. 3, вып. 6.

Шилейко А. А. Система отряда Geophila (= Helicida) (Gastropoda, Puimonata) // Морфология, систематика и филогения моллюсков. М., 1979. Т. 80. С. 44—69.

Шилейко А. А. Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata, Geophila) // Фауна СССР. Моллюски. Нов. сер. Л., 1984. Т. 3, вып. 3.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. 2-е изд. Л. : Наука, 1969.

Шмальгаузен И. И. "Происхождение видов" и современные проблемы дарвинизма // История и теория эволюционного учения. Л., 1973. Т. 1. С. 5—15.

Яблоков А. В. Популяционная биология. М.: Высш. шк. , 1987.

Яблоков А. В., Валецкий А. В. Об изменении ареала левозакрученных форм *Eulota lantzi* в Заилийском Алатау за последние десятилетия // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып. 3. С. 436—438.

Abdel-Rehim A. H. Metabolic adaptation in the polymorphic land snail Arianta arbustorum // J. Mollusc. Stud. 1984. Vol. 50, N 2. P. 96—103.

Abdel-Rehim A. H. Influence of shell colour on the mortality rate of the land snail Arianta arbustorum under different microclimatic regimes // Biol. J. Linn. Soc. 1988. Vol. 35. N 1. P. 29—35.

Albonico R. Die Farbvarietäten der groβen Wegschnecke, Arion empiricorum Fér. , und deren Abhängigkeit von den Umweltbedingungen // Rev. Suisse Zool. 1948. Vol. 55, N 25. P. 347—425.

Albuquerque de Matos R. M. Genética de alguns caractéres de Helix aspersa // Port. Acta Biol. 1977—1979. Vol. A15, N 1—4. P. 99—133.

Albuquerque de Matos R. M. Contribution a l' etude des relations entre caractéres qualitatifs et quantitatifs chez Helix aspersa // Haliotis. 1989. Vol. 19. P. 153—164.

Alvares V. B., Canchez S. M. A. Estructura genética de las poblaciones de Polymita picta roseolimbata (Mollusca, Pulmonata) de Maisí, Cuba // Rev. Biol. 1988. Vol. 2, N 3. P. 9—16.

Alvares V. B., Zamora G. V., Milera J. F. Polimorfismo genetico de Polymita picta roseolimbata Torre, 1950 en la region de Maisi, Cuba // Caribb. J. Sci. 1986—1987. Vol. 22, N 3—4. P. 179—189.

Anadon E., Anadon N. Estudios sobre los effectos del aislamiento en poblaciones de gasteropodos terrestres asturianos. 2. Analisis delas diferencias intraespecificas // Rev. Fac. Ciens. Univ. Oviedo. 1976—1978. Vol. 17—18. P. 357—387.

Andreassen E. M. Polymorphisme hos hagesnegl *Cepaea hortensis* // Fauna. 1978. Bd 31, N 2. S. 105—114.

Arnason E., Grant P. R. Climatic selection in *Cepaea hortensis* at the northern limit of its range in Icelands // Evolution. 1976. Vol. 30, N 3. P. 499—508.

Arnold R. W. Studies on Cepaea. 7. Climatic selection in *Cepaea nemoralis* (L.) in the Pyrenees // Phil. Roy. Soc. L., 1968. Vol. B 253, N 789. P. 549—593.

Arnold R. The effects of selection by climate on the land snail *Cepaea nemoralis* (L.) // Evolution. 1969. Vol. 23, N 3. P. 370—378.

Bába K. Elterjedési és ökológiai adatok a *Bradybaena fruticum* (O. F. Müll.) hazai elöfordulásához // Szegedi tanárképzö föisk. tud. közl. 2 r. 1971. L. 89—98.

Bába K. Investigation of the growth rate of two terrestrial snails: *Bradybaena fruticum* (O. F. Müller) and *Euomphalia strigella* (Draparnaud), *Pulmonata* // Soosiana. 1985. N 13. P. 79—88.

Baker F. C. The molluscan family Planorbidae // Univ. Illin. Press. Urbana, 1945. 530+XXXVI p.

Baker R. E. The ecology of the wrinkled snail, *Helicella caperata* Mont. on the Braunton Burrows Sand system // Proc. Malacol. Soc. I. 1968. Vol. 38, N 1. P. 41—54.

Baker R. E. Population changes shown by *Cochlicopa lubrica* (Müller) in a grass sward habitat // J. Conchol. 1970. Vol. 27, N 2. P. 101—104.

Bantock C. R. *Cepaea nemoralis* (L.) on Steep Holm // Proc. Malacol. Soc. I., 1974. Vol. 41, N 3. P. 223—232.

Bantock C. R., Noble K. Variation with altitude and habitat in *Cepaea hortensis* (Müll.) // Zool. J. Linn. Soc. 1973. Vol. 53. P. 237—252.

Barker J. F. Polymorphism in a West African snail // Heredity. 1968. Vol. 23, N 1. P. 81—98.

Barker J. F. Polymorphism in a West African snail // Amer. Naturalist. 1969. Vol. 103, N 931. P. 259—266.

Baur B., Klemm M. Absence of isozyme variation in geographically isolated populations of the land snail *Chondrina clienta* // Heredity. 1989. Vol. 63, N 2. P. 239—244.

Bengtson S.-A., Nilsson A., Nordström S., Rundgren S. Selection for adult shell size in natural populations of the landsnail *Cepaea hortensis* (Müll.) // Ann. Zool. Fenn. 1979. Vol. 16. P. 187—194.

Bergstrom P. W., Whelan J. G. Effects of food and schell morph on temperature preferences of *Cepaea nemoralis* // Malacologia. 1988. Vol. 29, N 2. P. 341—346.

Boettger C. R. Die seit dem Pleistozän erfolgte Änderung in der geographischen Verbreitung je einer bestimmten Mutante der Landschneckenarten *Cepaea nemoralis* L. und *Bradybaena fruticum* Müll. // Syllegomena Biologica. Leipzig, 1950. S. 56—67.

Boettger C. R. Zur Frage der Verteilung bestimmter Varianten bei der Landschneckengattung Cepaea Held // Biol. Zbl. 1954. Bd 73, N 5—6. S. 318—333.

Bondesen P. Population studies of Vertigo moulinsiana Dupuy in Danmark // Natura Jutland. 1966. Bd 12. P. 240—251.

Booth C. L., Woodruff D. S., Gould S. J. Lack of significant associations between allozyme heterozigosity and phenotypic traits in the land snail Cerion // Evolution. 1990. Vol. 44, N 1. P. 210—213.

Boycott A. E. Experiments on the artificial breeding of *Limnaea involuta, Limnaea burnetti*, and other forms of *Limnaea peregra* // Proc. Malacol. Soc. L., 1938. Vol. 23, N 2. P. 101—108.

Boycott A. E., Diver C., Garstang (Hardy) A. C., Turner F. M. The intheritance of sinistrality in Limnaea peregra (Mollusca, Pulmonata) // Phil. Trans. Roy. Soc. L., 1931. Vol. B 219. P. 51—131.

Bredemann G. Die Grosse Brennessel *Urtica dioica* L. Berlin: Acad. Verlag, 1959.

Burla H., Stahel W. Altitudinal variation in *Arianta arbustrorum* (Mollusca, Pulmonata) // Genetica. 1983. Vol. 62, N 2. P. 95—108.

Cain A. J. Studies on *Cepaea*. 5. Sanddune populations of *Cepaea nemoralis* (L.) // Phil. Trans. Roy. Soc. L., 1968. Vol. B 253, N 789. P. 499—517.

Cain A. J. The uniqueness of the polymorphism of *Cepaea* (*Pulmonata*: Helicidae) in western Europe // J. Conchol. 1977a. Vol. 29, N 3. P. 129—136.

Cain A. J. Variation in the spire index of some coiled gastropod shell, and its evolutionary significance // Phil. Trans. Roy. Soc. L., 1977в. Vol. B 277, N 956. P. 377—428.

Cain A. J. Possible ecological significance of variation in shape of Cerion shells with age // J. Conchol. 1981a. Vol. 30, N 5. P. 305—315.

Cain A. J. Variation in shell shape and size of helicid snails in relation to other pulmonates in faunas of the Palearctic region // Malacologia. 1981в. Vol. 21, N 1—2. P. 149—176.

Cain A. J. Heterosematism in snails // Malacologia. 1984a. Vol. 25, N 1. P. 161—172.

Cain A. J. Genetics of some morphs in the land snail *Theba pisana* // Malacologia. 1984в. Vol. 25, N 2. P. 381—411.

Cain A. J. The scoring of polymorphic colour and pattern variation and its genetic basis in moluscan shells // Malacologia. 1988. Vol. 28, N 1—2. P. 1—15.

Cain A. J., Cameron R. A. D., Parkin D. T. Ecology and variation of some helicid snails in northern Scotland // Proc. Malacol. Soc. L., 1969. Vol. 38, N 4. P. 269—299.

Cain A. J., Cook L. M. Persistence and extinction in some *Cepaea populations* // Biol. J. Linn. Soc. 1989. Vol. 38, N 2. P. 183—191.

Cain A. J., Cook L. M., Currey J. D. Population size and morph frequency in long-term study of *Cepaea nemoralis* // Proc. Roy. Soc. L., 1990. Vol. B 240. P. 231—250.

Cain A. J., Currey J. D. Area effects in *Cepaea* on the Larkhill artillery ranges, Salisbury Plain // J. Linnean Soc. L., 1963a. Vol. 45, N 303. P. 1—15.

Cain A. J., Currey J. D. The causes of area effects // Heredity. 1963в. Vol. 18, N 4. P. 467—473.

Cain A. J., Currey J. D. Area effects in *Cepaea* // Phil. Trans. Roy. Soc. L., 1963c. Vol. B 246, N 726. P. 1—81.

Cain A. J., Currey J. D. Studies on Cepaea. 3. Ecogenetics of a population of *Cepaea nemoralis* (L.) subject to strong area effects // Phil. Trans. Roy. Soc. L., 1968. Vol. B 253, N 789. P. 447—482.

Cain A. J., King J. M. B., Sheppard P. M. New data on the genetics of polymorphism in the snail *Cepaea nemoralis L.* // Genetics. 1960. Vol. 45, N 4. P. 393—411.

Cain A. J., Sheppard P. M. The effects of natural selection on body colour in the land snail *Cepaea nemoralis* // Heredity. 1952. Vol. 6, N 2. P. 217—231.

Cain A. J., Sheppard P. M. Natural selection in *Cepaea* // Genetics. 1954. Vol. 39, N 1. P. 89—116.

Cain A. J., Sheppard P. M. Some breeding experiments with *Cepaea nemoralis* (L.) // J. Genet. 1957. Vol. 55, N 1. P. 195—199.

Cain A. J., Sheppard P. M. Visual and physilogical selection in *Cepaea* // Amer. Naturalist. 1961. Vol. 95, N 880. P. 61—64.

Cain A. J., Sheppard P. M., King J. M. B. Studies on Cepaea. 1. The genetics of some morphs and varietes of *Cepaea nemoralis* (L.) // Phil. Trans. Roy. Soc. L., 1968. Vol. B 253, N 789. P. 383—396.

Cameron R. A. D. Differences in the sites of activity of coexisting species land mollusc // J. Conchol. 1978. Vol. 29, N 5. P. 273—278.

Cameron R. A. D. Functional aspects of shell geometry in some British land snails // Biol. J. Linn. Soc. 1981. Vol. 16, N 2. P. 157—167.

Cameron R. A. D., Carter M. A., Haynes F. N. The variation of *Cepaea nemoralis* in three *Pyrenean valleys* // Heredity. 1973. Vol. 31, N 1. P. 43—74.

Cameron R. A. D., Carter M. A., Palles-Clark M. A. *Cepaea* on *Salisbury Plain*: patterns of variation, landscape history and habitat stability // Biol. J. Linn. Soc. 1980. Vol. 14, N 3—4. P. 335—358.

Cameron R. A. D., Dillon P. J. Habitat stability, population histories and patterns of variation in Cepaea // Malacologia. 1984. Vol. 25, N 2. P. 271—290.

Cameron R. A. D., Williamson P. Estimating migration and the effects of disturbance in markrecapture studies on the snail *Cepaea nemoralis* L. // J. Anim. Ecol. 1977. Vol. 46. P. 173—179.

Carter M. A. Studies on Cepaea. 2. Area effects and visual selection in *Cepaea nemoralis* (L.) and *Cepaea hortensis* (Müll.) // Phil. Trans. Roy. Soc. L., 1968. Vol. B 253, N 789. P. 397—446.

Carter M. A., Ashdown M. Experimental studies on the effects of density, size, and shell colour and banding phenotypes on the fecundity of *Cepaea nemoralis* // Malacologia. 1984. Vol. 25, N 2. P. 291—302.

Caugant D., Selander R. K., Jones J. S. Geographic structuring of molecular and morphological polymorphism in Pyrenean populations of the snail *Cepaea nemoralis* // Genetica. 1982. Vol. 57, N 3. P. 177—191.

Clark W. C. Hermaphroditism as a reproductive strategy for metazoans; some correlated benefits // N. Z. J. Zool. 1978. Vol. 5, N 4. P. 769—780.

Clarke B. Natural selection in mixed population of two polymorphic snails // Heredity. 1962a. Vol. 17, N 3. P. 319—346.

Clarke B. Balanced polymorphism and diversity of sympatric species // Syst. Ass. Publ. 1962в. Vol. 4. P. 47—70.

Clarke B., Arthur W., Horsley D. T. Genetic variation and natural selection in pulmonate molluscs // Pulmonates: Systematics, evolution and ecology. L.; N. Y., 1978. Vol. 2A. P. 219—270.

Clarke B., Diver C., Murray J. Studies on Cepaea. 6. The spatial and temporal distribution of phenotypes in a colony of *Cepaea nemoralis* (L.) // Phil. Trans. Roy. Soc. L., 1968. Vol. B 253, N 789. P. 519—548.

Clarke B., Murray J. Ecological genetics and speciation in land snails of the genus Partula // Biol. J. Linn. Soc. 1969. Vol. 41, N 1. P. 31—42.

Cook L. Inheritance of shell size in the snail *Arianta arbustrorum* // Evolution. 1965. Vol. 19, N 1. P. 86—94.

Cook L. M. The genetics of Cepaea nemoralis // Heredity. 1967. Vol. 22, N 3. P. 397—410.

Cook L. M. Results of breeding experiments of Diver and Stelfox on Helix aspersa // Proc. Malacol. Soc. L., 1969. Vol. 38, N 4. P. 351—358.

Cook L. M., Cain A. J. Population dinamics, shell size and morph frequency in experimental populations of the snail *Cepaea nemoralis* (L.) // Biol. J. Linn. 1980. Vol. 14, N 3—4. P. 259—292.

Cook L. M., King J. M. B. Some data on the genetics of shell-character polymorphism in the snail *Arianta arbustorum* // Genetics. 1966. Vol. 53, N 3. P. 415—425.

Cook L. M., Peake J. F. A study of populations of *Cepaea nemoralis* (L.) from the Dartry Mountains, Co. Sligo, Ireland // Proc. Malacol. Soc. 1960. Vol. 34, P. 1—11.

Cook L. M., Pettitt C. W. A. Shell from in *Discula polymorpha* // J. Molusc. Stud. 1979. Vol. 45, N 1. P. 45—51.

Coppois G., Glowacki C. Factor analysis of intraspecific biometrical variations of *Bulimulus* (*Naesiotus*) *tanneri* (*Pulmonata*, Bulimulidae) in the Galapagos Islands // Malacologia. 1982. Vol. 22, N 1—2. P. 495—497.

Coutagne G. Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France. Lyon, 1894—1895. Vol. 2—3. (Ann. Soc. Agric. Sci. et Industrie., Ser. 7.)

Cowie R. H., Cain A. J. Activity of defferent species of landsnail on surfaces of defferent inclinations // J. Conchol. 1978. Vol. 29, N 5. P. 267—272.

Cowie R. H. Climatic selection on body colour in the land snail *Theba pisana* (Pulmonata: Helicidae) // Heredity. 1990. Vol. 65, N 1. P. 123—126.

Crampton H. E. Studies on the variation, distribution and evolution of the genus Partula. The species inhabiting Tahiti. Washington, 1916. (Carnegie Inst. Publ.; N 228).

Crampton H. Studies on the variation, distribution and evolution of the genus Partula. The species inhabiting the Mariana Islands, Guam and Saipan. Washington, 1925. (Carnegie Inst. Publ. N 228A).

Crampton H. E. Studies on the *genus Partula*. Studies on the variation, distribution, and evolution of the *genus Partula*. The species inhabiting Tahiti. (Washington, 1932. (Carnegie Inst. Publ. N 410).

Crowley T. E., Pain T. A monograph of the African land snails of the genus *Limicolariopsis d'Ailly* (*Mollusca*, Achatinidae). Tervuren, 1961. Ser 8°, N 101 (Ann. Mus. roy. afriq. centr.)

Currey J. D., Arnold R. W., Carter M. A. Further examples of variation of populations of *Cepaea nemoralis* with habitat // Evolution. 1964. Vol. 18, N 1. P. 111—117.

Currey J. D., Cain A. J. Studies on *Cepaea*. 4. Climate and selection of banding morphs in *Cepaea* from the climatic optimum to the present day // Phil. Trans. Roy. Soc. L., 1968. Vol. B 253, N 789. P. 483—498.

Darlington C. D., Mather K. The elements of genetics. L.: Allen and Unwin, 1949.

Davis T. A. Dextral and sinistral coiling in gastropod mollusks // Proc. Indian nat. Sci. Acad. 1987. Vol. B 53, N 4. P. 323—328.

De Ruiter L. Natural selection in *Cepaea nemoralis* // Arch. Neerl. Zool. 1958. Vol. 12, N 4. P. 571—573.

De Smet., Van Rompu E. Thrush predation and shell polymorphism in *Cepaea nemoralis* (L.) (Helicidae) along the Belgian coastal dunes // Ann. Soc. roy. zool. Belg. 1989a. Vol. 119, N 2. P. 213—214.

De Smet W., Van Rompu E. Area effects and clines for shell polymorphism in *Cepaea nemoralis* (*L.*) (*Molusca, Pulmonata*: Helicidae) along the Belgian coastal dunes // Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. 1989в. Vol. 119, N 2. P. 227—228.

Degner E. Zur näheren Kenntnis von Ambiqua fuscolabiata in nordwestlichen Unteritalien // Mitt. Staattinst. Mus. Hamburg. 1936. Bd 46. S. 19—114.

Di Cesnola A. P. A first study of natural selection in "Helix arbustorum" (Helicogena) // Biometrica. 1907. Vol. 5, N 4. P. 387—399 + XXI.

Diver C. Fossil records of Mendelian mutants // Nature. 1929. Vol. 124. P. 183.

Diver C. Aspects of the study of variation in snails // J. Conchol. 1939. Vol. 21, N 4—5. P. 91—141.

Diver C., Anderson-Kottö J. Sinistrality in *Limnaea peregra* (*Mollusca*, Pulmonata): the problem of mixed broods // J. Genetics. 1938. Vol. 3. P. 447—525.

Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. N. Y.: Columbia University Press, 1937.

Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process. N. Y.: L.: University Press, 1970.

Emberton K. C. Environment and shell shape in the Tahitian land snail *Partula otaheitana* // Malacologia. 1982. Vol. 23, N 1. P. 23—25.

Emberton K. The genetical, allozymic and conchological evolution on the Eastern north American Triodopsinae (*Gastropoda*: *Pulmonata*: Polygiridae) // Malacologia. 1988. Vol. 28, N 1—2. P. 159—273.

Fisher R. A. The possible modification of the responce of the wild type to reccurent mutation // Amer. Naturalist. 1928. Vol. 62, N 679. P. 115—126.

Fisher R. A. The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon Press, 1930.

Fisher R. A., Diver C. Crossing over in the land snail *Cepaea nemoralis* L. // Nature. 1934. Vol. 133. P. 834—835.

Forcart L. Revision des *Rassenkreises Helicigona* (*Chilostoma*) zonata Studer // Verh. Naturf. Ges. Basel. 1933. T. 44, N 2. S. 53—107.

Ford E. B. Genetics polymorphism. Faber and Faber, 1965.

Frömming F. Untersuchungen über die Nahrungsstoffe von *Eulota fruticum* (Müll.) // Arch. Molluskenk. 1939. Bd 71, N 2/3. S. 96—100.

Frömming E. Biologie der mitteleuropäischen *Landgastropoden*. Berlin: Duncker and Humboldt, 1954.

Frömming E. Über Vogel, insbesondere Drosseln, als Selektoren bei unseren polymorphen Bänderschnecken // Biol. Zbl. 1958. Bd 77, N 6. S. 723—729.

Geary D. Heterochrony in gastropods. A paleontological view // Heterochrony Evol.: Multidiscip. Approach. N. Y.; 1988. P. 183—196.

Gebhardt-Dunkel E. Die Trockenresistenz bei Gehäuseschnecken // Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. und Phisiol. Tiere. 1953. Bd 64, N 2. S. 235—266.

Geyer D. Die weichtiere Deutschlands. Stuttgart, 1909. Bd 1.

Goodfriend G. A. Convergent evolution of shell colour patterns in two Caribbean terrestrial prosobranch snails // J. Zool. 1983. Vol. 203, N 1. 125—133.

Goodfriend G. A. Variation in land-snail shell from and size and its causes: a review // Syst. Zool. 1986. Vol. 35, N 2. P. 204—223.

Goodhart C. B. genetic stability in populations of the polymorphic snail, *Cepaea nemoralis* (L.) // Proc. Linn. Soc. L., 1956. Vol. 167, N 1. P. 50—67.

Goodhart C. B. Thrush predation on the snail *Cepaea hortensis* // J. Anim. Ecol. 1958. Vol. 27, N 1. P. 47—57.

Goodhart C. B. Variation in a colony of the snail *Cepaea nemoralis* (L.) // J. Anim. Ecol. 1962. Vol. 31, N 2. P. 207—237.

Goodhart C. B. "Area effects" and nonadaptive variation between populations of *Cepaea* (*Mollusca*) // Heredity. 1963. Vol. 18, N 4. P. 459—465.

Goodhart C. B. A 16-year survey of Cepae on the hundred foot bank // Malacologia. 1973. Vol. 14, N 4. P. 327—331.

Goodhart C. B. Why are some snails visibly polymorphic, and others not? // Biol. J. Linn. Soc. 1987. Vol. 31, N 1. P. 35—58.

Gould S. J. Covariance sets and ordered geographic variation in Cerion from Aruba, Bonairec and Curacao: a way of studying nonadaptation // Syst. Zool. 1984. Vol. 33, N 2. P. 217—237.

Gould S. J., Woodruff D. S. Natural history of Cerion. 8. Little Bahama Bank — a revision based on genetics, morphometrics, and geographic distribution // Bull. Mus. Comp. Zool. 1978. Vol. 148, N 8. P. 371—415.

Gould S. J., Woodruff D. S. Evolution and systematics of Cerion (*Mollusca, Pulmonata*) on New Providence Island: a radical revision // Bull. Amer. Natur. Hist. 1986. Vol. 182, N 4. P. 390—490.

Gould S. J., Woodruff D. S., Martin J. P. Genetics and morphometrics of Cerion at Pongo Carpet: A new systematic approach to this enigmatic land snail // Syst. Zool. 1974. Vol. 23, N 4. P. 518—535.

Greenwood J. J. D. Effective population numbers in the snail Cepaea nemoralis // Evolution. 1975. Vol. 28, N 4. P. 513—526.

Greenwood J. J. D., Parkin D. T. A transplantation experiment on two species of helicid snails in Northern Scotland // Malacologia. 1984. Vol. 25, N 2. P. 303—313.

Grossu A. V. Die variäbilitat von Bradybaena fruticum (O. F. Müll.), mit Beschreibung einer Unterart aus Rumänien (*Gastropoda, Stylommatophora*, Bradybaenidae) // Malacol. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. 1980. Bd 6, N 2. S. 303—312.

Grossu A. V. Le probleme de la spécjation comme résultat du croisement de cartaines espèces du genre Alopia (famille Clausiliidae, *Gastropoda, Pulmonata*) // Rev. Rom. Biol. Sér. Biol. Anim. 1989. T. 34, N 2. P. 79—85.

Guerrucci M.-A. Etude de la transmission de quelques caractères de la pigmentation chez *Cepaea hortensis* // Arch. Zool. Exp. et Gén. 1971. Vol. 112, N 2. P. 211—219.

Guerrucci M.-A. Relation entre deux couples de caractères génétiquement liés a l'intérieur des populations naturelles de *Cepaea hortensis* en France // Arch. Zool. Exp. et Gén. 1976. Vol. 117, N 2. P. 197—204.

Guerrucci-Henrion M.-A. Recherches sur les populations naturelles de *Cepaea nemoralis* en Bretagne // Arch. Zool. Exp. et. Gén. 1966. Vol. 107, N 3. P. 369—417.

Gulick J. T. Evolution, racical and habitudinal. Washington, 1905. (Carnegie Inst. Publ.); N 25.

Häkkinen I., Koponen S. Two marginal populations of Cepaea hortensis: morph frequency, shell size, and predation // Hereditas. 1982. Vol. 97, N 1. P. 163—165.

Haldane J. B. S. The theory of the evolution of dominance // J. Genet. 1939. Vol. 37, N 2. P. 365—374.

Haldane J. B. C. The measurement of variation // Evolution. 1955. Vol. 9, N 4. P. 48.

Harvey P. H. *Cepaea nemoralis* on clifftops in South-West England // Proc. Roy. Soc. L., 1972. Vol. B 181, N 1065. P. 375—393.

Heatwole H., Clarke B. Microhabitat selection by colour morphs of the snail, Bulimulus guadalupensis (*Mollusca*: Bulimulidae) // Carrib. J. Sci. 1980. Vol. 16, N 1—4. P. 99—104.

Heller J. Visual versus climatic selection of shell banding in the landsnail Theba pisana in Israel // J. Zool. 1981. Vol. 194, N 1. P. 85—101.

Heller J., Gadot M. Shell polymorphism of Theba pisana — the effects of rodent distribution // Malacologia. 1984. Vol. 25, N 2. P. 349—354.

Hubendick B. Recent Lymnaeidae. Their variation, morphology, taxonomy, nomenclature, and distribution // K. Svenska Vetenskapsakad. Handl. Fjärde Ser. Stockholm, 1951. Bd 3, N 1. S. 1—222.

Habert H. E. Spatial relationship and gene flow path between populations of

the alpine snail *Arianta arbustorum* (*Polumonata*: Helicidae) // Evolution. 1990. Vol. 44, N 4. P. 966—980.

Huxley J. S. Evolution, the modern synthesis. L.: Allen and Unwin., 1942.

Jaskó T. Adalékok a csigaházak geometriájához // Magy állami földt. intéz. évi. jelent. 1968 (1971). P. 47—53.

Johnson M. S. Assotiation of shell banding and habit in a colony of the land snail *Theba pisana* // Heredity. 1980. Vol. 45, N 1. P. 7—14.

Jonhson M. S., Clarke B., Murray J. The coil polymorphism in Partula suturalis does not favor sympatric speciation // Evolution. 1990. Vol. 44, N 2. P. 459—464.

Johnston G. Einleitung in die Konchyliologie oder Grundzüge der Naturgeschichte der Weichtiere. Stuttgart, 1853.

Jones J. S. The genetic structure of a southern peripheral population of the snail *Cepaea nemoralis* // Proc. Roy. Soc. L., 1973. Vol. B 183. N 1073. P. 371—384.

Jones J. S., Briscoe D. A., Clarke B. Natural selection on the polymorphic snail Hygromia striolata // Heredity. 1974. Vol. 33, N 1. P. 102—106.

Jones J. S., Leith B. H., Rawlings P. Polymorphism in *Cepaea*: a problem with too many solutions? // Ann. Rev. Ecol. and Syst. 1977. N 8. P. 109—143.

Kaltenbach H. Die Konchylienfauna des Heiligenstädter mergellagers // Arch. Naturg. (N. F. 5). 1936. S. 256—286.

Karlin S. Classifications of selection-migration structures and conditions for a protected polymorphism // Evolutionary Biology. N. Y., 1982. Vol 14. P. 61—204.

Kleinschmidt O. Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens. Halle, 1926.

Klemm W. Zur rassenmäßigen Gliederung des *Genus Pagodulina* Clessin // Arch. Naturg. N. F. 1939. Bd 8, N 2. S. 198—262.

Knipper H. Systematische, anatomische, ökologische und tiergeographische Studien an südosteuropäischen Heliciden // Arch. Naturg. N. F. 1939. Bd 8, N 3/4. S. 327—517.

Komai. T., Emura S. A study of popylation genetic on the polymorphic land snail Bradybaena similaris // Evolution. 1955. Vol. 9, N 3. P. 400—418.

Kothbauer H. Die Bedeutung von Anti-A^{HP} einem Agglutinin aus der Eiweißdrüse der Weinbergschnecke (*Helix pomatia* L.) // Oecolodia. 1970. Bd 6. N 1. S. 48—57.

Kothbauer H. Beitrage zur Fortpflanzungsbiologie und postembrionalen Entwicklung der Weinbergschnecke (*Helix pomatia* L.) // Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss. Math.-Naturwiss. Kl. Abt. 1. 1972. Bd 180, N 1—4. S. 65—86.

Krieger P. J., Austin D. F. Liguus: the Boynton Beach colony after forty years // Nautilus. 1975. Vol. 89, N 4. P. 97—98.

Künkel K. Zur Biologia von *Euolota fruticum* (Müll.) // Zool. Janrb. Abt. Allg. Zool. und Phisiol. Tiere. 1928. Bd 45. N 2. S. 317—342.

Lamotte M. Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.) // Bull. Biol. France et Belg. 1951. N 35. P. 1—239.

Lamotte M. Distribution en France des divers systèmes de bandes chez *Cepaea nemoralis* (L.) // J. Conchyl. 1954. Vol. 94, N 4. P. 125—147.

Lamotte M. Polymorphism of natural populations of *Cepaea nemoralis* // Cold Spring Harbor Simpos. Quant. Biol. 1959. Vol. 24. P. 65—86.

Lamotte M. Facteuers influencan la diversité du la coquille dans les popula-

tions naturelles de *Cepaea nemoralis* (Moll. Pulmonés) // Haliotis. 1988. Vol. 18. P. 131—157.

Lang. A. Über Vorversuche zu Untersuchungen über die Variabilitätsbildung von *Helix hortensis* Müller und *Helix nemoralis* L. // Denkschr. Med.-Nat. Ges. Jena. 1904. Bd 11. S. 439—506.

Lang. A. Fortgesetzte Vererbungsstudien. Albinismus bei Bänderschnecken. Hautfarbe der Mulatten. Falsche Bastarde v. Tachea-Arten // Z. Indukt. Abstam. und Verebl. 1911. Bd 5, N 1. S. 97—138.

Lang. A. Verebungswissenschaftliche Miscellen // Z. Induk. Abstam. und Vererbl. 1912. Bd 8, N 3. S. 233—283.

Lazaridou-Dimitriadou M. Contribution a l'etude de la croissance de l'escargot *Helicella* (*Xerotricha*) *conspurcata* Drap. (Mollusque, *gasteropode*, pulmone) // Haliotis. 1980. Vol. 10, N 2. P. 86.

Leahy W. M. Compartamento e caracteristicas anatomofunctionais da reprodução em Bradybaena similaris (molusco, pulmonado) // Ciência e cultura. 1984. Vol. 36, N 8. P. 1389—1392.

Lerner I. M. Genetic homeostasis. N. Y.: John Wiley and Sons, 1954.

Lewis G. Shell polymorphism in the snail *Cochlicella acuta* (Müller) and some data on its genetics // Biol. J. Linn. Soc. 1975. Vol. 7, N 2. P. 147—160.

Lewis G. Polymorphism and selection in *Cochlicella acuta* // Phil. Trans. Roy. Soc. L., 1977. Vol. B 276, N 949. P. 399—451.

Li C. C. On an equation specifying equilibrium populations // Science. 1953. Vol. 117. P. 378—379.

Lind H. Homing to hibernating sites in Helix pomatia involving detailed long-term memory // Ethology. 1989. Vol. 81, N 3. P. 221—234.

Lind H. Strategies of spatial behaviour in *Helix pomatia* // Ethology. 1990. Vol. 86, N 1. P. 1—18.

Lindberg D. R. Heterochrony in gastropods. A neontological view // Heterochrony Evol.: Multidiscip. Approach. N. Y.; L., 1988. P. 197—216.

Lindholm W. A. Neue Landschnecken aus dem russischen Zentral-Asien // Arch. Naturg. 1927. Bd A 92, N 1—4. S. 257—269.

Livshits G. M. Ecology of the terrestrial snail (*Brephulopsis bidens*): age composition, population density and spatial distribution of individuals // J. Zool. 1983. Vol. 199, N 4. P. 433—446.

Livshits G. M. Ecology of the terrestrial snail *Brephulopsis bidens* (*Pulmonata*: Enidae) // Malacologia. 1985. Vol. 26, N 1—2. C. 213—223.

Lopez-Alkantaria A., Rivas P., Alonso M. R., Ibañes M. Origen de Iberus gualtierianus. Modelo evolutivo // Haliotis. 1983. Vol. 13. P. 145—154.

Ludwing W. Das Rechts-Links Problem. Berlin: Springer Verl., 1932.

Lupu D. Degeneration phenomena in a population of Alopia mafteiana Grossu, 1967. (*Gastropoda*, *Pulmonata*) // Trav. Mus. hist. natur. "Gr. Antipa". 1980. Vol. 21. P. 29—32.

McCracken G. F., Brussard P. F. Self-fertilization in the white-lipped land snail *Triodopsis albolabris* // Biol. J. Linn. Soc. 1980. Vol. 14, N 3—4. P. 429—434.

Machin J. Structural adaptation for reducing waterloss in three species of terrestrial snail // J. Zool. 1967. Vol. 152, N 1. P. 55—65.

Mazon L. I., Pancorbo M. M. A., Vicario A. et al.

Selection in sympatric populations of Cepaea // Genetic. Sel. Evol. 1989. Vol. 21. P. 269—281.

Mazon L. I., Vicario A., De Pancorbo M. M., Lostao C. M. Polymorphism in *Cepaea hortensis* in marginal populations in Spain // Genetica. 1990. Vol. 81, N 2. P. 109—115.

Meeuse A. D. J. Differend phenotypic variation of the snails *Cepaea nemoralis* and C. hortensis in a "mixed" population in Southern Sweden // Beaufortia. 1968. Vol. 15, N 202. P. 155—159.

Moor B. Embryologie von *Bradybaena (Eulota) fruticum* Müller (*Gastropoda, Pulmonata, Stylommatophora)* // Zool. Jahrb. Abt. 2. 1977. Bd 97, N 3. S. 323—399.

Moor B. Zur Entwicklung der Deformatio scalaris bei *Bradybaena fruticum* (Müll.) (*Gastropoda, Pulmonata, Stylommatophora*) // Rev. Suisse Zool. 1981. Vol. 88, N 4. S. 953—964.

Murray J. The inheritance of some characters in *Cepaea hortensis* and *Cepaea nemoralis* (Gastropoda) // Genetics. 1963. Vol. 48, N 4. P. 605—615.

Murrey J. Multiple mating and effective size in *Cepaea nemoralis* // Evolution. 1964. Vol. 18, N 2. P. 283—291.

Murrey J., Clarke B. The inheritance of polymorphic shell characters in *Partula* (*Gastropoda*) // Genetics. 1966. Vol. 54, N 5. P. 1261—1277.

Murrey J., Clarke B. Inheritance of shell size in *Partula* // Heredity. 1968. Vol. 23, N 2. P. 189—198.

Murrey J., Clarke B. Supergenes in polymorphic land snails. 1. Partula taeniata // Heredity. 1976a. Vol. 37, N 2. P. 253—269.

Murrey J., Clarke B. Supergenes in polymorphic land snails. 2. *Partula suturalis* // Heredity. 1976в. Vol. 37, N 2. P. 271—282.

Murrey J., Clarke B. Movement and gene flow in *Partula taeniata* // Malacologia. 1984. Vol. 25, N 2. P. 343—348.

Nevo E. Adaptive strategies of genetic in constant and varying environments // Popiulations genetics and ecolody. New York; S.-Francisco; London, 1976. P. 141—158.

Nevo E. Genetic variation in natural populations: patterns and theory // Theor. Pop. Biol. 1978. Vol. 13, N 1. P. 121—177.

Neumann D. Experimentelle Untersuchungen des Farbmusters der Schale von *Teodoxus fluviatiles* L. // Verhand. deut. Zool. Ges. Munster. 1959a. S. 152—156.

Neumann D. Morphologische und experimentelle Untersuchungen über die variabilität der Farbmuster auf der Schale von *Teodoxus fluviatilis* L. // Z. Morphol. und Ökol. Tiere. 1959в. Bd 48, N 4. S. 349—411.

Oosterhoff L. Variation in growth rate as an ecological factor in the land-snail *Cepaea nemoralis* (L.) // Neth. J. Zool. 1977. Vol. 27, N 1. S. 1—132.

Owen D. F. A population study of an equatorial land snail, *Limicolaria martensiana* (Achatinidae) // Proc. Zool. Soc. L., 1965. Vol. 144, N 3. P. 361—382.

Owen D. F. Reproduction in a population of equatorial land snails // Rev. Zool. et Bot. Afric. 1967. Vol. 75, N 1—2. P. 174—178.

Owen D. F. Ecological aspects of polymorphism in an African land snail, Limicolaria martensiana // J. Zool. 1969. Vol. 159, N 1. P. 79—96.

Owen D. F., Bengtson S.-A. Polymorphism in the land snail *Cepaea hortensis* in Iceland // Oikos. 1972. Vol. 23, N 2. P. 218—225.

Patterson J., Stone W. S. Evolution in the genus Drosophila. N. Y.: The Macmillan company, 1952.

Parkin D. T. Climatic selection in the land snail *Arianta arbustorum* in Derbyshire, England // Heredity. 1972. Vol. 28, P. 49—56.

Pelseneer P. Les variations et leur hérédité chez les Mollusques // Mém. Acad. Roy. Belg. Cl. Sci. 1920a. N 5. P. 1—20.

Pelseneer P. L'inversion chez les Mollusques au point de vue de la variation et de l'hérédité // Bull. Sci. France et Belg. 1920в. Vol. 48. P. 27—79.

Pelsenner P. Essai d'ethologie zoologique d'apres l'etude des Mollusques. Bruxelles, 1935.

Pettitt Ch. An investigation of variation in shell form in *Discula* (*Hystricella*) turricula (Lowe, 1831) (*Pulmonata*: *Helicacea*) // J. Conchol. 1977. Vol. 29, N 3. P. 147—150.

Pimentel D. Animal population regulation by the genetic feedbock mechanism // Amer. Matur. 1961. Vol. 95, N 1. P. 65—79.

Plate L. Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip geographischer Formenketten bei dem Cerion-Landschnecken der Bahama Inseln. 1. Die Schale // Arch. Rassen. und Gesellsch. Biol. 1907. Bd 4. S. 433—470, 521—614.

Pollard E. Growth classes in the adult Roman snail (*Helix pomatia* L.) // Oecologia. 1973. Bd 12, N 2. P. 209—212.

Pollard E. Aspects of the ecology of *Helix pomatia* L. // J. Anim. Ecol. 1975. Vol. 44, N 1. P. 305—329.

Ramos A. Ecology and variation of polymorphism in *Cepaea nemoralis* (L.) from four occidental Spanish Pyrenean Valleys // Haliotis. 1980. Vol. 10, N 2. P. 120

Ratel M.-O., Génermont J., Lamotte M. Relation entre polimorpisme et milieu chez les *Cepaea nemoralis* (Moll. Pulmonés) de la région perisienne // Bull. Soc. Zool. Fr. 1988. Vol. 113, N 2. P. 145—154.

Ratel M. O., Lamotte M., Genermont J. Le polymorphism dela coquille chez Cepaea hortensis dans la region parisienne: relations avec les variations du milieu // Bull. Soc. Zool. Fr. 1989. Vol. 114, N 2. P. 19—26.

Raut S. K., Ghose K. C. Effect of upwardly-directed shell aperture on the aestivating land snail *Achatina fulica* // Nautilus. 1977. Vol. 91, N 1. P. 31—33.

Rensch B. Rassenkreisstudien bei Molluscen 1. Der Rassen Kreis der Felsenschnecke Campylaea zonata Studer // Zool. Anz. 1926. Bd 67. S. 253—263.

Rensch B. Inselmelanismus bei Mollusken // Zool. 1928. Bd. 78. S. 1—4.

Rensch B. Zoologisch Systematic und Artbildungsproblem // Verh. Dtsch. Zool. Ges. Köln. 1933. S. 19—83.

Rensch. B. Untersuchungen über Rassenbildung und Erblichkeit von Rassenmerkmalen bei sizilischen Landschnecken // Z. Indukt. Abstam. und Vererbl. 1937. Bd. 72. N 3—4. S. 564—588.

Richards C. S. Apertural lamellae as supporting structures in Australorbis glabratus // Nautilus. 1964. Vol. 78, N 2. P. 57—60.

Richardson A. Differential climatic selection in natural population of land snail *Cepaea nemoralis* // Nature. 1974. Vol. 247, N 5442. P. 572—573.

Richardson A. M. M. Winter predation by thrushes, *Turdus ericetorum* (Turton), on a sand population of *Cepaea nemoralis* (L.) // Proc. Malacol. Soc. L., 1975. Vol. 41, N 6. P. 481—488.

Riddle W. A. Cold hardiness in the woodland snail. *Anguispira alternata* (Say) (Endodontidae) // J. Therm. Biol. 1981. Vol. 6, N 3. P. 117—120.

Robert H. Density, dispersal and neighbourhood size in the land snail *Theba pisana* // Heredity. 1984. Vol. 52, N 3. P. 391—401.

Sacchi C. F. Population ecology of *Cepaea nemoralis and C. vindobonensis* along the North Adriatic coasts of Italy // Malacologia. 1984. Vol. 25, N 2. P. 315—323.

Schilder F. A. Einführung in dei Biotaxonomie (Formenkreislehre). Jena: G. Fisfcher Verl., 1952.

Schilder F. A. Sechsjährige Konstanz einer population von *Cepaea nemoralis* // Arch. Mollusk. 1957. Bd 86, N 33—36.

Schilder F. A., Schilder M. Dei Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. 1. Jena: G. Fischer Verl., 1953a.

Schilder F. A., Schilder M. Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. 2. Die Banderschnecken von Hiddensee. Jena: G. Fischer Verl. 1953в.

Schilder F. A., Schilder M. Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. 3. Fischer verl. 1953c.

Schilder F. A., Schilder M. Zum Problem des Zusammenlebens nahe verwandter Tierarten // Wiss. Z. Martin-Luter Univ. Halle-Wittenberg. Math.-Nat. Reihe. 1954—1955. Bd 4, N 5. S. 941—975.

Schilder F. A., Schilder M. Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. 3. Schluβ: die Bänderschnecken Europas. Jena: G. Fischer Verl. 1957. S. 93—206.

Schlesch H. Revidiertes Verzeichnis der dänischen Land-und Süβwasser-mollusken mit uhrer Verbreitung // Arch. Mollusk. 1934. Bd. 66, N 2. S. 233—312.

Schnitter W. Die Najaden der Schweiz, mit besonderer berucksichtigung der Umgebung Basels. Aarau: Sauerlandes und Co Verl., 1922. (z. Hydrol. Suppl; Bd 2).

Schmidt-Nielsen K., Taylor C. R., Shkolnik A. Desert-snails: problems of heat, water and foot // J. Exp. Biol. 1971. Vol. 55, N 2. P. 385—398.

Schnetter M. Veränderung der genetischen Konstitution in natürlichen Population der polymorphen Bänderschnecken // Zool. Anz. 1951. Bd 15. S. 192—206.

Schnetter M., Sedlmair H. Verhaltens—und Resistenzunterschiede bei den polymorphen Bänderschnecken // Naturwiss. 1953. Bd 40, N 19. S. 515—516.

Schröder F. Trochoidea (Xerocrassa) ebusitana (Hidalgo, 1869) und ihre Rassen auf den Pityusen/Spanien // Veroff. Ubersee-Museum Bremen. 1978. Bd A5. S. 83—120.

Sedlmair H. Verhaltens,- Resistenz-und Gehäuseunterschiede bei den polymorphen Bänderschnecken *Cepaea hortensis* (Müll.) und *Cepaea nemoralis* (L.) // Biol. Zbl. 1956. Bd 75. S. 281—313.

Seidl F. Eine überwiegend albinotische population von *Zonitoides nitidus* (O. F. Müller) // Mitt. Zool. Ges. Braunau. 1981. Bd 3, N 13—15. S. 397.

Sheppard P. M. Fluctuations in the selective value of certain phenotypes in the polymorphic snail *Cepaea nemoralis* // Heredity. 1951. Vol. 5, N 2. P. 125—134.

Sheppard P. M. Natural selection in two colonies of the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis* // Heredity. 1952. Vol. 7, N 6. P. 233—238.

Shih C. H. Die Abhängigkeit der Grosse und Schalendicke mariner Mollusken von der Temperratur und dem Salzgehalt des Wassers // Sitzunfsber. Berlin. naturf. Ges, 1937. S. 238—287.

Smith B. J. Life history and biology of a snail. 1. Aestivation and reproduction // Victorian Natur. 1976. Vol. 93, N 4. P. 128—130.

Solem A. Microarmature and barriers in the aperture of land snails // Veliger. 1972. Vol. 15, N 2. P. 81—87.

Staikou A., Lazaridou-Dimitriadou M., Pana E. The life cycle, population dynamics, growth and secondary production of the snail *Bradybaena fruticum* (Müller 1774) (*Gastropoda Pulmonata*) in Northern Greece // J. Mollusc. Stud. 1990. Vol. 56, N 2. P. 137—146.

Steigen A. L. Temperature effects on energy metabolism in banded and unbanded morphs of the snail *Cepaea hortensis* Müll. // Oecologia. 1979. Vol. 41, N 2. P. 163—173.

Stelfox A. W. On the inheritance of scalariformity in *Helix aspersa* // J. Conchol. 1968. Vol. 26, N 5. P. 329—332.

Stelfox A. W. *Marpessa laminata* (Montagu) bred in a small box for fifty-four years / J. Conchol. 1969. Vol. 27, N 1. P. 11—12.

Stepczak K. Zmienność świdrzyka żeberkowanego *Iphigena latestriata* (A. Schmidt, 1857) (Clausiliidae, *Gastropoda*) // Pr. Komis. Biol. PTPN. 1970. Vol. 33, N 7. S. 1—98.

Stine O. C. *Cepaea nemoralis* from Lexington, Virginia: the isolation and characterization of their mitochondrial DNA, the implications for their origin and climatic selection // Malacologia. 1989. Vol. 30, N 1—2. P. 305—315.

Stiven A. E. Population biology of two land snails (*Mesomphix* spp.) variation among six southern Appalacjian sites with differing disturbance histories // Oecologia. 1989. Bd 79, N 3. P. 372—382.

Stöver H. Cold resistance and freezing in *Arianta arbustorum* L. (*Pulmonata*) // Eff. Temp. Ectothermic Organism. Berline, 1973. P. 281—298.

Tardy J. Action dea facteurs externes sur la séxualité dés mollusques aquatiques // Bull. Soc. Zool. France. 1982. Vol. 107, N 1. P. 53—70.

Taylor J. W. Monograph of the land freshwater Mollusca of the British Isles. L.: Taylor Bros., 1914. Vol. 3, N 3.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Studies on the phenotipic manifestation of heredytary factors // Genetics. 1927. Vol. 12, N 2. P. 128—198.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Genetic and evolution // Z. Indukt. Abstam. — und Vererbl. 1939. Bd 76, N 1—2. S. 158—218.

Van Bruggen A. C. An introduction to the pulmonate family Streptaxidae // J. Conchol. 1967. Vol. 26, N 3. P. 181—188.

Vermeij. G. J. Evolution and distribution of left—handed and planispiral coiling in snails // Nature. 1975a. Vol. 254, N 5499. P. 419—420.

Vermeij G. J. Marine faunal dominance and molluscan shell form // Evolution. 1975в. Vol. 28, N 4. P. 656—664.

Vermeij G. J., Covich A. P. Coevolution of freshwater gastropods and their predators // Amer. Naturalist. 1978. Vol. 112, N 987. P. 833—843.

Vicario A., Mazon L. I., Aguirre A. et al. Variation in populations of *Cepaea nemoralis* (L.) in North Spain // Biol. J. Int. Soc. 1988. Vol. 35, N 3. P. 217—227.

Von Proschwitz T. Intraspecific variation in *Nesovitrea hammonis* (*Ström*) (Pulmonata: Zonitidae) in Sweden, with special reference to colour dimorphism // J. Conchol. 1985. Vol. 32, N 1. P. 49—61.

Welch d'A. A. Distribution and variation of *Achatinella mustelina* Mighels in the Waianae Mountains, Oahu // Bishop Mus. Bull. Honolulu. 1938. Vol. 152. P. 1—164.

Welch d'A. A. Distribution and variation of the Hawaiian three snail *Achatinelia apexfulva* Dixon in the Koolau Range, Oahu. Washington, 1942. (Smithsonian Misc. Coll.; Vol. 103).

Weldon W. F. R. A first study of natural selection in *Clausilia laminata* (Montagu) // Biometrica. 1901. Vol. 1. P. 109—124.

Williamson Ph. Size-weight relationships and field growth rates of the landsnail *Cepaea nemoralis* L. // J. Anim. Ecol. 1976.Vol 45, N 3. P. 875—885.

Williamson Ph. Age determination of juvenile and adult Cepaea // J. Molluscan Stud. 1979. Vol. 45, N 1. P. 52—60.

Williamson Ph., Cameron R. A. D., Carter M. A. Population density affecting adult shell size of snail *Cepaea nemoralis* L. // Nature. 1976. Vol. 263, N 5577. P. 496—497.

Williamson Ph., Cameron R. A. D., Carter M. A. Population dynamics of the landsnail *Cepaea nemoralis* L. // J. Anim. Ecol. 1977. Vol. 46, N 2. P. 181—194.

Wolda H. Natural populations of the polymorphic landsnail *Cepaea nemoralis* (L.) // Arch. Neerl. Zool. 1963. Vol. 15, N 4. P. 381—471.

Wolda H. Some preliminary observations on the distribution of the various morphs within natural populations of the polymorphic landsnail *Cepaea nemoralis* (L.) // Arch. Necrl. Zool. 1965. Vol. 16, N 2E. P. 280—292.

Wolda H. The effect of temperature on reproduction in some morphs of the landsnail *Cepaea nemoralis* (L.) // Evolution. 1967. Vol. 21, N 1. P. 117—129.

Wolda H. Stability of a steep cline in morph frequencies of the snail *Cepaea nemoralis* (L.) // J. Anim. Ecol. 1969. Vol. 38, N 3. P. 623—635.

Wolda H. Ecologocal variation and its implications for the dynamics of the landsnail *Cepaea nemoralis* // Dynamics Popul. Proc. Advanc. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. Wageningen, 1971. P. 98—108.

Wolda H., Kreulen D. A. Ecology of some experimentale populations of the land-snail *Cepaea nemoralis* (L.). 2. Production and survival of eggs and juveniles // Neth. J. Zool. 1973. Vol. 23, N 2. S. 168—188.

Woodruff D. S., Gould S. Geographic differentiation and speciation in Cerion — a preliminary discussion of patterns and processes // Biol. J. Linn. Soc. 1980. Vol. 14, N 3—4. P. 389—416.

Woodruff D. S., Gould S. Fifty years of interspecific hybridization: genetics and morphometrics of a controlled experiment on the land snail Cerion in the Florida keys // Evolution. 1987. Vol. 41, N 5. P. 1022—1045.

Wright S. Evolution in Mendelian populations // Genetics. 1931. Vol. 16, N 1. P. 97—159.

Wright S. Physiological and evolutionary theory of dominance // Amer. Naturalist. 1934. Vol. 68, N 714. P. 24—53.

Wright S. Isolation by distance // Genetics. 1943. Vol. 28. P. 114—138.

Wyatt H. V. Protandry and self-fertilization in the Calyptreidae // Nature. 1960. Vol. 187, N 4736. P. 520.

Khokhutkin I. M. **Species variability structure exemplified by the land snails.** Ekaterinburg: Ural Branch, 1997. ISBN 5-7691-0696-4.

Variability, i. e. the problem of diversity or intraspecific characteristics is revised through the integral system of interrelated elements and interaction of those. In order to reveal adaptational characteristics for all hierarchy levels, the traits of shell colouration were used which are determined genetically and phenetically. They are invariant in respect to various biological objects, and this corresponds to an element analysis therm. Based upon studies of life cycles of several selected species, populational polymorphism was analysed in regard to biotopical, seasonal and geographical aspects. Groups of closely related and more distant species were revised.

The book is addressed to zoologists and other specialists interested in the problems of populational biology.

ОГЛАВЛЕНИЕ

От редактора 3
Предисловие 4

Глава I. **Теоретические и методологические основы изучения изменчивости моллюсков** 6
I. 1. Популяция и вид как эволюционные категории . . . 6
I. 2. Общая характеристика изменчивости моллюсков. . . 10
I. 2. 1. Непрерывная изменчивость. 10
I. 2. 2. Дискретная изменчивость 17
I. 3. Фенотипы в целом как объект естественного отбора 21
I. 4. Заключительные замечания 25

Глава II. **Принципы и методы сбора и обработки материала** 27

Глава III. **Биологические особенности видов как база при исследовании изменчивости** 38

III. 1. Характеристика биогеоценоза, биотопа; распределение животных по ареалу популяции. 38
III. 2. Размножение, рост, развитие, жизненный цикл . . 51
III. 3. Численность и плотность популяций 62
III. 4. Размерно-возрастная структура популяций. 67
III. 5. Заключительные замечания 84

Глава IV. **Организация и изменчивость полиморфной структуры видов** 86

IV. 1. Опоясанность раковины 86
IV. 2. Генетика и биохимия опоясанности 93
IV. 3. Внутрипопуляционная изменчивость опоясанности 104
IV. 4. Межпопуляционная и межвидовая изменчивость полиморфной структуры. 111
IV. 5. Изменчивость других систем окрасочных признаков 126
IV. 6. Заключительные замечания 133

Глава V. **Смена доминирования в системе признаков опоясанности у близких форм** 138

Заключение 143

Список литературы 151

CONTENTS

Introduction 3

Chapter I. **Theoretical and methodological basis for the research of variability in mollusks**..... 6

I. 1. Population and species as evolutionary items..... 6
I. 2. General characteristics of variability in mollusks 10
I. 2. 1. Continuous variability 10
I. 2. 2. Discontinuous variability 17
I. 3. Integrated phenotypes as an object for natural selection . 21
I. 4. Final remarks..... 25

Chapter II. **Principles and methods for collecting and treatment of material** 27

Chapter III. **Biological characteristics of species as the basis for research of variability** 38

III. 1. Description of biogeocoenosis and biotope; distribution of animals by the population range 38
III. 2. Reproduction, growth, development, life cycle 51
III. 3. Numbers and population density 62
III. 4. Dimensional and age structure of populations 67
III. 5. Final remarks 87

Chapter IV. **Features of the species polymorphic structure and variability**..... 86

IV. 1. Shell banding 86
IV. 2. Genetics and biochemistry of banding traits 93
IV. 3. Intrapopulational variations of banding characteristics. 104
IV. 4. Interpopulational and interspecific variability of polymorphism structure 111
IV. 5. Variability in other systems of colouring traits 126
IV. 6. Final remarks 133

Chapter V. **Chift of dominance in the system of banding traits in the related forms**..... 138

Conclusion..... 143

References..... 151

Научное издание

Игорь Моисеевич Хохуткин

**СТРУКТУРА ИЗМЕНЧИВОСТИ ВИДОВ
НА ПРИМЕРЕ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ**

Рекомендовано к изданию
Институтом экологии растений и животных
и НИСО УрО РАН

Редактор *С. С. Гаврилова*
Обложка *И. Г. Лисых*
Технический редактор *Е. М. Бородулина*
Корректоры *Г. Н. Старкова, Н. В. Каткова*
Компьютерная верстка *И. И. Глазыриной*

ЛР № 020764 от 29. 05. 93

НИСО УрО РАН N 4 (97)-84. Сдано в набор 30.04.97. Подписано к печати 16.06.97. Формат 60×84 1/16. Бумага типографская. Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 11. Уч.-изд. л. 12. Тираж 300 экз. Заказ № 48.

620219. Екатеринбург, ГСП-169, ул. Первомайская, 91. УрО РАН.
620219. Екатеринбург, ГСП-169, ул. С. Ковалевской, 18. Типография УрО РАН.

Список замеченных опечаток в книге И.М. Хохуткина

		Напечатано	Следует читать
стр. 28, 11	строка снизу	Матекина	П.В.Матекина
стр. 28, 12	строка снизу	Шилейко	А.А.Шилейко
стр. 33, 16	строка снизу	представляет	предстает
стр. 50, 12	строка сверху	-17,6 ^{0}C,	-17,6 ^{0}C;
стр. 59, 7	строка сверху	прогреваться	прогревается
стр. 88, 5	строка снизу	Gur-rey	Currey
стр. 88, 13	строка снизу	Guerrucci- Henrion	Guerrucci-Henrion
стр. 97, 3	строка снизу	«неподозрительных	«неподозрительных»
стр. 98-99	таблица 10, колонка 4, 5	p^2, p	p, p^2
стр. 145, 16	строка сверху	эакручен-	закручен-
стр. 154, 5	строка снизу	канд. биол. наук	докт. биол. наук
стр. 156, 21	строка сверху	канд. биол. наук	докт. биол. наук