ЭКОЛОГИЯ, 1998, № 4, с. 297–303

УДК 594.382:575.1

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ ИНДИВИДУАЛЬНОГО И ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ МОЛЛЮСКОВ

© 1998 г. И. М. Хохуткин

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила в редакцию 11.02.97 г.

Полиморфизм рассматривается на примере наземных моллюсков отряда Geophila на внутрипопуляционном уровне и прослежен его характер у видов, относящихся к близким таксонам высокого ранга. Анализ биологических особенностей исследованных видов и литературные данные о наземных гастроподах свидетельствуют о том, что их популяции подвержены *K*-отбору. Этот тип отбора приводит к большей 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. Формирование и поддержание в филогенезе соответствующих признаков и свойств происходит на основе существующих в онтогенезе данной формы генотипически обусловленных морфофизиологических предпосылок.

Проблема, поставленная в заголовке настоящей работы[1], достаточно сложна и не имеет однозначного решения. Литература, посвященная этому вопросу, не слишком велика. Остановимся на двух работах, содержащих, с нашей точки зрения, наиболее важные заключения.

В разных условиях внешней среды значение тех или иных форм изменчивости весьма различно. Их подробно рассматривает в своей работе И.И. Шмальгаузен (1968). Стабильные организмы, к которым относятся животные с автономным формообразованием, отличаются гораздо большей индивидуальной устойчивостью форм, чем лабильные. Стабильность определяется в своем историческом развитии преобладающим значением изменений в факторах гомогенной среды (а не закономерных факторов гетерогенной среды, локальных или периодических, которые определяют лабильность организации). В особенности это касается животных с мозаичным развитием, в том числе и моллюсков. Впрочем, модификационная изменчивость скелета у сидячих морских моллюсков довольно велика. Изменчивость "мозаичных" организмов характеризуется наиболее ясным выражением мутационных уклонений, с более или менее легко устанавливаемым дискретным характером.

Биологическое значение стабильности состоит, очевидно, в определенности требований экологически ограниченной гомогенной среды. Стабильность организации, как следствие автономного развития, означает существование более или менее сложного регуляторного аппарата, защищающего нормальное формообразование от возможных нарушений со стороны случайных уклонений в факторах внешней среды. Так как формообразовательные процессы едины и определяются, прежде всего, внутренними факторами развития, тот же регуляторный аппарат защищает нормальное формообразование и от некоторых случайных уклонений во внутренних факторах, т.е. от мутаций. Экологический полиморфизм в этом случае имеет характер генетического полиморфизма или гетероморфизма, т.е. он основывается на постоянном выщеплении вполне устойчивых форм, приспособленных к известным частным экологическим условиям.

На уровне родов формируются, заметно ограничивающиеся условиями внешней среды, приспособления к определенным типам экосистем (биогеоценозов), а на уровне видов – адаптации к конкретной физико-химической обстановке, и в первую очередь к температуре. Если в основе формирования приспособительных морфологических признаков лежит отбор фенотипов, имеющих селективное преимущество, то эко-физиологические свойства генотипа определяются в процессе видообразования как результат эко-физиологической адаптации и трансляции отбора на клеточный и молекулярный уровни (Golikov, 1973).

[1] Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 95-04-11041 и 98-04-48039).

Полиморфизм "мозаичных" организмов рассмотрим на примере наземных моллюсков отряда Geophila, остановившись лишь на одном типе дискретной изменчивости. Непрерывная внутривидовая изменчивость, которой посвящено значительное число публикаций, не имеет принципиальных генетических различий от дискретного типа изменчивости, но тем не менее требует отдельного анализа. Проанализируем эту изменчивость на внутрипопуляционном уровне и проследим ее характер у видов, относящихся к близким таксонам высокого ранга.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИЗМЕНЧИВОСТИ МОЛЛЮСКОВ

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. Наиболее частый фенотип в полиморфной популяции вовсе не обязательно определяется доминантными генами. Рецессивные аллели во многих местностях превосходят по численности доминантные в популяциях ряда видов (Komai, Emura, 1955; Кэйн, 1958). Законченный генетический анализ полиморфизма произведен лишь в немногих случаях: не более 14 видов наземных моллюсков исследованы в отношении полиморфизма (Clarke et al., 1978). Важно отметить, что у всех изученных видов наземных моллюсков наследование опоясанности носит моногенный характер. При количественной оценке полиморфизма учитывается число животных бесполосой (0) и полосатой морф (1, ..., n); последние имели на раковине одну или несколько цветных спиральных или поперечных полос. Соотношение частот морф выражается через долю рецессивного гена q (Ли, 1978); в тех случаях, когда наследование морф не изучено, – через одну из них в долях или процентах. К полиморфизму может относиться также характер закрученности раковины – в правую или левую сторону. Этот тип изменчивости в данной работе не рассматривается.

Фенотипы в целом – как объект естественного отбора. 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. На примере таких животных исследовались различные стороны процесса видообразования, в частности роль географической изоляции наземных моллюсков. Гулик (Gulick, 1905) считал последнюю основным фактором, ведущим к видообразованию; он обратил внимание на дифференцирующее значение случайного выделения небольшой группы особей. Крэмптон (Crampton, 1916) разбирает аналогичные вопросы на примере моллюсков рода *Partula*. 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. И.И. Шмальгаузен (1968) акцентирует внимание на том, что изоляция, имеющая большое значение для установления внутривидовой дифференциации, не является необходимым условием эволюции. Рядом авторов придается бóльшая значимость пространственной изоляции по сравнению со степенью изолированности отдельных колоний и популяций. Изоляция пространством периферийных от "центральных" популяций широко распространенных видов предохраняет вновь образующиеся генетические комплексы от разрушающего действия панмиксии (Кэйн, 1958; Clarke, Murray, 1969).

ОРГАНИЗАЦИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЛИМОРФНОЙ СТРУКТУРЫ ВИДОВ

Выше мы уже описали методические подходы к оценке окрасочного полиморфизма. Достаточно сложным является вопрос об адаптивности различных морф, что связано с их селективными различиями по интенсивности размножения и плодовитости, обмену, выживаемости в экстремальных условиях, поведению и другим показателям. Демонстрируется полифункциональность полиморфизма, т.е. его одновременная зависимость от совершенно различных факторов (Шеппард, 1970). Ряд авторов (Lamotte, 1951, Komai, Emura, 1955; Goodhart, 1962) делает вывод об отсутствии связи между полиморфизмом популяций и факторами биогеоценоза, т.е. о том, что отсутствует селективная значимость его вариантов. В конечном итоге те же авторы в своих более поздних работах приходят к заключению о взаимодействии разных форм отбора и эффекта основателя. Показана стабильность сбалансированного полиморфизма в природных популяциях; частота типов окраски может существовать продолжительное время; имеет место стабилизирующий отбор (Калабушкин, Алтухов, 1974).

Внешний полиморфизм цвета и рисунка раковины хотя и свойствен многим видам 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 Гудхарта (Goodhart, 1987), наиболее вероятно, что в принципе все виды имеют генетическую основу внеш-

него разнообразия, но для большинства из них по ряду причин выгоден какой-то один или небольшое число фенотипов, так что внешние эффекты генетического разнообразия подавляются отбором на эпистатические гены.

Генетика опоясанности. В природных популяциях многих гермафродитных видов наземных раковинных моллюсков преобладает перекрестное оплодотворение (Murray, 1964; McCracken, Brussard, 1980); исключения довольно редки. Нами доказан моногенный характер наследования признака опоясанности у кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* с доминированием бесполосости; морфа *l* – гомозиготна по рецессивному аллелю. В колониях вида из-под г. Сарапула (Предуралье) колебания полиморфной структуры не столь значительны, какие должны были бы быть при постоянном давлении инбридинга, связанном с самооплодотворением. Можно с уверенностью говорить о значительной степени панмиксии в колониях единого популяционного комплекса. В популяциях гастропод существуют механизмы, в силу которых наблюдаемые значения эффективной численности должны быть увеличены как минимум в 1.5–2 раза: это –множественные спаривания и процессы длительного хранения спермы животными (Murray, 1964; Clark, 1978), что свойственно и данному виду. Они являются адаптациями к резкому снижению численности репродуктивной группы.

Внутрипопуляционная изменчивость опоясанности. Полиморфные виды служат удобной моделью для изучения многих вопросов микроэволюции. Наиболее полно в этом отношении изучены виды отряда Geophila подотрядов Achatinina и Helexina. Существуют обзорные публикации и ряд работ по видам, в них не рассматриваемых (Jones et al., 1977; Clarke et al., 1978; Матекин, Макеева, 1977). Несмотря на большое количество работ, посвященных изучению популяционных структур, многие вопросы далеки от окончательного решения. Трудности связаны с тем, что многие исследования относительно кратковременны, и из поля зрения выпадают временны́е колебания тех или иных показателей, могущих существенно изменить первоначальную характеристику данной структуры.

Колонии сарапульской популяции *Br. fruticum* располагаются в участках пойменного смешанного леса. Протяженность исследованной площади с севера на юг около 4 км. Северный, меньший по размеру участок леса (около 10 га) изолирован лугом и болотом, где этот вид не обитает, от более крупного лесного массива, который неоднороден по микрорельефу, но почти весь заселен колониями вида. Между этими двумя участками находится "островок" растительности (около 200 м^2), подходящий к ним обоим на расстоянии 3 м. Лесная тропинка, огибающая островок с двух сторон, в дождливый сезон зарастала крапивой, причем меньший участок в иные годы смыкался с островком. Таким образом, изоляция между участками была неполной.

Во всех колониях хронографические колебания нашего показателя существенны. Сравнение между собой колоний подтвердило существенность их отличий и, следовательно, специфичность каждой из них. Тем не менее относительно небольшие по амплитуде и зачастую однонаправленные колебания изученного параметра заставляют предполагать существование в данном местообитании единой популяционной системы в виде полуизолированных панмиктичных колоний. Таким образом, есть все основания полагать, что крупные популяции *Br. fruticum* существуют в виде подразделенных популяций, состоящих из полуизолированных панмиктических колоний.

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, фактически вносящие вклад в генетический состав следующего поколения (Ли, 1978). Существует три основных типа распределения q, отвечающих определенной эффективной численности популяции. Эмпирическое распределение q в репродуктивной, а также в скрещивающейся группах животных сарапульской популяции *Br. fruticum* приближается к теоретическому, отвечающему большой эффективной численности. В данном случае это *l*-образная кривая нормального распределения с очень узким основанием и высокой вершиной (Ли, 1978). При таком распределении группировка частот генов происходит вокруг точки устойчивого равновесия, которая определяется противодействующими систематическими давлениями мутаций, отбора и миграции. Такое состояние популяции возникает при динамически постоянных факторах биогеоценоза.

В сарапульской популяции и в популяции из-под г. Талицы (Зауралье) мы наблюдаем увеличение доли каждой из гомозигот на величину дисперсии q за счет уменьшения доли гетерозигот. Это свидетельствует о подразделенности популяции по данной системе признаков. Величина дисперсии q для разных групп является мерой степени дифференциации (гетерогенности или изменчивости), которую можно соответственно использовать как меру дифференциации в большой непрерывно распределенной по ареалу популяции. Ей прямо пропорциональна величина F, т.е. коэффициент инбридинга. Если F равна или меньше 0.005, то дифференциация будет весьма незначительна,

что и имеет место в нашем случае. Большая непрерывно распределенная на большой площади популяция, в которой скрещивание индивидуумов ограничено "соседством", так что две отдаленные особи практически не могут скреститься друг с другом, демонстрирует неявно выраженную форму подразделенности, известную как изоляция расстоянием.

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 – 0.4 и 0.5 соответственно. Таким образом, выявляется изменчивость полиморфной структуры популяций близких географических районов.

Результаты дисперсионного анализа по соответствующим группировкам свидетельствуют о том, 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. Уровень изменчивости между колониями подразделенной популяции и между популяциями разных географических районов имеет один порядок величин (0.02–0.07), в то время как между всеми популяциями вида он на порядок выше и мало отличим от такового между видами отряда (0.26–0.29).

Отмечен относительно небольшой диапазон микрогеографической изменчивости у *Br. fruticum* – q колеблется в среднем в пределах от 0.42 до 0.60 в разных биотопах. Основная причина этого, вероятнее всего, – значительная однотипность микростаций. Обычно биотопы значимо отличаются друг от друга по соотношению частот морф в популяциях. Наибольшая частота q проявляется в биотопах, менее благоприятных для обитания вида. При анализе частоты q по ареалу вида выявляется клинальная изменчивость. Анализ данных по микрогеографической (биотопической) изменчивости опоясанности позволяет сделать вывод о том, что с возрастанием абсолютной высоты местообитаний в популяциях разных видов, как правило, увеличивается доля бесполосых раковин или раковин с относительно меньшим числом полос. Возрастает доля таких раковин и в открытых местообитаниях по сравнению с лесными.

ПОЛИМОРФИЗМ И СТРУКТУРА ТАКСОНОВ ВЫСОКОГО РАНГА

Категория надвидовой изменчивости определяется весьма сложными закономерностями. В основе их лежит взаимодействие между популяциями далеких или близких видов в биогеоценозах; различие или сходство среды биогеоценозов; "запреты" эпигенотипа, накладываемые на фенотип. Считается, что большинство генетических различий между близкородственными видами заложено в существующем полиморфизме. Виды с близкой экологией и историей обычно обладают сходной структурой изменчивости. Изменчивость многих видов шла как бы параллельно, их признаки копировали друг друга. В целом при исследовании изменчивости близких видов наблюдаются аллопатрическая конвергенция и симпатрическая дивергенция (Solem, 1985). Это подтверждает концепцию о биологическом взаимодействии близких видов (Schindel, Gould, 1977). Иными словами, мы наблюдаем сохранение исходной генетической информации, что составляет преемственность в развитии таксонов. В то же время, говоря о процессе дивергенции, мы вправе считать образуемые определенными группами видов таксоны высокого ранга адаптивными типами. Иерархическая последовательность таксонов подчиняется экспоненциальному закону. Такой характер структур связан с резким преобладанием монотипических или содержащих мало подчиненных таксонов групп над политипическими.

Отличия по значимым переменным фенотипа позволяют с достаточной степенью надежности оценить и различия между видами, возникшие в процессе их становления, т.е. при создании каждым из них новой экологической ниши. В настоящее время имеются данные по генетике окрасочных признаков раковины четырех видов подотряда Achatinina, одного вида Pupillina и десяти видов Helixina. Большинство видов полиморфны по одной из элементарных систем окрасочных признаков – опоясанности. Наиболее вероятный исходный вариант окраски – бесполосая раковина, точнее раковина, имеющая темновато-роговой общий фон окраски со светлой полосой по периферии. Один из путей дальнейшего изменения окраски – общее посветление фона и вторичное появление узора, состоящего из спиральных полос и рядов цветных спиральных пятен (Шилейко, 1978).

В связи в разным характером распределения полос на раковине нужно отметить, что все эти морфы относятся к одной системе признаков, образуя параллельные ряды изменчивости. Некоторые виды имеют не спиральную, а косо расположенную, близкую к поперечной или поперечную полосу на раковине. Количество полос на раковинах ряда видов может быть достаточно большим У различных видов существуют многочисленные варианты их слияния или расхождения, контролируемые полигенно. Известно, что локусы фонового цвета раковины сцеплены с локусами опоясанности и зачастую рассматриваются как супер-

гены. Ограничимся анализом опоясанности ряда представителей подотрядов.

В пределах подотряда Achatinina бесполосость выступает как доминантный признак, в подотряде Helixina наблюдаем неоднократную смену доминирования – у пяти видов бесполосая морфа доминирует, у четырех она рецессивна. У *Brephulopsis 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 2–3- и 4-полосые раковины с частотой около 0.02%. Производными от этого вида являются *Bradybaena schrenki* и *Bradybaena 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. *Bradybaena lantzi* достаточно близка к рассмотренным видам. У нее в популяциях резко преобладает 3-полосая морфа; все другие встречаются в качестве "реликтов" – возвратных мутаций. *Bradybaena almaatini* близка к этому виду; бесполосая морфа составляет 13%, характер наследования неизвестен. Популяции восточноазиатского вида этого рода – *Bradybaena similaris* – содержат в большинстве (88% в среднем по виду) рецессивную бесполосую морфу. У *Cepaea vindobonensis* основными являются две из полосатых морф; у двух других видов *Cepaea* в популяциях преобладает 5-полосая морфа, доминирует же бесполосая. У *Cochlicella acuta* преобладает 2-полосая морфа; бесполосая – рецессивна.

Виды, относящиеся к надсемействам инфраотряда Helixinia, достаточно широко представлены в Голарктике, а в ряде случаев и за ее пределами (Шилейко, 1979). Распределение видов по когортам признаков одинаково в Америке и в других регионах среди надсемейства Helicoidea и в среднем совершенно отлично от такового у представителей Hygromioidea. Разница (26.2%) в распределении бесполосых видов значительна; разница между бесполосыми видами Helicoidea из Америки и других регионов значительно меньше (4.1%).

Исходя из филогении и истории распространения, для нашего анализа принимается существование как части биотических сообществ видов рассматриваемых надсемейств в следующих регионах: Северная и Южная Америка, Западная Европа, территория бывшего СССР (Европейская часть, Карпаты, Кавказ, Крым, Средняя Азия и Алтай с Сибирью, Дальний Восток), Филиппины, Австралия. Каждый из рассматриваемых регионов характеризуется определенным количеством видов, обладающих той или иной когортой признаков, сгруппированных в систему. Виды рассматриваемых таксонов широко представлены в фауне Палеарктики. Во многих регионах они составляют значительную часть биотического сообщества или ассоциации за их пределами. Для оценки фенетического сходства была использована методика бинарных отношений с определением функции сходства. Основные результаты проведенной оценки сводятся к тому, что в процессе видообразования надсемейства Helicoidea возник центр формообразования – Северная Америка, и связь между признаками видов закономерно уменьшается по мере удаления от него. В этом же регионе отмечается наибольшая доля полиморфных видов; последнее говорит о том, что полиморфизм – адаптивен, и его формирование происходит лишь в процессе относительно долгого взаимодействия вида с факторами биогеоценоза. Наибольшая степень генетической изменчивости и наибольшее число полиморфных видов наблюдаются в семействах, имеющих наибольшее число политипических видов. Предложенный в данном разделе способ анализа материала базируется на представлении о том, что весь эволюционный процесс может быть представлен как биогеографическое целое (Grehan, 1988); каждая конкретная биота может быть рассмотрена как целостная совокупность морфологически и географически определенных таксонов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эволюционные процессы базируются на явлениях изменчивости. При этом индивидуальная изменчивость лежит в основе исторической изменяемости организмов. Изучая эволюционные изменения организмов, филогенетика рассматривает последовательность живых организмов во времени, точнее, в их эволюционном развитии (Скарлато, Старобогатов, 1974). Реакции организма, возникающие в связи с воздействием факторов внешней среды, являются первоначально функциональными раздражителями, вызывающими, в свою очередь, и формообразовательную реакцию. Специфика последней зависит прежде всего от самого организма (а не среды) и, в частности, от стадий онтогенеза, на которых действуют те или иные раздражители. Организм исторически развивался вне взаимодействия с определенными факторами или с данными их интенсивностями. Влияние этих факторов обусловливается качеством и интенсивностью воздействия и индивидуальными свойствами самого организма, в особенности его физиологическим состоянием (Шмальгаузен, 1968).

Анализ биологических особенностей исследованных видов и литературные данные о наземных гастроподах свидетельствуют о том, что их популяции подвержены *K*-отбору. Этот тип отбора приводит к большей 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. Формирование и поддержание в филогенезе соответствующих признаков и свойств происходит на основе существующих в онтогенезе данной формы генотипически обусловленных морфофизиологических предпосылок. Интегрированность вида обусловлена, помимо потока генов, тем, что все популяции обладают одними и теми же гомеостатическими системами и что эта характерная для всего вида система канализации обеспечивает бóльшую стабильность.

Взаимодействие между видами реализуется через конкуренцию и коэволюцию. В целом наблюдается взаимосвязанная эволюция родственных видов. На макроэволюционном уровне реализуется лишь небольшая часть возможных генетических комбинаций, и весь процесс приобретает направленность. Направленность процессов макроэволюции формируется отбором на основе богатства разнонаправленной изменчивости популяций. Все это позволяет раскрыть роль генотипической детерминации процессов макроэволюции. Темпы эволюции признаков на современной плоскости характеризуют различия между таксонами.

Адаптация биосистем определенного ранга базируется на структурном и функциональном разнообразии генетически изменчивых элементарных систем признаков; отбор идет на коадаптацию структур в целостных биосистемах. Все структуры имеют в своей основе одинаковые элементарные системы признаков, характеризующие функциональные качества популяций и ценозов как целостных систем. Наблюдается взаимосвязанность родственных видов, эволюционирующих во времени как единый объект, что свидетельствует также о целостной природе высших таксонов. Реализация гомеостатических механизмов происходит на структурных уровнях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Клабушкин 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.

Кэйн А. Вид и его эволюция. М.: Иностр. лит., 1958. 244 с.

Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978. 555 с.

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

Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. Филогенетика и принципы построения естественной системы // Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Труды ЗИН АН СССР. Т. 53. 1974. С. 30–46.

Шеппард Ф.М. Естественный отбор и наследственность. М.: Просвещение, 1970. 216 с.

Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea // Л.: Наука, 1978. 360 с. (Фауна СССР. Моллюски / АН СССР. Зоол. ин-т. Новая сер. № 117. Т. 3. Вып. 6).

Шилейко А.А. Система отряда Geophila (=Helicida) (Gastropoda, Pulmonata). Морфология, систематика и филогения моллюсков // Труды ЗИН АН СССР. 1979. Т. 80. С. 44–69.

Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). 2-е доп. изд. М.: Наука, 1968. 451 с.

Clark W.C. Hermaphroditism as a reproductive strategy for metazoans; some correlated benefits // N. Z. J. Zool. 1978. V. 5. № 4. P. 769–780.

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

Clarke B., Murray J. Ecological genetics and speciation in land snails of the genus Partula // Biol. J. Linn. Soc. 1969. V. 41. № 1. P. 31–42.

Crampton H.E. Studies on the variation, distribution and evolution of the genus Partula. The species inhabiting Tahiti // Washington, 1916. 311 p. (Carnegie Inst. Publ.; № 228).

Golikov A.N. Species and speciation in poikilothermal animals // Mar. Biol. 1973. V. 21. № 4. P. 257–268.

Goodhart C.B. Variation in a colony of the snail *Cepaea nemoralis* (L.) // J. Anim. Ecol. 1962. V. 31. № 2. P. 207–237.

Goodhart C.B. Why are some snails visibly polymorphic, and others not? // Biol. J. Linn. Soc. 1987. V. 31. № 1. P. 35–58.

Grehan J.R. Panbiogeography: evolution in space and time // Biol. Forum. 1988. V. 81. № 4. P. 469–498.

Gulick J.T. Evolution, racial and habitudinal // Washington, 1905. 269 p. (Carnegie Inst. Publ.; № 25).

Jones J.S., Leith B.H., Rawlings P. Polymorphism in *Cepaea*: a problem with too many solutions? Ann. Rev. Ecol. and Syst. 1977. № 8. P. 109–143.

Komai T., Emura S. A study of population genetics on the polymorphic land snail *Braybaena similaris* // Evolution. 1955. V. 9. № 3. P. 400–418.

Lamotte M. Recherches sur la structure genetique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.) // Bull. biol. France et Belg. 1951. № 35. P. 1–239.

McCracken G.F., Brussard P.F. Self-fertilization in the white-lipped land snail *Triodopsis albolabris* // Biol. J. Linn. Soc. 1980. V. 14. № 3–4. P. 429–434.

Murray J. Multiple mating and effective size in *Cepaea nemoralis* // Evolution. 1964. V. 18. № 2. P. 283–291.

Schindel D.E., Gould S.J. Biological interaction between fossil species: character displacement in Bermudian land snail // Paleobiology. 1977. V. 3. № 3. P. 259–269.

Solem A. Simultaneous character convergence and divergence in Western Australian land snail // Biol. J. Linn. Soc. 1985. V. 24. № 2. P. 143–163.