

*АКАДЕМИЯ НАУК СССР*

# **ЭКОЛОГИЯ**

**№ 4**



*ИЗДАТЕЛЬСТВО „НАУКА“*

**1971**

УДК 591.151 : 594.3

## ПОЛИМОРФИЗМ И ГРАНИЦЫ ПОПУЛЯЦИЙ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ РОДА *Bradybaena*

И. М. Хохуткин

Изучались выборки из популяций четырех видов наземных моллюсков: *Br. fruticum* (Müll.) — 5507 экз., *Br. schrencki* (Midd.) — 537 экз., *Br. lantzi* (Lindh.) — 887 экз. и *Br. almaatini* (Skv.) — 523 экз.; а также материалы различных коллекций по *Br. fruticum* — 1021 экз. Установлено, что популяции исследованных видов по цвету, форме раковины и «опоясанности» полиморфны и составляют параллельные ряды изменчивости. Наиболее четко полиморфизм популяций прослеживается по «опоясанности», так как этот признак не связан с возрастной структурой. Для *Br. fruticum* частота различных фенотипов может служить критерием в установлении границ природных популяций, особенно в случае отсутствия территориальной изоляции.

Рассматривая вопрос о выделении естественных популяций вида, исследователи сталкиваются с трудноразрешимой задачей — как очерить границы элементарных популяций в природе.

В малакологии уже ранними авторами показана крайняя локализованность фенотипически различных популяций наземных моллюсков (Gulick, 1905; Crampton, 1916; Diver, 1939). За «диагностические» параметры, по которым различались популяции, принимали так называемые индеферентные признаки окраски или закрученности раковины. Поэтому фактору географической изоляции при дифференциации популяций придавалось первостепенное значение. Другие исследователи (Rensch, 1933; Welch, 1938) считают, что дифференциация является результатом процесса естественного отбора.

Г. Ф. Гаузе и Н. П. Смараглова (1939) впервые показали опосредованную связь индеферентных признаков с физиологическими отправлениями организма. Дальнейшими исследованиями многих авторов была подтверждена корреляция между фенотипами разных локальных рас (их удобно обозначить термином «морфы») и условиями среды.

Было показано, что существует строгая корреляция между окраской раковины и «фоном субстрата» различных окрасочных типов у видов рода *Seraea*, а также выявлена зависимость между окраской различных морф и климатическими факторами (Schnetter, 1951; Lamotte, 1959 и др.). С другой стороны, оказалось, что частота типов окраски может существовать очень продолжительное время — с плейстоцена и до наших дней (Diver, 1929; Boettger, 1950; Cain, Sheppard, 1954; Schilder, 1957; Owen, 1965; Wolde, 1969). При этом, вероятно, действует стабилизирующий отбор. Большинство изолированных популяций оказались специфичны по частотам фенотипов (Rensch, 1933; Diver, 1939; Lamotte, 1952).

При изучении *C. nemoralis* в Англии Кэйном и Курри (1963а, в) открыт «эффект ареала». На сплошной территории, занятой данным видом, частота альтернативных морф в разных участках местности оказалась различной. Они установили, что соотношения этих частот свойственны различным популяциям и такое явление можно характеризовать как «эффект популяционного ареала». Таким образом, на основании различного числа морф оказалось возможным провести границу

между популяциями на сплошном участке ареала вида, где нет ясно выраженной изоляции между ними.

На процесс дифференциации популяций в таких условиях существуют две различные точки зрения. Одни авторы считают, что возникновение в одном местообитании различных популяций, отличающихся по соотношению фенотипов, может произойти в результате первоначально случайной колонизации, а затем эволюции таких колоний в балансируемые полиморфные системы под действием среды (Diver, 1929; Latotte, 1952; Komai and Emura, 1956; Goodhart, 1963). В противовес им Шеппард (Sheppard, 1952) и авторы «эффекта ареала» настаивают на том, что главная причина дифференциации популяций — естественный отбор и на его фоне действие случайных факторов нивелируется.

Противоречия снимаются высказыванием И. И. Шмальгаузена (1969) о том, что естественный отбор проявляется не только в воздействии на «группу особей» внешних условий, но и в ответной ее реакции на среду. Таким образом, отбор всегда имеет место, а так как группа особей всегда будет отличаться от «материнской» популяции, то первоначальная изоляция способствует дальнейшей дифференциации.

Несмотря на разные взгляды в отношении дифференциации популяций, по поводу их дальнейшей судьбы большинство авторов приходит к единому мнению, что отбор поддерживает внутривидовой полиморфизм.

Целью настоящего исследования явилось изучение полиморфизма популяций некоторых близких видов рода *Bradybaena* и выяснение вопроса о границах популяций в этой группе.

В 1965, 1967—1969 гг. сделаны выборки из популяций четырех видов: *Br. fruticum*—5507, *Br. schrencki*—537, *Br. lantzi*—887, *Br. almaatini*—523 экз. Кроме того, использованы материалы коллекций Зоологического института АН СССР и ряд наших фрагментарных сборов за прошлые годы по *Br. fruticum*—всего 1021 экз. Места сбора показаны в таблице. Способы обработки материалов и специальные расчеты приведены ниже.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### Форма раковин

Все рассматриваемые нами виды имеют следующие основные формы раковин: прижатоконическую, низкокубаревидную и шаровидную. С возрастом у *Br. fruticum* количество животных с прижатоконической формой раковины уменьшается почти со 100 до 6,7%; соответственно увеличивается число раковин с низкокубаревидной формой почти до 90%. Также появляются моллюски, имеющие шаровидную форму раковин; в последних группах они достигают около 20% общего числа животных. Аналогичные изменения наблюдаются и у других видов. Так, у *Br. schrencki* количество низкокубаревидных форм возрастает до 80—90, а шаровидных — до 17,2%. У *Br. lantzi* количество моллюсков, имеющих низкокубаревидную форму раковин, в старшевозрастных группах достигает 77—88%, у *Br. almaatini*—68—79%, а шаровидных — от 18 до 75% у первого вида и до 5—42% у второго.

Все эти изменения можно считать только возрастными при условии, что в старшевозрастных группах остаются исключительно шаровидные или только низкокубаревидные раковины. Но в этих группах, в популяциях всех видов, одновременно встречаются прижатоконические и шаровидные раковины. Этот факт давно известен и систематиками при рассмотрении *Br. fruticum* не исключалось существование двух видов — близнецов. Но, как показали наши анатомические вскрытия разных по

форме раковин моллюсков из одной и той же популяции, между ними нет никаких отличий по строению половой системы; все они, без сомнения, относятся к одному виду. В старшевозрастных группах соотношение этих форм следующее:

		Обороты
<i>Br. fruticum</i>	6,7 и 23,7%	3
<i>Br. schrencki</i>	0,6 и 17,2%	3
<i>Br. lantzi</i>	4,3 и 18,4%	4
<i>Br. almaatini</i>	8,7 и 42,2%	4

Таким образом, по форме раковин можно характеризовать полиморфную структуру популяций.

### Цвет раковин

В популяциях всех видов имеются раковины желтого и красного цветов. Количество желтых раковин с возрастом понижается у *Br. fruticum* от 98,7 до 58,2%, у *Br. schrencki* — от 88,5 до 68,7%, у *Br. lantzi* — от 100 до 65% и у *Br. almaatini* — от 70—80 до 37,5%. Количество раковин красного цвета изменяется в обратной пропорции, их число повышается до 40—50%. В популяциях исследуемых видов, особенно среднеазиатских, наблюдается и другая окраска раковин, например, белые и зеленые оттенки. И если количество «белых» раковин уменьшается с возрастом, то количество «зеленых» увеличивается.

Кроме названных основных цветов раковин и многочисленных переходных оттенков, раковины всех видов имеют одну (*Br. fruticum*, *Br. schrencki* и *Br. almaatini*) или три (*Br. lantzi*) спиральные цветные полосы. Эти полосы могут отсутствовать, и соотношение различных морф раковин в популяциях (полосатых и бесполосых) будет рассмотрено в следующем разделе. Здесь же нас интересует характер самих полос, их «выраженность», которая может быть разнообразной и играть большую роль в общем фоне окраски раковин. Полосы бывают «размытыми» настолько, что с трудом видны, как, например, у обоих среднеазиатских видов, а также в некоторых популяциях *Br. fruticum*. В очень больших пределах может варьировать ширина полос. Так, у *Br. lantzi* некоторые полосы, особенно средние, могут быть нитевидными, резко ограниченными, другие — широкими, расплывчатыми; за счет этого сильно меняется расстояние между ними и соответственно фон; так как сами полосы часто окрашены интенсивнее, чем остальная часть раковины.

Раковины моллюсков, живущих на открытых местах, окрашены в более «блеклые» цвета; фон их хорошо гармонирует с фоном растительности. Раковины моллюсков, живущих под пологом кустарников или деревьев, окрашены интенсивнее. Адаптивность окраски раковины в этом отношении несомненна. Отчетливее всего это проявляется у среднеазиатских видов, где гамма цветов гораздо богаче, чем у двух других видов. Некоторые популяции *Br. fruticum* из различных участков леса также отличаются по соотношению раковин различного цвета. Популяции из района Сарапула (выборки 3—6) отличаются по количеству раковин желтого цвета. В одной из них (3 и 5) они составляют 60,3%, в другой (4 и 6) — 77,5% от общего числа моллюсков в старшевозрастных группах. В среднем эти различия сохранились в течение двух лет наблюдений.

Таким образом, цвет раковины характеризует полиморфную структуру популяций изучаемых видов. Цвет и форма раковин повторяются у всех видов (красные и желтые, прижатоконические и шаровидные раковины) и образуют параллельные ряды изменчивости.

**«Опоясанность» раковин и вопрос о разграничении  
популяций в природе**

Раковины всех изучаемых видов имеют в разном количестве спиральные цветные полосы. Этот признак коррелятивно связан с внешней средой, и по соотношению морф, имеющих и не имеющих на раковине спиральные полосы, можно характеризовать различные популяции. Следует отметить, что все *Br. lantzi* имеют на раковине три спиральные полосы; крайне редко встречаются раковины, имеющие две спиральные полосы. Следовательно, популяции *Br. lantzi* не отличаются по этому признаку.

Материал по *Br. almaatini* и *Br. schrencki* также не позволяет подробно характеризовать популяции по этому признаку. В первой популяции *Br. almaatini* преобладает однополосая морфа; в другой алмаатинской популяции представлена только она; в двух других популяциях этого вида больше бесполовых раковин, а в популяциях *Br. schrencki*—полосатых (см. таблицу).

**Соотношение двух морф раковин в популяциях  
*Br. fruticum*, *Br. schrencki* и *Br. almaatini*  
(В скобках—количество материала)**

№ вы- борки	Популяции	Год сбора	Количество бесполо- вых раковин, %
<i>Br. fruticum</i>			
1	г. Сарапул . . . . .	1965	88,2 ± 2,87 (126)
2	г. Сарапул . . . . .	1967	78,3 ± 1,11 (1390)
3	г. Сарапул . . . . .	1968	77,1 ± 1,39 (911)
4	г. Сарапул . . . . .	1968	87,5 ± 1,26 (688)
5	г. Сарапул . . . . .	1969	89,0 ± 2,16 (209)
6	г. Сарапул . . . . .	1969	95,2 ± 2,10 (104)
7	г. Сарапул . . . . .	1967	50,0 ± 11,2 (20)
8	г. Елабуга . . . . .	1967	18,0 ± 3,48 (122)
9	пос. Красноуфольский . . . . .	1967	70,0 ± 1,92 (570)
10	пос. Красноуфольский . . . . .	1967	75,2 ± 1,88 (527)
11	г. Ишимбай . . . . .	1967	88,1 ± 2,88 (126)
12	г. Катав-Ивановск . . . . .	1967	74,9 ± 4,19 (107)
13	пос. Миассово . . . . .	1967	100 (101)
14	г. Свердловск . . . . .	1965	100 (6)
15	г. Свердловск . . . . .	1967	93,9 ± 2,44 (96)
16	г. Свердловск . . . . .	1968	83,4 ± 6,79 (30)
17	ст. Поповка . . . . .	1969	35,6 ± 4,76 (101)
18	д. Красный Бор . . . . .	1969	100 (29)
19	г. Орджоникидзе . . . . .	1968	78,7 ± 2,70 (230)
20	с. Тарское . . . . .	1968	49,9 ± 13,4 (14)
21	пос. Виснм . . . . .		73,1 ± 8,70 (26)
22	с. Старо-Субханкулово . . . . .		71,4 ± 6,97 (42)
23	Московская область . . . . .		87,9 ± 5,68 (33)
24	Ярославская область . . . . .		81,9 ± 4,23 (83)
25	Брянская область . . . . .		76,1 ± 4,55 (88)
26	Весь ареал . . . . .		77,4 ± 1,53 (749)
<i>Br. schrencki</i>			
1	г. Горная Ульбинка . . . . .	1969	5,1 ± 3,52 (39)
2	д. Бобровка . . . . .	1969	14,9 ± 3,54 (101)
3	с. Ленинка . . . . .	1969	15,7 ± 2,15 (287)
<i>Br. almaatini</i>			
1	г. Алма-Ата . . . . .	1969	1,2 ± 0,66 (277)
2	г. Алма-Ата . . . . .	1969	0 (109)
3	псс. Иссык . . . . .	1969	70,1 ± 4,18 (120)
4	пос. Иссык . . . . .	1969	64,7 ± 11,6 (17)

Примечание. 21—26—материалы различных коллекций.

Наиболее полный материал в отношении этого признака представлен по *Br. fruticum* (см. таблицу). Раковины этого вида могут иметь одну спиральную полосу, или она может отсутствовать и лишь в очень редких случаях (2 экз. из 6528 особей) встречаются раковины с тремя спиральными полосами. Таким образом, по этим признакам все виды образуют параллельные ряды изменчивости, но не все из них обнаружены.

Как видно из таблицы, *Br. fruticum* имеет больше раковин (77,4%), на которых отсутствует спиральная полоса. Имея много незначительных по количеству экземпляров сборов, мы рассмотрели почти весь коллекционный материал как одну большую выборку, не выделяя популяций. Но уже в тех случаях, когда в выборках из каждого места, сделанных в Московской, Ярославской, Брянской областях и на Урале, имеется относительно большое количество моллюсков, соотношение полосатых и бесполосых раковин в них различно.

Визуальное определение наличия или отсутствия полос производится значительно легче, чем определение цвета или формы раковин, так как соотношение двух морф альтернативно. Кроме того, цвет и форма раковин подвержены возрастной изменчивости; в этих случаях полиморфизм популяций затушевывается. Следует выяснить, связано ли соотношение полосатых и бесполосых раковин с возрастной структурой популяций. Нужно установить, достоверно ли различаются по соотношению обеих морф возрастные группы в популяциях. Для этого вычислим разницу в соотношении двух морф между каждой последующей парой возрастных групп в каждой популяции; а затем вычислим сумму всех разностей всех популяций вместе. Ошибка каждой полученной разности будет равна корню квадратному из суммы квадратов всех ошибок, всех сравниваемых между собой чисел ( $\sum$  разностей  $\pm \sqrt{m_1^2 + m_2^2 + \dots + m_n^2}$ ). Для доказательства достоверности полученных величин вычисляем критерий Стьюдента по формуле

$$t = \frac{\sum \text{разностей}}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2 + \dots + m_n^2}}$$

Получаем следующие величины:

Возрастные группы	$\sum$ разностей	t
1 и 0 . . . . .	-15,5 ± 24,6	0,63
2 и 1 . . . . .	+26,1 ± 44,9	0,58
3 и 2 . . . . .	+44,9 ± 69,4	0,65
Общее . . . . .	+55,5 ± 86,3	0,64

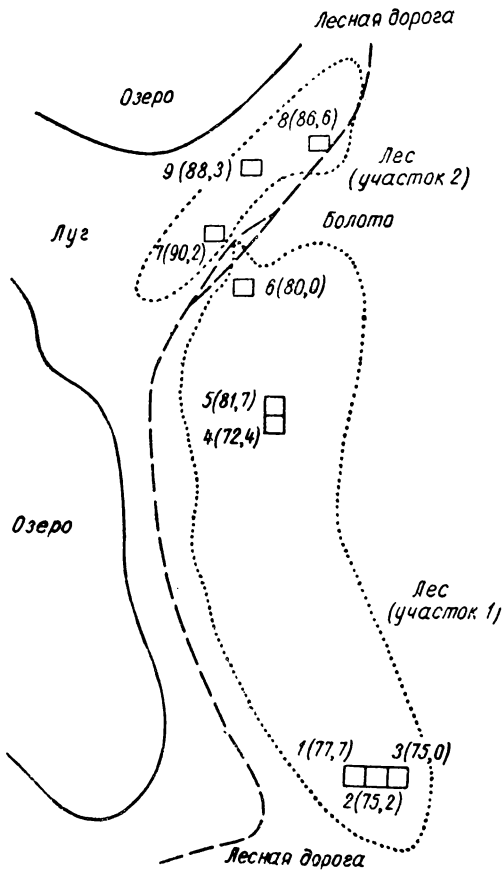
Как видно, нет достоверных различий по соотношению двух морф в каждой паре возрастных групп. Таким образом, не выявляется связь этого признака с возрастной структурой популяций. Следовательно, каждая популяция может рассматриваться по этому признаку как однородная группа особей (см. таблицу).

Каждая популяция специфична по соотношению двух морф. В миассовской популяции (13) и в одной из популяций Ленинградской области (18) имеется только бесполосая морфа. Первая популяция обитает на болоте, вторая — в канаве. В другой ленинградской популяции, обитающей в лесном колке, преобладает полосатая морфа (64,6%). В свердловской популяции (14—16), собранной на лесном болоте, преобладают бесполосые раковины (около 90%). В большинстве остальных популяций бесполосая морфа составляет 70—75% и больше. В ела-

бужской популяции (8), в основном представлены полосатые раковины (82%). Эта популяция обитает в пойме реки.

Таким образом, в ряде случаев отличия по соотношению двух морф очень велики; многие популяции менее резко отличаются по этому признаку; но, как правило, эти различия статистически достоверны. Так как все популяции, где наблюдается случайное сходство по этому признаку, изолированы большими расстояниями, то не возникает сомнения в их самостоятельности.

Иначе обстоит дело, когда популяции расположены в непосредственной близости друг от друга. Так, при анализе материала из района Сарпула видно, что выборка 1 за 1965 г. по рассматриваемому признаку достоверно отличается от выборки 2 1967 г. ( $t=3,21$ ). Так как сбор произведен в одних и тех же участках пойменного леса, на первый взгляд мало отличных друг от друга, то возникает вопрос, за счет чего получилась разница в соотношении морф в этих выборках. С этой целью мы проанализировали сборы 1968 г. из двух участков леса (см. рисунок). При сплошной выборке с площадок в  $1 \text{ м}^2$  в первом участке леса соотношение двух морф варьирует в очень широких пределах (от 50 до 100%). Однако при суммировании материала со смежных площадок размах колебаний сокращается, и уже на 2—3  $\text{м}^2$  наблюдается довольно однородное распределение частот двух морф. При дальнейшем увеличении площади сбора получаем очень близкое распределение (площадки 1—3 по  $100 \text{ м}^2$  и более) — около 77% бесполосой морфы. Чтобы



Соотношение фенотипов в двух участках леса в районе Сарпула:

Числа — номера площадок; цифры в скобках — количество животных бесполосой морфы в % от общего числа моллюсков.

проследить границы распределения частот фенотипов в том же массиве леса, были взяты пробы по всей протяженности с юга на север. На площадках № 4 и 5 сохраняются в среднем близкое к первым трем соотношению двух морф (около 77%). Через 500 м, у границы участка 1, на площадке № 6; соотношение двух морф несколько иное, но близко к предыдущим площадкам (80%). На площадках № 7—9, в новом массиве леса (участок 2), соотношение двух морф другое (86,6—90,2% бесполосой морфы). Эти два участка изолированы и контактируют лишь в одном месте, где приблизительно на расстоянии трех метров островок растительности площадью около  $140 \text{ м}^2$  лежит между двумя этими участками леса и где обитает *Br. fruticum*. При сравнении выборок из этих двух участков леса разница в соотношении двух морф статистически значительна ( $t=5,53$ ). Очень большая численность моллюсков в этих

участках леса в сочетании с различным соотношением двух морф позволяет считать, что здесь обитают, по крайней мере, две различные популяции *Br. fruticum*. Этим же фактом объясняется различие в соотношении двух морф в двух предыдущих выборках, так как сборы производились в разных участках леса. Различия в соотношении двух морф на площадках 6 и 7 в следующем году сохранились, но частота их изменилась на обеих площадках (88,7 и 95,2% вместо 80,0 и 90,2% в 1968 г.). В 1969 г. в этих участках леса для популяций *Br. fruticum* сохранилось различие по двум морфам ( $t=2,06$ ), но частота их изменилась в обоих участках леса. Так как площадки 6 и 7 лежат недалеко друг от друга, и между ними находится территория, также заселенная моллюсками, то, по-видимому, происходит определенное перемешивание животных двух популяций за счет активности особей. Возможно, что граница между популяциями имеет несколько иной характер и популяционный ареал может быть еще меньше. Внутри первого массива леса распределение моллюсков не сплошное, как во втором, а прерывистое, за счет болотистых участков. Кроме того, животных, собранных на островке леса, мы включали в общую выборку из участка 1 на том основании, что заросли крапивы пересекают тропинку, идущую между этим островком и первым участком, тогда как между вторым участком и островком нет никакой растительности на другой тропинке. Но если рассмотреть соотношение двух морф в первом участке леса без учета их частоты на «островке» (91,3%), то это соотношение в выборке 1969 г. составит 86,7 вместо 89,9%. Общая разница будет больше приближаться к разнице в сборе 1968 г., когда основная масса моллюсков была собрана на территории первого участка. Не исключено также, что на островке формируется своя популяция, так как численность моллюсков здесь достаточна высока.

Во всяком случае, нельзя исключать возможность начинающегося обособления популяций. Две красноусольские популяции изолированы дорогой и небольшими горами; расстояние между ними 3—5 км. Частота двух морф в них различна (70,0 и 75,2%), но это отличие лежит на пределе, улавливаемом статистически ( $t=1,93$ ). В то же время, в строго ограниченной популяции в районе Свердловска колебания в соотношении двух морф по годам не выходят за пределы средних отклонений ( $t=1,45$ ).

Таким образом, когда изоляция популяций выражена недостаточно четко, то есть когда они обитают в непосредственной близости, на основании различий в частотах двух (или большего числа) морф можно установить границы популяций в природе.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полиморфизм популяций исследованных видов проявляется в отношении формы раковин и окрасочных признаков. Полиморфная структура популяций, выявленная на основании формы и цвета раковины, затушевывается возрастной изменчивостью этих признаков. Они повторяются в популяциях всех видов (две основные формы и два основных цвета) и образуют параллельные ряды изменчивости (Вавилов, 1922). Эти признаки тесно связаны с условиями окружающей среды, адаптивность их в этом отношении несомненна. Многочисленные переходные формы находят свое объяснение в наличии мобилизационного резерва изменчивости (Шмальгаузен, 1969).

При анализе окрасочных признаков, носящих дискретный характер («опоясанность» раковин), можно предполагать наличие коррелятивных связей. Особенно показательное заселение канавы только бесполо-



сыми особями *Br. fruticum* одной из популяций Ленинградской области. Этот факт согласуется с аналогичными данными по *C. hortensis* (Schnetter, 1951). В других случаях эти связи выражены менее четко. Однако ясно, что связь альтернативных признаков со средой опосредована; это позволяет подойти к такого рода признакам как к естественным маркерам природных популяций. Здесь необходимо оговориться: мы не считаем соотношение альтернативных типов в популяциях единственным критерием для выделения природных популяций. Но наши исследования, наряду с аналогичными данными других авторов, полученными на других видах моллюсков, показывают, что частота различных фенотипов в популяциях может помогать в установлении и изучении границ популяций при отсутствии строгой территориальной изоляции. В этих случаях, как и у *C. nemoralis*, наблюдается «эффект ареала».

Полученные нами результаты подтверждают данные о незначительных размерах популяций у наземных моллюсков, независимо от характера изоляции, и о специфичности популяций по соотношению частот морф.

Институт экологии растений и животных  
УФАН СССР

Поступила в редакцию  
23 сентября 1970 г.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Vavilov N. The law of homologous series in variation. Journ. Genetics, 1922, 12, № 1. Цит. «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости», Л., изд. «Наука», 1969.
- Гаузе Г. Ф. и Смарагдова Н. П. Потеря в весе и смертность у правозавитых и левозавитых особей улитки *Fruticicola lantzi*. Зоол. журнал, 1939, № 2.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Изд. 2-е, Л., изд. «Наука», 1969.
- 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.). Syllogomena Biologica, Leipzig, 1950.
- Cain A. J. a. Currey J. D. Area effects in *Cepaea* on the Larkhill artillery ranges, Salisbury Plain. J. Linn. Soc. (Zool.), Ld., 1963a, 45, № 303.
- Cain A. J. a. Currey J. D. The causes of area effects. Heredity, 1963, 18, № 4.
- Cain A. J. a. Sheppard P. M. Natural selection in *Cepaea*. Genetics, 1954, 39, № 1.
- Diver C. Fossil records of Mendelian mutants. Nature, 1929, 124.
- Diver C. Aspects of the study of variation in shails. J. Conch., 1939, 21, № 4-5.
- Crampton H. E. Studies on the variation, distribution and evolution of the genus *Partula*. The species inhabiting Tahiti. Carn. Inst. Washingt. Publ., 1916, 228.
- Goodhart C. B. «Area effect» and non-adaptive variation between populations of *Cepaea* (Mollusca). Heredity, 1963, 18, № 4.
- Gulick J. T. Evolution, racial and habitudinal. Carn. Inst. Washingt. Publ., 1905, 25.
- Komai T., Emura S. Population genetics of the land snail *Bradybaena similaris* Syd. Iden., Tokyo, 1956.
- Lamotte M. Le rôle des fluctuations fortuites dans la diversité des populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.), Heredity, 1952, 7, № 6.
- Lamotte M. Polymorphism of natural populations of *Cepaea nemoralis* (L.) Cold. Spring. Harbor. Symp. Quant. Biol., 1959, 24.
- Owen D. F. A population study of an equatorial land snail *Limicolaria martensiana* (Achatinidae). Proc. Zool. Soc., Ld., 1965, 144, № 3.
- Rensch B. Zoologische Systematik und Artbildungsproblem. Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1933, p. 19.
- Schilder F. A. Sechsjährige Konstanz einer Population von *Cepaea nemoralis*. Arch. Moll., 1957, 86, № 1-3.
- Schnetter M. Veränderung der genetischen Konstitution in natürlichen Populationen der polymorphen Bänderschnecken. Zool. Anz. Suppl., 1951, 15.
- Sheppard P. M. Natural selection in two colonies of the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*. Heredity, 1952, 7, № 6.
- Welch D'A. A. Distribution and variation of *Achatinella mustelina* Migh. in the Waianae Mountains. Oahu. Bishop. Mus. Bull., 1938, 152.
- Wolda H. Stability of a steep cline in morph frequencies of the snail *Cepaea nemoralis* (L.). J. Animal. Ecol., 1969, 38, № 3.