

ПРОБЛЕМЫ
ЭВОЛЮЦИИ
PROBLEMS
OF
EVOLUTION

III

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ ОТДЕЛЕНИЕ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ

Том III

Под редакцией Н.Н. Воронцова



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА» · СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

НОВОСИБИРСК · 1973

В III томе «Проблем эволюции» рассмотрены как общие закономерности эволюционного процесса, так и вопросы эволюции на разных уровнях организации живого.

Книга рассчитана на научных работников, аспирантов, преподавателей вузов, студентов старших курсов, интересующихся вопросами общей и теоретической биологии, применением математических методов в биологии.

Volume III of „Problems of Evolution“ covers both general patterns of the evolutionary process and problems of evolution at different levels of organization of living matter.

The book is aimed at scientists', lectures and students of biology and all those interested in general and theoretical problems of biology and in applications of mathematics to biology.

УЧРЕЖДЕНИЯ, ПРИНИМАВШИЕ УЧАСТИЕ В СОСТАВЛЕНИИ ВЫПУСКА:

Биологический институт ДВНЦ АН СССР (Владивосток)
Институт цитологии и генетики СО АН СССР (Новосибирск)
Зоологический институт АН СССР (Ленинград)
Биологический институт СО АН СССР (Новосибирск)
Иркутский государственный университет
Институт математики СО АН СССР (Новосибирск)
Институт гидродинамики СО АН СССР (Новосибирск)
Институт прикладной математики АН СССР (Москва)
Научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства (Ленинград)
Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР (Свердловск)
Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР (Владивосток)
Институт леса и древесины СО АН СССР (Красноярск)
Ленинградский институт советской торговли им. Ф. Энгельса
Бирский государственный педагогический институт
Агрофизический научно-исследовательский институт ВАСХНИЛ (Ленинград)
Музей естественной истории Университета им. Гумбольдта (Берлин).

В составлении и редактировании данного выпуска принимали участие *А. С. АНОНОВ, А. Д. БАЗЫКИН, Л. Д. КОЛОСОВА*, акад. *А. И. ОПАРИН, Е. Н. ПАНОВ*.

Проблема вида и изолирующие механизмы эволюции

Ю. И. НОВОЖЕНОВ, В. Е. БЕРЕГОВОЙ, И. М. ХОХУТКИН

ОБНАРУЖЕНИЕ ГРАНИЦ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ У ПОЛИМОРФНЫХ ВИДОВ ПО ЧАСТОТЕ ВСТРЕЧАЕМОСТИ ФОРМ

Несмотря на бесспорные успехи теоретических представлений о популяциях как элементарных эволюционирующих группировках вида, вопрос практического обнаружения их в природных условиях далек от конкретного решения. Наша работа основывается на понимании популяции как панмиктического единства части видового населения. В этом смысле мы исходим из конкретных эволюционно-генетических определений популяции как совокупности особей, населяющих единый ареал и составляющих интегрированный и коадаптированный генофонд с характерным фенотипом, определяемым и поддерживаемым естественным отбором (Четвериков, 1926; Fisher, 1930; Wright, 1931; Dobzhansky, 1950; Lerner, 1954; Тимофеев-Ресовский, 1958; Дубинин, 1966).

Несколько другой подход к решению этого вопроса у некоторых экологов (Корчагин, 1964; Лобачев, 1964; Пантелеев, 1966; Правдин, 1967; Наумов, 1967). Они за основу выделения природных популяций вида принимают иные, нежели степень панмиксии, критерии. Если при выделении популяций исходить из анализа факторов среды и особенностей обитания вида и по ним судить о иерархии видового населения, как это делает, например, П. А. Пантелеев (1966), то ускользает главная особенность популяции — единство составляющих ее особей. На наш взгляд, более объективен обратный путь, а именно: по единству особей, слагающих ту или иную популяцию, выделять природные группировки видового населения и затем на основе реальности существования такого факта судить об особенностях среды и давлении отбора, поддерживающего такое разделение.

Основной критерий единства населения внутривидовой группы — степень панмиктических связей слагающих ее индивидуумов. Степень панмиксии пока достаточно удобно практически можно определить лишь у полиморфных видов, снабженных естественными маркерами. Как известно, полиморфизмом называют прерывистое разнообразие форм внутри вида, не связанное ни с какими барьерами для скрещивания и совместного существования и произведенное на единой генотипической основе (Ford, 1940; Берг, 1957; Huxley, 1955). Все особи полиморфной группы сходны друг с другом генотипически по всем наследственным факторам, за исключением тех, которые и образуют различия, реализующиеся посредством расщепления. Установлено, что соотношение двух или более форм внутри какой-либо группировки особей вида специфично и сохраняется довольно продолжительное время (Blair, 1947;

Gordon H., Gordon M., 1950; Cain, Sheppard, 1954; Komai; Emura, 1955; Lamotte, 1959; Halkka, 1962; Owen, Wiegert, 1962; Cain, Currey, 1963а, б, в; Береговой, Новоженов, 1967; Хохуткин, 1971).

Таким образом, частоты форм обусловлены стабилизирующим отбором, характерным для местообитания, и степенью изолированности данной группировки от соседних (Ford, 1964). Иными словами, если частота формы постоянна для населения какого-либо района, то, очевидно, направление отбора и степень панмиксии постоянны в пределах данного ареала. Отсюда, естественно, следует, что особи, населяющие этот ареал, относятся к одной элементарной менделевской популяции. Изменение отбора или нарушение свободного скрещивания — панмиксии вследствие возникновения изоляционного барьера или дрейфа генов могут привести и приводят к дифференциации популяционного населения. Однако, не касаясь этого вопроса более детально, перейдем к изложению своего материала по практическому обнаружению популяционных границ в природе.

Bradybaena fruticum (Müll.) — единственный европейский представитель семейства Bradybaenidae является гермафродитом. Особи этого вида представлены двумя фенотипами, характеризующимися наличием или отсутствием на оборотах раковины цветной спиральной полосы.

В 1965—1968 гг. были сделаны выборки из следующих мест: правобережья Камы (г. Елабуга), левобережья Камы (г. Сарапул), гор Южного Урала: правобережья р. Белой (пос. Красноусольский), излучины р. Миасс (пос. Миассово). Ранее было показано (Хохуткин, 1971), что различные возрастные группы каждой популяции не отличаются по соотношению двух форм, в то время как популяции в целом отличны между собой по этому признаку (табл. 1). Это касается как популяций, незначительно удаленных друг от друга (№ 5 и 6 — на 3 км), так и удаленных одна от другой на сотни километров (№ 1, 5, 7 и 8).

Таблица 1

Распределение частот двух фенотипов в популяциях *Br. fruticum*
(в скобках — количество материала)

№ выборки	Популяции	Год сбора	Количество бесполосных раковин, %
1	Сарапул	1965	88,2±2,87 (126)
2		1967	78,3±1,11 (1390)
3		1968	77,1±1,39 (911)
4		1968	87,5±1,26 (688)
5	Красноусольский	1967	70,0±1,92 (570)
6		1967	75,2±1,88 (527)
7	Елабуга	1967	18,0±3,48 (122)
8	Миассово	1967	100 (101)

В миассовской популяции вообще отсутствует «полосатая» форма, а в елабужской, наоборот, эта форма преобладает. В остальных популяциях «бесполосая» форма составляет 70—80% всех животных. Таким образом, большинство популяций *Br. fruticum* отличается по соотношению двух форм, хотя некоторые из них, отстоящие на значительные расстояния, могут иметь случайное сходство. Следовательно, каждая популяция характеризуется специфическим соотношением фенотипических форм.

Так как все популяции, где наблюдается случайное сходство, достаточно изолированы одна от другой, не возникает сомнения в их самостоятельности.

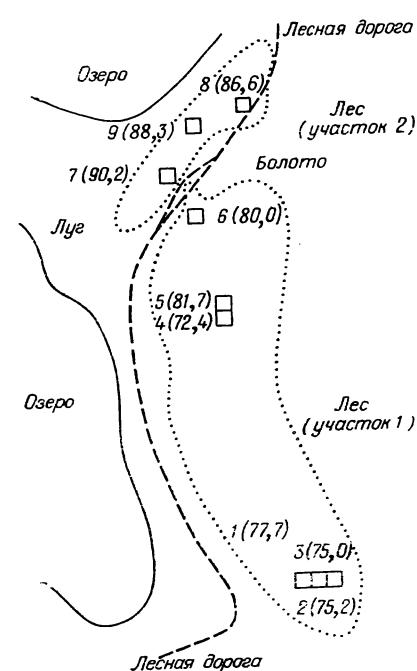
Иначе обстоит дело, когда популяции расположены в непосредственной близости друг от друга. Так, при анализе материала из района Сарапула видно, что выборка 1 за 1965 г. по рассматриваемому признаку достоверно отличается от выборки 2 1967 г. ($t=3,21$). Так как сбор проведен в одинаковых участках пойменного леса, на первый взгляд мало отличных друг от друга, то возникает вопрос, за счет чего получилась разница в соотношении форм в этих выборках. С этой целью мы проанализировали сборы 1968 г. из двух участков леса (см. рисунок).

Участок 2 (площадь 10 га) от гораздо большего участка 1 изолирован болотом и лугом, где *Br. fruticum* полностью отсутствует. Единственная зона контакта между этими участками — островок леса, поросший кустарником и крапивой (площадь около 140 м²) и лежащий от них на расстоянии 3 м. Тропинки, огибающие этот островок поросли крапивой. Но тем не менее смешения форм из разных участков в этой зоне не происходит, о чем свидетельствует их различное соотношение на площадках 6 и 7 в зоне контакта.

Рассмотрев приведенные факты, мы вправе полагать, что участки 1 и 2 заселены двумя популяциями *Br. fruticum*, каждая из которых характеризуется своим соотношением двух форм (см. табл. 1). Более детальный анализ при последующих исследованиях этих поселений позволит уточнить границы элементарных популяций и, возможно, окажется, что их формирование происходит на еще более мелких территориях.

Пенница обыкновенная (*Phlaenus sputarius* L.) изучалась в окрестностях г. Свердловска на Среднем Урале. Массовый сбор материала проводился кошением сачком на лугах в июле — августе (1964—1968), когда вид представлен взрослой стадией. Поскольку пенница дает одно поколение в год, все особи относятся к одному возрасту. Изменчивость пенницы обыкновенной сводится к 9 формам у самок (*typica*, *populi*, *trilineata*, *flavicollis*, *leucocerphala*, *quadrimaculata*, *leucophtalma*, *marginella*, *lateralis*) и 3 формам у самцов (*typica*, *populi*, *trilineata*). Поскольку полиморфизм самок проявляется наиболее полно, межпопуляционные сравнения удобнее проводить только по самкам.

Рассматриваемый в настоящей статье материал по пеннице обыкновенной составляет 5635 самок из 16 пунктов по южной и северной окраинам Свердловска. Выборки брались на сплошных поселениях пенницы обыкновенной в сосново-березовом лесу паркового типа и на лугах в пойме речек среди болот. Все семь выборок в лесном массиве на южной окраине Свердловска не различаются между собой статистически и рассматриваются как одно целое в составе популяции I. Выборка с болотистого луга с ивняком в 500 м от лесного массива за проселочной дорогой достоверно отличается по составу и отнесена нами к популяции II (табл. 2). На северной окраине Свердловска такие же выборки в однородном сосново-березовом парковом лесу оказались одинаковыми по составу, тогда как пробы из соснового молодня-



Соотношение фенотипов в двух участках леса под Сарапулом.

Числа 1—9 — номера площадок; цифры в скобках — количество животных бесполосной морфи в процентах от общего числа моллюсков.

ка, отделенного 70 м и железной дорогой, оказались иными. Следующие дальше к северу на 400 м поселения пеници на влажном лугу с ивняком среди болот в пойме реки оказались резко отличными по своему составу от всех прочих популяций. На этом пространстве, таким образом, образовались три расположенные по соседству популяции: III, IV и V. Различия между ними статистически существенны (см. табл. 2) и сохраняются в течение нескольких лет (Береговой, 1966).

Майские хрущи *Melolontha hypocastani* F. в обследованных районах Среднего Зауралья (Верхне-Тавдинский район Свердловской области) и Западной Сибири (Заводоуковский и Юргинский районы Тюменской области) представлены двумя фенотипами. Особи с красной переднеспинкой и ногами условно названы нами «красными», а особи с черной переднеспинкой и ногами — «черными». Очень редки индивидуумы с черной переднеспинкой и красными ногами. С полом окраска жуков не сцеплена: соотношение красных и черных жуков для самок и самцов одинаково.

В течение шести лет в одно и то же время проводились сборы хрущей в трех указанных районах. В результате подсчета соотношения красных и черных жуков в выборках удалось обнаружить три популяции хрущей с постоянным соотношением частоты этих фенотипов как в пределах популяционного ареала, так и по годам.

Популяции I и II смежные и имеют вместе протяженность с севера на юг 100 км. Маршрутное обследование в этом направлении позволило установить, что частота встречаемости красных и черных жуков не меняется на протяжении 50 км от г. Заводоуковска до пос. Лебедевка; пробы брались через 5 км. Далее к северу начинается небольшая переходная зона (около 5 км), где даже в годы максимальной плотности

Таблица 2

Состав двух популяций пеници у Свердловска в абсолютных числах и процентах
(в знаменателе)

Популяция	<i>typica</i>	<i>populi</i>	<i>tritinea</i>	<i>flavicollis</i>	<i>leucosperhalis</i>	<i>quadrimaculata</i>	<i>leucophalma</i>	<i>marginella</i>	<i>lateralis</i>	Всего, экз.
<i>Южная окраина, 1966 г.</i>										
I, южная	2639/85,7	131/4,3	42/1,4	52/1,7	51/1,7	25/0,8	106/3,4	21/0,7	9/0,3	3076/100
II, водоем	190/70,9	9/3,4	10/3,7	20/7,5	7/2,6	3/1,1	19/7,1	10/3,7	0	268/100
<i>Северная окраина, 1964—1965 гг.</i>										
III, лес 1965 г.	85,6/86,4	31/3,1	14/1,4	27/2,7	30/3,0	9/0,9	13/1,3	12/1,2	0	992/100
IV, сосновый молодняк 1965 г.	382/90,6	14/3,3	0	13/3,1	0	0	6/1,0	0	0	422/100
V, луг, 1964 г.	454/74,6	32/5,3	14/2,3	7/1,2	0	8/1,3	2/0,3	2/0,2	85/14,0	609/100

Таблица 3

Частота «красных» жуков в популяциях майского хруща

Год	% красных от общего $M \pm t$	Количество жуков в выборке, экз.
<i>Популяция I. Пос. Лесной, Юргинский район, Тюменская область</i>		
1963	15,0 ± 0,43	7000
1964	16,4 ± 0,57	4180
1965	18,7 ± 2,77	198
1966	12,9 ± 1,35	615
1967	15,4 ± 0,88	1677
1968	14,9 ± 0,73	2235
<i>Популяция II. Пос. Лебедевка, Заводоуковский район, Тюменская область</i>		
1964	3,4 ± 0,49	1370
1965	2,5 ± 1,43	119
1966	2,4 ± 2,35	42
1967	5,2 ± 0,94	553
1968	4,2 ± 0,77	662
<i>Популяция III. Пос. Карьер, Верхне-Тавдинский район, Свердловская область</i>		
1964	73,8 ± 1,06	1720
1965	79,2 ± 4,63	77
1966	73,1 ± 1,20	1353
1967	70,2 ± 1,12	1651
1968	72,3 ± 0,78	2737

популяций численность хрущей крайне незначительна, хотя условия местности и типы лесорастительных условий никак не меняются. По этой причине количество жуков в выборках из этой зоны невелико, однако полученный материал достаточно ясно свидетельствует о существовании тут границы двух популяций. При дальнейшем продвижении на север еще на 50 км частота фенотипов продолжает оставаться постоянной, характерной для этой популяции (см. табл. 3). Дальнейшее изменение частоты фенотипов наблюдается уже за пос. Сосновка, где расположена следующая популяция хрущей, северная граница которой в настоящее время меняется из-за продвижения майского жука на север в связи с интенсивными рубками леса. От этой основной маршрутной линии пробы брались также на 10—20 км к востоку и западу.

Популяция III удалена на 200 км к северо-западу от популяции I и изолирована от последней реками и массивами болот. Территория, занятая однородным по фенотипическому составу населением хрущей, составляет в этом районе более 10 тыс. га, куда входят главным образом зарастающие сосной и бересой вырубки 20—30-летней давности. Резкого изменения лесорастительных условий как по типу леса, так и по почвам тут не обнаружено, однако по фенооблику данная популяция заметно отличается от предыдущих, так как здесь преобладают красные жуки (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ ДАННЫХ

Накопленные к настоящему времени факты свидетельствуют о существовании у многих видов насекомых и наземных моллюсков популяционных ареалов с довольно четкими границами, которые обнаруживаются по смене частоты встречаемости различных фенотипов, т. е. по изменению степени полиморфности. Безусловно, данный метод не претендует на универсальность, хотя бы потому, что полиморфность, присущая в принципе всем видам, не всегда достаточно четко проявляется фенотипически. Практические и методологические основы дифференцировки видового населения на отдельные популяции заложены в трудах многих экологов и специалистов по разным группам животных (Арнольди, 1946, 1957; Andrewartha, Birch, 1954; Гиляров, 1954; Бей-Биенко, 1959; Беклемишев, 1959; Шварц, 1960; Mayg, 1963; Наумов, 1964; и др.). Требуется, однако, обратить внимание на особенности, которые не позволяют подчас объективно дифференцировать население вида даже при

хорошей изученности его популяционной экологии и закономерностей стационарного расселения. Имеется в виду обнаружение многими исследователями заметных изменений частоты фенотипов у особей на местности, где невозможно найти каких-либо различий в условиях их существования и где население составляет, казалось бы, одну совокупность (Komai, Emiga, 1955, 1956; Dowdeswell, 1956; Goodhart, 1962, 1963; и др.).

Аналогичная картина наблюдается и у рассматриваемых нами полиморфных видов. Например, не удалось обнаружить различий в почвах, типах леса, растительном покрове на территориях, занятых популяциями хрущей I и II. Преобладание черных жуков в популяции I, казалось бы, можно объяснить большим возрастом вырубок по сравнению с вырубками на площадях, занятых популяцией II, однако в популяции III вырубки примерно того же возраста, что и в районе популяции II, состав же хрущей в них совершенно различен: в одной преобладают черные, в другой — красные жуки.

Материалы по моллюскам показывают, что в местах обитания близко расположенных популяций *Br. fruticum* нет различий в характере биотопа. *Br. fruticum* обитает в смешанных пойменных лесах на сплошных зарослях крапивы (*Urtica dioica* L.). Пойменные почвы содержат достаточное количество гумуса, имеют соотношение кальция к магнию 4:1 и нейтральную или слабощелочную реакцию среды.

В этих участках всегда высокая влажность и одинаковая освещенность, так как они не отличаются по полноте, характерной для данного типа леса.

Сравнивая состав популяций пенница обыкновенной, можно заметить, что лесные популяции I и III более сходны, несмотря на удаленность, и отличаются слегка большей частотой белоголовых фенотипов *flavicollis* и *leucoscephala* (см. табл. 2 и 3). Луговые популяции II и V отличаются общей особенностью — большей частотой окаймленных фенотипов *marginella* и *lateralis*. Однако различия резки между всеми смежными и удаленными популяциями, и имеющиеся у нас и приводимые другими авторами данные не позволяют пока указать конкретные факторы, поддерживающие различия по частотам разных фенотипов (Halkka, 1964; Береговой, 1966). Все авторы, изучавшие этот вид, обращают внимание на стабильность и характерность фенооблика его популяций. Независимо от причин, вызывающих эти различия, частоты фенотипов могут с удобством использоваться для разграничения объективно существующих популяций, даже если они слабо изолированы малыми расстояниями.

По вопросу дифференциации популяции существуют две основные точки зрения. Дайвер (Diver, 1929), Ламотт (Lamotte, 1951, 1952, 1959). Комай и Эмура (Komai, Emiga, 1955, 1956), Гудхарт (Goodhart, 1962, 1963) 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 балансированные полиморфные системы под действием отбора. В противовес им другие (Гершензон, 1946; Sheppard, 1961; Кирпичников, 1967; Cain, Currey, 1963a; Ford, 1964) настаивают на том, что главная причина дифференциации популяций — естественный отбор и на его фоне действие случайных факторов нивелируется. Тем не менее нельзя считать отбор и случайность полностью исключающими друг друга. Так, Н. П. Дубинин (1966) пишет, что в условиях микротопографических рас факторы изоляции действуют с особой остротой и эволюция популяций по отдельным мутациям иногда может совершаться на основе чистого случая, но при отсутствии отбора приспособительных свойств такие микропопуляции не смогли бы удержаться в природе.

Окончательное решение этой проблемы требует специальных исследований и обсуждений. Независимо от этого к настоящему времени накоплен значительный материал, свидетельствующий о существовании сбалансированных систем популяций. Наши материалы, как и материалы многих упомянутых выше авторов, доказывают существование принципиальной возможности обнаружения популяционных границ даже на сплошном ареале вида при отсутствии физических преград.

Несколько другими причинами, по-видимому, определяются масштабы популяционных ареалов у различных видов. Установлено, что существуют значительные различия между потенциальной способностью к перемещениям и миграциям и реальными фактами дispersии особей разных видов. Накоплено достаточное количество материалов, свидетельствующих о консерватизме популяций в отношении расселения их из закрепленных местообитаний (Fisher, Ford, 1947; Dowdeswell a. o., 1949; Andrewartha, Birch, 1954; Ehrlich, 1961; Wynne-Edwards, 1967). Такая консервативная привязанность особей у различных видов к местам их выплода, гнездовым участкам, кормовым территориям, миграционным путям и т. п. способствует стабильности дифференциации видового населения и сохранению специфики популяционных генофондов. Механизмы, поддерживающие подобный дисперсионный консерватизм, не вполне изучены, однако ясно, что они носят приспособительный характер.

Ежегодные весенние наблюдения за брачным лётом хрущей и обследование постоянных пробных площадей в насаждениях, где происходит дополнительное питание майских жуков, показало, что существуют постоянные места их скоплений. Такие очаги наибольшей плотности жуков разбросаны по ареалу популяции, и в них сосредоточена основная масса ее населения. В этих скоплениях совершается спаривание хрущей, дополнительное питание имаго, затем самки разлетаются по вырубкам для откладки яиц. Причем, как показали тщательные наблюдения, проведенные на *Melolontha melolontha* L. (Conturier, Robert, 1962), самки обычно летят откладывать яйца в те же местообитания, где они вывелись сами. Такая потребность в образовании скоплений, отмеченная Вин-Эдвардсом (Wynne-Edwards, 1967) для птиц, летучих мышей, насекомых и других животных, способствует, по-видимому, увеличению степени панмиксии и сохранению в популяции стабильно-равномерного распределения наследственной информации, составляющей ее генофонд.

Из трех видов, рассмотренных в статье, лишь майские хрущи способны к большим перелетам и созданию упомянутых выше скоплений, отсюда понятно, почему ареалы их популяций имеют большие масштабы. Пенницы менее подвижны, и их популяции формируются на меньших площадях. О незначительной подвижности моллюсков имеются убедительные данные (Gulick, 1905; Goodhart, 1962, 1963), которые сделали их классическим примером, иллюстрирующим исключительно мелкие масштабы их популяций.

Независимо от того, какие размеры могут принимать популяционные ареалы различных видов, принципиально возможно на основании изложенных фактов установить их границы в природе.

*Статья поступила в редакцию
30 января 1969 г.*

SUMMARY

Yu. I. Novozhenov, V. E. Beregovoy, I. M. Khokhutkin
 ESTABLISHMENT OF BOUNDARIES
 OF ELEMENTARY POPULATIONS
 IN POLYMORPHIC SPECIES ON THE BASIS
 OF THE OCCURRENCE FREQUENCIES OF THEIR FORMS

The population boundaries determined for three species confirm data concerning other vertebrates and intervertebrates. It is evident that this approach enables to set the boundaries of whole complexes of genotypes, even when there are no appreciable barriers, and to define more accurately homogeneity within a population. In contrast to other methods of analysis of population structure of a species, the method proposed is based on biological characteristics of a population and not oriented on differentiation of environmental factors. The method is applicable to all sexually reproducing plants and animals with phenotypically expressed variability.

ЛИТЕРАТУРА

- Арнольди К. В., 1946. Об избирательном спаривании при внутривидовой дифференциации.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, VIII, вып. 1.
- Арнольди К. В., 1957. О теории ареала в связи с экологией и происхождением видовых популяций.— Зоол. ж., 36; 1609—1629.
- Бей-Биенко Г. Я., 1959. Принцип смены стадий и проблема начальной дивергенции видов.— Ж. общей биол., 20, 5: 351—358.
- Беклемишев В. Н., 1959. Популяции и микропопуляции паразитов и нидиколов.— Зоол. ж., 38, 8: 1128—1137.
- Береговой В. Е., 1966. Изменчивость природных популяций пепиницы обыкновенной (*Philaenus spumarius* L., Cercapidae, Немоттерга).— Генетика, № 11: 134—141.
- Береговой В. Е., Новоженов Ю. И., 1967. Элементарные популяции у полиморфных видов и их границы.— Экологические адаптации животных: 124—134. М., «Наука».
- Берг Р. Л., 1957. Типы полиморфизма.— Вестник ЛГУ, № 21, вып. 4, сер. биол.: 115—139.
- Гершenson С. И., 1946. Роль естественного отбора в распространении и динамике меланизма у хомяков (*Cricetus cricetus* L.).— Ж. общей биол., VII, 2: 97—130.
- Гиляров М. С., 1954. Вид, популяции и биоценоз.— Зоол. ж., 33, 4: 769—778.
- Дубинин Н. П., 1966. Эволюция популяций и радиация. М., Атомиздат.
- Кирличников В. С., 1967. Гибридизация европейского карпа с амурским сазаном и селекция гибридов. Автореф. докт. дисс. Л.
- Корчагин А. А., 1964. Внутривидовой популяционный состав растительных сообществ и методы его изучения.— Полевая геоботаника, ч. III: 63—131. М., «Наука».
- Лобачев В. С., 1964. Пространственная структура популяций и динамика численности больших песчанок в Приаральских Каракумах.— Матер. совещания: «Современные проблемы изучения динамики численности популяции животных». М.
- Наумов Н. П., 1964. Пространственные особенности и механизмы динамики численности наземных животных.— Современные проблемы изучения динамики численности популяций животных. М.
- Наумов Н. П., 1967. Экологические признаки популяционной дифференцировки промысловых видов млекопитающих Якутии.— Бюлл. МОИП, 72, вып. 4: 12—24.
- Пантелеев П. А., 1966. О системе популяций вида у грызунов.— Ж. общей биол. XXVII, 3: 313—322.
- Правдин Л. Ф., 1967. Классификация внутривидовых категорий (на примере изучения изменчивости некоторых лесных древесных пород).— Тр. Совещания по обмену вида и внутривидовой систематике. Л., «Наука».
- Тимофеев-Ресовский Н. В., 1958. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы микроэволюционного процесса.— Бот. ж., 43, 3: 317—337.
- Хохуткин И. М., 1971. Полиморфизм и границы популяций наземных моллюсков рода *Bradybaena*.— Экология. № 4: 73—80.
- Четвериков С. С., 1926. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики.— Ж. экспер. биол., серия А, II, вып. 1: 1—54.
- Шварц С. С., 1960. Принципы и методы современной экологии животных.— Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 21.
- Andrewartha H. G., Birch L. C., 1954. The distribution and abundance of animals, Chicago.
- Blair W. F., 1947. Estimated frequencies of the Buff and Gray genes (G, g) in adjacent populations of Deer — mice (*Peromyscus maniculatus* Blandus) living on soils of

- different colors.— Contributions from the Laboratory of vertebrate Biology, Univ. of Michigan, Ann. Arbor. Michigan, № 36: 1—16.
- Cain, Currey J. D., 1963a. Area effects in *Cepaea* on the Larkhill Artillery Ranges, Salisbury Plain.— J. Linnean Soc. (Zool.), London, 45, № 303: 1—15.
- Cain A. J., Currey J. D., 1963b. The causes of area effects.— Heredity, 18, 4: 467—473.
- Cain A. J., Currey J. D., 1963b. Differences in interactions between selective forces, acting in the wild of certain pleiotropic genes of *Cepaea*.— Nature, London, 197: 411—412.
- Cain A. J., Sheppard P. M., 1954. The theory of adaptive polymorphism.— Amer. Naturalist, 88: 321—326.
- Conturier A., Robert P., 1962. Caractères particuliers du Hanneton commun (*Melolontha melolontha* L.).— XI Internationaler Kongress für Entomologie b. III: 37—38. Wien.
- Diver C., 1929. Fossil records of Mendelian mutants.— Nature, 124: 183.
- Lobzhansky Th., 1950. Mendelian populations as genetic systems.— Cold Spring Harbor Symposia Quant. Biol., 22: 385—395.
- Dowdeswell W. H., 1956. Isolation and adaptation in populations of the Lepidoptera.— Proc. Roy. Soc., 145: 322—329.
- Dowdeswell W. H., Fisher R. A., Ford T. B., 1949. The quantitative study of populations in the Lepidoptera, II. *Maniola jurtina* L. Heredity, 31: 67—84.
- Ehrlich P., 1961. Intrinsic barriers to dispersal in checkerspot Butterfly.— Science, 14, 134, 3472: 108—109.
- Fisher R. A., 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford.
- Fisher R. A., Ford E. B., 1947. The spread of gene in natural conditions in a colony of the moth *Panaxia dominula* L.— Heredity, 1, 2: 143—174.
- Ford E. B., 1940. Genetic research in the Lepidoptera.— Ann. Eugenics, 10: 52—227. London.
- Ford E. B., 1964. Ecological genetics. London — N. Y.
- Goodhart C. B., 1962. Variation in a colony of the snail *Cepaea nemoralis* (L.).— J. Animal Ecology, 31, 2: 207—237.
- Goodhart C. B., 1963. "Area effects" and nonadaptive variation between populations of *Cepaea* (Mollusca).— Heredity, 18, 4: 459—465.
- Gordon H., Gordon M., 1950. Colour patterns and gene frequencies in natural populations of platyfish.— Heredity, 4, 1: 61—73.
- Gulick J. T., 1905. Evolution, racial and habitual.— Publ. Carnegie Inst. Washington, N 25: 1—265.
- Halkka O., 1962. Polymorphism in populations of *Philaenus spumarius* close to equilibrium.— Ann. Acad. Sci. Fennicae, IV, 59, 1: 93—94, ser. A.
- Halkka O., 1964. Geographical, spatial and temporal variability in the balanced polymorphism of *Philaenus spumarius*.— Heredity, 19, 3: 383—401.
- Huxley J., 1955. Morphism and evolution.— Heredity, 9, 1: 1—52.
- Komai T., Emura S., 1955. A study of population genetics on the polymorphic land snail *Bradybaena similaris*.— Evolution, 9, 4: 400—418.
- Komai T., Emura S., 1955. A study of population genetics on the polymorphic land Reprint from Syidan Idengaku Tokyo: 61—76.
- Lamotte M., 1951. Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.).— Bull. biol., Suppl., 35: 1—239.
- Lamotte H., 1952. Le rôle des fluctuations fortuites dans la diversité des *Cepaea nemoralis* (L.).— Heredity 6, 3: 333—343.
- Lamotte M., 1959. Polymorphism of natural populations of *Cepaea nemoralis*.— Cold. Spring Harbor Sympos. Quant. Biol., 24: 65—86.
- Lerner J. M., 1954. Genetic homeostasis. N. Y.
- Mayr E., 1963. Animal species and evolution. Cambr., Mass.
- Owen D. F., Wiegert R. G., 1962. Balanced polymorphism in the Meadow spittlebug *Philaenus spumarius*.— Amer. Naturalist, 89: 353—359.
- Sheppard P. M., 1961. Some contribution to population genetics resulting from the study of the Lepidoptera.— Advances in Genetics, Academic Press; 165—216. London.
- Wright S., 1931. Evolution in a Mendelian populations.— Genetics, 16: 97—159.
- Winne-Edwards V. C., 1967. Animal dispersion in relation to social behavior. Edinburgh — London.