

УДК 594.382 : 591.151.4

СТРУКТУРА ВИДОВ И ВЫСШИХ ТАКСОНОВ  
КАК ЕДИНАЯ СИСТЕМА

(опыт фенетического анализа у наземных моллюсков)

ХОХУТКИН И. М.

Результаты процессов видеообразования, становления таксонов высокого ранга и формирования видовых комплексов биотических сообществ могут быть описаны в едином плане, через элементарные системы признаков видов. Такое описание несет эволюционную нагрузку, характеризуя данные процессы как биологические системы разного ранга и разных уровней и плоскостей соподчиненности. Проведен фенетический анализ окрасочных признаков раковин моллюсков отряда Geophila.

ВВЕДЕНИЕ

Проблема взаимоотношения микро- и макроэволюционных аспектов в теории эволюции по-прежнему актуальна [18]. Мы не ставим целью вдаваться в подробности различных подходов; нам представлялся чрезвычайно важным анализ этой проблемы с единых позиций, под одним углом зрения. Границей между микро- и макроэволюционными явлениями можно считать видеообразование; вслед за тем исследователи выявляют характер макроэволюционных феноменов и проводят их систематизацию [24, 25]. Разработке каждого из этих двух направлений посвящена значительная литература, но обзоров, наиболее полно выявляющих эволюционный смысл взаимоотношений вида и высших таксонов, относительно немного [3, 4, 6, 9, 11, 19, 22, 23, 26, 31, 32, 37—40].

Идея аналогичной изменчивости, изложенная Ч. Дарвином, получила дальнейшее развитие [5]. В наиболее завершенной форме она известна по классической работе Н. И. Вавилова, который в начале 20-х годов сформулировал закон гомологических рядов в наследственной изменчивости [1]. Одновременно и вслед за ней были опубликованы исследования, в которых разрабатывались сходные положения [20, 21, 80, 84]. В настоящее время наиболее подробно решением этих вопросов занимаются лишь немногие авторы (см. [2, 13]).

Виды различаются определенным комплексом признаков, причем чем более они родственны, тем меньше (или с большим трудом) находим мы таких признаков. Для целей систематики используются признаки, присутствующие у одного вида и отсутствующие у другого (теза — антитеза). Иного рода признаки свойственны всем сравниваемым видам, они имеют разную структуру в каждой из когорт системы. Эти признаки альтернативно-дискретны и элементарны, т. е. представляют собой фены [27, 41]. Фены чрезвычайно удобны для эколого-генетического описания близких видов. Такое описание несет определенную эволюционную нагрузку. Это связано с тем, что экологический термин «ниша» и генетический — «фенотип», по Одому [17], понятия аналогичные. Он пишет: «Полное описание экологической ниши вида вылилось бы в бесконечный ряд биологических характеристик и физических

параметров. Поэтому наиболее полезной и количественно наиболее применимой была бы концепция ниши, основанная на различиях между видами... по одной или нескольким важным (т. е. операционально значимым) характеристикам». Таким образом, 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.

Такая концепция позволяет прибегнуть к сравнению на единой элементарной основе структур как высших таксонов, так и видовых комплексов в биотических сообществах. Иными словами, анализ результатов эволюционных процессов возможен на основе изучения структуры эволюционно близких видов.

## МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К АНАЛИЗУ МАТЕРИАЛА

Среди всех наземных моллюсков наиболее полно в эколого-генетическом плане исследованы представители отряда *Geophila*. В настоящее время имеются данные по генетике окрасочных признаков раковины (другие признаки не анализировались) четырех видов подотряда *Achatinina*, одного вида *Pupillina* и семи видов *Helixina*. Еще несколько видов изучены экологически.

Раковины рассматриваемых видов обладают следующими признаками. В популяциях вида могут быть особи, не имеющие полос на раковине. Могут встретиться раковины с одной или несколькими цветными полосами. Согласно системе окрасочных признаков, большинство видов полиморфны по так называемой «опоясанности» (бесполосность—полосатость). Говоря более строго, они полиморфны по этой системе и по связанным с ней другим окрасочным признакам. Наиболее вероятный исходный вариант окраски— бесполосая раковина, точнее—роговой фон со светлой полосой по периферии. Один из путей изменения окраски— общее посветление фона и вторичное появление узора, состоящего из спиральных полос или рядов цветных спиральных пятен [35].

При анализе надсемейств *Helicoidea* и *Hygromioidea* подотряда *Helixinia* инфраотряда *Helixinia* нами использованы собственные и литературные данные о структуре признаков 975 видов; это ~40% имеющихся в двух надсемействах видов (более 2500).

## СМЕНА ДОМИНИРОВАНИЯ В СИСТЕМЕ ПРИЗНАКОВ «ОПОЯСАННОСТИ» У БЛИЗКИХ ФОРМ

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 [60, 61, 63, 79, 83], доказывающая, что доминантность мутантного признака может возникнуть в процессе эволюции путем накопления генов-модификаторов, нейтрализующих вредное действие мутаций. О существе проблемы дает достаточно полное представление ряд обзоров [14—16, 28, 33]. В подавляющем большинстве публикаций рассматриваются генетические системы в пределах определенного вида и лишь незначительное число исследований посвящено анализу систем близких видов [62, 64—66, 77]. Вопрос о том, на каком уровне проявляется доминантность, дискуссионен (см. [7, 14—16]).

В связи с разным характером расположения полос на раковине нужно отметить, что все эти морфы относятся к одной системе признаков, образуя параллельные ряды изменчивости (табл. 1). *Limicolaria flamulata*, *L. aurora*, *Brephulopsis bidens* имеют не спиральную, как остальные виды, а косо расположенную, фактически близкую к попереч-

Таблица 1

Генетическая и экологическая структура видов отряда *Geophila*

Вид	Число исследованных животных	Генетическое свойство бесполосой морфы	Количество животных разных морф в популяциях вида, %						
			0	1	2	3	4	5	>5
Подотряд Achatinina									
<i>Partula taeniata</i>	Не указано	P	+	+	+	+	—	—	—
<i>P. suturalis</i>	То же	P	*	+	+	×	×	—	—
<i>Limicolaria flammulata</i>	»	P	*	+	—	—	—	—	—
<i>L. aurora</i>	»	P	60	40	—	—	—	—	—
Подотряд Pupillina									
<i>Brephulopsis bidentis</i>	14 474	D	97	+	+	+	+	+	+
Подотряд Helixina, инфраотряд Helixinia									
<i>Bradybaena fruticum</i>	28 636	D	80	20	×	×	—	—	—
<i>Br. schrencki</i>	667	P?	9	94	—	—	—	—	—
<i>Br. transbaicalia</i>	601	—	50	50	—	—	—	—	—
<i>Br. almaatini</i>	898	—	13	87	×	—	—	—	—
<i>Br. lantzi</i>	1 872	—	×	×	×	98	×	—	—
<i>Br. similis</i>	59 154	P	88	12	—	—	—	—	—
<i>Arianta arbustorum</i>	Не указано	R	+	+	×	?	—	—	—
<i>Cepaea nemoralis</i>	195 446	D	29	20	×	×	×	48	×
<i>C. hortensis</i>	155 697	D	46	×	×	×	×	52	×
<i>C. vindobonensis</i>	4 080	—	×	×	×	×	26	73	—
<i>Caucasotachea atrolabiata</i>	126	—	—	—	—	—	99	×	—
<i>Cryptomphalus aspersa</i>	Не указано	D	+	+	+	—	×	+	—
<i>Cochilicella acuta</i>	То же	P	10	20	70	—	—	—	—

**Примечание.** Приведены данные о видах, изученных генетически, о близких им видах и видах с резким преобладанием одной из морф. Цифровые материалы по Сераея взяты из [43, 44, 46–48, 51–53, 57–59, 81, 82]. D, P — доминантность или рецессивность признака; «+» — основная морфа; «×» — редкая морфа, \* — преобладание в популяциях одной из основных морф; «—» — отсутствие данных или признака; «?» — наличие свойства или признака сомнительно.

ной (первые два вида) и поперечную полосу на раковине. В качестве редкой разновидности undulata морфа с поперечной полосой встречается у *Cepaea nemoralis* [45, 68, 71]. Косо расположенные полосы совместно со спиральными встречаются у других видов семейства Achatinidae, причем имеются все переходы между расположением полос [56]. На основании приведенных фактов мы можем отнести все эти варианты к одной и той же системе окрасочных признаков. Параллельные ряды морф остальных видов хорошо видны из таблицы.

Количество полос на раковинах ряда видов может быть достаточно большим. У различных видов существуют многочисленные варианты их слияния или расхождения, контролируемые полигенно [73]. Для системы из пяти полос разработана строгая индексация [49]. Место каждой полосы на раковине кодируется сверху вниз. Полное отсутствие полос обозначается как 00000, наличие всех полос — 12 345. Учесть у вида все эти варианты довольно сложно; еще сложнее сравнить их с таковыми других видов. Поэтому мы ограничимся указанием лишь общего числа полос.

Известно, что локусы общего цвета раковины (а иногда и другие признаки) сцеплены с локусами опоясанности и зачастую рассматриваются как супергены [50, 75, 76]. Мы ограничимся анализом опоясан-

ности, не учитывая характер взаимоотношений внутри полосатых вариантов. Так, у *Cryptomphalus aspersa* пятиполосая морфа 12345 доминирует над двухполосой 10005, но в то же время бесполосая морфа доминирует над всеми полосатыми [42, 54]. У других видов порядок доминирования среди полосатых морф может быть иным, причем локусы числа полос не сцеплены с локусами их отсутствия — наличия.

Важно отметить, что наследование опоясанности носит, как это показано для всех без исключения видов, моногенный характер [10, 29, 42, 45, 50, 54, 55, 66—70, 72—76]. Наши предварительные материалы свидетельствуют о наличии такого же типа наследования и у *Bradybaena schrencki*.

Из табл. 1 видно, что в пределах первого подотряда бесполосость выступает как доминантный признак, в третьем подотряде мы наблюдаем 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* [35]. В среднем по виду преобладает бесполосая морфа, она же и доминирует генетически. Вместе с однополосой морфой она составляет практически 100% особей. В качестве мутаций встречаются двух-, трех- и четырехполосые раковины (0,018%). Производными от этого вида являются *Br. schrencki* 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.

Вид *Br. lantzi* достаточно близок рассмотренным видам. У него в популяциях резко преобладает трехполосая морфа; все другие встречаются в качестве «реликтов» (мутаций?). *Br. almaatini* (по [12, 35] полувид *Br. plectotropis*) близок этому виду; бесполосая морфа составляет 13%, характер наследования не известен. Популяции последнего вида этого рода *Br. similaris* содержат в большинстве (88%) рецессивную бесполосую морфу.

У *C. vindobonensis* основными являются две из полосатых морф; у *Caucasotachea atrolabiata* одна из морф резко преобладает, остальные редки. Картина напоминает рассмотренную у *Bradybaena*, так как последний вид относится к тому же подсемейству, что и *Ceraea*. У двух других видов *Ceraea* в популяциях преобладает пятиполосая морфа; доминирует же бесполосая; у *Cochlicella acuta* преобладает двухполосая морфа, бесполосая — рецессивна.

## СТРУКТУРА ТАКСОНОВ ВЫШЕ ВИДОВОГО РАНГА

Виды, относящиеся к указанным надсемействам инфраотряда *Helicinina*, достаточно широко представлены в Голарктике, а в ряде случаев и за ее пределами [34—36]. В настоящем разделе приведены данные о структуре признаков в связи с филогенией таксонов (табл. 2, рисунок).

Представители *Helicoidea* являются автохтонными видами для Северной Америки, образуя здесь четыре эндемичных семейства. Три других семейства этого надсемейства распространены на территории Евразии, Филиппин и Австралии. Семейство *Camaenidae* обитает как здесь, так и в Южной Америке, а надсемейство *Hygromioidea* представлено только в Евразии. Африканские виды не рассматривались.

Анализ этих данных позволяет выявить интересную закономерность. 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*. Три последние

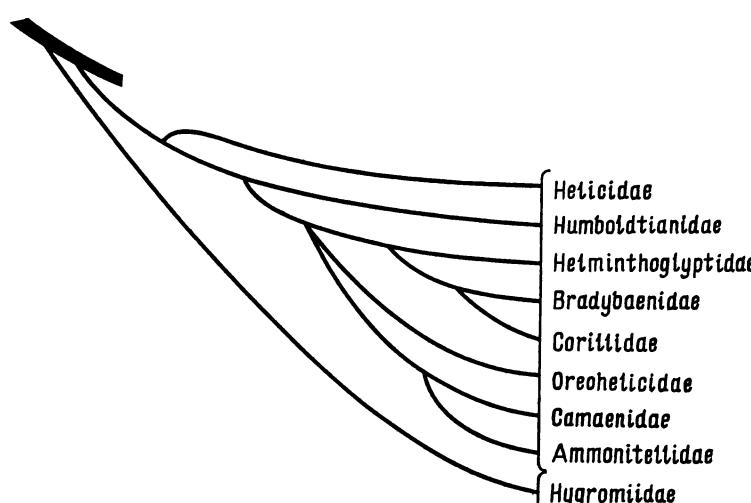
Таблица 2

*Распределение видов в таксонах высшего ранга по ареалу надсемейств Helicoidea и Hygromioidea*

Таксон	Число видов					
	бесполосых	бесполо- сых-одно- полосых	бесполо- сых-много- полосых	полосатых полиморф- ных	полосатых мономорф- ных	общее
Америка						
Надсемейство Helicoidea						
Сем. Humboldtianidae	0	0	0	7	5	12
Сем. Helminthoglyptidae	11	2	12	46	64	135
Сем. Oreohelicidae	4	0	11	12	6	33
Сем. Camaenidae	61	0	0	0	0	61
Сем. Ammonitellidae	4	1	0	0	0	5
Среднее по Америке	32,5 (80)	1,2 (3)	9,3 (23)	26,4 (65)	30,5 (75)	246
Евразия, Филиппины, Австралия						
Сем. Helicidae	5	7	18	6	23	59
Сем. Bradybaenidae	13	10	4	4	5	36
Сем. Bradybaenidae, род Cochlostyla	19	0	6	69	126	220
Сем. Corillidae	48	0	0	0	1	49
Сем. Camaenidae	50	5	9	24	24	112
Среднее по Евразии	28,4 (135)	4,6 (22)	7,8 (37)	21,6 (103)	37,6 (179)	476
Филиппинам, Австралии						
Среднее по надсемей- ству	29,7 (215)	3,5 (25)	8,3 (60)	23,3 (168)	35,2 (254)	722
Евразия						
Надсемейство Hygromioidea						
Сем Hygromiidae	127	15	37	14	34	227
Среднее по надсемей- ству	55,9	6,6	16,3	6,2	15,0	227

*Примечание.* Среднее значение дано в %, в скобках приводится число видов.

которты признаков (начиная с бесполосых — многополосых) можно считать близкими производными второй. Разница (26,2%) в распределении видов выражается через количество бесполосых видов. Поскольку считается, что мы имеем дело с генеральными совокупностями, то



Филогенетическая схема инфраотряда *Helicina* (по [36])

без статистических расчетов можно оценить последнюю как значительную. Разница же между бесполосыми видами *Helicoidea* Америки и других регионов меньше (4,1%).

### СТРУКТУРА ВИДОВЫХ КОМПЛЕКСОВ КАК ЧАСТИ БИОТИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ

О распространении и филогении *Helixinia* кратко упоминалось выше. Виды рассматриваемых надсемейств играют значительную роль в биотических сообществах многих регионов Голарктики.

Виды надсемейства *Helicoidea* оформились в первой половине мелового периода на территории, соответствующей нынешней Северной Америке. Распространяясь в восточном направлении, непосредственные предки одного из американских семейств дали начало современным

Таблица 3

*Распределение видов в ареале надсемейств *Helicoidea* и *Hygromioidea* в зависимости от признаков окраски раковин*

Регион	Число видов с окраской					
	бесполосой	бесполо- сой-однопо- лосой	бесполо- сой-много- полосой	полосатой полиморф- ной	полосатой мономорф- ной	общее
Дальний Восток	7	5	1	3	0	16
Сибирь и Алтай	5	2	0	0	1	8
Средняя Азия	35	4	3	1	6	49
Кавказ	24	1	16	4	10	55
Крым	1	0	3	0	0	4
Карпаты	13	1	5	0	0	19
Европейская часть СССР	5	2	7	3	0	17
Западная Европа	59	18	24	17	45	163
Северная Америка	19	3	23	65	75	185
Южная Америка	61	0	0	0	0	61
Филиппины	19	0	6	69	126	220
Индия	101	1	0	2	15	119
Таиланд	2	0	1	2	1	6
Австралия	10	4	8	20	11	53
Сибирь, Алтай и Средняя Азия	40	6	3	1	7	57
Кавказ и Крым	25	1	19	4	10	59
Европейская часть СССР и Карпаты	18	3	12	3	0	36
Европа	64	20	31	20	45	180
Европа и Карпаты	77	21	36	20	45	199
Европа, Карпаты, Крым и Кавказ	102	22	55	24	55	258
Старый Свет	149	33	59	28	62	331
Новый Свет	80	3	23	65	75	246

европейским представителям надсемейства. В эоцене представители двух других американских семейств распространились в юго-западном направлении на территорию нынешней Юго-Восточной Азии, где дали начало двум другим семействам, от которых впоследствии отпочковалось еще одно. Виды надсемейства *Hygromioidea* в ископаемом состоянии известны только из олигоцена Европы, со временем ее окончательного отделения от Америки. Отсюда они двумя волнами мигрировали на восток: с первой дойдя до берегов Тихого океана, со второй проникнув в Среднюю Азию. Одновременно со второй волной в обратном направлении продвигались два вида из азиатского семейства *Bathybaenidae* [34—36]. Следует добавить, что виды южно-американского семейства *Camaenidae* проникли в Южную и Юго-Восточную Азию, на острова Тихого океана и в Австралию.

Таким образом, для нашего анализа принимается существование как части биотических сообществ видов рассматриваемых надсемейств в следующих регионах: Северная Америка, Западная Европа; территории СССР — Европейская часть, Карпаты, Кавказ, Крым, Средняя Азия и Алтай с Сибирью, Дальний Восток; Филиппины, Австралия, Южная Америка, Индия и Таиланд (табл. 3). Для оценки видовых комплексов в биотических сообществах регионов был предложен метод бинарных отношений [30]. Оценка сходства ведется через расчет коэффициентов сходства ( $F$ ). Основные результаты этой оценки сводятся к тому, что по ряду признаков дальневосточные виды в высокой степени ( $F \approx 60\%$ ) связаны со среднеазиатской фауной, а еще более значительна связь между когортами признаков северо-американских и европейских ( $F \approx 69\%$ ). Связь между европейской фауной и кавказско-крымской также достаточно высока ( $F \approx 57\%$ ) и уменьшается при сравнении европейской и среднеазиатской фаун ( $F \approx 37\%$ ). При сравнении учтены филогенетические взаимоотношения фаун.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Система признаков, предложенная нами для анализа, иная, чем те, с которыми обычно работают систематики и которые лежат в основе распознавания разных видов (признаки полового аппарата, скульптура раковины и т. п.):

У некоторых из рассмотренных видов могут существовать группы общих признаков по окраске раковин и опоясанности (например, среди *Seraea* и при сравнении последних с *Arianta arbustorum*). Гомологичность генов, определяющих сходные признаки даже близких видов, зачастую сомнительна [73], тем более сложно решить этот вопрос при анализе видов разных родов. Но и у них также могут существовать группы общих локусов, определяющих данные признаки [55].

В разобранных нами случаях речь может идти о параллелизме, как «ответе общей наследственной основы на сходные требования среды» [11]. То, что наследственная основа наших видов общая,— несомненно. Это проявляется в достаточно полных рядах одинаковых морф у разных видов. Однако адаптивность этих признаков может и не иметь явно выраженного характера, хотя их селективная значимость обычно подчеркивается [8]. Так, Шильдеры [78], рассмотревшие в деталях гомологическую изменчивость и распределение морф по ареалу *C. nemoralis* и *C. hortensis*, приходят к выводу о невозможности привязки этого распределения к конкретным условиям биогеоценозов. Скорее всего это методическая трудность, заключающаяся в неправомерности перенесения конкретных популяционных ситуаций на вид в целом. Как правило, популяционный анализ с учетом факторов среды выявляет адаптивность данных признаков. В подтверждение этой точки зрения можно привести данные о том, что морфы *A. arbustorum* в гораздо меньшей степени подвержены отбору на фоне субстрата, чем аналогичные морфы *Seraea* [55], из-за нюансов в окраске раковин.

Виды моллюсков образуют разные экологические ниши. Конкретная характеристика последних затруднительна, но с достаточной долей уверенности можно полагать, что разная морфологическая структура, выраженная в соотношениях частот фенов опоясанности, и характер их доминирования отражают различия этих ниш (см. табл. 1). В процессе видеообразования достаточно часто происходит смена доминирующих морф и относительно легко перестраивается экологическая структура видов.

Виды надсемейства *Helicoidea* вошли на территории, соответствующей нынешней Северной Америке. Образуя различные, но близкие экологические ниши, в процессе адаптивной радиации они в составе

нескольких семейств создают близкие адаптивные зоны. При расселении часть этих видов проникает на территорию, соответствующую нынешней Европе, где формируют новое семейство *Helicidae*. В силу географических причин развитие этого семейства продолжается независимо от исходных американских. Создание видами, отделившимися от *Helicidae*, адаптивной зоны иного порядка приводит к образованию семейства, представители которого настолько отличаются (в первую очередь по анатомически важным признакам) от *Helicidae*, что выделяются в другое надсемейство [36].

Важно подчеркнуть, что распределение видов по разным когортам признаков надсемейства *Helicoidea* достаточно сильно различается. Особенно показательны различия семейства *Bradybaenidae* и производного от него семейства *Corillidae* — в последнем практически все виды бесполосые. Таким образом, судить о близости адаптивных зон мы можем лишь сравнивая средние показатели по регионам и надсемействам. Еще раз подчеркнем, что за основу отличия как видов, так и любых таксонов берутся существенно важные морфологические показатели в широком смысле слова. В этом плане интересно выделение «типовых» вариантов строения раковин и половых аппаратов [36], характеризующих инфра- и подотряды. Анализ фенов и распределения видов в соответствии с их группировками выявляет, с нашей точки зрения, «типовые» варианты таковых, соответствующие морфологическим различиям. Разобранная схема с несомненностью свидетельствует о наличии системы ограничений (канализации) фенотипического проявления изменчивости. Эта система базируется на эпигенетическом наследии, придающем определенной эволюционной линии определенный фенотипический потенциал [11]. Этот потенциал различен для двух надсемейств, рассмотренных выше.

Анализ структуры признаков видов в регионах показывает, что Новый Свет служит центром расхождения когорт рассматриваемых признаков. Сравнивая с Новым Светом остальные регионы, мы устанавливаем уменьшение сходства по мере удаления от него. Наряду с этим в фауне регионов количество полиморфных видов уменьшается с 49%, в Северной Америке вначале до 39% (вся Европа) и затем до 26% (Средняя Азия, Алтай, Сибирь и Дальний Восток). Наиболее низкое количество полиморфных видов в среднеазиатской фауне (16,3%), сформированной позже других. Последнее говорит о том, что полиморфизм видов в целом представляет адаптивную черту и что его формирование происходит лишь в процессе относительно долгого взаимодействия вида с факторами биогеоценоза.

Таким образом, реальность взаимодействия таксонов высокого ранга [31], «совещающаяся» через биотические отношения видов, также не вызывает сомнения, как и реальность взаимосвязи структур эволюционно близких видов. Результаты процессов виообразования, становления таксонов высокого ранга и формирования видовых комплексов в биоте регионов могут быть описаны через элементарные системы признаков видов. Под последними понимаются сложные признаки, состоящие из двух или более простых, но характеризующих близкие качественные состояния (например, отсутствие или наличие полос — опоясанность, разная окраска раковин и т. п.). Они связывают воедино процессы, идущие в биологических системах разного ранга и соподчиненные между собой в разных плоскостях.

Автор благодарен Л. Ф. Семерикову за обсуждение основных положений работы.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Вавилов Н. И. Избранные произведения. Т. 1. Л.: Наука, 1967, с. 7.
2. Воронцов Н. Н. В кн.: Проблемы кибернетики. Вып. 16. М.: Наука, 1966, с. 221.
3. Воронцов Н. Н. Ж. Всесоюзн. хим. о-ва им. Д. И. Менделеева, 1980, № 3, с. 295.
4. Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с.
5. Дарвин Ч. Происхождение видов. М.—Л.: Сельхозгиз, 1937. 608 с.
6. Дубинин Н. П. Общая генетика. М.: Наука, 1970. 487 с.
7. Инег-Вечтомов С. Г., Сойдла Т. Р. В кн.: Итоги науки и техники. Серия «Общая генетика». Т. 3. Эволюционная и популяционная генетика. М.: ВИНИТИ, 1978, с. 7.
8. Кларке Б. В. В кн.: Молекулы и клетки. Вып. 6. М.: Мир, 1977, с. 316.
9. Красилов В. А. В кн.: Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980, с. 82.
10. Лившиц Г. М. Генетика, 1978, т. 14, № 3, с. 449.
11. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: 1968. 597 с.
12. Матёкин П. В. В кн.: Исследования по фауне Советского Союза. Изд. МГУ, 1972, с. 112.
13. Медников В. М. В кн.: Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л.: Наука, 1981, с. 127.
14. Митрофанов В. Г. В кн.: Проблемы экспериментальной биологии. М.: Наука, 1977, с. 21.
15. Митрофанов В. Г. В кн.: Итоги науки и техники. Серия «Общая генетика». Т. 3. Эволюционная и популяционная генетика. М.: ВИНИТИ, 1978, с. 169.
16. Митрофанов В. Г. Физиологические основы и эволюция доминирования: Автореф. дис. на соискание уч. ст. докт. биол. наук. М.: Ин-т биологии развития им. И. К. Колющкова АН СССР, 1981. 45 с.
17. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
18. Паавер К. Л., Сутт Т. Я. (ред.). Материалы симпоз. Тарту, 1980. 236 с.
19. Раун Д., Стэнли С. Основы палеонтологии. М.: Мир, 1974. 390 с.
20. Серебровский А. С. Тр. Всесоюзн. съезда генет. и селекц. Т. 2. Саратов, 1929, с. 74.
21. Серебровский А. С. Некоторые проблемы органической эволюции. М.: Наука, 1973. 168 с.
22. Симпсон Д. Темпы и формы эволюции. М.: Изд. иностр. лит., 1948. 358 с.
23. Старобогатов Я. И. В кн.: Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980, с. 42.
24. Тимофеев-Ресовский Н. В. В кн.: Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980, с. 7.
25. Тимофеев-Ресовский Н. В. В кн.: Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980, с. 51.
26. Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. 2-е изд. М.: Наука, 1977. 301 с.
27. Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. Природа, 1973, № 5, с. 40.
28. Хагт Ф. Генетика животных. М.: Колос, 1969. 445 с.
29. Хохуткин И. М. Генетика, 1979, т. 15, № 5, с. 868.
30. Хохуткин И. М., Елькин Ю. А. В кн.: Фенетика. М.: Наука, 1982, с. 125.
31. Численко Л. Л. Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов. Изд. МГУ, 1981. 286 с.
32. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
33. Шеппард Ф. М. Естественный отбор и наследственность. М.: Просвещение, 1970. 216 с.
34. Шилейко А. А. В кн.: Итоги науки и техники. Серия «Зоология беспозвоночных». Т. 1. Наземные и пресноводные моллюски. М.: ВИНИТИ, 1972, с. 7.
35. Шилейко А. А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea. Фауна СССР. Нов. сер. № 117. Моллюски, т. 3, вып. 6. Л.: Наука, 1978. 360 с.
36. Шилейко А. А. Тр. Зоологич. ин-та АН СССР. Л., 1979, т. 80, с. 44.
37. Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.—Л.: Изд. АН СССР, 1946. 396 с.
38. Шмальгаузен И. И. Проблемы дарванизма. 2-е изд. Л.: Наука, 1969. 493 с.
39. Шмальгаузен И. И. В кн.: История и теория эволюционного учения. Вып. 1. Л.: 1973, с. 5.
40. Яблоков А. В. В кн.: Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980, с. 62.
41. Яблоков А. В. Фенетика. М.: Наука, 1980. 35 с.
42. Albuquerque M. R. M. Port. acta biol. A, 1977—1979, v. 15, № 1—4, p. 99.
43. Andreassen E. M. Fauna, 1978, v. 31, № 2, p. 105.
44. Arnold R. Evolution, 1969, v. 23, № 2, p. 370.
45. Barker J. F. Heredity, 1968, v. 23, № 1, p. 81.
46. Cain A. J. Philos. Trans. Roy. Soc. London B., 1968, v. 253, № 789, p. 499.
47. Cain A. J., Cameron R. A. D., Parkin D. T. Proc. Malacol. Soc. London, 1969, v. 38, № 2, p. 269.
48. Cain A. J., Currey J. D. J. Linnean Soc. London (Zool.), 1963, v. 45, № 303, p. 1.
49. Cain A. J., Currey J. D. Heredity, 1963, v. 18, № 4, p. 467.
50. Cain A. J., Sheppard P. M. J. Genet., 1957, № 1, p. 195.
51. Cain A., Sheppard P. M., King J. M. B. Philos. Trans. Roy. Soc. London B., 1968, v. 253, № 789, p. 383.
52. Clarke B. Heredity, 1960, v. 14, № 3—4, p. 423.
53. Clarke B. C., Murray J. Heredity, 1962, v. 17, № 3, p. 445.

54. Cook L. M. Proc. Malacol. Soc. London, 1969, v. 38, № 3, p. 351.
55. Cook L. M., King J. M. B. Genetics, 1966, v. 53, № 3, p. 415.
56. Crowley T. E., Pain T. Ann. Musée roy. Afrique Centr. sér. sci. Zool., 1961, № 101, p. 1.
57. Currey J. D., Arnold R. W., Carter M. A. Evolution, 1964, v. 18, № 1, p. 111.
58. Currey J. D., Cain A. J. Philos. Trans. Roy. Soc. London B, 1964, v. 253, № 789, p. 483.
59. Emberton L. R. B. Proc. Zool. Soc. London, 1963, v. 140, № 2, p. 273.
60. Fisher R. A. Amer. Naturalist, 1928, v. 62, № 679, p. 115.
61. Fisher R. A. The genetical theory of natural selection. London — Oxford: Clarendon Press, 1930. 272 p.
62. Fisher R. A. Philos. Trans. Roy. Soc. London B., 1935, v. 225, № 756, p. 197.
63. Haldane J. B. C. S. J. Genet., 1939, v. 37, № 2, p. 365.
64. Harland S. C. J. Genet., 1932, v. 25, № 3, p. 261.
65. Harland S. C. J. Genet., 1933, v. 28, № 3, p. 315.
66. Harland S. C., Atteck O. M. J. Genet., 1941, v. 42, № 1, p. 21.
67. Komai T., Emura S. Evolution, 1955, v. 9, № 4, p. 400.
68. Lamotte M. Bull. biol. France et Belgique, 1951, № 35, p. 1.
69. Lang A. Denkschr. med.-nat. Ges., 1904, B. 11, S. 439.
70. Lang A. Über die Bastarde von *Helix hortensis* Müller und *Helix nemoralis* L. Eine Untersuchung zur experimentellen Vererbungslehre. Jena: G. Fischer-Verlag, 1908. 120 S.
71. Lang A. Z. Indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 1912, B. 8, H. 3, S. 233.
72. Lewis G. Biol. J. Linnean, Soc. London (Zool.), 1975, v. 7, № 1, p. 147.
73. Murray J. Genetics, 1963, v. 48, № 4, p. 605.
74. Murray J., Clarke B. Genetics, 1966, v. 54, № 5, p. 1261.
75. Murray J., Clarke B. Heredity, 1976, v. 37, № 3, p. 253.
76. Murray J., Clarke B. Heredity, 1976, v. 37, № 2, p. 271.
77. Patterson J., Stone W. S. Evolution in the genus *Drosophila*. N. Y.: Macmillan Co., 1952. 450 p.
78. Schilder F. A., Schilder M. Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere. III. Schluss: Die Bänderschnecken Europas. Jena: G. Fischer-Verlag, 1957. 206 S.
79. Sheppard P. M. Natural selection and heredity. London, 1952. 240 p.
80. Timofeeff-Ressovsky N. W. Genetics, 1927, v. 12, № 1, p. 128.
81. Williamson P., Cameron R. A. D., Carter M. A. J. Anim. Ecol., 1977, v. 46, № 1, p. 181.
82. Wolda H. Evolution, 1967, v. 21, № 1, p. 117.
83. Wright S. Amer. Nat., 1934, v. 68, № 714, p. 24.
84. Zarapkin S. R. Arch. Naturges., 1937, B. 3, S. 161.

Институт экологии растений и животных  
УНЦ АН СССР, Свердловск