

УДК 575.2 : 594

ОРГАНИЗАЦИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЛИМОРФНОЙ СТРУКТУРЫ ВИДОВ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ

И. М. ХОХУТКИН

Проводили многолетние наблюдения за изменениями полиморфной структуры смежных колоний *Bg. fruticum* и сравнительные исследования других популяций вида, видов рода с анализом данных о видах отряда, изученных в эколого-генетическом плане. Границы колоний флуктуируют во времени. Доказывается, что крупные популяции вида являются подразделенными популяциями, состоящими из полуизолированных панмиктических колоний. Эти популяции динамически стабильны в определенных условиях биогеоценоза. Полиморфизм в популяциях вида в целом базируется на закономерностях генетического гомеостаза. Процессы изменчивости стабилизируются на видовом уровне.

Исследование полиморфизма популяции разных видов животных имеет сравнительно-эволюционное значение. Полиморфизм в популяциях наземных моллюсков — явление довольно распространенное, и полиморфные виды служат удобной моделью для изучения многих вопросов микроэволюции. Наиболее полно в этом отношении изучены виды отряда Geophila, подотрядов Achatinina и Helixina. Существуют обзорные публикации (Jones et al., 1977; Clarke et al., 1978) и ряд работ, не вошедших в них, главным образом по семейству Bradybaenidae (Хохуткин, 1971, 1979; Лазарева, Хохуткин, 1974; Хохуткин, Лазарева, 1975а; Матеекин, Макеева, 1977; Макеева, 1980).

Цель настоящей работы — с одной стороны, выработка целостного взгляда на популяционную структуру отдельных видов, с другой — сравнение на единой основе структуры ряда видов отряда. Существующие как собственные, так и литературные данные подготовили для этого почву.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

За основу исследования был принят материал по *Bradybaena fruticum* (Müll.). Этот вид имеет европейский ареал, заходя в Зауралье. Он представлен собственными сборами (20 056 экз.), сборами сотрудника нашего института Д. В. Зейферта (7187 экз.), а также материалами коллекций Зоологического института АН СССР (1393 экз.). Сборы проводили в 1957—1981 гг. в Ленинградской, Пермской, Свердловской, Челябинской и Тюменской областях, а также в Удмуртской, Татарской, Башкирской и Северо-Осетинской АССР.

В 1968—1969 и 1972—1981 гг. наблюдения проводили в смежных колониях *Bg. fruticum* на левобережье Камы (г. Сарапул, Удмуртская АССР). Колонии там располагаются в участках пойменного смешанного леса с преобладанием лиственных пород и доминированием крапивы в травянистом ярусе (рис. 1). Протяженность исследованной площади с севера на юг около 4 км. Меньший по размеру участок леса (~10 га) изолирован лугом и болотом, где *Bg. fruticum* не обитает, от более крупного лесного массива, который неоднороден по микрорельефу, но почти весь заселен более или менее крупными колониями вида. Между меньшим и большим участками находился «островок» растительности (~200 м²), подходящий к ним обоим на расстояние 3 м. Лесная тропинка, огибающая «островок» с двух сторон, в дождливый сезон порастала крапивой, причем меньший участок в иные годы смыкался с островком. Таким образом, изоляция между участками была неполной. Эта же тропинка, проходящая между 7-й и 8-й площадками большого участка, полностью заросла крапивой. Постоянный сбор в течение всех лет наблюдений проводили с пограничных площадок № 1 меньшего и № 1—3 и

6—8 большего участков. Дополнительные сборы проводили на других площадках и в прилегающих лесных участках начиная с 1965 г. (вначале без разграничения колоний).

Структура колоний вида из-под г. Талицы (Свердловская обл.), где также проводили многолетние наблюдения (1976—1980 гг.), была аналогична, но моллюски занимали более разнородные станции. Это были как поймы рек (бассейн р. Пышмы), где они обитали в болотистых участках и на сырых лугах в редком березняке и на скашиваемых лугах, так и более возвышенные места, занятые еловым лесом, и придорожные насыпи, заросшие крапивой. Для сравнения проводили выборки из популяций других видов этого рода. 1. *Bg. schrencki* (Midd.). Арал — Алтай и, возможно, северо-восток Европы и Сибири. Собрано 737 экз. в Восточно-Казахстанской обл. в 1969, 1980 и 1981 гг., колл. ЗИНа — 69 экз. 2. *Bg. transbaicalia* Schil. Собрано 537 экз. из зоны площадью 20×20 км на Хамар-Дабане (Бурятская АССР) в 1971—1972 гг., колл. ЗИНа — 64 экз. Судя по этим коллекциям, вид (определенный как *Bg. schrencki*) довольно широко распространен на территории Восточной Сибири. 3. *Bg. almaatini* (Skv.). По мнению П. В. Матеева (1972) и А. А. Шилейко (1978), это полувид надвида *Bg. plectotropis* (Mart.). Арал — Тянь-Шань (в пределах Алма-Атинской обл.). Собрано 898 экз. в 1969 и 1973 гг. 4. *Bg. lantzi* (Lndh.). Арал Тянь-Шань. Собрано 1853 экз. в Алма-Атинской обл. в 1969 и 1973 гг., колл. ЗИНа — 19 экз.

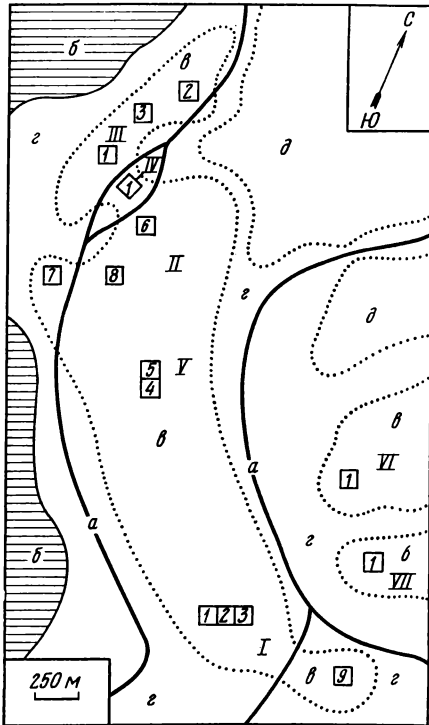


Рис. 1. Схема колоний *Bg. fruticum* из-под Сарпула. 1—9 — номера площадок, повторяющиеся в разных участках. I—VII — номера колоний; а — лесная дорога или тропа; б — водоемы; в — смешанный лес; г — луг; д — болото. В представленном масштабе границы колонии IV сливаются с границами колоний II и III (Хохуткин, 1971, с изменениями)

видов отряда наследование «опоясности» моногенно, причем могут доминировать как бесполосая, так и полосатая морфы. У *Bg. fruticum* однополосая морфа гомозиготна по рецессивному аллелю (Хохуткин, 1979). Соотношение частот морф выражали через долю рецессивного гена (q); формулы расчетов связанных с q величин и обозначения символов приведены (по Ли, 1978) ниже:

$$q = \frac{\sum q_i}{K} \quad \text{— средняя величина частот гена } a \text{ в группе,}$$

где q_i — частота гена a в i -й группе, причем i — текущий параметр ряда q , изменяющийся от 1 до K ; K — количество групп;

$$\sigma_q^2 = \sigma_p^2 = \frac{\sum (q_i - q)^2}{K} = \frac{\sum q_i^2}{K} - q^2 \quad \text{—}$$

дисперсия частот гена в группе, где p — частота гена A ; $F = \frac{\sigma_q^2}{q(1-q)}$ —

коэффициент инбридинга; $\sigma_w^2 = 2(1-F)pq$ — дисперсия внутри групп; $\sigma_m^2 = 4Fpq$ — дисперсия между группами; $\sigma_T^2 = 2(1+F)pq$ — дисперсия в группировках (популяция, группы популяций, вид, виды), где W — индекс для обозначения внутрigrупповой изменчивости, M — индекс, означающий, что использовались средние по группам; T — обозначение для популяций как целого. Три последние величины связаны между собой: $\sigma_T^2 = \sigma_w^2 + \sigma_m^2$.

Y — количественный признак (опоясанность), который принимает значения 2, 1, 0 соответствующие генотипам AA, Aa, aa. В тех случаях, когда наследование морф не изучено, их соотношение выражалось (в %) через одну из них.

Полная характеристика внутрипопуляционных параметров изменчивости сарапульских колоний *Bg. fruticum* приведена ранее (Хохуткин, 1983).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

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). В случае с *Bg. fruticum* их количество (по лабораторным опытам) определяется с достаточной степенью точности и экстраполяция на остальной материал вполне надежна. Существуют три основных типа распределения q , отвечающих определенной эффективной численности популяции. В случае малой численности кривая распределения имеет U-образный характер, в случае средней — волнообразный с одним невысоким гребнем (Ли, 1978). Эмпирическое распределение q в репродуктивной группе животных в нашем случае приближается к теоретическому, отвечающему большой эффективной численности популяции. При этом анализе мы рассмотрели сарапульские колонии суммарно. В такой популяции группировка частот генов происходит вокруг определенной точки устойчивого равновесия, которая определяется противодействующими систематическими давлениями мутаций, отбора и миграции (Wright, 1931; Dobzhansky, 1970; Ли, 1978). Такое состояние популяции возникает при динамически постоянных факторах биогеоценоза. В случае панмиктического единства популяции частоты зигот в ней были бы равны p^2 , $2pq$, q^2 . В сарапульской и талицкой популяциях мы наблюдаем увеличение доли каждой из гомозигот на величину σ_q^2 за счет уменьшения доли гетерозигот. Это свидетельствует о подразделенности популяции (Ли, 1978) по данной системе признаков. Таким образом, у нас есть все основания полагать существование крупных популяций *Bg. fruticum* в виде подразделенных популяций, состоящих из изолированных панмиктических колоний (табл. 1, 2).

Распределение q в группе половозрелых особей и во всей популяционной выборке аналогично распределению его в репродуктивной группе (рис. 2, 3). Поэтому сравнительный анализ изменчивости был проведен через распределение q в популяциях в целом. В сарапульской популяции q колеблется от 0 до 0,6, в талицкой — от 0,2 до 0,8 (рис. 3). Большой диапазон перекрытия показателей не изменяет достоверных различий двух популяций по наиболее частым значениям для каждой из них — 0,4 и 0,5 соответственно. В других популяциях вида из Удмуртии и Татарии, с одной стороны, и из Свердловской и Курганской областей — с другой, колебания q также велики. В последних проводили одноразовые сборы; таким образом, только длительные наблюдения позволили выявить изменчивость полиморфной структуры популяций близких географических районов.

Частота q по ареалу вида в целом изменяется клинально в долготном направлении; по широте таких изменений не отмечается. По Майру (1968), когда ареал вида непрерывен, частота генов обычно изменяется клинально, и клины морф зачастую параллельны климатическим градиентам. В настоящее время затруднительно судить о конкретных причинах

Таблица 1

Подразделенность сарапульской популяции *Bg. fruticum* (1968—1969 и 1972—1981 гг.)

Колонии	p_i	q_i	p_i^2	$2p_iq_i$	q_i^2
I	0,528	0,472	0,279	0,498	0,223
II	0,586	0,414	0,343	0,485	0,171
III	0,658	0,342	0,433	0,450	0,117
IV	0,715	0,285	0,511	0,408	0,081
В среднем (популяция в целом)	0,622	0,378	0,392	0,460	0,148
Теоретические частоты генотипов в отсутствие подразделенности	—	—	0,387	0,470	0,143
Разность (σ_q^2)	—	—	+0,005	-0,010	+0,005

Примечание. $F = 0,021$.

Таблица 2

Подразделенность талицкой популяции *Bg. fruticum* (1976—1980 гг.)

Колонии	p_i	q_i	p_i^2	$2p_iq_i$	q_i^2
I	0,546	0,454	0,298	0,496	0,206
II	0,515	0,485	0,265	0,500	0,235
III	0,349	0,651	0,122	0,454	0,424
IV	0,415	0,585	0,172	0,486	0,342
V	0,455	0,545	0,207	0,496	0,297
В среднем (популяция в целом)	0,456	0,544	0,213	0,486	0,301
Теоретические частоты генотипов в отсутствие подразделенности	—	—	0,208	0,496	0,296
Разность (σ_q^2)	—	—	+0,005	-0,010	+0,005

Примечание. $F = 0,020$.

географической изменчивости нашего вида главным образом из-за отсутствия прямых данных о селективной ценности морф, хотя их адаптивность у моллюсков обычно подчеркивается (Майр, 1968; Кларке, 1977).

При изучении микрогеографической изменчивости этого вида нами отмечен ее относительно небольшой диапазон — q колеблется в среднем в пределах от 0,42 до 0,60 в разных биотопах (Хохуткин, Лазарева, 1983). Основная причина этого — вероятнее всего, большая однотипность микростадий; впрочем, более точные методы, как, например, электрофоретические, выявляют больший размах биотопической изменчивости этого вида (Матеев, Макеева, 1977).

Генетика *Bg. schrenkii* неизвестна; есть некоторые основания, по нашим предварительным опытам, предполагать моногенное наследование «опоясности» с доминированием однополосой морфы. В двух популяциях (район Усть-Каменогорска — Лениногорска) отсутствует бесполовая морфа; в трех других из этого же района она составляет 14,6%; в коллекционных выборках из Алтайского края — 24,6%. Если принять гипотезу о ее рецессивности, то в среднем по виду q составит 0,33. Наследование у *Bg. transbaicalia* не изучали. В течение двух лет наблюдений количество животных бесполой морфы увеличилось на 10%, составляя в среднем 58,8% в одной из колоний. В среднем по виду эта морфа составляла 52,5%. Так как соотношение частот бесполой и однополосой морф статистически равно, то q составит в среднем 0,71 при условии моногенного типа наследования опоясности. У *Bg. almaatini* бесполовая морфа составляла в среднем по виду 13,4%. Ее количество в популяциях резко изменялось от 0,8% в рощах г. Алма-Аты (до 1000 м над ур. м.) до 5,9% в районе поселка Медео (до 2200 м над ур. м.) и до 69,4% в колониях из-под г. Иссык (1500 м над ур. м.). Генетика вида неизвестна. У *Bg. lantzi* резко преобладает трехполосая морфа (98%);

отдельные популяции могут существенно различаться по наличию редких морф, но отличия в разных биотопах по этому признаку незначительны (Хохуткин, 1974).

В целом по комплексу окрасочных признаков раковины у всех изученных видов выявляется микрогеографическая изменчивость с «синхронизацией» ее проявлений в одинаковых биотопах. Происходит выработка определенной жизненной формы (Хохуткин, Лазарева, 1975б, 1977).

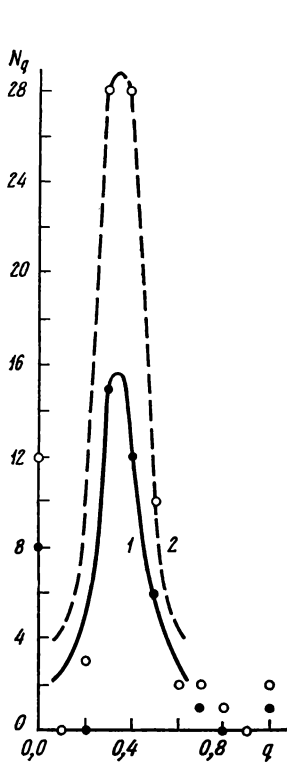


Рис. 2

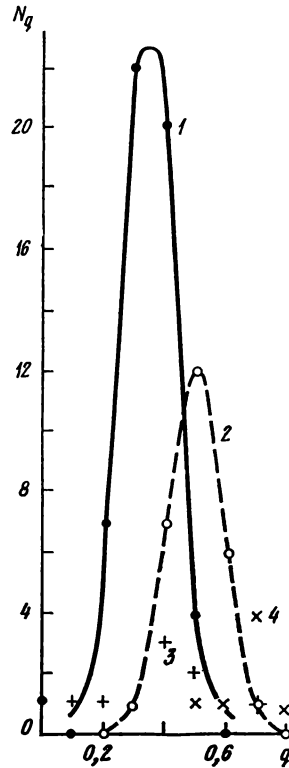


Рис. 3

Рис. 2. Распределение частоты рецессивного гена (q) в репродуктивной (1) и половозрелой (2) группах сарапульской популяции *Vg. fruticum*. Черные и белые кружки — эмпирические точки, соответствующие теоретическим кривым. По оси абсцисс — доля рецессивного гена (q), по оси ординат — число встреч (Nq)

Рис. 3. Распределение частоты рецессивного гена (q) в географических группах популяций *Vg. fruticum*. Популяции: 1 — сарапульская; 2 — талицкая; 3 — разные из Свердловской и Курганской областей; 4 — из Удмуртии и Татарии. По оси абсцисс — доля рецессивного гена (q), по оси ординат — число встреч (Nq)

Расширим область применения понятия «подразделенность», перенесем его вначале на все популяции вида, а затем и на все виды отряда, изученные генетически (табл. 3, 4). Результаты дисперсионного анализа этих данных по соответствующим группировкам свидетельствуют, что как внутри групп, так и по группировке в целом уровень колебания изменчивости незначителен и находится в пределах близких величин (табл. 5). Наиболее показательны изменения этого уровня при межгрупповом анализе (табл. 5, рис. 4). Из графика, где приведены средние показатели σ_m^2 , следует чрезвычайно интересная закономерность. Уровень изменчивости между колониями подразделенной популяции и между популяциями разных географических районов имеет один порядок величин, в то время как между всеми популяциями вида он на порядок выше и мало отличим от такового между видами отряда.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многолетние исследования крупных поселений *Bg. fruticum* выявляют картину динамически стабильных популяционных систем. Границы популяционных панмиктических колоний флуктуируют во времени, и очертить их на местности, так же как провести границы отдельных популяций, возможно будет лишь после специальных исследований.

Отдельный интерес представляют выборки с повышенной концентрацией q (табл. 3, № 10, 12, 15, 19, 22). По нашим наблюдениям, в террариумах и в природе одна особь *Bg. fruticum* откладывает одновременно

Таблица 3

«Подразделенность» отдаленных популяций *Bg. fruticum*

Популяции	p_i	q_i	p_i^2	$2p_iq_i$	q_i^2
1. Талица	0,456	0,544	0,208	0,496	0,296
2. Свердловск	0,782	0,218	0,612	0,341	0,048
3. Мурзинка	0,546	0,454	0,298	0,496	0,206
4. Катав-Ивановск	1,000	0,000	1,000	0,000	0,000
5. Миассово	1,000	0,000	1,000	0,000	0,000
6. Красноуфольский	0,651	0,349	0,424	0,454	0,122
7. Ишимбай	0,655	0,345	0,429	0,452	0,119
8. Старосубханкулово	0,457	0,543	0,209	0,496	0,295
9. Сарапул	0,622	0,378	0,387	0,470	0,143
10. Сарапул	0,262	0,738	0,069	0,386	0,545
11. Чайковский	0,406	0,594	0,165	0,482	0,353
12. Ижевск	0,289	0,711	0,084	0,411	0,506
13. Воложка	0,371	0,629	0,138	0,467	0,396
14. Пыжман	0,267	0,733	0,071	0,391	0,537
15. Елабуга	0,117	0,883	0,014	0,207	0,780
16. Манихино	0,432	0,568	0,187	0,491	0,323
17. Звенигород	0,312	0,688	0,097	0,429	0,473
18. Мешково	0,648	0,352	0,420	0,456	0,124
19. Поповка	0,197	0,803	0,039	0,316	0,645
20. Красный Бор	1,000	0,000	1,000	0,000	0,000
21. Орджоникидзе	0,538	0,462	0,289	0,497	0,213
22. Тарское	0,293	0,707	0,086	0,414	0,500
В среднем	0,514	0,486	0,329	0,371	0,300
Теоретические частоты генотипов при условии, что популяции рассматриваются как единое целое	—	—	0,264	0,500	0,236
Разность (σ_q^2)	—	—	+0,065	-0,129	+0,064

Примечание. № 16—18 — обработка литературных данных; $F = 0,257$.

Таблица 4

«Подразделенность» видов отряда *Geophilida*

Виды	p_i	q_i	p_i^2	$2p_iq_i$	q_i^2
1. <i>Limicolaria aurora</i>	0,225	0,775	0,051	0,349	0,601
2. <i>Brephulopsis bidens</i>	0,827	0,173	0,684	0,286	0,030
3. <i>Bradybaena fruticum</i>	0,526	0,474	0,277	0,499	0,225
4. <i>Bg. similaris</i>	0,062	0,938	0,004	0,116	0,880
5. <i>Serapea nemoralis</i>	0,157	0,843	0,025	0,265	0,711
6. <i>C. hortensis</i>	0,265	0,735	0,070	0,390	0,540
7. <i>Cochlicella acuta</i>	0,684	0,316	0,468	0,432	0,100
В среднем по видам	0,392	0,608	0,226	0,333	0,441
Теоретические частоты генотипов при условии, что виды рассматриваются как единое целое	—	—	0,154	0,477	0,370
Разность (σ_q^2)	—	—	+0,072	-0,144	+0,071

Примечание. $F = 0,302$.

Дисперсионный анализ «опоясности» (Y) в отряде Geophila

Популяции, виды	Уровень изменчивости (дисперсия Y)		
	σ_W^2	σ_M^2	σ_T^2
Популяции <i>Vg. fruticum</i>			
Сарапульская	0,460	0,020	0,480
Талицкая	0,486	0,020	0,560
Группы популяций <i>Vg. fruticum</i>			
Свердловская обл.	0,444	0,076	0,520
Башкирия	0,468	0,034	0,501
Удмуртия	0,404	0,096	0,500
Московская обл.	0,460	0,076	0,535
Северная Осетия	0,457	0,060	0,517
Вид в целом	0,371	0,256	0,627
Разные виды отряда	0,333	0,288	0,621

от нескольких до 152 яиц. Одна из «самок» принесла в двух кладках в течение года, без повторного оплодотворения, 243 яйца. По наблюдениям Кюнкеля (Künkel, 1928), моллюски этого вида откладывают от 10 до 76 яиц за одну кладку. Оплодотворенная особь или несколько таких животных могут быть перенесены из популяции в другое место (например, при половодье), где они отложат яйца. При благоприятном сочетании условий нового биотопа в течение одного-двух лет там образуется новая колония моллюсков. Генный состав последней будет предопределен генотипом одной или нескольких (немногих) родительских пар. Наш вывод подтверждается тем, что часто в относительно малочисленных популяциях резко преобладали сеголетки и годовалые особи, а взрослые животные были представлены несколькими (иногда одним-двумя) экземплярами. Популяционный статус этих колоний должен еще утвердиться во времени.

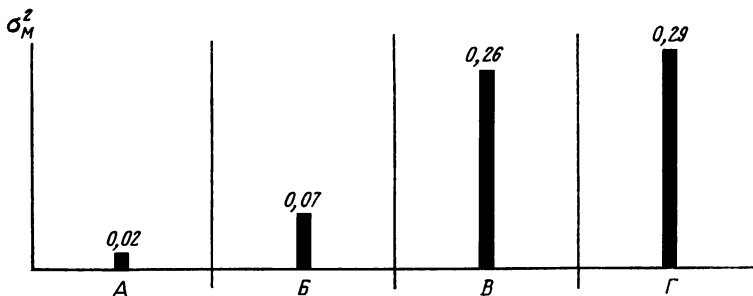


Рис. 4. Межгрупповая дисперсия (σ_M^2) в группировках. А — колонии подразделенной популяции, Б — популяции разных географических районов, В — популяции вида, Г — виды отряда

На фенотипический состав популяций может также повлиять изменение степени изоляции. Наблюдения на Хамар-Дабане, Южном Урале и Казахском мелкосопочнике показали, что популяции ряда видов *Vgadubaena* в условиях более влажного климата занимали гораздо большую территорию. Раковины этих видов встречаются на злаковых горных лугах и в реликтовых горных степях с соответствующим комплексом ксерофилов (Хохуткин, 1961), т. е. в совершенно не свойственных им сейчас биотипах. Имеются данные о переносе моллюсков посредством ураганных ветров и об иных путях их быстрого расселения, причем популяци-

онная и видовая структура может в значительной степени зависеть от факторов переноса (Maug, Rosen, 1956). Ряд видов, особенно рода *Bradybaena*, связаны в своем распространении с синантропными растениями. В свете приведенных фактов становится понятным резкое действие на популяции наземных моллюсков фактора изоляции, ограничивающего расселение, наряду с примерами огромных ареалов, как у *Br. fruticum*.

Таким образом, полиморфизм в популяциях вида базируется на закономерностях генетического гомеостаза. В динамически стабильных условиях биогеоценоза соотношение частот фенотипов в них колеблется вокруг определенного уровня. Резкие отклонения от средней видовой нормы могут быть связаны со случайными причинами.

Наши данные свидетельствуют в пользу все более распространяющейся гипотезы о том, что сбалансированный полиморфизм в популяциях моллюсков в целом поддерживается естественным отбором. Процессы изменчивости стабилизируются на видовом уровне.

Автор выражает искреннюю благодарность Л. Ф. Семерикову за конструктивное обсуждение основных положений работы.

ЛИТЕРАТУРА

- Кларке Б. Причины биологического разнообразия. — В кн.: Молекулы и клетки. М.: Мир, 1977, вып. 6, с. 316—334.
- Лазарева А. И., Хохуткин И. М. Сезонные изменения в полиморфной структуре двух популяций наземного моллюска *Bradybaena fruticum* (Müll.). — Экология, 1974, № 6, с. 71.
- Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978. 555 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Макеева В. М. Популяционная структура кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Müll.) в условиях антропогенного ландшафта Подмосквья. Автореф. дис. наискание уч. ст. канд. биол. наук. М.: МГУ, 1980. 22 с.
- Матеекин П. В. Наземные моллюски семейства *Bradybaenidae* Средней Азии. — В кн.: Исследования по фауне Советского Союза. М.: МГУ, 1972, с. 112—144.
- Матеекин П. В., Макеева В. М. Полиморфная система эстераз и пространственная структура вида у кустарниковой улитки (*Bradybaena fruticum* Müll.). — Ж. общ. биол., 1977 т. 38, № 6, с. 908—913.
- Хохуткин И. М. О распространении наземных моллюсков на Урале. — Зоол. ж., 1961, т. 40, вып. 2, с. 179—184.
- Хохуткин И. М. Полиморфизм и границы популяций наземных моллюсков рода *Bradybaena*. — Экология, 1971, № 4, с. 73—80.
- Хохуткин И. М. Характеристика полиморфизма популяций двух среднеазиатских видов *Bradybaena*. — В кн.: Информационные материалы ИЭРиЖ. Свердловск, 1974, 2, с. 12—15.
- Хохуткин И. М. О наследовании признака «опоясанности» в естественных популяциях наземного брюхоногого моллюска *Bradybaena fruticum* (Müll.). — Генетика, 1979, т. 15, № 5, с. 868—871.
- Хохуткин И. М. Внутрипопуляционная изменчивость полиморфной структуры наземного моллюска *Bradybaena fruticum* (Müll.). — Экология, 1983, № 1, с. 84—86.
- Хохуткин И. М., Лазарева А. И. Хронографические изменения полиморфной структуры смежных популяций *Bradybaena fruticum* (Müll.). — В кн.: Информационные материалы ИЭРиЖ. Свердловск, 1975а, с. 44—45.
- Хохуткин И. М., Лазарева А. И. Полиморфизм и маскирующая окраска популяции наземных моллюсков. — Ж. общ. биол., 1975б, т. 36, № 6, с. 863—869.
- Хохуткин И. М., Лазарева А. И. Адаптационный полиморфизм в популяциях наземных моллюсков. — В кн.: Тезисы докл. I Всероссийск. совещ. «Механизмы адаптации живых организмов к влиянию факторов среды». Л.: Изд. ЛГУ, 1977, с. 151.
- Хохуткин И. М., Лазарева А. И. Биотопическая и географическая изменчивость полиморфной структуры популяций *Bradybaena fruticum* (Müll.). — В кн.: Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. Автореф. докл. 7-го Всесоюз. совещ. по изучению моллюсков, 1983, с. 62—63.
- Шилейко А. А. Наземные моллюски надсемейства *Helicoidea*. — В кн.: Фауна СССР. Нов. сер. № 117. Моллюски. Л.: Наука, 1978, т. 3, вып. 6, 360 с.
- Clarke B., Arthur W., Horsley D. T., Parkin D. T. Genetic variation and natural selection in pulmonate molluscs. — In: Pulmonates. Systematics, Evolution and Ecology. L.—N. Y. — San Francisco: Acad. Press, 1978, v. 2A, p. 219—270.
- Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process. N. Y. — L.: Columbia Univ. Press, 1970. 505 p.
- Jones J. S., Leith B. H., Rawlings P. Polymorphism in *Cepaea*: A problem with too many solutions? — Ann. Rev. Ecol. Syst., 1977, № 8, p. 109—143.
- Künkel K. Zur Biologie von *Eulota fruticum* (Müll.). — Zool. Jahrb., Abt. allgem. Zool. und Physiol. Tiere, 1928, B. 45, S. 317—342.

Mayr E., Rosen C. B. Geographic variation and hybridization in populations of Bahama snails (*Cerion*). — Amer. Mus. Novitates, 1956, № 1806, p. 1—48.
Wright S. Evolution in mendelian populations. — Genetics, 1931, v. 16, № 2, p. 97—159.

Институт экологии растений
и животных УИЦ АН СССР,
Свердловск

Поступила в редакцию
19.IV.1983

ORGANIZATION AND VARIATION OF THE POLYMORPHIC STRUCTURE OF SPECIES OF LAND MOLLUSCS

I. M. KHOKHUTKIN

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Science Center
of the Acad. Sci. USSR, Sverdlovsk*

Summary

Samples of populations of *Bradybaena fruticum* (Müll.) (28636 specimens) and of four other species of the genus (4177 specimens) were analyzed. The polymorphism of these species was estimated quantitatively by the number of molluscs of unbanded and banded morphs. In *B. fruticum* the single-banded morph is homozygous by a recessive allele and in all species in question the inheritance of this system of colouration features is monogenic. In the Sarapul and Talitsa populations the portion of each homozygote increases by a value $\sigma_q^2=0.005$ thus suggesting the subdivision of population in semiisolated panmictic colonies. The results of dispersion analysis of the «subdivision» upon intergroup comparison (σ_m^2) have shown that the level of differences in variability between the colonies of populations (0.02) and between populations from different geographical regions differs by an order of magnitude from that between all populations of the same species (0.26) and between species of the order (0.26). A conclusion is drawn on the existence of large colonies of *B. fruticum* as dynamically stable population systems.
