

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПРОЦЕСС
ВИДООБРАЗОВАНИЯ У СРЕДНЕАЗИАТСКИХ НАЗЕМНЫХ
МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА ENIDAE

П. В. МАТЕКИН

Кафедра зоологии беспозвоночных Московского государственного университета

«Но в то время¹ я упустил из виду одну проблему, имеющую огромное значение... Проблема эта — тенденция органических существ, происходящих от одного и того же корня, расходиться — по мере того как они изменяются — в своих признаках... Решение это (т. е. этой проблемы — П. М.) как я полагаю состоит в том, что измененное потомство всех господствующих и количественно возрастающих форм имеет тенденцию приспособиться к многочисленным и чрезвычайно разнообразным местам в экономике природы».

Ч. Дарвин. Воспоминания о развитии моего ума и характера (автобиография) (1876—1881)².

ВВЕДЕНИЕ

Идет ли процесс образования видов путем отбора, наследования и распространения в популяциях случайно возникающих изменений или он протекает путем наследования функционально вырабатываемых организмом приспособительных форм изменчивости? В настоящее время два эти вопроса представляют собой альтернативу, но во времена Ч. Дарвина они — быть может, и не были столь антагонистичными воззрениями на эволюционный процесс.

В том, что написано самим Ч. Дарвином, правда не всегда в достаточно разработанной форме, допускающей различные толкования его представлений о взаимоотношениях между внутренними и внешними причинами изменчивости, все же можно видеть дальнейшее развитие материалистического анализа процесса видообразования.

Однако дарвиновы «случайные изменения» в результате первых же успехов экспериментальной биологии на долгое время оказались в плену у чрезвычайно тонко разработанной концепции о мутационных генетико-автоматических процессах. Это привело к тому, что чарующая перспективой дальнейших исследований мысль Ч. Дарвина о том, что в происхождении изменений «природа организма» имеет большее значение, нежели «природа вызвавших их условий», искаженная механистическими представлениями о наследственности, превратилась в один из главных доводов против концепции, которая полагает, что природа организма не есть «вещь в себе», но сформировалась цепью последовательных адаптивных онтогенезов.

При рассмотрении процесса видообразования в аспекте каждой из двух сформулированных выше точек зрения наземные моллюски занима-

¹ Т. е. в 1844 г., в период написания первого очерка по «теории видов».

² Цитировано по изданию АН СССР, 1957, стр. 129.

ли место весьма излюбленных объектов исследования (Gulick, 1905; Grampton, 1932; Rensch, 1937; Bailey, 1956; Schilder, 1953; Welch, 1938). Они мало подвижны и в горных районах образуют длительно разобщенные популяции. Следует отметить, однако, что при всем обилии работ, посвященных анализу изменчивости наземных моллюсков, ни одна из выдвинутых концепций не получила ни достаточных, ни достоверных данных. Главная причина шаткости сделанных заключений состоит в том, что метод исследования был по преимуществу чисто конхиологическим и изменчивость раковины не сопоставлялась со строением и изменчивостью внутренних органов, в особенности со строением половой системы.

В нашем исследовании наземных моллюсков Средней Азии мы постарались избежать той ограниченности, которая связана с изучением одних лишь признаков раковины. Только применение анатомического метода сделало возможным рассмотрение отношения внутривидовой изменчивости к образованию видов. Кроме того, эта проблема встала перед нами в результате существенных изменений в старой конхиологической структуре семейства *Enidae*, которые нам с неизбежностью пришлось сделать и которых мы тут весьма кратко коснемся.

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ И ЗООГЕОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ENIDAE СРЕДНЕЙ АЗИИ

В итоге конхиологического этапа изучения *Enidae* Средней Азии для этой горной страны было установлено шесть родов семейства (Лихарев и Раммельмейер, 1952): *Jaminia* Risso, *Turanena* Lindh., *Siraphorus* Lindh., *Sewertzowia* Kob., *Subzebrinus* West., *Pseudonapaeus* West., объединявших 30 видов.

С одной стороны наличие этих родов, установленных по признакам раковины, придавало фауне энид высокую степень своеобразия так, как в эндемичных группировках, казалось, сосредоточена основная масса видов семейства. С другой стороны, род *Subzebrinus* связывал нашу фауну с фауной восточного Китая, а связь с Ираном, Малой Азией и Кавказом прослеживалась в основном лишь в западной части Средней Азии — Копетдаге, благодаря присутствию там видов рода *Jaminia*. Некоторое усиление этой связи можно было видеть в более широком распространении видов рода *Turanena*.

Анатомические данные (строение половой системы) в этот конхиологический период были получены лишь для двух видов — *J. intumescens* и *S. eremita* (Potaninianus) (Hesse, 1933). Однако уже и эти весьма ограниченные сведения послужили для Гессе поводом провизорно включить в род *Jaminia* (в подрод *Chondrulopsina* Lindh.) значительное количество среднеазиатских видов.

Наше анатомическое и конхиологическое исследование большинства указанных в литературе среднеазиатских видов, подвидов и вариететов семейства подтвердило несомненную самостоятельность подродов рода *Jaminia*, т. е. подрода *Euchondrus* и подрода *Chondrulopsina*. Мы убедились в несостоятельности выделения рода *Turanena*, так как виды этого «рода» принадлежат к роду *Zebrina* Held. Наконец, стала очевидной несовместимость в одном роде *Subzebrinus* китайских и среднеазиатских видов. [Виды рода из Китая анатомически исследовал Вигманн (Wiegmann, 1901)]. Оказалось также нереальным разделение видов по четырем родам *Subzebrinus*, *Pseudonapaeus*, *Siraphorus* и *Sewertzowia*, так как в действительности все они принадлежат к подроду *Chondrulopsina*. Решающим обстоятельством для упразднения этих родов оказалось то, что большинство их конхиологических «видов» в действительности представляют собой только экологические формы изменчивости одного вида — *Ch. potaniniana* (Ancey). Вместе с этим в результате исследования изменчивости раковины и изменчивости половой системы следующие, описанные ранее только по признакам раковины виды, сохранили свою само-

стоятельность: *J. (Ch.) fedtschenkoi* (Ancey), *J. (Ch.) kasnakowi* (West.), *J. (Ch.) labiella* (Mart). Остальные 22 «вида» как уже упоминалось, должны быть объединены в один, чрезвычайно изменчивый и широко распространенный в пределах Средней Азии вид *J. (Ch.) potaniniana*. Кажется бы парадоксальное объединение в один вид таких форм, как крупная, с высотой раковины до 24 мм, ярко-белая и гладкая *potaniniana*

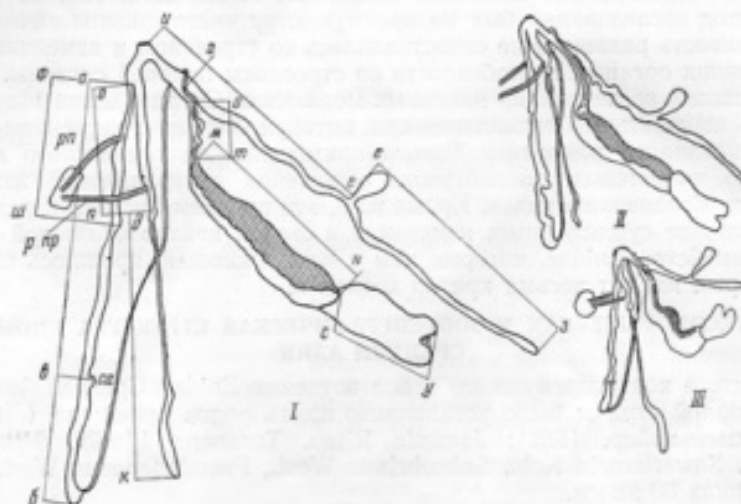


Рис. 1. Половые системы: I — *J. (Ch.) potaniniana* var. *potaniniana* (Ancey), II — *J. (Ch.) potaniniana* var. *asiatica* (Mart.), III — *J. (Ch.) potaniniana* var. *intumescens* (Mart.)

ab — penis, ba — задняя часть пениса, ca — слюсиш пениса, fb — мешок пениса, ga — мешок придатка пениса, da — основная часть придатка пениса, ha — вагина, ga — стелька семенеприемника, ea — отросток семенеприемника, ja — простата, ca — боковая железа, oa — матка; pa — ратрактор пениса, p, pr — ратрактор придатка

(как таковая), маленькая, с высотой раковины 5 мм, интенсивно ребристая *dissimilis* (Mart.) с сильной парietальной складкой в устье, *retrodens* (Mart.) с тремя зубовидными складками или вздутая темно-коричневая *asiatica* (Mart.), с кольцевой устьевой губой и других форм, оказалось необходимым прежде всего вследствие непрерывной изменчивости признаков раковины, в том числе и тех, которые считались дифференциальными признаками конхиологических видов.

Непрерывная и, как будет показано далее, приспособительная изменчивость установлена нами в результате исследования многих сотен популяций, объединяющих в целом более 7000 раковин (коллекция Зоологического музея Московского университета, сборы Б. Н. Цветкова, наши сборы и сборы других лиц).

Необходимость укрупнения вида стала очевидной также и в результате исследования строения и изменчивости половой системы. Исследуя от 20 до 50 половозрелых экземпляров почти у всех указанных в литературе форм³, мы смогли установить структурное единство строения их половых систем при наличии сильной размерной изменчивости столь же непрерывной, сколь непрерывна и изменчивость раковины (рис. 1). Это видовое единство многочисленных форм *J. (Ch.) potaniniana* выступает еще более отчетливо при сравнении их половых систем с раковинами и

³ Мы не имели возможности анатомически исследовать лишь следующие сомнительные формы: *ergans*, *otostoma*, *trigonochila*, *moltchanovi*, вследствие чего относим их к подроду *Chondrulopsina* условно. Видовая самостоятельность их также весьма сомнительна.

Epidae имеет весьма важное значение при анализе направлений внутривидовой изменчивости, так же как и при анализе процесса образования видов.

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАКОВИНЫ *J. (Ch.) POTANINIANA*

Представление о непрерывном характере внутривидовой изменчивости дает приводимая нами фотография (рис. 4). В основном тут изображены представители исследованных популяций, далеко не всех, но тех из них, особенности индивидов которых дают возможность без перерыва соединить вместе конхиологические виды. Это, так сказать, краткий конспект изменчивости, который мог бы быть сильно увеличен, если бы имелась возможность сфотографировать на одну пластинку все те ряды популяций, которые примыкают к каждой из изображенных форм (не изображенные на рис. 4 раковины представляют собой лишь формы размерной изменчивости).

Ряды изменчивости составлены так, чтобы можно было получить представление о целостном изменении всех признаков раковины. Однако не по всем направлениям это может быть выполнено. Чрезвычайная пестрота микроклиматических, почвенных, литологических, геохимических и растительных условий в микроландшафтах Средней Азии зачастую весьма сильно сказывается на соседних звеньях ряда изменчивости; две популяции, хорошо отражая в одних признаках нарастание воздействия какого-либо фактора, в то же время могут резко отличаться по другим признакам. Лишь исследование больших серий из разных мест дает возможность выровнять данный ряд. Чаще всего выклинивание популяций наблюдается вследствие изменений в окраске раковин. С цветовых вариаций мы и начинаем наш обзор изменчивости.

Окраска раковины. Развитие ярко-белой поверхности раковины как приспособления к отражению солнечных лучей неоднократно отмечалось в литературе для улиток, обитающих в резко ксеротермном климате (Rensch, 1932).

Яркая белая раковина представляет собой следствие хорошей кальцификации наружного слоя; это стоит в прямой связи с избыточным количеством растворимых карбонатов в субстрате, что характерно для горных ландшафтов с аридным климатом.

В наших рядах также наблюдается интенсификация белой окраски раковины по мере усиления ксеротермности местообитаний: форма 1 (в центре) обитает на степных склонах лугово-лесо-степного пояса Зайлыского хребта, на высоте 1300—1400 м над ур. м., формы 4, 5, 8 (var. *torrida*) — на степных предгорьях от Таласского хребта до Сурхан-Дарьянских гор. Наиболее яркие белые формы (20—24* var. *potaniniana*)

Рис. 4. *Jaminia* (*Chondrulopsina fedtschenkoii* (Ancey) — 78, *J. (Ch.) kasnakowi* — 173, *J. (Ch.) labiella* — 174—182, *J. (Ch.) potaniniana* (Ancey): 1 — var. *aptycha* (Mart.), 3—8 — var. *torrida* (Tzw.), 9—16 — var. *sogdiana* (Mart.), 17—19 — var. *oxiana* (Mart.), 20—24 — var. *potaniniana* (Ancey), 25—27 — var. *korshinskii* (Lindh.), 28—33 — var. *germabienis* (Boettig.); 34 — var. *subobscura* (Ancey), 35—37 — var. *asiatica* (Ancey), 38—41 — var. *regellana*, 42—48 — var. *submucronata* (Lindh.), 49—54 — var. *galinae* (Tzw.), 55—59 — var. *subobscura* (Mart.), 60—64 — var. *misera* (Mart.), 67—70, 71—74 — var. *secalina* (Mart.), 70^a — var. *misella* (Tzw.), 75—77 — var. *intumescens* (Mart.), 79—82 — var. *katu-tauensis* (Tzw.), 83—86 — var. *lindholmi* (Tzd.), 87—90 — var. *eleonora* (Tzw.), 91—95 — var. *latilabris* (Lindh.), 96—100 — var. *retteri* (Rosen), 101—105 — var. *subilammulata* (Kob.), 106—110 — var. *dshambulica* (Tzw.), 111—114 — var. *albiplacata* (Mart.), 115—122 — var. *dissimilis* (Mart.), 123—124 — var. *orloffensis* (Kob.), 125 — var. *albocostata* (West.), 126—133 — var. *narynensis* (Tzw.), 134—146 — var. *aptycha* (Ancey), 147—154 — var. *retrodens* (Mart.), 155—157 — var. *drymaea* (West.), 158—164 — var. *entodon* (Mart.), 165—169 — var. *schnitnicovi* (Lindh.), 170—172 — var. *errans* (West.)

* Здесь и далее цифры в скобках обозначают номера форм (см. рис. 4).

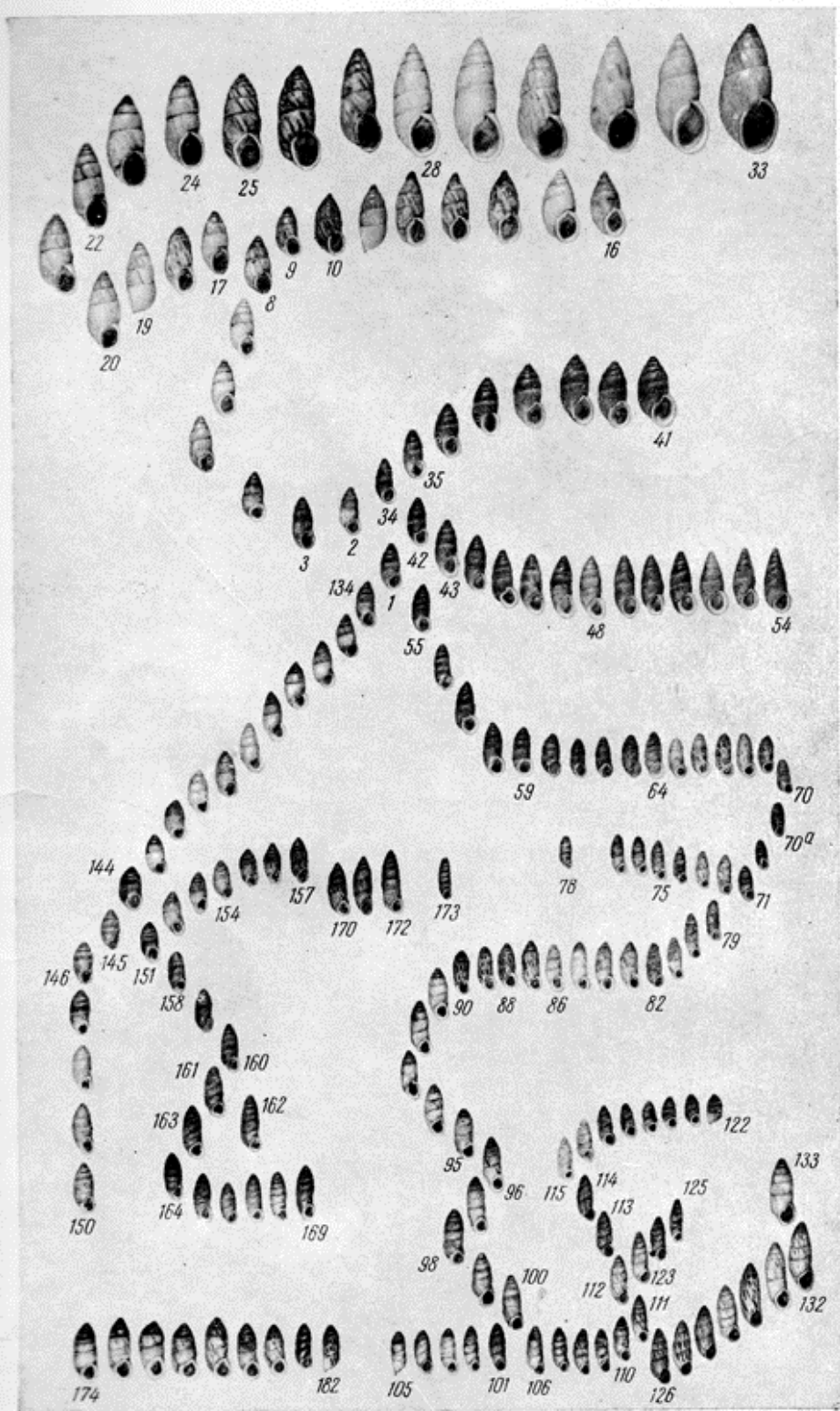


Рис. 4

piniana) встречены в окрестностях Самарканда и в крайне ксеротермных условиях низкогорий Копетдага (28—33, var. *germabiensis*).

В некоторых пунктах количество доступного для ассимиляции углекислого кальция таково, что в силу многих причин не может обеспечить формирование равномерно кальцинированной раковины при необходимости сохранения ее крупных размеров. В результате этого развиваются полосатые формы (25—27, var. *korshinskii*), с чередованием коричневых роговых полосок и хорошо обызвествленных полей. Следует отметить, что такие формы встречены в относительно менее засушливых условиях — около Таран-Базара в Алайском хребте.

Можно видеть, что более или менее упорядоченному расположению полосок (var. *korshinskii*) предшествует случайное расположение необызвествленных «штрихов», возникающих вследствие необеспеченности моллюсков кальцием в отдельные короткие периоды роста раковины (19, 22).

Интенсификация развития сплошного, хорошо кальцинированного наружного слоя раковины прослеживается и в других рядах, будучи также связанной с усилением аридности местообитаний. Формы 126—130 (pagupensis, нижний ряд справа) обитают на сухих склонах в верховьях р. Нарын, а формы 131—133 сплошь белые — на еще более сухих предгорных красноглинных склонах хр. Терскей. Такая же зависимость прослеживается у форм 134—139 (var. *asiatica*, var. *artycha*): равномерно белые формы встречены в пустынных предгорьях Заилийского хребта.

Следует отметить, что у большинства белых форм верхушка раковины либо бурая, либо с темными полосками; это объясняется тем, что молодые животные с еще не вполне сформированной раковинкой обитают в более влажных и затененных местообитаниях, где по условиям микроклимата нет необходимости в отражении ярких лучей солнца и где в почве сосредоточено меньшее количество карбонатов.

Бурые и коричневые раковины характерны для биотипов с мезофитными и влаголюбивыми растительными ассоциациями. Формы 34—37, 55—59 (var. *asiatica*, var. *subobscura*) обитают в лиственных лесах, а формы 158—164 (var. *entodon*), 60—64 (var. *misera*) — на влажных субальпийских лугах. Общие климатические условия и почвенный дренаж не способствуют накоплению карбонатов в верхних горизонтах почвы. Слабая же кальцинированность раковины оказывается вполне жизнеспособной формой изменчивости вследствие иного теплового и светового режимов этих биотопов.

В многочисленных нюансах окраски раковины, которые мы видим в наших рядах и которые связаны между собой переходами, сказывается вся пестрота условий окружающей среды, о которой говорилось выше. В иных случаях преодоление недостатка кальция в субстратах решается паллиативно: хорошо кальцинированные полоски в строгом порядке чередуются с роговыми полосками. Такое чередование хорошо заметно у форм 87—90 (var. *eleonogae*), обитающих в аридных условиях, но на участках с сильным почвенным дренажем.

Как видим, резкие, но связанные переходами различия в окраске раковин прежде всего отражают геохимическо-климатические особенности местообитаний. Но в то же время они являются приспособительными. Возможность или «умение» развивать полностью сформированную высокую раковину в условиях малой карбонатности (коричневые раковины) есть такое же приспособление для кальциофильных улиток, как и способность к мощному отложению кальция на поверхности в виде отражающего белого слоя.

Если отвлечься от локальных комбинаций различных микроусловий, то ряд форм от коричневой и тонкостенной var. *misera* (64—60) субальпийских лугов — через коричневую более толстостенную var. *subobscura* (59—55) мезофитных лугов в лесах низкогорий и желтоватые var. *artycha* (1,2) степных предгорий приводит нас к ярко-белым формам знойных

предгорий Бухары и Копетдага, показывая экологический характер этого направления непрерывной изменчивости.

Объем и форма раковины. В представленных нами рядах изменчивости можно проследить следующие основные направления изменения объема и формы раковины, если за среднюю по двум этим свойствам принять форму 42 из мезофитных кустарниковых ассоциаций Заилийского хребта.

Прежде всего, заметно постепенное увеличение объема и вздутости раковины по направлению, например к копетдагским формам var. *potapiniana* (42—2—5—8—17—20—33) и увеличение вздутости, не сопровождающееся развитием гигантизма, по направлению к var. *regeliana* (38—41) из степных низкогорий западной части Заилийского хребта. Можно проследить также и постепенное измельчение форм, сопровождаемое, с одной стороны, развитием цилиндричности (56—70), а с другой, — постепенным усилением кубаревидности раковины (112—122). Можно видеть, наконец, и сильное увеличение высоты раковины, которому сопутствует развитие башневидности (158—162, var. *entodon*) или конусовидности (42—54, var. *galinae*). В первом случае мы снова идем от мезофитных биотопов к биотопам с резко ксеротермным климатом.

Увеличение объема, а следовательно, и тела животного позволяет в конечном итоге накапливать большее количество как тканевой, так и свободной воды, находящейся между телом и раковинной. При обитании в открытых ландшафтах, где почва и камни, которые могли бы служить защитой от палящих лучей солнца, интенсивно нагреваются за день и почти не остывают ночью, увеличение запасов воды обеспечивает улиткам не только возможность пассивного существования, но и возможность, хотя и не дальних, но активных передвижений даже днем. Однако это возможно лишь в первую половину лета. Некоторая потеря влаги, которая происходит при движении вследствие ее испарения из неприкрытого раковинной тела, в силу большого объема тела не является критической, т. е. не приводит к смерти животного. Следовательно, вместе с хорошими отражательными способностями ярко-белой раковины увеличение ее объема создает жизненную форму, весьма хорошо приспособленную к существованию при крайне высоких температурах и крайне низкой влажности воздуха. В этом отношении замечательна форма 33, встреченная нами в предгорьях Копетдага, по дороге на перевал Гаудан. Улитки переползали с места на место по сильно нагретым красноватым суглинкам, видимо, в поисках пищи.

Рассматривая копетдагские формы, можно прийти к выводу, что сочетание двух направлений приспособительной изменчивости — усиление кальцификации раковины и увеличение размеров — позволило животным в некоторой степени преодолеть главный лимитирующий их расселение фактор — аридность климата.

Но несомненно, что увеличению объема раковины способствует повышенная карбонатность субстратов, так как избыток кальция в значительной степени определяет и возможности увеличения ее размеров.

Уменьшение размеров раковины, наблюдаемое, например, по линии *misera* — *secalina* (63—71), судя по цвету раковины, идет при малой ассимиляции CaCO_3 . Форма 67 (var. *secalina*) обитает на хорошо дренированных каменистых почвах с весьма пестрым фоном карбонатности, однако нигде не достигающими избыточного количества (об этом свидетельствует полосатость раковины). Но уменьшение размеров раковины представляет собой не только следствие недостаточности кальция; это направление изменчивости следует рассматривать как вполне определенное физиологическое приспособление, не менее значимое, чем увеличение ее объема. Уменьшение объема позволяет улиткам легко забираться в малейшие расщелины между камнями, для того чтобы спастись от избыточного испарения влаги из своего тела.

Малые размеры раковины в значительной степени предохраняют животных и от случайного попадания в неблагоприятные условия. Это происходит потому, что малейшие сдвиги температуры и влажности воздуха в неблагоприятную сторону вызывают хотя и небольшие, но по отношению к малому объему тела весьма значимые потери воды. Эти потери служат сигналом, заставляющим улиток немедленно прекратить движение и приклеится к камням. Хороший пример крайне малой подвижности представляют собой маленькие, кубаревидные *var. dissimilis* (188—122). Они обитают в трещинах скал, на их вертикальных стенках в весьма сухих горах Кетмень и в ущелье р. Чу.

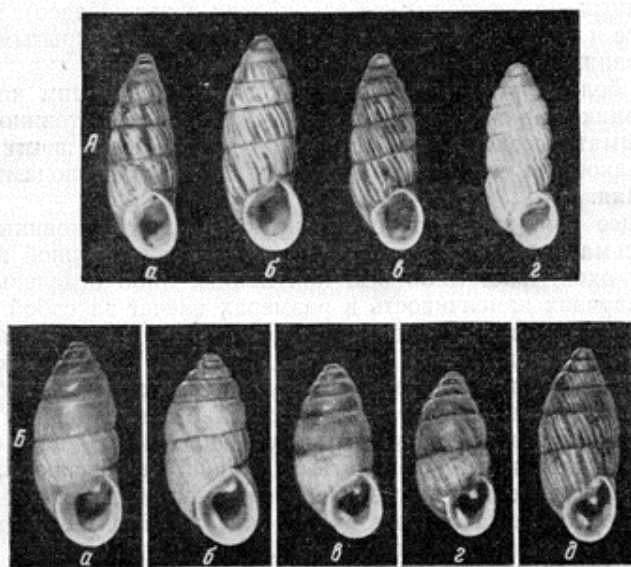


Рис. 5. А — развитие ребристой скульптуры; а, б, в — *var. albiplicata*, г — *var. dissimilis*; Б — развитие колюмеллярного и наружного зуба; а, б — *var. aptycha*, в, г — *var. retrodens*, д — *var. drymaea*

Недостаточность кальция, отражающаяся на уменьшении размеров раковины, с еще большей отчетливостью выступает при рассмотрении резкой ребристой скульптуры поверхности. Прежде всего хорошо заметно, что резкой ребристости раковины предшествует то экономное откладывание кальция в виде белых полосок, о котором говорилось выше (87—90). Это неравномерное, но упорядоченное отложение кальция постепенно сменяется тонкой морщинистостью (111) и легкой ребристостью (112) у форм, обитающих в крупнообломочной фации у подножия скалистых стенок (рис. 5, Б). Такое распределение кальция, несомненно, увеличивает запас прочности раковины, которая может быть легко повреждена при падении на жесткий субстрат.

Следует отметить, что крупные тонкоморщинистые или едва ребристые *var. albiplicata* обитают среди крупных обломков скал, задернованных или поросших кустарником. Усиление ребристости, т. е. еще большее увеличение запаса прочности у *var. dissimilis* связано с обитанием на отвесных голых склонах, лишь местами покрытых пятнами лишайников, с россыпью мелких камней у подножия.

Видимо, весь тот кальций, который может быть ассимилирован улитками, идет на построение ребрышек и его нехватает на формирование толстостенной раковины, которая была бы еще прочнее, но вместе с

тем и тяжелее. Едва ли обитание на отвесных поверхностях скал может быть совмещено с развитием тяжелой раковины.

Как видим, немалое количество взаимодействующих факторов создает жизненную форму скал. Однако в процессе ее становления нет места неопределенной изменчивости. Наоборот, цепь форм от *var. eleopogae* до *var. dissimilis* с отчетливостью показывает, что развитие их характерных особенностей связано с последовательными изменениями в окружающей среде и представляет собой приспособление к ним.

Развитие высококонических бурых раковин (*var. entodon*, 158—162) связано с проникновением в открытые луга субальпийского пояса. Наиболее вытянутые, башневидные формы (162) обитают среди травы на сильно влажных, но безлесных субальпийских лугах (Медео), в то время как все менее и менее вытянутые спускаются по этим открытым биотопам к нижней границе субальпийского пояса.

В целом более вытянутая форма раковины, с большим количеством оборотов возникает в силу того, что более или менее постоянно ровный и влажный климат высокогорья обеспечивает возможность почти непрерывного роста раковины, не прерываемого длительными периодами неактивного состояния.

Тормозящее или, напротив, стимулирующее рост раковины действие климата, весьма часто находит свое отражение в размерной изменчивости, которая охватывает либо всю популяцию, либо отдельных особей. Во многих случаях изменчивость в размерах влечет за собой и изменения в общей форме раковины, так как возникают иные соотношения между ее частями. Тем не менее общий адаптивный облик раковины не нарушается. Постепенное развитие вздутости бурых раковин, наблюдаемое в ряду форм от формы 34 до формы 41, связано с постепенным уменьшением влажности лугов в лесостепном поясе. Они обитают на рыхлых почвах и при наступлении неблагоприятных условий закапываются в землю. Для наименее остепненных лугов характерны формы, стоящие в начале ряда (*var. asiatica*), а наиболее вздутые (*var. regeliana*) обитают у нижней границы лесостепного пояса, уже на сильно сухих склонах, почва которых к середине лета пересыхает на значительную глубину. Большой объем раковины позволяет закопавшимся в землю животным долго сохранять то количество воды, которое необходимо для жизни. Несомненное значение в формировании вздутости последнего оборота играет и более сильно развитая нога, с помощью которой улитки могут глубоко закапываться в землю.

Усиленное развитие ноги имеет место и у скальных форм, что снова отражается во вздутости последнего оборота раковины.

Интересно, что конусовидные раковины *var. galinae* характерны для слабокаменистых, но рыхлых почв (Веригина гора около Алма-Ата). Улитки и закапываются в землю и прячутся между камнями.

Рассмотрев наиболее резко различающиеся по форме раковины *J. (Ch.) potaniniana*, мы убеждаемся в том, что становление их, так же как и рассмотренных ранее свойств, идет путем непрерывной изменчивости, каждое звено которой имеет легко анализируемый приспособительный характер.

Экологический, т. е. адаптивный характер изменчивости формы раковины у нашего полиморфного вида подтверждается и тем, что многие из этих раковин по своему цвету, форме и другим признакам весьма похожи на раковины других видов из совершенно иных географических районов, но с общими чертами климата.

Структура устья. В рядах изменчивости *Ch. potaniniana* можно видеть постепенное развитие следующих особенностей строения устья: отогнутость краев, появление резкой кольцевой мозоли, образующей на его нижней стенке высокий порог и, наконец, развитие складчатых зубовидных образований.

Постепенное развитие отогнутости краев устья прослеживается во многих рядах (17—19, 8—16, var. *sogdiana*; 87—90, var. *eleopogae*) и всегда связано с усилением скальности или крупнообломочной фации в местообитаниях улиток. Отогнутость краев обеспечивает почти герметическую шлифовку устья к субстрату, что способствует уменьшению испарения. Следует отметить, что популяции, в которых господствуют формы с отогнутым устьем, вынуждены обитать на скалах вследствие отсутствия лучших возможностей в данном элементе ландшафта: либо это постоянно затененные поверхности, либо наиболее выгодная северная экспозиция. Интересно, что на скальные формы с отогнутым устьем всегда имеют слабо кальцинированную раковину. Таким образом, отогнутость устья является своего рода субституцией отражательной функции раковины.

Развитие кольцевой мозоли хорошо заметно у форм, зарывающихся в грунт. Мы ясно видели, как об этот высокий порог в устье нога очищается от налипающей земли. Следует иметь в виду также, что кольцевая мозоль развита сильно у коричневых, т. е. слабокальцинированных форм. Лишь край устья благодаря этой губе толстый. Если принять во внимание, что наиболее ломок именно край устья, то сосредоточение максимальных возможностей кальцинации у закапывающихся форм на краях устья вполне понятно. Зачастую весьма резкая губа, как и отогнутость краев устья являются следствием сильного истончения вышележащих стенок раковины.

Функциональное значение зубовидных складчатых образований в устье было выяснено нами при анализе изменчивости *J. tridens* (Маткин, 1950). Это принятая теперь концепция (Ридель, 1957; Лихарев, 1958) сводится к тому, что складки значительно облегчают и ускоряют выжимание из ноги слизи, которая идет на образование защитной пленки — эпифрагмы.

Отчетливо видимое постепенное усиление складок, например, от var. *artyscha* к var. *retrodens* и var. *drymaea* (рис. 4, 146—150 и рис., 5, Б) согласуется с тем, что формы этого ряда располагаются от биотопов с постоянно сухим климатом (полупустынно-степные предгорья Семиречья) до биотопов с быстрыми и резкими колебаниями микроклимата. Формы с весьма развитыми зубами (var. *retrodens*, 146—150) встречаются на мезофитных северо-восточных склонах Терскея, сильно дренированных близлежащим руслом Чарына. Река течет в глубоком каньоне с высотой обрыва до 40 м. Склоны Терскея открыты для иссушающих ветров, дующих с прибалхашских пустынь. Все это создает быстро меняющуюся влажность воздуха. Такие климатические условия требуют осуществления быстрой защиты путем закупоривания эпифрагмой главного источника испарения влаги — устья.

В других случаях то маленькие, то более резкие складки в устье развиваются в разных по степени засухоустойчивости климатических условиях и в разной степени интенсифицируют образование эпифрагмы.

В этом отношении следует еще раз отметить раковины var. *entodon* с париетальной зубовидной складкой. Эта особенность их устья как нельзя лучше отражает одну из особенностей открытых тянь-шаньских высокогорных лугов — некоторую их остепенность.

Особо следует отметить сочетание у var. *intumescens* (75—77) плоской шлифовывающейся поверхности устья с зубовидными утолщениями некоторых его участков. Далее мы еще вернемся к этим формам.

Итак, мы рассмотрели главные направления внутривидовой изменчивости *J. (Ch.) potaniniana*. (О сильно отличающемся по раковине влеме завитом var. *entoptux* будет сказано далее).

На наш взгляд, приспособительное значение рассмотренных форм изменчивости очевидно, как очевидно и то, что каждый член ряда непрерывной изменчивости в своих особенностях отражает состояние многих абиотических факторов, действующих в данном местообитании.

Следует отметить, что общий облик раковины представляет собой результат постоянного и тесного взаимоотношения необходимости приспособительных изменений с возможностью их осуществить. Проявление жизненных потребностей организма (которые в данном случае сводятся к необходимости предохранения от избыточного испарения) в конкретных условиях окружающей среды находят свое выражение в весьма различных формах раковины, ее цвете, скульптуре и структуре устья.

В этом результирующем взаимоотношении как нельзя лучше выступает поистине удивительное и главное свойство живого организма — способность к широким приспособительным реакциям. Приспособительные реакции, т. е. адаптивные внутривидовые формы изменчивости, в одно и то же время и сохраняют специфические особенности вида и приводят его к порогу иных изменений. Как будет показано далее, некоторые направления изменчивости внутри полиморфного вида привели к образованию самостоятельных видов.

Но обращает на себя внимание различная сущность рассмотренных нами направлений изменчивости, формирующих различные жизненные формы.

Так, при всем физиологическом значении ярко-белых и толстостенных раковин из аридных биотопов сильная кальцинация раковины является лишь следствием избыточного количества CaCO_3 в данном местобитании. Таким образом, данное направление изменчивости не представляет собой активной формы приспособительных реакций. Скорее оно отражает оптимум условий, исторически сформировавшийся для кальциофильных улиток этой группы. Мы уже отмечали, что в этом отношении более активным приспособлением следует считать способность формировать раковину при минимуме содержания углекислого кальция.

Такие черты некоторых жизненных форм, как наличие резких складчатых образований в устье, представляют собой еще более активные формы приспособительных реакций. Они развиваются в разных условиях карбонатности и не являются поэтому простым отражением концентрации минерала. Уже упоминалось, что сильное развитие складок происходит в условиях, вызывающих необходимость интенсификации функции защиты от испарения. Следует отметить, что все резко выраженные складчатые зубовидные образования развиваются из вполне определенных структур устья (колюмеллярной складки, париетальной связки), которые сами по себе не несут аналогичной функции защиты от испарения или выполняют ее в слабой степени. Таким образом, не случайная изменчивость случайных образований приводит к становлению жизненных форм. Как видим, они формируются путем постепенных изменений структур иного значения. Эти изменения всегда функциональны и степень их проявления соответствует силе воздействующего фактора.

Такого рода отношения особенностей раковины к абиотическим условиям позволяют использовать фоссильные и субфоссильные раковины для решения вопросов палеогеографии (Матекин, 1950).

Но, несмотря на как будто бы беспредельные возможности приспособительной изменчивости, формы *J. (Ch.) rotanipiana* охватили далеко не все горные биотопы: их нет, например, в хвойных лесах субальпийского пояса, так же как и на сильно влажных лугах высокогорий. Наименее кальцинированные, «дистрофные» формы *var. misera* встречаются все же на суховатых юго-восточных склонах субальпийского и альпийского поясов. Таким образом, их расселение лимитируется определенным минимумом карбонатности субстрата. Тут несомненно сказывается историческая природа организма, в течение длительного времени формировавшаяся в условиях избытка карбонатов. Преодоление этого барьера, видимо, идет с большим напряжением, во всяком случае с большим трудом, нежели преодоление барьера чрезвычайной ксеротермности в биотопах Копетдага. Что касается географического распро-

странения внутривидовых форм, то ни одна из них не занимает изолированного в географическом отношении ареала; вследствие этого ни одна из них не может считаться подвидом. Мы называем их вариантами.

Все разнообразие этих вариантов может быть сведено в следующие экологические морфы: а) экоморфа кустарниковой крупнообломочной фации в полупустынных и степных предгорьях и низкогорьях; б) экоморфа сухих щебнистых почв степных предгорий; в) экоморфа скал; г) экоморфа мезофитных лугово-лесных биотопов в лесостепном и субальпийском поясах.

Трудно сказать, что ожидает в будущем эти экологические морфы и экологические варианты. Но, как будет видно из дальнейшего изложения, приспособительная изменчивость некоторых из них привела к становлению новых видов.

Со значительными трудностями сопряжена и попытка найти следы «филогенетических» отношений между этими вариантами. На наш взгляд, они представляют собой приспособительную переработку на месте давно расселившихся исходных форм иной, предшествующей фауны. Охарактеризованные выше четыре экологические морфы — чрезвычайно обобщенная группировка форм приспособительной изменчивости, показывающая лишь основные направления охвата видом «мест в экономии природы».

Но возникает вопрос, является ли облик раковины следствием только единственно возможного в данных условиях решения задачи на экономию влаги или он определяется наследственными особенностями, закрепленными в силу разобщенности популяций и вследствие длительно действующего отбора на наиболее удачную жизненную форму для данных условий?

О справедливости первого предположения свидетельствует тот факт, что эмбриональные и ювенильные части раковины взрослых форм (полтора-два оборота) у различных и резко различающихся крайних вариантов совершенно одинаковы как по своим размерам, так и по другим свойствам. В связи с этим необходимо отметить, что и микроклиматические условия обитания молодежи у всех форм изменчивости также одинаковы, так как для откладки яиц требуются сильно увлажненные субстраты (имеет место сильное расхождение в сроках откладки яиц у форм, обитающих в различных климатических условиях).

Таким образом, формирование различий, характеризующих каждую жизненную форму, осуществляется лишь при расселении молодежи, попадающей в достаточно различную обстановку.

Тем не менее длительное обитание в каких-нибудь характерных и достаточно узких по разнообразию окружающих условий местобитаниях (например, на скалах или в дресве — *var. dissimilis*, *var. intumescens*) из поколения в поколение суживает диапазон приспособительной изменчивости, стабилизируя ее в каком-нибудь одном, быть может, крайне узком направлении.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ *J. (Ch.) POTANINIANA*

Мы упоминали уже о том, что половая система нашего полиморфного вида у всех его вариантов характеризуется абсолютным структурным единством (см. рис. 1). Напомним, что остальные три среднеазиатских вида подрода отличаются от *J. (Ch.) potaniniana* качественным своеобразием строения семеприемника и придатка пениса (см. рис. 2 и 3).

Поразившее нас в начале исследования единообразие строения половой системы у форм, считавшихся отдельными видами разных родов, заставило нас не только сильно увеличить количество исследуемых экземпляров, но и трижды пересмотреть весь материал, углубляя изучение половой системы от наружного осмотра до рассмотрения внутреннего строения ее частей. В результате мы получили значительный материал.

биометрическая обработка которого вскрыла закономерности размерной изменчивости, так или иначе находящиеся в коррелятивных отношениях с изменением высоты раковины.

На рис. 1, I показана схема промеров половой системы. Прежде всего отметим, что при всей широте амплитуды изменчивости (на рис. 1 показаны размеры половой системы при минимальных, средних и максимальных размерах раковины)

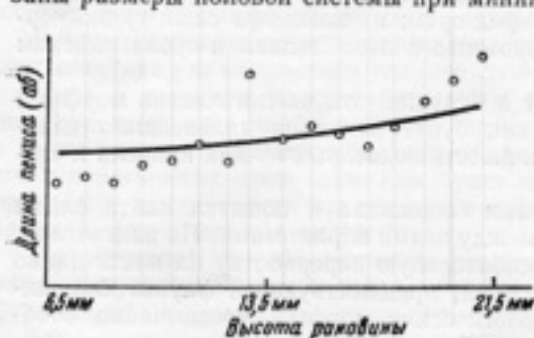


Рис. 6. Изменение длины пениса *J. (Ch.) potaniniana*

формы с промежуточными высотами раковины статистически достоверно объединяют крайние по размерам половой системы популяции.

Применив метод акад. П. Л. Чебышева для выравнивания эмпирических кривых, мы убедились в том, что размерная изменчивость частей половой системы коррелятивно связана с изменением высоты раковины. Вместе с тем различные ее части находятся в различных кор-

релятивных отношениях с изменением этой величины.

Кривые зависимого изменения длины пениса (рис. 6) и вагины (рис. 7) отчетливо показывают прямую коррелятивную зависимость между увеличением высоты раковины и увеличением длины этих частей половой системы. Так же выглядят

кривые зависимого изменения задней части пениса (об), мешка придатка (ад), длины стебля семеприемника (рис. 8) и длины резервуара семеприемника в зависимости от увеличения высоты раковины.

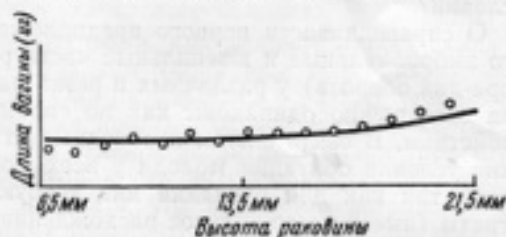


Рис. 7. Изменение длины вагины *J. (Ch.) potaniniana*

Вместе с тем кривые, выражающие зависимые изменения длины самого придатка пениса и длины отростка семеприемника, имеют иную форму.

Парабола, выражающая коррелятивное изменение длины отростка семеприемника (рис. 9), имеет точку максимума, которая лежит примерно на ее середине, тем самым обнаруживая резко выраженную тенденцию к стабилизации изменчивости. Более заметна также тенденция к сильному уменьшению размеров отростка семеприемника при уменьшении высоты раковины, нежели тенденция к его уменьшению при увеличении высоты.

Так как близкая к нашему полиморфному виду *J. (Ch.) fedtschenko* характеризуется высотой раковины от 6,5 до 8,0 мм и имеет отросток семеприемника всегда меньшей длины, чем резервуар [отношения, обратные относительно этих частей у *J. (Ch.) potaniniana*], то отмеченный тип корреляции у *J. (Ch.) potaniniana* приобретает особый смысл.

Далее парабола, выражающая зависимое изменение длины основной части придатка пениса (рис. 10) у *J. (Ch.) potaniniana*, имеет точку минимума, также лежащую почти на середине кривой, а сама парабола почти равноплечна. Следует отметить, что она близка к горизонтальной прямой, которая дала бы нам представление об отсутствии корреляции.

Если иметь в виду, что у *J. (Ch.) kasnakowi* придаток пениса рудиментизирующийся (если не вовсе рудиментарный) орган, то рассмотрен-

ная только что кривая зависимого изменения придатка у *J. (Ch.) potaniniana* приобретает особый интерес.

Заканчивая обзор изменчивости половой системы *J. (Ch.) potaniniana*, следует отметить, что Гессе, исследовав несколько экземпляров этого вида (*potaniniana* s. str.), нашел у одного из них такое же перемещение ретрактора придатка на penis, какое находим и мы у *J. (Ch.) kasnakowi*

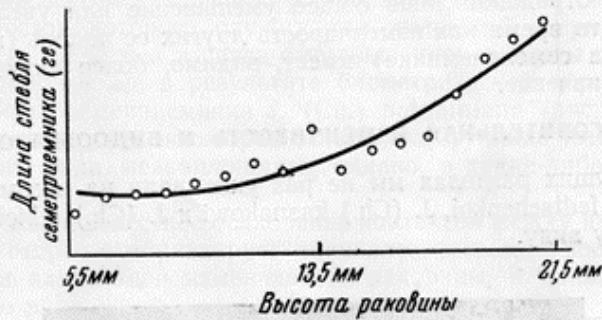


Рис. 8. Изменение длины стебля семеприемника *J. (Ch.) potaniniana*



Рис. 9. Изменение длины отростка семеприемника *J. (Ch.) potaniniana*

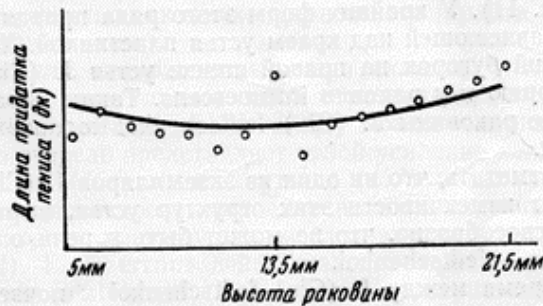


Рис. 10. Изменение длины придатка пениса *J. (Ch.) potaniniana*

(рис. 2). Но, исследовав более 60 экз., *J. (Ch.) potaniniana* var. *potaniniana*, мы не обнаружили указанной Гессе aberrации. Тем не менее следует предположить, что некоторая тенденция к рудиментизации придатка все же имеет место у нашего полиморфного вида.

На наш взгляд, характер рассмотренной выше кривой зависимо-го изменения придатка у *J. (Ch.) rotaniniana* и выражает эту тенденцию. Во всяком случае изменчивость его длины не подчиняется той закономерности, которая характерна для изменения пениса, длины вагины и некоторых других частей половой системы.

Различия в характере зависимых изменений частей половой системы *J. (Ch.) rotaniniana* приводят нас к мысли о том, что одни из них в своей изменчивости отражают лишь общее уменьшение или увеличение тела животного, в то время как изменчивость других ее частей (придатка пениса, отростка семеприемника) имеет, видимо, более активное приспособительное значение.

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ВИДООБРАЗОВАНИЕ

В предыдущих разделах мы не раз указывали на несомненную близость *J. (Ch.) fedtschenkoii*, *J. (Ch.) kasnakowii* и *J. (Ch.) labiella* к нашему полиморфному виду.

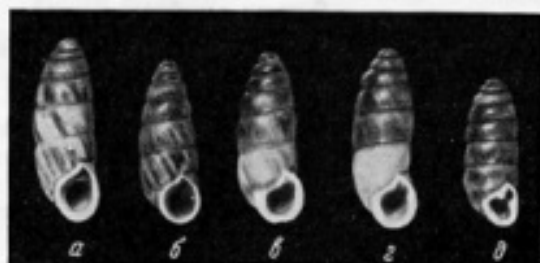


Рис. 11. а, б — var. *secalina*, в, г — var. *intumescens*
д — *J. (Ch.) fedtschenkoii*

J. (Ch.) fedtschenkoii (7) помещена нами в конце одного из рядов изменчивости *J. (Ch.) rotaniniana*, так как раковина этого вида и структура устья весьма близки к завершающим этот ряд раковинам — var. *intumescens* (71—77).

Мы видим, что столь резко выраженный плоский клиновидный парietальный зуб у *J. (Ch.) fedtschenkoii* представляет собой дальнейшее усиление распада парietальной связки *secalina* — *intumescens*, связывающей края устья (рис. 11). У крайних форм этого ряда правая часть складки выглядит уже нависающей над краем устья пластинкой. Хорошо заметно также, что резкий бугорок на правой стенке устья *J. (Ch.) fedtschenkoii* имеет свою историю и у раковин *intumescens*. Таким образом, в облике устья и в форме раковины *J. (Ch.) fedtschenkoii* хорошо заметны черты преемственности.

Но следует отметить, что ни один из экземпляров *J. (Ch.) fedtschenkoii* не обнаруживает изменчивости этих структур устья, выраженных у нее столь стойко и своеобразно, что не может быть и речи о непрерывности ряда *intumescens* — *fedtschenkoii*.

И в то же время между *J. (Ch.) fedtschenkoii* и почвенно-щебнистой формой var. *intumescens* полиморфного вида, ощущается чрезвычайная близость. Она чувствуется не только в становлении признаков устья, но и в том направлении изменчивости семеприемника *J. (Ch.) rotaniniana*, о котором говорилось выше и которое характерно для мелких форм этого вида, обитающих среди щебенки и на скалах.

Сравнительно с другими вариантами *J. (Ch.) rotaniniana* щебнистые и скальные формы — наименее подвижные животные. Мы уже рассматривали это явление: оно связано с малыми размерами, не обеспечивающими животных резервным количеством влаги.

Вследствие малой подвижности количество контактов между индивидуумами популяции весьма мало, о чем свидетельствует малая численность *J. (Ch.) fedtschenkoii* и *var. intumescens*, которые относятся к редким формам Средней Азии.

В семеприемнике *J. (Ch.) fedtschenkoii* мы в ряде случаев находили лишь по одному сперматофору, в то время как у других вариантов *potaniniana* мы извлекали их оттуда клубками.

Видимо, мы имеем тут дело с упрощением строения семеприемника, длинный отросток которого служит для вмещения сперматофоров, но который теперь не нужен в связи с уменьшением частоты спариваний.

Данные, полученные в результате биометрической обработки изменчивости отростка семеприемника *J. (Ch.) potaniniana* (рис. 9), с очевидностью показывают, что некоторое ослабление функции имеет место уже в недрах этого вида, не воплощаясь, однако, в какие-либо структурные изменения.

Следовательно, известное ослабление контактов между индивидуумами популяции, которое стабилизирует направление изменчивости, совместно с процессами адаптивной изменчивости раковины, и привело к образованию нового вида.

Как видим, ничто в этом виде не является ни абсолютно новым, ни непознаваемым в происхождении и функции. Он возник в результате освоения новых условий окружающей среды. В данном случае эти условия представляют собой оригинальное сочетание высокой ксеротермности с малой карбонатностью субстрата (бурый цвет раковины). В таких условиях промедление с защитой от испарения поистине подобно смерти. Именно поэтому складки в устье размещаются столь поверхностно, что уже при малейшем втягивании ноги образуется защитная пленка слизи.

В нашем распоряжении нет данных, которые могли бы убедить нас в том, что между *J. potaniniana* и *J. fedtschenkoii* существовал длинный ряд вымерших форм. Наоборот, проанализированный нами характер изменчивости половой системы и раковины *J. potaniniana* убеждает нас в возможности крайне быстрого, скачкообразного, перехода в новое качество. Быть может, такой переход свершился в течение всего лишь нескольких онтогенезов при быстром освоении новых условий жизни и ослаблении связи с исходной популяцией.

О возможности такого пути видообразования свидетельствует процесс становления и другого близкого к *J. (Ch.) potaniniana* вида — *J. (Ch.) kasnakowi* с рудиментарным придатком пениса.

Этот вид (173) распространен в долине Обихингоу на кустарниково-каменистых мезофитных склонах Дарвазского хребта и хребта Петра Первого (Таджикистан).

Характерная для его раковины косая складка в глубине устья на столбике раковины представляет собой образование, близкое к коллюмельярной складке *J. egnans* (170—172). Коллюмельярная же складка *J. egnans* в свою очередь представляет собой усиление коллюмельярной мозоли *var. retrodens* (154) и *var. drumaeae* (157) полиморфного вида.

Мы не смогли исследовать строение половой системы формы *egnans*, которую, однако, и предыдущие исследователи считали вариантом *J. albiplicata* (!). Если *egnans* действительно окажется анатомически не отличимой от *var. albiplicata* (т. е. одного из вариантов нашего полиморфного вида), то преемственность признаков раковины *J. (Ch.) kasnakowi* будет с несомненностью доказана.

Но филогенетическая связь *J. (Ch.) kasnakowi* и *J. (Ch.) potaniniana* отчетливо устанавливается по половой системе, строение которой у *J. (Ch.) kasnakowi* мы характеризовали выше (см. рис. 2, А).

Параболическая кривая изменчивости длины основной части придатка пениса *J. (Ch.) potaniniana*, как мы уже отмечали, свидетельствует о тенденции к рудиментизации. Смещение ретракторов, замеченное Гессе, ко-

торое делает невозможным выбрасывание придатка при спаривании, подтверждает наше толкование особенностей кривой.

Но то, что в популяциях *J. (Ch.) rotaniniana* носит единичный характер, у *J. (Ch.) kasnakowi* приобрело значение основного свойства характерного для всей популяции. Кроме того, мы видим не только стойкое отсутствие ретрактора на придатке, но и перестройку его внутреннего строения (см. рис. 2,Б).

Интересно отметить, что и такого рода коренная перестройка половой системы связана с ослаблением контактов внутри популяции и, следовательно, — с уменьшением частоты спариваний. Об этом свидетельствует крайняя разреженность популяций вида, встречающихся по 1—2 экз. на 1 м².

Процесс рудиментизации придатка пениса, следы которого мы снова видим в недрах старого вида, свидетельствует о существенном изменении самого способа спаривания. Если принять, что функция придатка аналогична функции «рук оплодотворения» у витринид, на которые насаживаются сперматофоры, то рудиментизация этого органа ставит вопрос о ликвидации сперматофоров, либо о переходе к самооплодотворению, что вероятнее, если иметь в виду крайнюю разреженность популяции. Но так или иначе, приспособительное значение этого изменения ясно из истории его формирования еще в исходном виде.

Климатические условия в районе распространения *J. (Ch.) rotaniniana* в иных пунктах настолько суровы, что возникновения тех особенностей половой системы, которые мы видим в полной мере выраженными у *(Ch.) kasnakowi*, вполне оправдано.

Чрезвычайно интересно отметить, что при исследовании ряда экземпляров *J. (Ch.) kasnakowi* мы обнаружили все градации слияния мускула ретрактора, одна из ветвей которого перешла с мешка придатка на мешок пениса (см. рис. 2,В). Это, безусловно, свидетельствует о быстром темпе «постепенности» при окончательном формировании новой структуры вида.

В то же время тут не остается места для рассуждений о мутации, о которой можно было бы говорить в отношении происхождения подсемейства *Chondrininae*, не имеющего вовсе придатка пениса, если не принимать во внимание полученных нами данных.

Последний из среднеазиатских видов подрода *T. (Ch.) labiella* обитает в предгорьях и низкогорьях Тарбагатая, т. е. в наименее засушливых степных биотопах Средней Азии. Этот вид занимает изолированный ареал, внутри которого не встречаются другие виды рода.

Его цилиндрическая сизоватая раковина с сильной, но не порожистой кольцевой мозолью в устье не имеет своих предшественников в формах приспособительной изменчивости *rotaniniana*.

Этот вид обитает на скалах, но менее экстремальные условия не вызывают тут необходимости столь плотной шлифовки устья, которую мы видели у некоторых вариантов полиморфного вида.

Сильно расширенный рукавообразный семеприемник, лишенный резервуара, свидетельствует о том, что он может вместить много сперматофоров. Мы действительно наблюдали большое их количество при вскрытии ряда особей. Климатические условия района, видимо, не препятствуют интенсивному спариванию, т. е. длительным периодам активного состояния.

Интересно отметить, что семеприемники такого же строения, как у *J. (Ch.) labiella*, при наличии совсем других особенностей половой системы встречаются у видов семейства, распространенных на островах Атлантики, и в других длительно увлажненных районах земного шара.

Таким образом, если мы и не можем сейчас установить непосредственной связи между *J. rotaniniana* и *J. labiella*, аналогичной той, которую

мы видели в предыдущих случаях, тем не менее приспособительный характер отличий этого вида от других и тут совершенно ясен.

Отсутствие видимой связи следует, по всей вероятности, объяснить длительной оторванностью этого вида от популяций *J. rotanipiana*, произошедшей давно, в период более влажного климата неогена. (О влажности климата неогена в Средней Азии свидетельствует обнаруженный нами в неогеновых толщах Киргизии *Sarichium minimum*.) Недоступная теперь для расселения наземных моллюсков пустынная перемычка между Тарбагатаем и Джунгарией в то время, видимо, не представляла собой барьера.

Совершенно очевидно, что изоляция части популяции вида генерализует то направление изменчивости, которое возникает в ней как приспособительное по отношению к окружающим условиям. В этом сказывается важнейшая роль полового процесса, способствующего обогащению популяции теми свойствами, которые приобрели ее индивиды в результате развития в определенной среде.

Несколько слов о влево завитом варианте нашего полиморфного вида var. *entortyx*. Его половая система выглядит как зеркальное изображение половых систем других одноразмерных вариантов *J. (Ch.) rotanipiana*, что и делает необходимым считать этот конхиологический «вид» конхиологического «рода» *Sigaphogus* всего лишь внутривидовой формой полиморфного вида. Он занимает довольно узкий ареал в Чаткальском хребте, подобно узкому ареалу левых форм *Bradybaena lantzi Lindh.* в Заилийском хребте (Цветков, 1938).

Резко скачкообразный характер изменчивости, разумеется, без промежуточных форм между левыми и правыми раковинами вполне может быть отнесен к категории мутационной изменчивости.

Но, как мы видим, такого рода резкое отклонение, не летальное, но вполне жизнеспособное и приведшее значительную по объему популяцию в состояние изоляции по отношению к другим формам полиморфного вида, все же не оказывается достаточным для становления нового вида.

На наш взгляд, это обстоятельство с очевидностью указывает на то, что не случайная и не безразличная в функциональном отношении изменчивость лежит в основе процесса видообразования.

Нужно отметить также, что только одна изоляция части популяции вида в свою очередь не является доминирующим фактором в происхождении видов. В этом отношении мы не можем согласиться с концепцией Майра (1947, 1954). Роль изоляции подобна лишь роли искусственного отбора, который производится при сохранении определенных условий содержания нужных форм и в силу этого стойко сохраняет выгодный человеку фенотип.

Как следует из полученных нами данных, становление новых видов *J. (Ch.) fedtschenkoi*, *J. (Ch.) kasnakowi* происходит путем охвата некоторыми формами приспособительной изменчивости исходного вида таких условий окружающей среды, обитание в которых требует коренной перестройки биологии размножения и сильных изменений в формах защиты от испарения. В Средней Азии такие условия обитания представляют собой основные и более молодые направления развития ландшафта. Щепнистость предгорий есть следствие эрозионной переработки крупнообломочной фации, которая идет в настоящее время весьма интенсивно при ксеротермизации климата.

Существенно важным следует считать тот факт, что свойства новых видов формируются в недрах исходного вида, в его популяциях, стоящих у порога биотопов, в которых обитают ныне новые виды.

Таким образом, не изоляция мутантов, а формирование адаптивных свойств совместно с генерализацией приспособительной изменчивости в одном направлении путем некоторого ослабления межпопуляционных связей и может привести к становлению новых видов.

ЛИТЕРАТУРА

- Лихарев И. М., 1958. Морфофизиологический анализ Clausiliidae, Зоол. ж., т. XXXVII, вып. 5.
- Лихарев И. М. и Раммельмейер Е. С., 1952. Наземные моллюски, фауны СССР, М.
- Майр Е., 1947. Систематика и происхождение видов, Изд-во иностр. лит., М.
- Маткин П. В., 1950. Фауна наземных моллюсков. Нижнего Поволжья и ее значение для представления об истории Современных лесов района, Зоол. ж., т. XXIX, вып. 3.
- Ридель А., 1957. Материалы к познанию Zonitidae (Gastropoda) Советской Армении, Зоол. сб. АН АрмССР, вып. 10.
- Цветков Б. Н., 1938. Правые и левые формы моллюска *Fruticicola laetzi* Lindh. и их географическое распространение, Бюл. Моск. о-ва Исслед. природы, Отд. природы, Отд. биол. XLII, 5—6.
- Bailey D., 1956. Re-examination of the diversity in *Partula taeniata*, Evolution, 10, No. 4.
- Crampton H., 1932. Studies on the variation, distribution and evolution of the gen. *Partula*, Carnegie Inst. Washington Publ., 410.
- Gulick I., 1905. Evolution, Racial and Habitudinal, Ibidem, 25.
- Hesse P., 1933. Zur Anatomie und Systematik der Familie Enidae, Arch. Naturg., N. F., 2.
- Mayr E., 1954. Change of Genetic Environment and Evolution, Evolution as a process, I. Huxsley editor.
- Rensch B., 1932. Über die Abhängigkeit der Grösse, des relativen Gewichtes und der Oberflächestruktur der Landschneckenschalen von den Umweltfaktoren, Z. Morphol. und Okol. Tiere, 25 Bd. 4—1937. Untersuchungen über Rassenbildung und Erblichkeit von Rassenmerkmalen bei sizilischen Landschnecken, Z. Induk. Abstamm. Vererb.-lehre, 72.
- Schilder F., 1953. Die Bänderschnecken. Eine Studie zur Evolution der Tiere.
- Welch D'Aite, 1938. Distribution and Variation of *Achatellina mustelina* Mighels in the Waianae Mountain, Oahu.
- Wiegmann F., 1901. Binnen-Mollusken aus Westchina und Centralasien. II. Die Buliminiden, Ежегодник Зоол. Муз. Импер. Акад. наук, т. VI.

ADAPTIVE VARIABILITY AND THE PROCESS OF SPECIATION IN CENTRAL ASIAN TERRESTRIAL MOLLUSCS OF THE FAMILY ENIDAE

P. V. MATEKIN

Chair of Invertebrate Zoology, Moscow State University

Summary

The study of the variability of the shell and genital system in Central Asian representatives of the family Enidae has revealed a large polymorphous species *Jamnia* (*Chondrulopsina*) *potaniniana* within the fauna composition of terrestrial molluscs. This species comprises most (22) «species» which were described earlier by their shell.

Continuous variability of shells within the polymorphous species (colour, volume, sculpture of the surface, structure of the mouth) is always of adaptive importance and directed mainly to the protection of animal body against excessive exhalation.

The sexual system also undergoes a continuous variation of size which is always correlated with the alteration of the shell height. Some of its portions, however, show such a character of correlation which proves that certain populations of the polymorphous species are connected with two closely related species.

The above mentioned connection is reflected in certain trends in the adaptive variability of the polymorphous species which become a character of qualitatively different structures in closely related species.

On the basis of the data obtained speciation is regarded not as a process of selection and spreading of fortuitous changes but as a process which develops adaptive forms of variability in the depths of the initial species.

These trends of variability attain their maximum development (generalization) under certain environmental conditions. Some loosening of interpopulational connections contributes to the generalization of certain trends in the variability.