

ГЕНЕТИКА

УДК 101.001

П. В. Терентьев

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАКОВИНЫ БОЛЬШОГО ПРУДОВИКА

История вопроса

Широкое распространение, крупная величина и значительная изменчивость уже давно заставили обратить внимание на большого прудовика *Limnaea (Limnus) stagnalis* L. Особое внимание было уделено при этом форме и размерам раковины.

Первым этапом изучения явилось описание многочисленных разновидностей. Если для Средней Европы Клессин (Clessin, 1884) насчитывал 10 внутривидовых форм, то Гейер (Geyer, 1927) говорил уже о 16. Для Палеарктики в целом еще Вестерлунд (Westerlund, 1899) перечислил 34 разновидности. Для Северной и Средней Америки Бэкер (Baker, 1911) различал 7 разновидностей и т. п. Большинство описанных форм характеризуются авторами столь субъективно, что наметить их можно лишь на больших сериях, и число переходных форм будет всегда велико.

Естественное желание объективно оценить изменчивость вызвало к жизни второй этап изучения — появились биометрические исследования. В. И. Жадин (1923) измерил 1068 экземпляров из пяти водоемов Муромского края. Ф. Г. Добржанский и Л. В. Коссаковский (1925) изучили 964 раковины из восьми водоемов окрестностей Киева. В трех водоемах Соловецких островов А. А. Захваткин (1927) собрал и измерил 143 экземпляра. Мной (Терентьев, 1928) были исследованы 478 раковин из одного водоема Северного Урала. В. П. Шванский (1928) промерил 463 раковины из десяти водоемов Смоленщины. Б. Ф. Румянцев (1928) располагал 1050 раковинами из шести водоемов Костромской, четырех — Ярославской, восьми — Ленинградской и четырех — Киевской губерний. В. И. Жадин (1928) обработал 64 экземпляра из оз. Севан. Исключительный интерес представляет исследование Пьяже (Piager, 1929), через руки которого прошло около 82 тысяч экземпляров, большая часть которых происходила из Швейцарии. Мигель (Miegel, 1931) измерил 754 раковины из Пленского озера и окружающих его водоемов (Шлезвиг-Гольштейн). В. Н. Нефедов (1954) промерил 174 экземпляра из одиннадцати водоемов Волгоградской области.

Основой всех этих исследований являлось вычисление индексов, т. е. отношений разных размеров раковины друг к другу. Результатом всей этой большой работы были два вывода. Во-первых, стало ясным, что формальное описание разновидностей разного ранга в данном случае лишено смысла. Во-вторых, появились существенные сомнения в наличии у большого прудовика географической изменчивости. Особенно четко эту точку зрения сформулировал Хубендик (Hubendich, 1951), который в своей обширной монографии пишет: «Мне кажется, что весь размах вариации имеется в каждой географической области, по край-

ней мере в каждой географической области, где имеются различные экологические условия» (стр. 118). Далее он указывает: «Вариация разных видов прудовиков, как правило, характеризуется отсутствием какой-либо ясной географической изменчивости» (стр. 209). Другими словами, экологическая изменчивость раковины полностью маскирует (или даже исключает) географическую.

Первый из приведенных выводов не вызывает сомнений, второй же всегда казался мне преждевременным. Я попробовал (Терентьев, 1961) доказать его неправильность, но не сумел сперва оторваться от метода индексов. Данная работа имеет целью продемонстрировать возможность иного подхода, который, возможно, окажется полезным и при исследовании других животных.

Материал и методика

Во избежание искажений, даваемых «личным уравнением» наблюдателя (Pearson, 1902; Brunt, 1923), данная работа построена в основном на промерах, сделанных мною лично. Всего было смерено 1523 экземпляра из следующих мест (кодовое обозначение, место сбора, время сбора, коллектор):

А — Норильск, 1962, Герке.

В — Чердынь, 1927, Терентьев.

С — Белое Озеро (Вологодская область), 1954, Мордухай-Болтовской.

D — Вологда, 1952, Терентьев.

E — Тарту, 1961, Вельдре.

F — Ивановское водохранилище, 1954, Терентьев.

G — Учинское водохранилище, 1953, Францев.

H — Ильменский заповедник, 1966, Хохуткин.

I — Болгария, 1962, Кузаров.

Значительная часть материала передана мной в ЗИН АН СССР. Пользуюсь случаем принести благодарность вышепоименованным лицам за сбор материала, а И. М. Лихареву, О. А. Скарлато и Ю. И. Старобогатову за советы и всяческое содействие.

На каждой раковине штанген-циркулем измерялись с точностью до 0,1 мм высота раковины (*altitudo*, далее кодируется как *a*), величина завитка (*spira=s*) и наибольшая ширина раковины (*latitudo-l*). Ряд авторов (Clessin, 1884; Жадин, 1923; Шванский, 1927) вообще не дают точного определения своим промерам. Многие (Westerlund, 1892; Boycott, 1928; Терентьев, 1928; Жадин, 1952) измеряли *l* под углом к основной оси раковины, тогда как другие (Middendorff, 1849; Miegel, 1931; Ehrmann, 1933; Mozley, 1935; Hubendich, 1951; Лихарев и Раммельмейер, 1952) проводили этот промер строго перпендикулярно к основной оси. В настоящей работе принята вторая, «прямоугольная» схема (рис. 1).

Как было отмечено, по установившейся традиции сравнение раковин базируется на отношениях размеров или индексах. Между тем еще Б. Ф. Румянцева (1928) указал, что отношение длины раковины прудовика к ее ширине и отношение длины раковины к длине устья меняются с возрастом. Отсюда понятно, почему у большинства авторов получалась исключительно пестрая и путаная картина изменчивости: приводимые ими величины обусловлены разным возрастом исследованных выборок, истинная же картина совершенно затуманена и искажена этим обстоятельством. Можно было бы подвергать сравнению только материал одного возраста, как это делают ихтиологи. Однако

В. П. Шванский (1928) обратил внимание на то, что по числу оборотов невозможно точно установить возраст животных. Имеются и другие возражения против метода индексов в его обычной форме: было показано (Pearson, 1897), что наличие общих элементов в индексах вызывает «ложную корреляцию», представляющую собой арифметический артефакт и затемняющую истинные взаимоотношения призна-

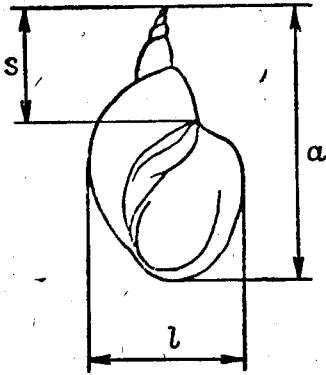


Рис. 1. Схема промеров раковины.

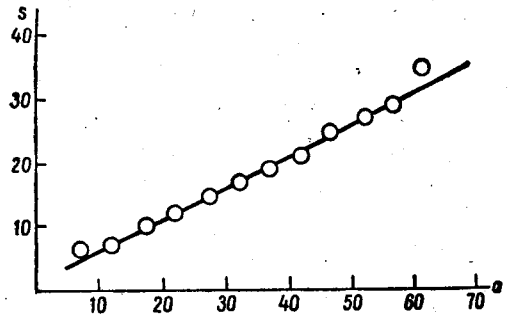


Рис. 2. Регрессия признака s на a . Кружки отвечают эмпирическим точкам, линия — интерполяционному уравнению. То же для рис. 3.

ков объекта. А можно ли отказаться от индексов? Мною (Терентьев, 1936) была показана связь индекса с понятием регрессии. Очевидно, выход заключается в переходе от оперирования относительными числами к сравнению абсолютных величин, получаемых при помощи уравнения регрессии. Этот прием и положен в основание данной работы.

Обработка оригинальных данных

Находя средние значения промера s , отвечающие классам промера a , получим эмпирическую регрессию s по a . Аналогично может быть найдена регрессия промера l по a . Эти материалы объединены в табл. 1, где f означает статистический вес (иначе, частоту) класса. Графики суммарных данных (рис. 2 и 3) показывают, что регрессия в обоих случаях может быть признана прямолинейной. Метод наименьших квадратов дает уравнения $s = 0,3480 - 0,4942a$ и $l = -0,7269 + 0,5159a$. Данные обратного расчисления по этим уравнениям нанесены линиями на соответствующие графики. Отклонения от них крайних

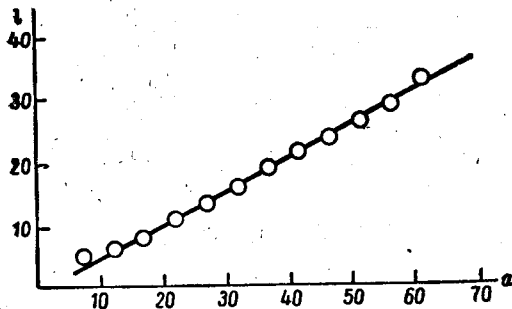


Рис. 3. Регрессия признака l на a .

значений легко объяснимы малым статистическим весом этих точек. Раз суммарные связи промеров раковины прямолинейны, можно интерполировать параболой первой степени отношения промеров и для популяций отдельных местностей. В табл. 2 приведены объемы выборок отдельных местностей ($=N$), коэффициенты интерполяционных

Эмпирические регрессии

Таблица 1

<i>a</i>	7,5	12,5	17,5	22,5	27,5	32,5	37,5	42,5	47,5	52,5	57,5	62,5	
A	<i>s</i>			11,47	13,73	15,40	17,87						
	<i>l</i>			11,88	14,33	16,40	18,13						
	<i>f</i>			7	33	30	3						
B	<i>s</i>				13,00	15,82	17,94	19,80	21,69	26,00			
	<i>l</i>				14,20	17,24	20,13	21,94	24,86	26,70			
	<i>f</i>				1	11	174	277	13	2			
C	<i>s</i>				15,40	17,37	20,17	22,29	23,48	26,78			
	<i>l</i>				10,80	13,71	17,22	19,11	21,84	23,02			
	<i>f</i>				2	7	20	18	5	4			
D	<i>s</i>				14,50	16,12	18,75	20,83	22,83	30,00			
	<i>l</i>				13,00	16,75	19,57	21,80	23,50	27,00			
	<i>f</i>				2	8	28	36	6	1			
E	<i>s</i>				14,32	17,88	20,10	23,05	25,31	28,09			
	<i>l</i>				11,48	14,52	16,26	19,32	21,41	23,99			
	<i>f</i>				5	5	9	31	41	9			
F	<i>s</i>	6,95	8,60	11,97	14,29	17,05	19,30	21,68	23,79	28,15			
	<i>l</i>	5,60	7,80	10,64	13,06	15,71	18,11	20,49	23,06	24,65			
	<i>f</i>	2	2	5	13	81	109	92	25	2			
G	<i>s</i>	5,90	7,40	10,06	11,96	14,58	16,84	19,57	22,14	24,56	26,41	28,20	
	<i>l</i>	4,40	5,90	7,77	10,36	12,79	15,16	17,92	20,70	23,33	27,28	30,00	
	<i>f</i>	1	1	7	25	37	33	30	16	9	7	1	
H	<i>s</i>					16,77	19,88	22,57	24,72	29,50			
	<i>l</i>					15,53	18,45	20,98	23,39	26,15			
	<i>f</i>					3	17	53	25	2			
I	<i>s</i>		10,75	12,35	14,99	16,65	19,00	22,00	25,55	26,91	28,85	34,80	
	<i>l</i>		7,50	9,65	12,04	14,30	17,08	19,60	25,13	26,40	28,13	32,80	
	<i>f</i>		2	2	9	7	4	2	50	54	6	1	
J	<i>s</i>	5,90	7,10	9,92	11,89	14,29	16,65	18,75	20,81	24,63	27,10	28,76	34,80
	<i>l</i>	4,40	5,70	7,73	10,63	13,17	15,70	19,01	21,28	23,44	26,01	28,40	32,80
	<i>f</i>	1	3	11	39	102	185	394	525	174	81	7	1

уравнений и признаки, характеризующие местность: 1 — географическая широта места, 2 — долгота, 3 — высота над уровнем моря (в м), 4 — средняя годовая температура воздуха, 5 — средняя температура воздуха самого холодного месяца, 6 — средняя температура воздуха самого теплого месяца, 7 — годовая сумма осадков. Данные приведены с разной точностью во избежание затруднений при дальнейшей обработке (устранение образования объединенных рангов).

Сличение местных популяций
(обозначения в тексте)

Таблица 2

Место	N	$s = k_1 + k_2 a$		$l = k_3 + k_4 a$		1	2	3	4	5	6	7
		k_1	k_2	k_3	k_4							
A	73	3,08	0,38	2,29	0,43	69	86	17	-10,9	-30,2	12,7	236
B	478	3,02	0,40	4,14	0,42	60,3	56	177	0,1	-17,8	17,0	558
C	56	3,93	0,43	-1,87	0,50	60,2	38	121	1,8	-12,5	17,9	467
D	81	1,25	0,6	-1,39	0,48	59	39	122	2,4	-12,0	17,6	579
E	100	0,40	0,53	-1,68	0,48	58	26	75	4,8	-6,3	16,9	553
F	331	1,32	0,48	-0,24	0,489	57	37,8	124	3,9	-10,0	18,0	570
G	167	1,17	0,487	-1,74	0,53	56	37,7	162	3,6	-10,8	18,0	620
H	100	-0,46	0,54	-0,78	0,51	55	61	228	1,5	-16,2	18,6	361
I	137	1,52	0,491	-3,30	0,58	42	23	550	10,0	-1,7	20,4	628

Таблица 3

Связь элементов интерполяционных прямых с местными условиями
(объяснения в тексте)

Признаки местности	s				l			
	k_1		k_2		k_3		k_4	
	τ	P	τ	P	τ	P	τ	P
1	0,44	0,06	-0,78	0,001	0,50	0,04	-0,72	0,003
2	0,11	0,38	-0,44	0,06	0,50	0,04	-0,39	0,09
3	-0,17	0,31	0,39	0,09	-0,22	0,24	0,44	0,06
4	-0,22	0,24	0,56	0,02	-0,50	0,04	0,39	0,09
5	-0,2	0,24	0,56	0,02	-0,50	0,04	0,39	0,09
6	-0,17	0,31	0,50	0,04	-0,44	0,06	0,67	0,006
7	-0,11	0,38	0,22	0,24	-0,28	0,18	0,28	0,18

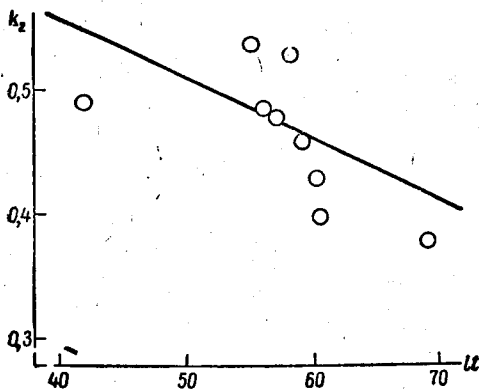


Рис. 4. Скэттер-диаграмма тангенса угла наклона (k_2) линии регрессии признака s на географическую широту места (l).

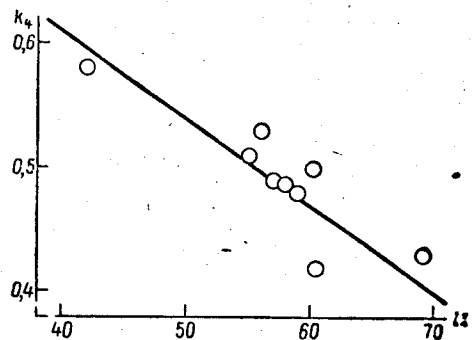


Рис. 5. Скэттер-диаграмма тангенса угла наклона (k_4) линии регрессии признака l на географическую широту места (l).

К сожалению, вышеприведенные признаки местностей недостаточно надежны. Поэтому коррелирование стоит проводить лишь методами порядковой статистики. Наиболее удобно вычисление коэффициента корреляции рангов Кендэля ($=\tau$) (Юл и Кендэл, 1960; Бернштейн, 1968).

В табл. 3 даны значения τ , связывающие коэффициенты интерполяционных прямых табл. 2: k_1 , k_2 , k_3 и k_4 с признаками местностей. При этом вероятность нуль-гипотезы обозначается P . Беря за основу первый доверительный уровень ($P=0,05$), видим, что для s все связи свободных членов с признаками местности нельзя считать доказанными. Что касается тангенса угла наклона k_2 , то доказана значимость его связей с 1, 4, 5-м и 6-м признаками местности. Для l получаем больше реальных связей: k_3 связан с 1, 2, 4-м, и 5-м, а k_4 — с 1-м и 6-м. Наибольшая связь наблюдается с признаком 1, т. е. географической широтой. Ее реальность хорошо заметна на скэттер-диаграммах (рис. 4 и 5) и может быть выражена уравнениями $k_2=0,765-0,005 l$ и $k_4=0,887-0,007 l$.

Обсуждение и сравнение

Все размеры раковины в той или иной степени коррелированы друг с другом (Терентьев, 1928), составляя по сути единое целое (Piager, 1929). Однако в процессе изучения приходится искусственно выделять отдельные признаки, в первую очередь величину раковины в целом.

Считается, что раковина большого прудовика варьирует преимущественно под влиянием экологических факторов (Miegel, 1931). Среди них на первое место ставят пищу, обилие которой определяет не только общие размеры раковины (Жадин, 1923, 1928), но и ее форму (Piager, 1929). Могучим влиянием обладает также субстрат и связанный с ним характер движения. Широкое прикрепление ноги увеличивает устье и укорачивает завиток (Piager, 1929). Другие авторы находят вероятным, что размер завитка есть функция обратно пропорциональная силе волнения (Шванский, 1928; Miegel, 1931), Ф. Г. Добржанский и Л. В. Коссаковский (1925) отметили, что размах изменчивости возрастает в проточных и падает в непроточных водоемах. По мнению В. И. Жадина (1952), в водоемах, где летние температуры более высоки и устойчивее, размеры раковин, при прочих равных условиях, больше, чем в водоемах с более низкими и неустойчивыми температурами. Под влиянием опытов Семпера (Semper, 1881; Cooke, 1895; Алпатов, 1935) некоторые исследователи (Балашова, 1887; Белецкий, 1918) полагают, что величина раковины стоит также в тесной прямой связи с размерами водоема, в котором обитает прудовик. Однако позднее этот «закон Семпера» был отвергнут (Жадин, 1952). Воспитание прудовиков в течение пяти лет в аквариумах позволило выделить 5 стойких рас (Piager, 1929), но, вероятно, число таковых в природе значительно больше.

Сравнение популяций соседних водоемов привело некоторых исследователей (Добржанский и Коссаковский, 1925; Румянцев, 1928) к заключению, что разница между популяциями совершенно не зависит от расстояния водоемов друг от друга. Отсюда понятен переход к утверждению, что географическая изменчивость у прудовиков отсутствует (Румянцев, 1928; Miegel, 1931; Hubendick, 1951). Лишь Кобельт (Kobelt, 1871) утверждал, что размеры раковины прудовиков к северу уменьшаются. Видимо опасно переносить безоговорочно наблюдения с одного масштаба на другой. Изученный мною материал с несомненностью свидетельствует о зависимости раковины от широты места.

Однако с широтой места связана и климатическая температура: между признаками 1 и 4 $\tau = -0,56$ и между 1 и 5 $\tau = -0,72$. Метод парциальной корреляции позволяет удалить влияние температуры. Тогда, устраняя влияние признака 4, получим для связи k_2 с 1 $\tau = -0,68$ вместо первоначального $\tau = -0,78$. Аналогично, устраняя влияние 6-го фактора из связи k_4 и 1, получим $\tau = -0,46$ вместо первоначального $\tau = -0,72$. В обоих случаях коэффициенты уменьшаются, но сравнительно незначительно. Это значит, что даже при исключении климатической температуры остаются еще другие, топографически ориентированные факторы. Другими словами, наличие географической изменчивости размеров раковины можно считать доказанным.

Таблица 4

Коэффициент вариации высоты раковины
(объяснения в тексте)

Место	V%	Место	V%	1	2
A	11,12	J	10,4	65	36
B	6,6	K	7,1	60	30,3
C	13,9	L	7,7	57,7	41
D	8,8	M	7,4	57,5	40
E	13,4	N	13,3	56,2	40,3
F	11,10	O	11,2	54,7	32
G	27,5	P	12,5	50	30,5
H	8,5	Q	21,9	49	44
I	18,7	R	13,8	40	45

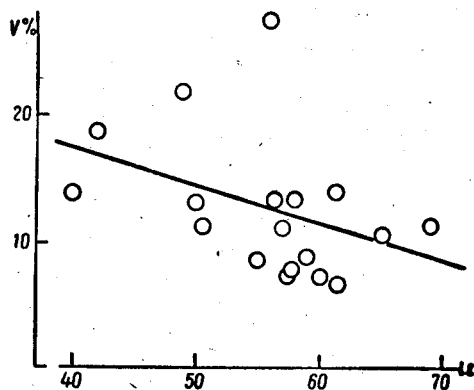


Рис. 6 Скэтер-диаграмма зависимости коэффициента вариации высоты раковины (V%) от географической широты места (lt).

Высказывались предположения об уменьшении варьирования раковины к северу (Терентьев, 1928; Hubendick, 1951; Терентьев, 1961). В табл. 4 приведены коэффициенты вариации (=V%) высоты раковины, вычисленные не только для моих оригинальных, но и для литературных данных. Поскольку широта (=1) и долгота (=2) места первых уже приведены в табл. 2, таковые приводятся в табл. 4 только для вторых. Места дополнительных сведений в табл. 4 кодированы так:

J — Соловки, Захваткин, 1927.

K — Ленинградская область, Румянцев, 1928.

L — Костромская область, Румянцев, 1928.

M — Ярославская область, Румянцев, 1928.

N — Владимирская область, Жадин, 1923

O — Смоленская область, Шванский, 1928.

P — Киевская область, Добржанский и Коссаковский, 1925; Румянцев, 1928.

Q — Волгоградская область, Нефедов, 1954.

R — Севан, Жадин, 1928.

Малая точность сведений делает разумным обращение к коэффициенту корреляции рангов Кендэля и в этом случае. Связь V% с географической широтой $\tau = -0,36$ может считаться доказанной. ($P = 0,02$), тогда как связи с долготой $\tau = -0,18$, по-видимому, нет ($P = 0,15$). Это заключение поддерживается и рис. 6, где общая тенденция может быть выражена уравнением $V\% = 29,4 - 0,30 lt^\circ$. Последнее уравнение, разумеется, точнее, чем данное мной ранее: $V\% = 37,9 - 0,49 lt^\circ$ (Терентьев, 1961).

Выводы

1. При сравнении разновозрастных выборок правильнее пользоваться не индексами, а линиями регрессий абсолютных величин.
2. Величина завитка и ширина раковины большого прудовика связаны с высотой его раковины прямолинейно.
3. Тангенс угла наклона линии регрессии величины завитка на высоту раковины большого прудовика возрастает с увеличением географической широты и климатической температуры воздуха.
4. На свободный член уравнения регрессии ширины раковины большого прудовика на высоту его раковины положительно влияет широта и отрицательно климатическая температура. Тангенс угла наклона этой регрессии отрицательно связан с широтой и положительно со средней температурой воздуха самого теплого месяца года.
5. Наибольшее влияние на размеры раковины большого прудовика оказывает географическая широта места, даже при устранении влияния климатической температуры.
6. Варьирование размеров раковины большого прудовика уменьшается с увеличением географической широты, но не зависит от долготы места.
7. Несмотря на затемняющее влияние экологических условий отдельных водоемов, наличие у большого прудовика внутривидовой географической изменчивости не вызывает сомнений.

Summary

1523 shells from 9 localities, situated between 42° and 69° n. latitude have been measured.

It is proposed to substitute the relative numbers (indices) method for the absolute value regression analysis for the age diversity neutralization of populations or samples. The regression of spire magnitude on the height (general altitude) of shell and that of shell latitude (width) may be interpolated by straight line equations. The slope (regression coefficient) of spire regression on the height of shell increased with the increase of geographical latitude and climatological air temperature. The free member (the intercept on the y -axis) of regression equation of width on the height of shell increased with the increasing of geographical latitude and decreased with the increase of climatological air temperature. The slope of the last equation decreased with the increase of latitude and increased with the increasing of mean air temperature of the warmest month. The coefficient of variation decreased with the increase of geographical latitude.

ЛИТЕРАТУРА

- Алпатов В. В. 1935. Среда и рост животных. Сб.: «Рост животных». М.—Л., Биомедгиз.
- Балашова М. 1887. О влиянии внешней среды и преимущественно объема водного бассейна на некоторых из слизняков Зап. Новоросс. о-ва естествоисп., т. 12, № 1.
- Белецкий П. И. 1918. Материалы к познанию фауны моллюсков России. Тр. о-ва испытателей природы при Харьк. ун-те, т. 49.
- Бернштейн А. 1968. Справочник статистических решений. М., «Статистика».
- Добржанский Ф. Г. и Л. В. Коссаковский. 1925. Изменчивость *Limnaea stagnalis* в водоемах окрестностей Киева. Тр. первого Всеросс. гидробиол. съезда.
- Жадин В. И. 1923. Изменчивость *Limnaea stagnalis* L. в водоемах окрестностей г. Муром. Русский гидробиол. журн., т. 2, № 5.

- Жадин В. И. 1928. К изучению изменчивости пресноводных моллюсков *Limnaea stagnalis* L. var. *goktschana* M. Русский гидробиол. журн., т. 7, № 5.
- Жадин В. И. 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.—Л., Изд. АН СССР.
- Захваткин А. А. 1927. Изменчивость *Limnaea stagnalis* L. в Соловецких озерах. Материалы Соловецкого о-ва краеведения, т. 7.
- Лихарев И. М. и Е. Раммельмейер. 1952. Наземные моллюски фауны СССР. М.—Л., Изд. АН СССР.
- Нефедов В. Н. 1954. К изменчивости обыкновенного прудовика. Сб. студенч. науч. работ Сталингр. пед. ин-та, вып. 1.
- Румянцев Б. Ф. 1928. Изменчивость *Limnaea stagnalis* L. Тр. Ленингр. о-ва естествоисп., т. 58, № 2.
- Терентьев П. В. 1928. Изменчивость раковины *Limnaea (Limnaeus) stagnalis* L. из окрестностей г. Чердыни. Русский гидробиол. журн., т. 7, № 3.
- Терентьев П. В. 1936. Метод индексов в систематике. Изв. АН СССР, отд. матем. и ест. наук.
- Терентьев П. В. 1961. Изменчивость раковины большого прудовика. Тр. Ленингр. о-ва естествоисп., т. 72, № 1.
- Шванский В. П. 1928. К вопросу об изменчивости *Limnaea stagnalis* L. Тр. Смоленск. о-ва естествоисп. и врачей, т. 2.
- Юл Э. и М. Кендэл. 1960. Теория статистики. М., ЦСУ.
- Baker F. C. 1911. The Lymnaeidae of North and Middle America recent and fossil. Chicago Acad. Sci., special publications, No 3.
- Boycott A. 1928. Conchometry. Proc. Malacological Soc. London, vol. 18, No 1: 8—31.
- Brunt D. 1923. The combination of observations. Cambr. Univ. Press.
- Clessin S. 1884. Deutsche Excursions-Mollusken-Fauna. Nürnberg, Bauer und Raspe.
- Cooke A. H. 1895. Molluscs. In: The Cambridge Natural History. London, Macmillan, vol 3: 1—459.
- Ehrmann P. 1933. Weichtiere: In: Brohmer, Ehrmann, Ulmer. Die Tierwelt Mitteleuropas. Leipzig, 2.
- Geyer D. 1927. Unsere Land- und Süßwasser-Mollusken, III ed. Stuttgart, Lutz.
- Hubendick B. 1951. Recent Lymnaeidae, Kungl. Svenska Vetenskapsakademien's Handlingar, Fjärde Serien, vol. 3, No 1.
- Kobelt W. 1871. Zur Kenntniss der europäischen Linnäer. II. L. stagnalis Linné. Malakozoologische Blätter, vol. 18: 108—119.
- Middendorff A. Th. 1849. Beiträge zu einer Malakozoologia Rossica. II. Aufzählung und Beschreibung der zur Meeresfauna Russlands gehörigen Einschaler. Mémoires de l'Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg, (6), Sci. Naturelles, vol. 6: 329—516.
- Miegel H. 1931. Über Forveränderungen bei Mollusken aus einiger ostholsteinischen Seen. Archiv für Hydrobiologie, vol. 23: 391—460.
- Mozley A. 1935. The variation of two species of Lymnaea. Genetics, vol. 20: 452—465.
- Pearson K. 1897. On a form of spurious correlation. Proc. Roy. Soc. London, vol. 60: 489—498.
- Pearson K. 1902. On the mathematical theory of errors of judgement, with special reference to the personal equation. Philos. Trans. Roy. Soc., A, 198: 235—279.
- Piager J. 1929. Les races lacustres de la «*Limnaea stagnalis*». Bull. Biol. France et Belgique, vol. 63: 424—455.
- Semper K. G. 1881 Animal life as affected by the natural conditions of existence. New York—Appleton.
- Westerlund C. A. 1890. Katalog der in der Palaärtischen Region lebenden Binnenconchylien. Karlshamm.
- Westerlund C. A. 1892. Fundamenta malacologica. Lund.

Статья поступила в редакцию 2 октября 1969 г.