



БИОЛОГИЯ

УДК 57:519.71

ПРИНЦИП СИГНАТУРЫ В БИОЛОГИИ

SIGNATURE PRINCIPLE IN BIOLOGY

I.M. Khokhutkin

И.М. Хохуткин

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, 620144 г. Екатеринбург, 8 Марта, 202
Institute of Plant and Animal Ecology of Ural Branch of RAS, 8 March St, 202, Yekaterinburg, 620144, Russia*

Ключевые слова: фенетика, наземные моллюски, окрасочные морфы, биоразнообразие малакоценозов, сигнатура, *Helleborus caucasicus*, *Helleborus abchasicus*, пенопопуляция, возрастная структура, демографические показатели.

Key words: phenetics, terrestrial mollusks, painting morphs, biodiversity of malakocoenoses, signature.

Аннотация. Проведен фенетический анализ окрасочных признаков раковин моллюсков отряда Geophila; одновременно изучалась структура разнообразия малакоценозов Уральской Горной Страны. Используются методологические подходы, применяемые в кибернетике, в первую очередь, рассмотрение различных входов и выходов при модельном сетевом анализе систем. Сообщения, передаваемые по этим сетям – информация, т.е. среднее число двоичных выборов, необходимых для того, чтобы выделить данное сообщение из всего набора имеющихся сообщений. При таком определении совокупная входная информация биосистем оказывается огромной, тогда как их способность к переработке информации существенно ниже.

В связи с этим организация живых существ на многих уровнях, как внутренних (организменных), так и надорганизменных основана на принципе сигнатур, согласно которому лишь одна или некоторые из многочисленных особенностей какого-либо сложного целого используются в качестве информации. Отличия по значимым переменным фенотипа позволяют с достаточной степенью надежности оценить и различия между видами, возникшие в процессе их становления, т.е. при создании каждым из них новой экологической ниши. Такая концепция позволяет прибегнуть к сравнению на единой элементарной основе таксономических структур. Анализ результатов эволюционных процессов возможен на основе изучения структуры эволюционно близких видов. Будучи тесно связаны с почвой, подстилкой и растительным покровом и обладая сравнительно малой подвижностью, наземные моллюски образуют в каждом отдельном биотопе свои характерные и притом относительно устойчивые комплексы видов (малакоценозы), т.е. тем самым являются индикаторами условий, существующих в этом биотопе и определяющих его особенности. Это, в свою очередь, позволяет сравнить в едином элементарном ключе видовые комплексы биотических сообществ.

Resume. Phenetic analysis of shell marking features in mollusk order Geophila is presented simultaneously with biodiversity structure of malacocoenoses in Urals Mountain Region. Methodological approaches generally used in cybernetics were applied to examination of inputs and outputs in system network analysis. The messages transmitted over the networks are information, i.e. average number of binary options that is necessary to identify a given message in total set of available messages. At this definition the sum input information of biosystems appears to be immense while their information processing ability is substantially lower. In this connection organization of living beings at different levels is based on signature principle, according to that just one or a few of numerous features of some complex whole is used as information. With sufficient degree of reliability the distinctions in significant variables of a phenotype allow evaluating of interspecies differences that appeared between species during their origin, i.e. at the creation of new ecological niche by each of them. This conception allows resorting to comparison of taxonomic structures on unified elementary base. The analysis of evolutionary processes results is possible on the base of studying of structures in evolutionary close species. Associated with soil, ground litter, and vegetation and having relatively low mobility ground mollusks form in every separate biotope their characteristic and relatively stable complexes of species (malacocoenoses), i.e. they are indicators of biotope conditions determining its features. In its turn, it allows comparing of species complexes in biotic communities in a unified elementary clue.

Введение

Наука только сейчас начинает открывать,
какой жестокой регламентации подчиняются
«свободные» дикари
и еще более свободные звери и птицы.

Олдо Леопольд, 1983



Показано, что как животные, так и машины могут быть включены в класс вещей, отличительным свойством которых является наличие систем управления [Винер, 1958]. Позднее А.А. Ляпунов [1963] делает логический вывод о том, что управление, основанное на передаче информации, является составной частью всякой жизнедеятельности, более того, управление – характеристическое свойство жизни в широком смысле. Управление имеет информационную природу, подразумевает наличие целей, оптимального состояния системы и механизмов восприятия (для быстрой обратной связи).

Если понимать, что у каждого объекта, в том числе у живой системы, есть матрица возможных состояний, то процесс «познания» представляет собой освоение матрицы состояний системы, или реализацию своего потенциала. Живая система кардинально отличается от неживой тем, что занимается активным освоением своей матрицы состояний [Матурана, Варела, 2002]. Существенной особенностью живых систем является автопоэзис – самопроизводство системой компонент реализующих её организацию. Поведение системы определяется, скорее, будущим, чем прошлым ее состоянием; именно это и происходит, когда отрицательная обратная связь заставляет поведение системы стремиться к предписанному или гомеостатическому пределу [Аптер, 1970].

Организм, рассматриваемый как система, имеет иерархическую структуру. Эта структура относительно самого организма подразделяется на внутренние уровни: молекулярный, клеточный, уровень органов и, наконец, собственно организм. Однако организм взаимодействует и с надорганизменными живыми системами, уровнями которых являются популяция, экосистема и биосфера. Важно подчеркнуть, что экосистема – это любая совокупность взаимодействующих живых организмов и условий среды, функционирующая как единое целое за счет обмена веществ, энергии и информации. Любой элемент среды, способный оказывать прямое влияние на живые организмы, хотя бы на протяжении одной из фаз их индивидуального развития, называют экологическим фактором (абиотическим, биотическим, антропогенным).

Виды различаются определенным комплексом признаков, причем, чем более они родственны, тем меньше (или с большим трудом) находим мы таких признаков. Для целей систематики используются признаки, присутствующие у одного вида и отсутствующие у другого (теза–антитеза). Иного рода признаки свойственны всем сравниваемым видам, они имеют разную структуру в каждой из когорт системы. Эти признаки альтернативно-дискретны и элементарны, т. е. представляют собой фены [Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973; Яблоков, 1980]. Фены чрезвычайно удобны для эколого-генетического описания близких видов. Это связано с тем, что экологический термин «ниша» и генетический – «фенотип», по Одуму [1975], понятия аналогичны. Он пишет: «Полное описание экологической ниши вида вылилось бы в бесконечный ряд биологических характеристик и физических параметров. Поэтому наиболее полезной и количественно наиболее применимой была бы концепция ниши, основанная на различиях между видами ... по одной или нескольким важным ... (операционально-значимым) характеристикам» [Одум, 1975: 303]. Таким образом, отличия по значимым переменным фенотипа позволяют с достаточной степенью надежности оценить и различия между видами, возникшие в процессе их становления, т. е. при создании каждым из них новой экологической ниши. При этом следует «кодирование» общими фенами любого количества видов за счет бесчисленных вариаций внутри каждой морфы и канализация основных вариантов фенотипического проявления изменчивости. Такая концепция позволяет прибегнуть к сравнению на единой элементарной основе таксономических структур, к которым относятся рассматриваемые виды. Анализ результатов эволюционных процессов возможен на основе изучения структуры эволюционно близких видов.

Будучи тесно связаны с почвой, подстилкой и растительным покровом и обладая сравнительно малой подвижностью, наземные моллюски образуют в каждом отдельном биотопе свои характерные и притом относительно устойчивые комплексы видов, т. е. тем самым являются индикаторами условий, наличествующих в этом биотопе и определяющих его особенности.

Существует понятие биома – биотического сообщества, возникшего в результате взаимодействия макроклимата, регионального климата, региональной биоты и субстрата. Входящие в состав биома биогеоценозы тесно взаимосвязаны потоками энергии и веществ. Биогеоценоз – это часть планетарной экосистемы, внутри которой происходит передача информации между отдельными компонентами, осуществляется круговорот веществ и движется поток энергии.

Для каждого биома характерна определенная форма климатической климаксовой растительности или другая характерная особенность ландшафта. При формировании биомов выделяются три фазы – от начального заселения определенного региона до зрелости биома [Clarke, 1978, 1985]. Соответственно этому, определенным образом изменяется



взаимоотношение между составляющими биом видами, и происходят изменения систем признаков видов. Таким образом, элементарные структурные системы признаков видов характеризуют те или иные биосистемы; отмечается их пространственно-временная стабильность, и делается заключение об их значительной устойчивости. Существует представление о том, что весь эволюционный процесс может быть представлен как биогеографически целое [Grehan, 1988a, 1988b]; каждая конкретная биота может быть рассмотрена, как целостная совокупность морфологически и географически определенных таксонов.

Возможность существования стабильных сообществ достигается, благодаря способности живых организмов приспосабливаться к изменяющимся условиям окружающей среды. Адаптации обеспечивают выживание видов, поддерживают видовое разнообразие экосистем [Даждо, 1975].

Финальной стадией развития всех экосистем является их климаксовое (равновесное) состояние или гомеостаз, когда экосистема находится в полном единстве с факторами окружающей среды. Климаксовые сообщества характеризуются узкой специализацией всех членов, высокой степенью сбалансированности свойственных им функциональных процессов. Климаксовый биоценоз остается неизменным в течение длительного времени, он максимально защищен от внешнего воздействия.

В связи с вышеизложенным приведем следующий пример. Образовавшаяся и долго существующая экосистема хвойного леса будет значительно отличаться от таковой лиственного, даже если они занимают территориально близкие биотопы. Это произойдет потому, что первоначальное занятие определенной площади хвойными деревьями будет изменять окружающие факторы биогеоценоза кардинально иным образом, чем лиственными. В частности, в почву будут поступать принципиально иные в химическом отношении метаболиты; таким образом, отмечается информационный уровень связи [Сукачев, 1972].

Главная особенность живых существ – их огромная сложность. Все биологические процессы, как протекающие в самом организме, с одной стороны, так и осуществляющиеся в его взаимосвязях со средой обитания (средой биогеоценоза), с другой, коррелируются в единую систему организмом, который является основной единицей в органической природе [Шмальгаузен, 1983]. Подчеркнем еще один, чрезвычайно важный, момент: отношения между различными «биологическими свойствами» организма, такими, как ощущение, локомоция, поглощение пищи, выделение, ассимиляция и т. д., характеризуют организм как целое. Эти отношения ... остаются одними и теми же, т. е. инвариантны, для всех организмов, как бы последние ни различались между собой по своей физико-химической конституции [Рашевский, 1968: 59].

В процессе эволюционных преобразований нормальный «дикий» тип организации должен постепенно разрушиться вследствие перехода всех генов в более устойчивое, т. е. мутационное состояние, если бы не было естественного отбора, устраняющего или нейтрализующего огромное большинство всех мутаций. Нормальная организация постоянно разрушается вследствие процесса мутирования, но она же непрерывно воссоздается в процессе естественного отбора наиболее жизненных особей. Современные обобщающие исследования полностью подтверждают теоретическую значимость разработок И.И.Шмальгаузена: «... биологическая эволюция представляет собой комбинированный результат дарвиновского естественного отбора и самоорганизации, вследствие необратимых процессов» [Пригожин, Кондепуди, 2002: 8].

Анализ основного материала

Среди всех наземных моллюсков наиболее полно в эколого-генетическом плане исследованы представители отряда Geophila (табл. 1). В настоящее время имеются данные по генетике окрасочных признаков раковины: отсутствие (морфа 0) – наличие (морфы I...N) одной или нескольких цветных спиральных лентовидных полос (так называемая «опоясанность») у четырех видов подотряда Achatinina, одного вида Pupillina и семи видов Helixina. Всего (совместно с мономорфными) изучено 18 видов. Еще несколько видов исследованы экологически. Важно отметить, что наследование опоясанности для всех без исключения видов носит моногенный характер [Хохуткин, 1983]. При анализе надсемейств Helicoidea и Hygromioidea подотряда Helixina инфраотряда Helixinia в фенетическом плане нами использованы собственные и литературные данные о структуре признаков 975 видов; это ~40% имеющихся в двух надсемействах видов (более 2500). В целом, на макроэволюционном уровне, реализуется лишь небольшая часть возможных генетических комбинаций и весь процесс приобретает направленность.



Таблица 1

Генетическая и экологическая структура видов отряда Geophila

Table 1

Genetic and ecological structure of species in order Geophila

Вид и высший таксон	Число исследованных животных	Генетическое свойство морфы 0	Количество животных разных морф в популяциях вида, %						
			0	I	II	III	IV	V	
Подотряд Achatinina									
<i>Partula taeniata</i>	Нет сведений	P	+	+	+	+	-	-	
<i>P. suturalis</i>	- " -	P	*	+	+	x	x	-	
<i>Limicolaria flammulata</i>	- " -	P	*	+	-	-	-	-	
<i>L. aurora</i>	- " -	P	60	40	-	-	-	-	
Подотряд Pupillina									
<i>Brephulopsis bidens</i>	14474	D	97	+	+	+	+	+	
Подотряд Helexina, инфраотряд Helexina									
<i>Fruticicola fruticum</i>	28636	D	80	20	x	x	x	-	
<i>Fr. schrencki</i>	667	P?	9	91	-	-	-	-	
<i>Fr. transbaicalia</i>	601	-	50	50	-	-	-	-	
<i>Fr. almaatini</i>	898	-	13	87	x	-	-	-	
<i>Fr. lantzi</i>	1872	-	x	x	x	98	x	-	
<i>Fr. similaris</i>	59154	P	88	12	-	-	-	-	
<i>Cernuella virgata</i>	Нет сведений	P	-	-	-	-	-	-	
<i>Alianta arbustorum</i>	- " -	P	+	+	x	?	-	-	
<i>Theba pisana</i>	2417	D	51	41	x	8	-	-	
<i>Cepaea nemoralis</i>	195446	D	29	20	x	x	x	48	
<i>C. hortensis</i>	155697	D	46	x	x	x	x	52	
<i>C. vindobonensis</i>	4080	-	x	x	x	x	26	73	
<i>Caucasotachea atrolabiata</i>	126	-	-	-	-	-	99	x	
<i>Cryptomphalus aspersa</i>	Нет сведений	D	+	+	+	-	x	+	
<i>Cochlicella acuta</i>	- " -	P	10	20	70	-	-	-	

Примечание: Д, Р – доминантность или рецессивность признака; морфа 0 – бесполовая морфа; морфы I...V – с соответствующим количеством полос; (+) – основная морфа; x – редкая морфа; * – преобладание в популяциях одной из основных морф; (-) – отсутствие признака или данных; (?) – наличие признака или свойства сомнительно.

Исследование изменчивости наземных моллюсков отряда Geophila на основе элементного анализа выявляет картину идущих как внутри вида, так и при становлении таксонов высокого ранга разнонаправленных процессов. Анализ двух близких надсемейств (Helicoidea и Hygromioidea) выявил фенотипический «потенциал» для каждого из них: количество бесполовых видов составляет 29.7 и 55.9% соответственно. Последнее говорит о том, что полиморфизм в целом представляет адаптивную черту, и его возникновение происходит лишь в процессе относительно долгого взаимодействия видов с факторами биогеоценоза. Оценка дисперсии частот рецессивного гена окраски раковин по одной из систем элементарных признаков и расчет на ее основании дисперсии s^2_m между группами [Ли, 1978] показывает уровень изменчивости между колониями подразделенной популяции, популяциями географических групп и всеми популяциями вида равный 0.02; 0.07; 0.26 соответственно. При анализе разных видов отряда эта величина составляет 0.29. Таким образом, процессы изменчивости стабилизируются на уровне вида. В элементарных системах признаков окраски в процессе эволюции близких видов наблюдаем энергетически выгодное и довольно свободное «переключение» доминантности, т. е. смену доминирующих морф [Хохуткин, 1983; 1984а, 1984б; 1987; 2004].

Параллельно проведено (фаунистическое) исследование наземной малакофауны Уральской Горной Страны, где изучалась структура биоразнообразия биоты малакоценозов. Наземная малакофауна Урала представлена 44 видами. На Северном Урале обитает 4 бореальных, 3 лесных и два циркумбореальноальпийских вида; на Среднем Урале, соответственно из этих групп 2, 12 и 2 вида и добавляется 3 степных; на Южном Урале – 1, 5, 1 и 4 вида соответственно. Непосредственно в горной части Северного, Среднего и Южного Урала общее число видов составляет 20, 36 и 25 (соответственно 66.7, 45.6 и 56.8% из отмеченных в этих регионах). Сравнительный анализ участия собственно горных видов в малакоценозах различных горных регионов Евразии показал, что доля таких видов колеблется от 35 до 88%,



причем, виды наиболее высокогорных участков составляют лишь незначительный процент (3–5). На Урале доля горных видов в экосистемах снижена до 25%, что связано со спецификой низкогорных ландшафтов данного региона. Однако, степень их участия в формировании фаунистических комплексов достаточно высока, чтобы можно было говорить о горном характере экосистем Урала как местообитаний, пригодных для этой группы животных. В целом фауна моллюсков этого региона принадлежит Европейско-Сибирской подобласти Палеарктической области.

Количество видов по зонам распределено следующим образом. От степей до южной тайги (включая лесостепь, широколиственные, разреженные – лиственные и смешанные леса) на территории Урала зарегистрировано примерно одинаковое их число – немногим свыше 40. Начиная со средней тайги к северной тайге и далее к лесотундре наблюдаем их плавное и закономерное уменьшение (от 25 до 15). Количество использованного в анализе материала всех видов по объему равно в зонах степи, лесостепи и широколиственных лесов, а выборка из разреженных (лиственных) и смешанных лесов в два раза больше. С зоны южной тайги и далее на север, в пределах всей таежной зоны, количество материала уменьшается из-за особенностей полевого сбора; выборки из лесотундры по объему материала равны среднетаежным. Таким образом, используемый объем материала позволяет установить стабильное количество видового разнообразия от степной до южнотаежной зоны и его снижение от среднетаежной зоны до тундры (табл. 2).

Таблица 2
Распределение наземных моллюсков по географическим зонам Урала

Table 2
Landsnails distribution in geographical zones of the Urals

Зоны	Материал (тыс. экз.)	Количество видов
Степь	15,5	41
Лесостепь	14	44
Широколиственные леса	14	42
Разреженные (лиственные) леса	26	44
Смешанные леса	26	42
Южная тайга	10,4	43
Средняя тайга	4,7	25
Северная тайга	0,6	19
Лесотундра	5,2	15

Остановимся подробнее на характеристике распределения «модельного» вида – кустарниковой улитки (*Fruticicola fruticum* (Müller, 1774)). Вид обитает в хвойных, лиственных и смешанных лесах, расположенных в долинах рек, и на лесных болотах; заходит в горные и степные ландшафты. Кустарниковая улитка встречается в самых разнообразных растительных ассоциациях, всюду имея достаточно высокую численность. Интересным представляется огромный ареал

вида – (вся Европа до Зауралья включительно и отдельные находки в Западной и Восточной Сибири) по сравнению с родственными ему видами, зачастую имеющими весьма ограниченное распространение. Это тем более удивительно, что многие из них тесно связаны в своем расселении с синантропизацией местообитаний с соответствующим комплексом растительности.

Распределение *Fr. fruticum* по плотности в биотопах смешанных пойменных лесов (на примере Сарапульской возвышенности) происходит следующим образом. В центре густых крапивных зарослей на 1 м² в годы высокой численности приходилось до 50, в иных случаях – до 80–90 животных; янтарки, слизи и более мелкие виды встречались единично. Ближе к краю крапивных зарослей численность доминирующего вида снижалась до 20 экз. Еще дальше, где лес граничил с пойменным лугом, количество особей кустарниковой улитки падало до 2–8 экз. на 1 м². На лугу *Fr. fruticum* полностью отсутствует. Доминирующий вид в этом биотопе – янтарка (*Succinea putris* (Linnaeus, 1758)) – до 40 особей на 1 м². Большинство других популяций первого вида обладает аналогичным размещением животных в биотопе по плотности. Это касается как популяций с большим количеством особей, так и малочисленных. Важно подчеркнуть, что сохранялся общий принцип распределения: наибольшая плотность особей связывается с наибольшей концентрацией растений крапивы; к краям зарослей крапивы и лабазника численность падала. Такое распределение проявляется на фоне агрегированных скоплений особей, как в куртинах растений, так и на отдельных растениях. В целом агрегации обусловлены как гетерогенностью среды, так и разного рода «кооперативными» связями, например, облегчением поиска партнера для спаривания. Жизнедеятельность большинства особей осуществляется на весьма ограниченной территории внутри ареала популяции, имеющих, как правило, демовую, т. е. колониальную, структуру. Отмечено, также, что миграция резко ограничена в репродуктивный период.



Заключая раздел, отметим, что кустарниковая улитка встречается в разнообразных растительных сообществах; вид приурочен к растительности, характеризующей ранний этап лесной сукцессии. Крупные колонии имеют концентрическую структуру: в центре местообитания, т. е. в наиболее оптимальных условиях, создается «ядро» с наиболее плотным размещением особей. В колониях вида наблюдаются суточные миграции в пределах их поселений.

При сезонных миграциях – расползание при выходе из зимней спячки и возвращение к прежним местам осенью – расстояния, преодолеваемые моллюсками, могут увеличиваться многократно. Численность колоний регулируется климатическими факторами, в первую очередь, количеством осадков. Это обстоятельство, а также постоянство кормовых ресурсов определяет относительно высокие показатели плотности и ее относительно незначительные колебания. В целом размер демов популяций *Fr. fruticum* довольно постоянен во времени.

Несколько слов о взаимоотношении рассматриваемого вида с другими, населяющими как биотопы Уральской горной страны, так и более отдаленные в широтном направлении, где он присутствует. В общей сложности в различных местообитаниях все из отмеченных видов встречаются совместно с *Fr. fruticum*. Ниже приведём примеры таких малакоценозов, где доминирующим по численности видом является кустарниковая улитка.

1. Сарапул (Удмуртия): *S. putris*, *Cochlicopa lubrica* (Müller, 1774), *Vallonia pulchella* (Müller, 1774), *Euomphalia strigella* (Draparnaud, 1801), *Perpolita petronella* (L. Pfeiffer, 1853), *Zonitoides nitidus* (Müller, 1774), *Deroceras agreste* (Linnaeus, 1758), *Arion subfuscus* (Draparnaud, 1805).

2. г. Елабуга (Татарстан): *S. putris*.

3. п. Красноустьинский, с-в (Башкирия): ряд видов родов *Vertigo* и *Vertilla*.

4. п. Красноустьинский, ю-в: *S. putris*, *Chondrula tridens* (Müller, 1774), *Pseudotrachia rubiginosa* (A. Schmidt, 1853), *E. strigella*.

5. п. Ишимбай (Башкирия): *S. putris*, *Ch. tridens*, *E. strigella*, *P. petronella*.

6. г. Катав-Ивановск (Челябинская обл.): *S. putris*.

7. п. Миассово (Челябинская обл.): *S. putris*.

8. Екатеринбург, УралНИИСХОЗ: *S. putris*, *P. petronella*.

9. ст. Поповка (Ленинградская обл.): *S. putris*, *Perforatella bidens* (Chemnitz, 1786).

10. д. Красный Бор (Ленинградская обл.): *S. putris*, *P. bidens*.

11. г. Орджоникидзе (Северная Осетия): *Circassina circassica* Charpentier in Mousson, 1863, *Fruticocampylaea narzanensis* (Krynicky, 1836).

12. с. Тарское (Северная Осетия): *C. circassica*, *Fr. narzanensis*.

Далее нами произведено сравнение хорошо изученных наземных малакоценозов Урала и Среднерусской возвышенности [Снегин, 2002, 2004]. В обоих регионах рассматривались биотопы смешанных и лиственных лесов; 17 широко распространенных и 16 видов провинции европейских смешанных и широколиственных лесов были общими для них. На Урале, в лесной зоне, обитает 26 видов, на территории Среднерусской возвышенности – 34 вида. Ряд лесных и циркумбореальноальпийских видов, встречающихся на Урале, совершенно отсутствуют на Среднерусской возвышенности. Основное различие между лесными биотопами двух регионов возникло за счет южных, термофильных элементов, не свойственных Уралу.

В рамках комплексной работы по инвентаризации фауны и флоры юга лесостепной зоны Среднерусской возвышенности, был составлен список видов наземных моллюсков заповедника «Белогорье» (участки 1–3) и «Ровеньского природного парка» (участок 4).

Сами эти территории в значительной степени гетерогенны (на одном и том же участке могут присутствовать виды, характерные для степных, лесных, луговых и меловых сообществ). В малакоценозах этих биотопов кустарниковая улитка является доминирующим видом, но только в пойменных и байрачных лесных сообществах. В степи и на меловых склонах она редка. Ниже приведены данные по видовому составу тех участков, где кустарниковая улитка доминирует по численности, или встречается в значительном числе.

1. «Лес на Ворскле»: *S. putris*, *S. oblonga* (Draparnaud, 1801), *Oxiloma elegans* (Risso, 1826), *Ox. sarsii* (Esmark in Esmark et Hoyer, 1886), *Merdigera obscura* (Müller, 1774), *Discus ruderatus* (Müller, 1774), *C. lubrica*, *C. lubricella* (Ziegler in Porro, 1838), *V. pulchella*, *V. costata* (Müller, 1774), *Vitrina pellucida* (Müller, 1774), *Aegopinella minor* (Stabile, 1864), *Z. nitidus*, *Perpolita hammonis* (Ström, 1765), *Euconulus fulva* (Müller, 1774), *Cochlodina laminata* (Montagu, 1803), *Ps. rubiginosa*, *Trichia hispida* (Linnaeus, 1758), *E. strigella*, *A. subfuscus*, *Arion circumscriptus* (John., 1828), *Limax maximus* Linnaeus, 1758, *Limax cinereoniger* Wolf, 1803.

2. «Ямская степь»: *S. putris*, *S. oblonga*, *Ch. tridens*, *C. lubricella*, *V. pulchella*, *V. costata*, *V. pellucida*, *P. hammonis*, *Pupilla muscorum* (Linnaeus, 1758), *P. triplicata* (Studer, 1820), *Ps.*



rubiginosa, *Tr. hispida*, *E. strigella*, *Helicopsis striata* (Müller, 1774), *A. subfuscus*, *Deroceras reticulatum* (Müller, 1774).

3. «Стенки–Изгорья»: *S. putris*, *S. oblonga*, *Ox. elegans*, *Ox. sarsi*, *Ch. tridens*, *C. lubricella*, *V. pulchella*, *V. costata*, *V. pellucida*, *Ae. minor*, *Z. nitidus*, *Z.* (Müller, 1774) *P. hammonis*, *P. petronella*, *Vitrea cristallina* (Müller, 1774), *P. muscorum*, *P. triplicata*, *C. laminata*, *Cepaea vindobonensis* (C. Pfeiffer, 1828), *A. subfuscus*, *A. circumscriptus*.

4. Участок «Айдарский»: *S. oblonga*, *Ox. elegans*, *Ch. tridens*, *D. ruderatus*, *C. lubrica*, *V. pulchella*, *V. costata*, *V. pellucida*, *Ae. minor*, *Z. nitidus*, *Truncatellina cylindrica* (Férussac, 1807), *P. muscorum*, *P. triplicata*, *E. strigella*, *H. striata*, *D. agreste*.

Таким образом, будучи тесно связаны с почвой, подстилкой и растительным покровом и обладая сравнительно малой подвижностью, наземные моллюски образуют в каждом отдельном биотопе свои характерные и притом относительно устойчивые комплексы видов, т. е. тем самым являются индикаторами условий, наличествующих в этом биотопе и определяющих его особенности. В процессе исторического расселения, на основе общего видового ядра, формируются специфические малакоценозы в сходных биотопах как одной, так и разных ландшафтных зон.

При оценке путей формирования биоты регионов (рис.) мы сталкиваемся с взаимодействием тех и других закономерностей. Анализ структуры признаков видов в регионах показывает, что Новый Свет является центром расхождения когорт этих признаков: сходство уменьшается по мере удаления от центра формообразования. Вывод сделан на основании расчета бинарной функции сходства [Хохуткин, Елькин, 1982]. Таким образом, для нашего анализа принимается существование, как части биотических сообществ, видов рассматриваемых надсемейств в следующих регионах: Северная Америка, Западная Европа; Крым; территория бывшего СССР: европейская часть, Карпаты, Кавказ, Средняя Азия, Алтай, Сибирь, Дальний Восток; Филиппины, Австралия, Южная Америка, Индия, Таиланд. Основные результаты этой оценки сводятся к тому, что по признаку «опоясанности» дальневосточные виды в высокой степени (F=60%) связаны со среднеазиатской фауной, а еще более значительная связь между когортами признаков северо-американских и европейских (F=69%). Связь между европейскими видами и кавказско-крымскими также достаточно высока (F=57%) и уменьшается при сравнении европейской и среднеазиатских видов (F=37%). При этом учтены филогенетические взаимоотношения фаун.

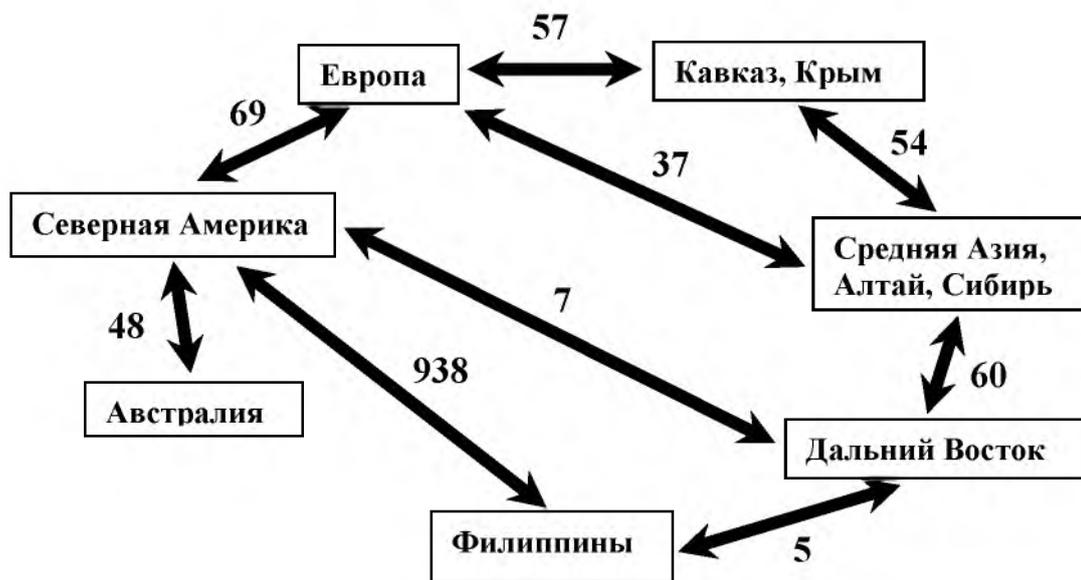


Рис. Коэффициент сходства фаун по количеству видов с одинаковыми элементарными системами окрасочных признаков раковин

Fig. The coefficient of similarity in the number of fauna species with the same basic systems of color characteristics of shells

Независимо от этого установлено, что количество полиморфных видов уменьшается с 49% в Северной Америке до 16.3% в Средней Азии, малакофауна которой сформировалась позже других.



Заключение

Сущность принципа управления заключается в том, что движение и действие больших масс или передача и преобразование больших количеств энергии направляется и контролируется при помощи небольших количеств энергии, несущих информацию. Информация определяется как объективное свойство материальных объектов и явлений порождать многообразие состояний, которые посредством фундаментальных взаимодействий материи передаются от одного объекта (процесса) другому и запечатлеваются в его структуре.

Информация – сообщения передаваемые по модельным сетям систем; это – среднее число двоичных выборов, необходимых для того, чтобы выделить данное сообщение из всего набора имеющихся сообщений. Организация живых существ на многих уровнях основана на принципе сигнатур, согласно которому лишь одна или некоторые из многочисленных особенностей какого-либо сложного целого используются в качестве информации (потому что совокупная входная информация биосистем оказывается огромной, тогда как их способность к переработке информации гораздо более скромна). Сигнатура (часть признаков различных компонентов, участвующих в интеграции входа, закона и выхода в единое целое) – неизбежное зло, ценой которого система справляется с переработкой больших количеств информации, несмотря на ограниченную пропускную способность своих компонентов (Уотермен, 1968: 438).

Мы можем сделать общий вывод о том, что эволюционируют определенные системы признаков, характеризующие функциональные качества популяций и ценозов, как целостных систем. Адаптация биосистем определенного ранга базируется на структурном и функциональном разнообразии генетически изменчивых элементарных систем признаков; отбор идет на коадаптацию структур в этих биосистемах. Реализация данных закономерностей происходит, как показано Вавиловым [1967] таким образом, что возникают центры формообразования, иначе центры разнообразия. Это – центры скопления фенотипов, с преобладанием доминантных признаков. К периферии распространения определенных систем признаков наблюдается убывание доминантов и накопление рецессивных форм, т. е. происходит процесс освобождения рецессивных генов. Все это позволяет раскрыть роль генотипической детерминации процессов макроэволюции. Направление развития тех или иных признаков канализируется таким образом, что определенные, повышающие приспособленность всего ценоза признаки и качества, приобретаются многими видами. В процессе эволюционного развития возникает большое разнообразие структур, но все они имеют в своей основе одинаковые элементарные системы признаков.

Живые организмы – это многокомпонентные открытые системы, сочетающие в себе поразительную устойчивость с тончайшей чувствительностью к изменениям. Даже если предположить, что оптимальные системы могут и не выработаться в результате отбора, отношения между фактически существующими группами видов будут сходны с отношениями между соответствующими оптимумами.

В связи с вышеизложенным, – самое большее, что можно сказать, – это то, что окружение каким-то образом играет роль «пускового механизма» для различных процессов развития и в некоторых случаях влияет на внешние свойства организма благодаря адаптациям. В случае развития мы имеем «дедуктивный» процесс, в случае обучения – взаимодействие организма со средой. То есть, в случае развития управление в основном внутреннее (гены), а в случае обучения – внешнее (среда). Развивающаяся система закрыта для информации (но не для энергии), в то время как сущность обучающейся системы в том, что она открыта для информации, поступающей от окружающей среды [Аптер, 1970].

В процессе «анализа», благодаря которому фенотипическая, популяционная, видовая и ценотическая матрицы могут определять последовательность как микроэволюционных, так и действующих на них факторов биогеоценоза, распознается не весь их пул, а лишь некоторая сигнатура. Операции, основанные на сигнатурах, можно рассматривать как неизбежное зло, ценой которого система справляется с переработкой больших количеств информации, несмотря на ограниченную пропускную способность своих компонентов [Уотермен, 1968]. Такая концепция позволяет прибегнуть к сравнению на единой элементарной основе, как таксономических структур, так и видовых комплексов в биотических сообществах. Анализ результатов эволюционных процессов возможен на основе изучения структуры эволюционно близких видов. Анализ биогеоценотических связей в биотопах возможен на основе формирования относительно устойчивых видовых малакокомплексов. В целом такой подход несет эволюционную нагрузку, характеризуя рассмотренные процессы как изменение биологических систем разного ранга и разных уровней и плоскостей соподчиненности.



Благодарности

Работа поддержана Программой УрО РАН (Проект № 15-12-4-25).
Автор благодарен к.б.н. К.В. Маклакову за перевод аннотации.

Список литературы
References

1. Аптер М. 1970. Кибернетика и развитие. М.: Мир, 216.
1. Аптер М. 1970. Kibernetika i razvitiye [Cybernetics and development]. Moscow, Mir, 216. (in Russian)
2. Вавилов Н.И. 1967. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. В кн.: Избранные произведения. Т. 1. Л., Наука: 7–61.
2. Vavilov N.I. 1967. The law of homologous series in genetic variation. In: Izbrannyye proizvedeniya. T. 1 [Selected Works. Vol. 1.]. Leningrad, Nauka: 7–61. (in Russian)
3. Винер Н. 1958. Кибернетика, или управление и связь в животном и машине. М., Изд-во «Советское радио», 216.
3. Wiener N. 1958. Kibernetika, ili upravleniye i svyaz' v zhivotnom i mashine [Cybernetics, or Control and Communication in the Animal and the Machine]. Moscow, Izd-vo "Sovetskoe Radio", 216. (in Russian)
4. Дажо Р. 1975. Основы экологии. М., Прогресс, 415.
4. Dazho R. 1975. Osnovy ekologii [Fundamentals of Ecology]. Moscow, Progress, 415. (in Russian)
5. Леопольд О. 1983. Календарь песчаного графства. М., Мир, 248.
5. Leopold O. 1983. Kalendar' peschanogo grafstva [Calendar sandy county]. Moscow, Mir, 248. (in Russian)
6. Ли Ч. 1978. Введение в популяционную генетику. М., Мир, 561.
6. Lee C. 1978. Vvedeniye v populyatsionnyuyu genetiku [Introduction to population genetics]. Moscow, Mir, 561. (in Russian)
7. Ляпунов А.А. 1963. Об управляющих системах живой природы и общем понимании жизненных процессов. В кн.: Проблемы кибернетики. Вып. 10. М., Госиздат, физ.-мат. лит.: 179–193.
7. Lyapunov A.A. 1963. About the control systems of wildlife and the general understanding of life processes. In: Problemy Kibernetiki. Vyp. 10 [Problems of Cybernetics. Vol. 10]. Moscow, Gosizdat, phys.-mat. lit.: 179–193. (in Russian)
8. Матурана У., Варела Ф. 2002. Древо познания. М., Прогресс-Традиция, 224.
8. Maturana U., Varela F. 2002. Drevo poznaniya [Tree of Knowledge]. Moscow, Progress-Traditsiya, 224. (in Russian)
9. Пригожин И., Кондепуди Д. 2002. Современная термодинамика. От тепловых двигателей до диссипативных структур. М., Мир, 461.
9. Prigozhin I., Kondepudi D. 2002. Sovremennaya termodinamika. Ot teplovykh dvigateley do dissipativnykh struktur [Modern thermodynamics. From Heat Engines to dissipative structures]. Moscow, Mir, 461. (in Russian)
10. Одум Ю. 1975. Основы экологии. М., Мир, 740.
10. Odum YU. 1975. Osnovy ekologii [Fundamentals of Ecology]. Moscow, Mir, 740. (in Russian)
11. Рапевский Н. 1968. Модели и математические принципы в биологии. В кн.: Теоретическая и математическая биология. М., Мир: 48–69.
11. Rashevsky N. 1968. Models and mathematical principles in biology. In: Teoreticheskaya i matematicheskaya biologiya [Theoretical and Mathematical Biology]. Moscow, Mir: 48–69. (in Russian)
12. Снегин Э.А. 2002. Наземная малакофауна заповедника «Белогорье». В кн.: Роль особо охраняемых территорий центрального Черноземья в сохранении и изучении биоразнообразия лесостепи. Материалы научно-практической конференции, посвященной 75-летию Воронежского государственного природного биосферного заповедника (г. Воронеж, ст. Графская, 1–3 октября 2002 г.). Воронеж, Изд-во Воронежского госзаповедника: 103–106.
12. Snegin E.A. 2002. Land reserve malacofauna "Belogorye". In: Rol' osobo ohranjaemykh territorij central'nogo Chernozem'ja v sohranenii i izuchenii bioraznoobrazija lesostepi. Materialy nauchno-prakticheskoy konferencii, posvjashhennoj 75-letiju Voronezhskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika (g. Voronezh, st. Grafskaja, 1–3 oktjabrja 2002 g.) [The role of protected areas in the Central Black Soil conservation and study of forest biodiversity. Proceedings of the scientific-practical conference dedicated to the 75th anniversary of the Voronezh State Nature Biosphere Reserve (Voronezh, st. Count, 1–3 October 2002)]. Voronezh, Izd-vo Voronezhskogo goszapovednika: 103–106. (in Russian)
13. Снегин Э.А. 2004. К вопросу об истории расселения видов наземных моллюсков в лесостепном ландшафте. В кн.: Эколого-фаунофункциональні та фауністичні аспекти дослідження моллюсків, їх роль в біоіндикації стану навколишнього середовища. Збірник наукових праць. Житомир, Видавництво «Волинь»: 186–188.
13. Snegin E.A. 2004. To a question about the history of settlement species of terrestrial mollusks in the forest-steppe landscape. In: Jekologo-faunkcionalni ta faunistichni aspekti doslizhenija moljuskiv, ih rol' v bioindikacii stanu navikolishn'ogo seredovishha. Zbipnik naukovih prac' [The functional and eco-faunal aspects of research molluscs ix role in bioindykatsii state navikolyshnoho environment. Zbipnyk scientific papers]. Zhitomir, Vidavnitstvo "Volin": 186–188. (in Russian)
14. Сукачев В.Н. 1972. Избранные труды. Т. 1. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л., Наука, 429.



- Sukachev V.N. 1972. *Izbrannye trudy*. T. 1. *Osnovy lesnoj tipologii i biogeocenologii* [Selected works. Vol. 1. Fundamentals of forest typology and biogeocenology]. Leningrad, Nauka, 429. (in Russian)
15. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В. 1973. Фены, фенетика и эволюционная биология. *Природа*, (5): 40–51.
- Timofeyev-Resovski N.V., Yablokov A.V. 1973. Feny, phenetics and evolutionary biology. *Priroda*, (5): 40–51. (in Russian)
16. Уотермен Т. 1968. Заключительное слово. *В кн.*: Теоретическая и математическая биология. М., Мир: 431–442.
- Waterman D. 1968. Concluding remarks. *In*: *Teoreticheskaja i matematicheskaja biologija* [Theoretical and Mathematical Biology]. Moscow, Mir: 431–442. (in Russian)
17. Хохуткин И.М. 1983. Структура видов и высших таксонов как единая система (опыт фенетического анализа у наземных моллюсков). *Успехи современной биологии*, 96 (2): 308–317.
- Hohutkin I.M. 1983. The structure of the species and higher taxa as a single system (the experience of genetic analysis in terrestrial molluscs). *Uspеhi sovremennoj biologii* [Biology Bulletin Reviews], 96 (2): 308–317. (in Russian)
18. Хохуткин И.М. 1984 (1985). Применение принципов системологии в эволюционных исследованиях. *В кн.*: Микроэволюция. 1-ая Всесоюзная конференция по проблемам эволюции. Сборник тезисов. М.: 61–62.
- Hohutkin I.M. 1984 (1985). Application of the principles in evolutionary studies systemology. *In*: *Mikroevoljucija. 1-aja Vsesojuznaja konferencija po problemam jevoljucii*. Sbornik tezisov [Microevolution. 1st All-Union conference on evolution. Abstracts]. Moscow: 61–62. (in Russian)
19. Хохуткин И.М. 1984. Смена доминирования в системе окрасочных признаков «опоясности» раковины у близких форм наземных моллюсков. *В кн.*: Генетико-селекционные исследования на Урале. Информационные материалы. Свердловск: 27–28.
- Hohutkin I.M. 1984. Change of dominance in the paint signs "aprons" shells from close forms of terrestrial molluscs. *In*: *Genetiko-selekcionnye issledovanija na Urale*. Informacionnye materialy [Genetic and breeding research in the Urals. Information materials]. Sverdlovsk: 27–28. (in Russian)
20. Хохуткин И.М. 1987. Микро- и макроэволюционные изменения элементарных систем признаков наземных моллюсков. *В кн.*: Генетика и селекция животных. 5-й Съезд Всесоюзного общества генетиков и селекционеров. Т. 3. М.: 225.
- Hohutkin I.M. 1987. Micro- and macroevolution change elementary systems of signs of terrestrial molluscs. *In*: *Genetika i selekcija zhivotnyh. 5-j S#ezd Vsesojuznogo obshhestva genetikov i selekcionerov*. T. 3 [Genetics and breeding animals. 5th Congress of the All-Union Society of Geneticists and Breeders. Vol. 3]. Moscow: 225. (in Russian)
21. Хохуткин И.М. 2004. Самоорганизация биологических систем. *В кн.*: Современные достижения в исследованиях окружающей среды и экологии. Сборник научных статей, посвященный памяти академика В.Е. Зуева. Томск, СГТ: 191–194.
- Hohutkin I.M. 2004. Self-organization of biological systems. *In*: *Sovremennye dostizhenija v issledovanijah okružhajushhej sredy i jekologii*. Sbornik nauchnyh statej, posvjashhennyj pam'ati akademika V.E. Zueva [Recent advances in the study of the environment and ecology. Collection of articles dedicated to the memory of Academician V.E. Zueva]. Tomsk, STT: 191–194. (in Russian)
22. Хохуткин И.М., Елькин Ю.А. 1982. Опыт применения бинарных отношений для оценки сходства биотических сообществ на примере наземных моллюсков. *В кн.*: Фенетика популяций. М.: 125–132.
- Hohutkin I.M., Elkin Y.A. 1982. Experience of binary relations to assess the similarity of biotic communities on the example of terrestrial molluscs. *In*: *Fenetika populjacij* [Phenetics populations]. Moscow: 125–132. (in Russian)
23. Шмальгаузен И.И. 1983. Пути и закономерности эволюционного процесса. *Избранные труды*. М., Наука: 360.
- Shmal'gauzen I.I. 1983. Puti i zakonomernosti evolyucionnogo protsessa. *Izbrannyye trudy* [Ways and regularities of the evolutionary process. Selected works]. Moscow, Nauka: 360. (in Russian)
24. Яблоков А.В. 1980. Фенетика. М., Наука, 35.
- Yablokov A.V. 1980. Fenetika [Phenetics]. Moscow, Nauka, 35 (in Russian).
25. Clarke A. 1978. Polymorphism in marine mollusks and biome development. *Smithsonian Contributions to Zoology*, (274): 1–14.
26. Clarke A. 1985. The physiological ecology of polar marine ectotherms: energy budget, resource allocation and low temperature. *Oceanis*, 11 (1): 11–26.
27. Grehan J.R. 1988a. Panbiogeography: evolution in space and time. *Rivista di Biologia – Biology Forum*, 81 (4): 469–498.
28. Grehan J.R. 1988b. Biogeographic homology: ratites and the southern beeches. *Rivista di Biologia – Biology Forum*, 81: 577–587.