

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЧЕРЕПА МЛЕКОПИТАЮЩИХ

А.Ю. Пузаченко

Институт географии РАН; puzak1@rambler.ru

В работе дано обоснование многомерной модели морфологического пространства и количественных параметров морфологического разнообразия. Изложены основные результаты применения этой модели к описанию разнообразия черепа представителей нескольких отрядов млекопитающих. На основании полученных данных устанавливаются ограничения реализации морфологического разнообразия черепа и работы морфорегуляционных механизмов. Варьирование меры организованности разнообразия (1 минус «выравненность») как размеров, так и формы черепа подчиняется теореме о пропускной способности канала связи с шумом Шеннона. Эмпирические данные предполагают вероятностно-детерминированное управление морфогенезом с относительно высоким вкладом стохастической составляющей. Результаты данного исследования являются обоснованием правомочности применения инструментария и моделей теории информации и кибернетики для описания и моделирования морфологического разнообразия, таких как теорема о пропускной способности (Shannon, 1949), регулятор Эшби и закон необходимого разнообразия (Ashby, 1958).

THE QUANTITATIVE PATTERNS OF MORPHOLOGICAL DISPARITY OF MAMMALIAN SKULL

Andrey Yu. Puzachenko

Institute of Geography, Russian Academy of Sciences; puzak1@rambler.ru

Summary

The paper provides a rationale for a multi-dimensional model of the morphological space and quantitative parameters of the morphological disparity. The main results of the application of this model to describe disparity of the skull parameters in several mammalian orders are shown.

Based on these data, limits are set for the implementation of both morphological disparity and activity of morphoregulatory mechanisms. Variation of the measures of disparity organization (1 minus “evenness”) of both skull size and shape obey the Shannon’s theorem of channel capacity. Empirical data suggest probabilistic-deterministic control of the morphogenesis with a relatively high contribution of a stochastic component. The results of this study substantiate a possibility of application of the tools and models of the information theory and cybernetics to describe and simulate morphological disparity, such as noisy-channel coding theorem (Shannon, 1949), Ashby’s regulator, and Law of requisite variety (Ashby, 1958).

1. Введение

Предметом изучения в биологии является живое вещество планеты Земля (Вернадский, 1978). Пока нет возможности сравнить разные варианты реализации этого феномена на других планетах. Поэтому примем, что физические условия на Земле на определённых этапах её истории оказались благоприятными для возникновения и эволюции наиболее сложно организованных и разнообразных материальных систем. Варианты систем, в организации и функционировании которых качественно важную роль играют разного рода сложные межэлементные («социальные») взаимодействия, не уникальны и встречаются у эволюционно далёких форм. Поэтому следует предположить, что возникновение очень сложных систем с ведущей ролью живого вещества, включая человеческое общество, имеет в своей основе набор фундаментальных ограничений (несформулированные пока «законы природы»), общих в отношении эволюции самых разных материальных систем. В тоже время идея о том, что знание законов природы даёт возможность делать точный прогноз их эволюции, оказалась неверной в отношении нелинейных систем с высокой чувствительностью к начальным условиям и с высоким вкладом стохастичности в их динамике (Майнцер, 2009). Это вывод распространяется на все

очень сложные системы, способные менять правила и скорости своей эволюции (Капица, 2010; Heylighen, 1996).

Биология и «социальные» науки исследуют наиболее сложно организованные системы с наиболее богатым набором свойств и спектром взаимодействий с окружающей средой. В силу этого именно в них, прежде всего в биологии, могут быть сформулированы и проверены гипотезы об общих принципах эволюции материальных систем. При этом естественно, что язык, который будет для этого использован, должен быть максимально инвариантным относительно систем разного уровня сложности. Существует ли такой язык (понятийный аппарат, тезаурус и т. п.) в настоящее время? Возможно ли в принципе его построение в будущем и какова должна быть его понятийная база? Эти и множество сопутствующих вопросов могут постепенно найти свои ответы только в рамках междисциплинарного подхода, путём включения в анализ, например, биологических эмпирических данных, моделей и понятий из смежных областей физики и химии и антропологии. Обозначенный подход не имеет ничего общего с вульгарным «физикализмом» или «социальным дарвинизмом», поскольку в нём не ставится задача объяснить наблюдения исключительно действием физических (сформулированных на языке физики)

или биологических (сформулированных на языке биологии) законов. Задача состоит в поиске достаточно общей модели, которая при этом не будет противоречить основным из упомянутых фундаментальных законов физики или биологии, но будет включать их в себя в качестве частных проявлений более общих принципов.

Выявление закономерностей разнообразия в живом веществе Земли (биологическое разнообразие), в том числе морфологического (структурного) разнообразия организмов, является одной из частных задач на пути выявления общих законов эволюции разнообразия материальных систем любой природы и любого уровня сложности.

В рамках данной статьи мы предлагаем формальное обоснование многомерной модели пространства для описания структуры морфологического разнообразия (на примере черепа млекопитающих) и вычисления параметров морфологического разнообразия. Эта модель представляет собой, прежде всего, инструментарий для описания явления. Одновременно она позволяет анализировать эмпирические данные с использованием переменных, которые по исходному допущению инвариантны относительно «природы» системы. Связанные с этими переменными понятия и теории имеют примерно одинаковое содержание, но разную интерпретацию, в естественных науках. Это позволяет определять их как элементы общего языка описания сложных систем в соответствии с идеями «общей теории систем» (Bertalanffy, 1962).

2. Исходные положения

Прежде чем мы перейдём к изложению частных результатов исследования разнообразия черепа у млекопитающих, необходимо сформулировать общие по-

ложения относительно исследуемого явления/процесса, которые в нашем случае можно рассматривать в качестве аксиом.

Аксиома 1: Возникновение и эволюция живого вещества на Земле является частью более общего явления — эволюции барионной материи, начиная от момента возникновения Вселенной. Речь идёт об «обычной» материи, из которой состоят, например, звёзды и живые организмы и которая, согласно Стандартной модели, в своей основе содержит тяжёлые элементарные частицы — барионы (нейтроны, протоны и др.). Предполагается, что от общей массы материи Вселенной эта форма занимает всего около 5% (Урсул, 2012).

Аксиома 2: Эволюция материи во Вселенной включает компоненту, характеризующуюся ростом сложности организации материальных систем — от элементарных частиц до биологических и социальных систем. На этом фоне доминируют циклические процессы «усложнения vs. упрощения» материальных систем, например, в эволюции звёзд. В эволюции живого вещества на разных масштабах от индивидуального развития до макроэволюции также широко представлены «циклы» роста и деградации сложности. «Цикличность» не противоречит «необратимости» подобной эволюции для конкретных материальных систем. Тренд роста сложности в эволюции живого вещества подтверждается данными палеонтологической летописи, а в эволюции социальных систем — данными археологии и истории.

Аксиома 3: Биологические и социальные (связанные с деятельностью человека) эволюционные формы материи («биосфера» и «ноосфера») одновременно являются и наиболее сложно организованными формами материи. Не исклю-

чено, что существуют и более сложно организованные формы материи, но о них нам ничего неизвестно.

Аксиома 4: Существует преемственность ограничений, возникших эволюционно, между последовательными стадиями эволюции сложности материальных систем. Совокупность этих ограничений составляет память систем (накопленная информация). Преемственность ограничений подразумевает передачу в разных формах сохранённой информации между системами разного уровня сложности.

Аксиома 5: В основе относительного детерминизма эволюции от «простого» к «сложному» лежат случайные процессы; эволюция материи принципиально не телеологична (не целесообразна) и самопроизвольна.

Аксиома 6: Любой эволюционный процесс на любом уровне сложности осуществляется путем взаимодействий между материальными системами; каждый эволюционный уровень сложности выделяется диапазоном величины энергии, необходимой для осуществления взаимодействий. Предполагается, что эта энергия качественно снижается от уровня элементарных частиц до уровня социальных систем.

Аксиомы 1–4 предполагают существование общих правил или законов, в результате действия которых рост сложности материальных систем в определённых условиях становится высоко вероятным событием, включая событие возникновения жизни. Для неживой материи «ограничения» формулируются в виде «законов» на языке физических наук. Вследствие аксиом 1–4 эти ограничения распространяются и на живое вещество. Кроме этого, на их основе в живой материи эволюционно возникают свой специфические варианты ограничений — «биологические

законы», например, в форме законов наследственности. При этом по умолчанию принимается, что «биологические законы» не могут противоречить «физическим законам». Вследствие аксиом 4–5 асимметрия в значениях вероятностей разных состояний систем для внешнего наблюдателя может выглядеть как проявление детерминизма, «направленности» и «целесообразности» эволюционного процесса. Аксиомы 1, 5 и 6, с одной стороны, накладывают ограничения на содержание гипотез о механизмах эволюции, а с другой стороны, предполагают саму возможность построения общей модели или совокупности моделей, описывающих эволюцию сложности материальных систем, включая биологическую эволюцию в качестве частного случая.

3. Сложность и разнообразие

Понятие материальной системы в общем случае корреспондируется с неким реальным феноменом, но на практике мы будем его использовать для обозначения только частной модели этого феномена. Это предполагает множественность моделей для феномена и конкуренцию между ними.

Определим далее сложность и разнообразие как переменные функции состояний материальных систем, которые можно отразить и измерить на её моделях.

Не существует строгого в логическом смысле общего определения понятия сложности. В целом существует лишь консенсус в том, что из известных систем наибольшей «сложностью» характеризуются биологические и социальные системы. Соответственно, двигаясь «вниз» по иерархии сложности, на её противоположном полюсе окажутся наиболее «простые» материальные системы — поля, элементарные частицы и т. п.

Дать определение сложности трудно и из-за «субъективности» такой оценки. Оценка того, насколько сложна та или иная система, существенно зависит от исследователя, а точнее от отношений между исследователем и исследуемой системой (Эшби, 1966). В общем случае, должно быть определённое соотношение между внутренней сложностью наблюдателя и сложностью наблюдаемой системы. Если внутренняя сложность наблюдателя (имеется в виду сложность организации той системы, с помощью которой наблюдатель строит модель) равна или больше сложности исследуемой системы, он обладает возможностью построения для неё адекватной модели. В результате этого система — относительно данного наблюдателя — качественно переходит в категорию «простых». В рамках такого субъективного понимания сложности, обеспечивающего связь между абстракцией и эмпирической реальностью в процессе исследования, на модели выделяются признаки самих систем, наличие которых служит указанием на то, что объект данного исследования относится к категории сложных систем.

К основным структурным и динамическим признакам (критериям) сложности обычно относят (Baranger, 2001; Cilliers, 2002) следующие:

1) наличие многих составных частей (элементов, подсистем), взаимодействие между которыми в общем случае нелинейно и включает как отрицательные, так и положительные контуры, в том числе нелинейной обратной связи; в силу нелинейности взаимодействий системы могут быть чувствительными к малым возмущениям и устойчивы к сильным воздействиям;

2) для многих сложных систем характерна функциональная избыточность —

одна и та же функция может одинаково осуществляться разным числом взаимодействующих элементов;

3) для «сильно интегрированных систем», таких как организм, составные части демонстрируют сильную взаимозависимость, т. е. удаление какой-либо существующей части из системы или включение в неё новой приводит к необратимым преобразованиям всей системы;

4) структура системы представима одновременно в нескольких пространственных масштабах, в том числе в виде иерархии, например: элементарные частицы > атомы > молекулы > ... > органеллы > клетки > ткани > органы > системы органов и т. д.;

5) каждый элемент в сложной системе не имеет полной информации о системе в целом и реагирует в основном на информацию, получаемую от соседних элементов (локально), но и система не имеет полной информации о своих элементах; наличие эмерджентных свойств означает невозможность описать свойства системы на определённом иерархическом уровне без привлечения информации о её свойствах на «соседних» уровнях;

6) сложные системы в большинстве своём являются открытыми и активно взаимодействуют с окружающей средой через потоки энергии и информации; открытость сложной системы сильно затрудняет её выделение из среды, определение её границ в конкретном исследовании;

7) сложные системы существуют в условиях, далёких от физического равновесия, и для их поддержания необходим постоянный приток энергии из среды; равновесие для сложной системы эквивалентно смерти;

8) способность к самоорганизации на базе структуры и эмерджентных эффектов, т. е. способность заменять элементы,

создавать новые элементы, изменять свою структуру или строить новую структуру;

9) в среднем только 20% элементов сложной системы участвует в формировании её динамики и эволюции;

10) способность к адаптации за счёт приспособления к изменяющейся среде и/или путём изменения самой среды;

11) сочетание упорядоченной и хаотической (статистической) динамик, в том числе на разных иерархических уровнях; переход между разными типами динамик зависит от значений некоторых переменных системы — «параметров порядка»;

12) сложные системы обладают памятью о прошлых состояниях, которая оказывает влияние на их возможную будущую эволюцию;

13) способность к самовоспроизведению — признак, особенно характерный для биологических и социальных систем.

В приведённом (далеко не исчерпывающем) перечне признаков сложных систем отсутствует упоминание, по крайней мере в явном виде, об одном из принципиальных свойств всех материальных систем, которое особенно ярко проявляется именно у очень сложных систем. Речь идёт о способности систем к взаимодействиям с другими материальными системами. В отношении самой системы это свойство усиливается по мере роста её структурной сложности (Николис, 1989), когда усложняются способы взаимодействия между её подсистемами. Но в ещё большей степени растёт разнообразие потенциально возможных взаимодействий с другими материальными системами.

В этом нетрудно убедиться, рассмотрим ряд: элементарные частицы, поля > ... > атомы > молекулы > ... > живые организмы > человеческие цивилизации... В начале ряда присутствуют системы, которые способны взаимодействовать

только на квантовом уровне. Атомы — сложные системы следующего уровня, способные взаимодействовать с системами своего уровня и с элементарными частицами. Объединение атомов в более сложные молекулярные системы расширяет возможности этих взаимодействий, сохраняя способность подсистем системы (отдельных атомов) взаимодействовать на квантовом уровне. В конце ряда расположены биологические и биосоциальные системы. Биологические системы способны вступать во взаимодействие с материальными системами любого уровня сложности, не превышающей их собственную сложность, от квантового уровня и выше.

Максимальные возможности в этом отношении демонстрируют человеческие социальные системы. Частным следствием этой имманентной способности очень сложных систем является увеличение, по мере роста сложности, адаптационных возможностей в изменяющихся условиях среды и способности целенаправленно изменять условия окружающей систему среды. Подчеркнём, что технологии всегда вторичны по отношению к сложности организации социума и их изменения во времени могут служить маркером предшествующих изменений в его структуре.

Концепция сложности — одна из центральных в большинстве эволюционных теорий. Факт возрастающей системной (структурной) сложности в эволюции материи заставляет рассматривать различные модели её происхождения и соответствующие движущие силы, особенно в связи с такими понятиями как «самоорганизация», «координация», «функциональная сложность», «иерархия», «прогрессивная эволюция» и т. д. (Красилов, 1986; Heylighen, 1996; Maug, 2001 и др.). Астрофизика с космологией, с одной стороны, и палеонтологическая летопись, с

другой, явно указывают на рост сложности материальных систем. Параллельно с ростом структурной сложности растёт и разнообразие систем, т. к. в их образовании принимает участие всё большее и большее количество «элементарных кирпичиков», возникших на более ранних стадиях эволюции.

По В.И. Вернадскому (Вернадский, 1978, с. 51–56) «живое вещество» разнообразно, состоит из разных относительно однородных совокупностей — однородных живых веществ (например, обозначаемых как «виды»): «В совокупности организмов — живом веществе — проявляются новые свойства, незаметные или несуществующие, если мы станем изучать отдельный организм». Следствием этих положений является необходимость статистического описания свойств «живого вещества», в котором «организмы» играют роль элементов. Другими словами, живое вещество может быть представлено в форме сложной системы с эмерджентными статистическими свойствами. Системная, вероятностно-информационная природа биологического разнообразия отражена и в определении Ю.Г. Пузаченко (2009, с. 28), в котором последнее рассматривается как «свойство (переменная) живого вещества на любом уровне его организации, отражающее неопределённость выбора, возможность преобразования, количество информации или сложности».

В разнообразии как феномене безотносительно онтологии его частных вариантов возможно выделить несколько измеряемых составляющих (Stirling, 2006, 2007):

1) многообразие, число разновидностей (variety) — число объектов разного качества (например, видовое разнообразие),

2) выравненность (evenness, balance) — теоретическое или эмпирическое отно-

сительное обилие (частота встречаемости, представленности) или распределение объектов по классам или распределение вероятностей их обнаружения,

3) различия (disparity) между объектами — результат проявления феномена изменчивости материальных систем как процесса (variability) (об этом в биологии см.: Pielou, 1975; Magurran, 1988; Odum, 1989).

Различия/сходства между биологическими объектами имеют разные аспекты, такие как филогенетический и функциональный, использование которых наряду с таксономическим разнообразием используется для описания структуры, например, экологических систем (Cadotte et al., 2009; Flynn et al., 2011 и др.). Эти три аспекта присущи разнообразию живого вещества на всех уровнях его организации. Выделение отдельных аспектов комплексного феномена разнообразия всегда в той или иной мере условно и относительно, предполагает введение специальных метрик и способов измерения различий/сходства между ними. Тем не менее выделение трёх основных аспектов разнообразия оправдано, т. к. позволяет чётче ограничить предмет конкретного исследования. Так, например, под биологическим разнообразием в экологических исследованиях чаще всего понимают видовое богатство, охарактеризованное количественно множеством индексов разнообразия. Последние рассчитываются по распределению относительной представленности таксонов (по числу особей или биомассе), что подразумевает включение в оценку другого аспекта разнообразия — выравненности. В анализе структуры сообществ, помимо распределения таксонов по встречаемости, можно учитывать их отношения включением в анализ мер, отражающих их филогенетическое и/или

функциональное сходство. В этом случае оценка структуры, например, структуры сообществ (Якимов, 2015), включает и третий аспект — различия между таксонами.

В широком контексте морфологическое разнообразие представляет собой одно из проявлений неоднородности живого вещества. В частном контексте данного исследования морфологическое (морфометрическое) разнообразие черепа млекопитающих определяется как частное проявление феномена биологического разнообразия, возникающее вследствие эволюции структуры черепа, влияния индивидуальной и групповой изменчивости и воздействия внешних по отношению к организму факторов (Pielou, 1975; Tilman, 2001; Павлинов и др., 2008; Pavlinov, 2011 и др.). В нашем случае основным предметом изучения будет выравненность, т. е. закономерности распределения встречаемости особей с определёнными уровнями морфологических различий.

4. Модели

Морфологическая изменчивость организмов, как совокупность различных биологических процессов, по определению Дж. Симпсона (1948) связана с мерой различия между особями на уровне популяций, т. е. выступает как статистическая характеристика популяции, а не отдельной особи (Яблоков, 1966). Особь (организм) принимается в качестве наименьшей единицы анализа.

Далее определим морфологическую систему (морфосистему) черепа млекопитающих как множество (статистический ансамбль), заданное на множестве всевозможных переменных (микрпеременных) — признаков (измерений) черепа и метрик, позволяющих оценивать различия между элементами. Таким об-

разом, элементом морфосистемы является конкретный череп, но не как реальный физический объект «целиком», а только в той части, которая может быть отражена в модели данным набором переменных — измерениями черепа. В результате применения метрики, задающей отношения между элементами, модель морфосистемы становится определённой. Выбор адекватных метрик является одним из принципиальных и в общем случае нетривиальных моментов в определении морфосистемы.

Таким образом, морфосистема представляет собой не более чем модель отношений между элементами выборки черепов, причём специфичность модели определяется конкретным набором особей (выборкой), использованными для их описания признаками (измерениями) и применённой метрикой.

Прагматическая цель построения модели морфологической системы — получение первичных данных о морфологическом разнообразии. Причины, приведшие к измеримым различиям между черепами разных особей и морфологического разнообразия в выборке, заранее неизвестны; проверяемые гипотезы формулируются как внешние по отношению к модели. В перечень гипотез может быть включены предположения о групповой изменчивости разного рода: возраст, пол, принадлежность к таксонам разного ранга, генетические различия и т. п. В любом случае морфосистема сначала рассматривается как однородная относительно её элементов.

Морфологические дистанции интегрально отражают отношения между любой парой элементов морфосистемы одновременно по многим измерениям и зависят от выбранной метрики. Информация о разнообразии содержится в со-

вокупности морфологических дистанций между элементами выборки.

Объектом нашего исследования является череп млекопитающих. Очевидно, в представленной модели череп может быть без потери общности заменён на любую другую морфологическую структуру. Более того, в качестве элемента системы может быть рассмотрен любой исследуемый атрибут или функция организма, а равно и их совокупности. Таким образом можно определить, например, «этосистему» для описания разнообразия поведенческих актов или «нейросистему» для описания разнообразия биохимических процессов в нейронах.

Подчеркнём, что описанная выше процедура построения системы вполне рутинна в практике морфометрических исследований, хотя обычно не осознаётся эксплицитно и не формализуется исследователем. Необходимость её формализации в такой форме возникает только в связи построением модели следующего уровня общности.

Наша цель состоит в развитии такой модели описания отношений между элементами системы, формальное обоснование и способ построения которой были бы насколько возможно независимы от частных свойств объекта исследования. Соотношение между моделью и исследуемой морфосистемой должно быть примерно таким же, как отношение между черепом и штангенциркулем, при помощи которого взяты первичные измерения. Кроме этого, модель должна позволять исследовать интересующие нас аспекты разнообразия на основе простой аксиоматики и иметь область определения, как минимум покрывающую класс биологических систем. Последнее требование необходимо для сравнения результатов исследований разных, в том числе эволюционно далё-

ких, морфологических систем, например, составленных из представителей разных отрядов млекопитающих, разных классов позвоночных и т. д. Наконец, желательно, чтобы конкретные методы построения модели были уже включены в практику морфометрических исследований.

Всем перечисленным требованиям удовлетворяет подход к построению моделей описания динамики материальных систем, принятый в статистической физике — в частности, в статистической механике и статистической термодинамике (Левич, 1954; Вернадский, 1978, 1988). На возможность использования физической модели Л. Больцмана к описанию живого вещества прямо указывал В.И. Вернадский, отталкиваясь от представлений о статистическом ансамбле, где «по аналогии с газом, газу отвечает живое вещество, газовой частице — организм» (Вернадский, 1978, с. 53). Исследование всей совокупности элементов статистического ансамбля практически невозможно, поэтому решение о реальности тех или иных свойств ансамбля принимается исследователем в условиях неизбежного недостатка информации. Сам Л. Больцман рассматривал теоретические построения Ч. Дарвина как первую попытку статистического описания эволюции открытых систем (Климонтович, 2002).

Содержательные различия между моделью морфосистемы и моделью, призванной описать структуру разнообразия морфосистемы, информация о которой содержится в морфологических дистанциях между элементами, состоят в следующем. Модель определяется в общем случае как многомерное пространство, в котором элементы морфосистемы отображены точками, характеристиками (признаками) которых выступают значения координат пространства. Другими словами, эти точ-

ки — образы элементов исходного множества и поэтому нетождественны элементам морфосистемы, а их относительное положение в модельном пространстве не полностью коррелирует с исходными морфологическими дистанциями. Аналогичным образом, элементы морфосистемы в силу ограниченного набора первичных измерений далеко не тождественны черепам выборки.

Исследуемое множество отображений элементов морфосистемы в морфопространстве характеризуется уникальным выборочным распределением вероятностей, характеризующих их положение в пространстве. Применяя терминологию, введённую Л. Больцманом (Стратонович, 1975), эти реализации сопоставляются с «микросостояниями» некоторой физической системы. Непрямые связи между микро- и макроуровнями выражаются в том, что частицы могут иметь всевозможные микросостояния (находится в разных местах морфопространства) — но только такие, которые совместимы с данными макроскопическим состоянием. Например, принадлежность к одному виду и полу (макросостояние) явно ограничивает число возможных вариантов взаимоположения микросостояний морфосистемы в пространстве модели. Эти ограничения будут меняться, если в исходную выборку будут добавлены, например, представители другого пола, в соответствии с изменившимся макроскопическим состоянием. В моделях статистической физики макроскопическими параметрами системы могут выступать переменные пространства и времени, в статистической термодинамике — температура, объём, давление, энергия системы, термодинамическая энтропия и др. В случае нормального распределения значений какого-то морфологического признака (из-

мерения), смысл макропараметров принимают описательные статистики: математическое ожидание (среднее значение), дисперсия, коэффициенты асимметрии и эксцесса и другие моменты переменной. Тривиальный случай одного признака не представляет интереса для решения задачи получения количественной оценки разнообразия, имеющей отношение к черепу в целом, для чего и проводится одновременно не одно, а большое число разных измерений.

Макропараметры, таким образом, характеризуют полный статистический ансамбль микросостояний, соответствующий данному макросостоянию. В нашем случае под макросостоянием, или просто состоянием, системы понимается конкретная структура морфопространства, определяемая взаимным расположением отображённых в нём элементов морфосистемы.

Дальнейшее развитие модели предполагает построения пространства, где координатами становятся сами макропараметры или другие обобщённые переменные, связанные с ними, а элементами — модели морфопространств. В такой метамодели морфопространства представлены в виде множества геометрических точек. Метамодель содержательно соответствует фазовому пространству. В нём удобно представлять модели разных морфосистем или одной и той же морфосистемы, но в разных динамических макросостояниях.

Пространство моделей обоих уровней (морфопространство, метамодель) задается как вероятностное. Для этого модельное пространство разбивается на равные ячейки, количество которых пропорционально объёму выборки. Затем в каждой ячейке подсчитывается число, например, микросостояний и определяются выбо-

рочные вероятности, характеризующие каждую ячейку.

Необходимо иметь в виду, что рассмотренные модели в математике и физике относятся к «чисто математическим» (Ландау, Лифшиц, 1976) понятиям. Они представляют собой неизбежную абстракцию, необходимую для описания макроскопических состояний и динамики сложной систем. Рис. 1 иллюстрирует иерархию рассмотренных выше моделей — от модели конкретной морфосистемы до метамодели. Отметим, что в принципе нет ограничений на построение моделей всё более высокого уровня общности,

Подчеркнём, что выбранный нами подход к построению модели морфопространства не является ни единственным, ни универсальным. Более того, в ряде случаев сам способ построения модели становится не вполне адекватным свойствам изучаемых объектов. В рамках общего подхода статистического описания сложных систем есть существенное различие между объектами физики (химии) и биологии. В физике закономерности легче исследуются и выявляются на макроскопическом уровне системы, и существенные технические и теоретические трудности приходится преодолевать при исследовании её элементов — молекул, атомов, элементарных частиц и т. д. (в зависимости от уровня организации). В биологии, напротив, элемент системы — например, организм — непосредственно наблюдаем, но как справедливо констатирует В.И. Вернадский, только «путём трудной и долгой абстракции мы можем подняться до понимания свойств их совокупности» (Вернадский, 1978, с. 53). В отличие от физики, в биологии часто доступен контроль (измерение) непосредственно микросостояний системы, который даёт основания для вывода

макроскопического описания непосредственно, т. е. на основе знания конкретных значений исходных измерений (микроскопических). Понятно, что по мере снижения иерархического уровня организации изучаемой биологической системы — вплоть до систем, состоящих из молекул (ферменты, участки клеточных мембран, ДНК и т. п.), различия между условиями изучения систем живой и неживой природы постепенно стираются. Преимущества же статистического физического подхода состоят в том, что, во-первых, он действительно формально соответствует заявленным требованиям и, во-вторых, на уровне модели позволяет использовать для биологических объектов некоторые физические макропараметры, имеющие широкое применение в моделях неживой природы. Такая возможность может быть рассмотрена как следствие Аксиом 1 и 4.

Предлагаемая базовая модель морфопространства является формальной конструкцией, инструментом описания разнообразия элементов морфосистемы. Она не содержит никаких гипотез о его природе и свойствах, кроме легко проверяемых статистических гипотез о том, что не все варианты микросостояний равноценны по встречаемости и не все они равноудалены друг от друга в морфопространстве. Вследствие этого не возникает ограничений на выбор методов апостериорного анализа результатов.

Модель многомерного пространства в форме морфопространства позволяет: 1) определить морфологическое разнообразие как переменную структуры, которая задаётся взаимоположением образцов элементов морфосистемы (микросостояний); 2) получить количественную оценку макропараметров этой структуры по значениям координат микросостояний; 3) давать различные по содержанию трак-



товки координат морфопространства без изменения структуры самой модели или способа её построения.

5. Построение морфологического пространства

Принципиально важно, что по крайней мере у части измерений черепа всегда наблюдается согласованное варьирование. Эмпирический факт наличия корреляций является обоснованием поиска решения задачи построения модельного пространства путём разложения дисперсии множества измерений на небольшое число линейно независимых компонент. Здесь мы уходим от аналогии с физическими моделями, но только в части способа определения координат модельного пространства. Полученные таким путём координаты задают пространство возможностей, внутри которого реальные наблюдения будут отражены в виде множества точек. Аналогами координат морфопространства в физических моделях являются существенные переменные (Эшби, 1966), параметры порядка или степени свободы системы (Хакен, Хакен-Крель, 2002).

Координаты по способу выделения должны представлять собой линейно независимые переменные, которые в обобщённом виде содержат информацию о варьировании множества исходных измерений (микрпеременных). Метрика морфосистемы, использовавшаяся для измерения различий между её элементами, может совпадать или не совпадать с

метрикой морфопространства, применяемой для измерения расстояния между микросостояниями.

Задача построения морфопространства (извлечение координат из исходных измерений) может быть решена путем применения многомерного статистического анализа с использованием хорошо известных методов снижения размерности: метод главных компонент, варианты факторного анализа, многомерное шкалирование и др. В результате их применения удаётся добиться упомянутого выше разложения дисперсии микропеременных (промеров) на линейно независимые компоненты (= латентные факторы, обобщённые переменные, макропеременные), которые и являются искомыми координатами модели морфопространства. Размерность, или мерность (число координат) этого пространства, вообще говоря, заранее не задана и каждый раз требует своего обоснования для конкретной морфосистемы (Пузаченко, 2001, 2013; Куприянова и др., 2003, Abramov et al., 2009).

Очевидными общими критериями при выборе метода построения многомерной модели являются:

- адекватность исходным гипотезам о природе объекта;
- воспроизводимость и сопоставимость результатов, полученных на разных выборках и объектах;
- возможность выделять и описывать общие свойства, относящиеся к некоторым подмножествам элементов сложных систем (Baranger, 2001);



Рис. 1. Схема, иллюстрирующая иерархию (сверху вниз) сопряжённых моделей, использованных для исследования морфологического разнообразия.

Fig. 1. A diagram illustrating a hierarchy (top to bottom) of the models used to study the morphological disparity.

— минимальное число априорных гипотез о форме задания исходной информации;

— «гибкость» оптимизируемого критерия информативности;

— максимальное число допустимых преобразований (Айвазян и др., 1989).

В наибольшей степени перечисленным выше требованиям удовлетворяет метод неметрического многомерного шкалирования (НМШ) (Shepard, 1962, Kruskal, 1964; Пузаченко, 2013). Следует подчеркнуть, что результат применения НМШ зависит от свойств конкретных выборок и исследовательских задач. Утверждать, что во всех или даже в большинстве случаев метод НМШ даёт качественно наилучший результат, нельзя (Shepard, 1980). Обычно модели, построенные на основе разных методов, в основном оказываются сопоставимы по результату, а значимость различий определяется целями исследования. Более существенно, что метод главных компонент и варианты факторного анализа, в отличие от НМШ, не позволяют использовать другие метрики, кроме корреляции/ковариации между переменными.

Исходной формой представления данных для НМШ является матрица попарных морфологических дистанций между элементами морфосистемы в виде коэффициентов различия или сходства.

Евклидова метрика — один из самых распространённых способов измерения расстояния не только в биологии, но и других разделах естествознания. Это связано в том числе с тем, что трёхмерная геометрия евклидова пространства — исторически базовая геометрия и большинство измерений предметов основано на её свойствах. Одним из важных свойств евклидова пространства является его линейность, однородность или изотропность.

В нашем случае эта дистанция отражает, прежде всего, различия в размерах между элементами морфосистемы.

Непараметрический коэффициент ранговой корреляции τ_b Кендэлла (Kendall, 1975) может быть использован для оценки различий пропорций (формы) элементов морфосистемы. Интерпретация этой корреляции существенно отличается от интерпретации обычной корреляции Пирсона. Для любого элемента выборки значения микропеременных после нормировки могут быть упорядочены по величине, например, от большего к меньшему. Если для пары элементов эти последовательности одинаковы, то это означает взаимоподобие отношений их промеров и, следовательно, геометрической формы. Простой переход от абсолютных значений промеров к их рангам позволяет убрать различия в общих размерах черепа. То, что коэффициент τ_b Кендэлла действительно является мерой подобия между объектами по их форме и не чувствителен к различиям размеров (в случае отсутствия корреляции между размерами и формой), нетрудно убедиться, проведя простое численное моделирование (Пузаченко, 2013). Во избежание недоразумений надо иметь в виду, что предложенный нами приём не является альтернативой широко известной технологии геометрической морфометрии, хоть и связанной с анализом формы, но имеющей другие конечные цели и задачи, не включающие измерение разнообразия.

Ключевым этапом построения модели морфопространства является определение его размерности. Теоретически размерность может варьировать от максимума, равного числу микропеременных, до 1. На практике размерность модельных пространств, в которых удается удовлетворительно воспроизводить основные

свойства материальных систем, редко превышает 9. Череп млекопитающих представляет собой высокоорганизованную полифункциональную часть скелета. Поэтому для него характерны высокие величины корреляции между большинством измерений. Тем не менее, заранее размерность модели для конкретной морфосистемы не известна.

Нами (Куприянова и др., 2003) было показано, что при прочих равных условиях НМШ хуже всего воспроизводит морфологические дистанции, если в качестве переменных использованы искусственные данные со случайным нормальным или иными типами канонических распределений (модель системы без внутренней структуры). При этом для любой размерности модели величина критерия («стресс»), отражающего расхождение между исходными морфологическими дистанциями и расстояниями между микросостояниями в морфопространстве, всегда выше, чем для реальных данных. Максимальные значения «стресса» наблюдались при равномерном распределении морфологических дистанций. Сравнение величин «стресса» для реальной морфосистемы с аналогичными величинами, рассчитанными для модели случайных данных, позволяет оценить размерность пространства, при которой разница между обеими величинами «стресса» максимальна. Это решение о числе координат принимается в качестве оптимального, так как при меньшем числе координат качество описания исходных дистанций между элементами морфосистемы ухудшается, в то время как при большем числе координат на эту оценку начинает сильно влиять стохастическая компонента дисперсии морфологических дистанций.

Макросостояние морфосистемы отражено в структуре распределения микро-

состояний в модели морфологического пространства. Поэтому все функции, зависящие от этого распределения, могут быть рассмотрены в качестве претендентов на роль макропараметров — переменных морфологического разнообразия. Морфологическое пространство определено выше как вероятностное пространство. В этих условиях информационная энтропия Шеннона является хорошим (но не единственным) параметром, значение которого связано с характером распределения множества микросостояний морфосистемы. Сумма энтропий по всем координатам дает оценку разнообразия морфосистемы в целом.

Отметим, что многочисленные меры разнообразия (Keylock, 2005), включая такие как энтропии Реньи и Тсаллиса, являются монотонными степенными функциями от вероятности распределения случайной величины p в виде p_i^q (Jost, 2006). Случайная величина p представляет собой вероятность встретить в выборке объект, относящийся к i -ой категории. Выбор энтропии Шеннона объясняется её известными математическими свойствами:

— аддитивность, т. е. информация, содержащаяся в двух независимых событиях, является суммой информации каждого из них;

— линейность, т. е. энтропия двух независимых событий является средней информацией индивидуальных событий;

— зависимость только от распределения вероятностей, но не от формы распределения.

Энтропия Шеннона играет важную роль в теории информации, широко применяется в разных естественных и социальных науках как мера разнообразия, сложности, устойчивости и информации, используется в моделях и теориях эволюции систем (включая биосистемы) и

биологического разнообразия, в которых связывается содержательно со статистической термодинамической энтропией Больцмана или с термодинамической энтропией (Brooks, Wiley, 1986; Collier, 1986; Morowitz, 1986; Brooks et al., 1989; Brooks, 1990; Berry, 1995; Зотин, Зотин, 1999; Demetrius, 2000; Schneider, 2000; Эбиллинг и др., 2001; Brooks, 2001; Мартюшев, Селезнев, 2006; Пузаченко, 2009; Anila, Salte, 2010; Chakrabarti, Ghosh, 2011, Korb, Dorin, 2011; Pross, 2011 и др.). Энтропия Шеннона является частным случаем обобщённой энтропии Реньи и Тсаллиса. В принципе интересно было бы использовать для характеристики морфологического разнообразия, например, спектры энтропии Реньи для разных значений q , тем более что для определённых q значение энтропии соответствует разным известным индексам разнообразия (Simpson, 1949; Renyi, 1961; Hill, 1973; Heip, Engels, 1974, и др.). Нам представляется, что это должно стать темой будущих исследований.

Используемые в работе производные от энтропии макропараметры разнообразия приведены в Табл. 1. Удельная (относительная) энтропия или относительное разнообразие (H_d) — нормированный макропараметр, характеризует среднюю величину энтропии, приходящейся на одну размерность морфопространства.

Пэттен (Patten, 1962) предложил вариант записи индекса выравненности для биологических систем в виде $(1 - E)$, где E есть индекс выравненности Пиелу. В теории информации (для индекса Пиелу) такая форма записи называется «мерой избыточности сообщения» (redundancy) или «вырожденности кода». Минимальное значение индекса достигается в случае равномерного распределения событий в канале связи без ограничения мощности

сигнала. Это соответствует отсутствию ограничений на разнообразие, низкому уровню относительной организованности систем. В контексте данного исследования мы рассматриваем этот макропараметр в качестве меры, характеризующей ограничение внутреннего разнообразия, т. е. организованности морфосистемы черепа, и будем обозначать его аббревиатурой *МО*.

«Неприятным» свойством всего семейства параметров разнообразия является логарифмическая зависимость их значений от объёма выборки (N). Эта зависимость превращается в линейную, если в качестве независимой переменной берётся логарифм от N . Для получения сравнимых значений макропараметров разнообразия морфосистем при существенной разнице в объёмах выборок нужно вычесть из эмпирических величин линейный тренд, обусловленный зависимостью от N , и «восстановить» масштаб величины, прибавив к остатку медианное или среднее значение (табл. 1). Процедуру калибровки можно осуществить на множестве значений параметров разных морфосистем или на серии значений макропараметров, рассчитанных для одной и той же морфосистемы при разном значении N . Возможно, в будущем целесообразно рассмотреть вариант приведения значений индексов к объёму некоторой стандартной выборки, типичной для морфометрических исследований черепа у млекопитающих.

Перечень приведённых здесь макропараметров морфологического разнообразия не является исчерпывающим. В дополнение к перечисленным упомянем энтропию Кульбака и совместную информацию, содержащуюся в координатах морфопространства. Энтропия Кульбака, или мера расхождения Кульбака—Лейблера (Kullback, Leibler, 1951; Кульбак, 1967;),

Табл. 1. Параметры морфологического разнообразия и способ их калибровки.
Table 1. Parameters of the morphological disparity and methods of their calibration.

Название макропараметра	Формула / обозначение
Информационная энтропия (энтропия Шеннона), бит/микросостояние — «валовая энтропия», общее разнообразие: сумма энтропии распределений микросостояний (p_i) относительно всех координат морфопространства, d ; K — объём выборки.	$H = - \sum_{j=1}^d \sum_{i=1}^k p_i \log_2 p_i$ $\sum p_i = 1$ $k = 1 + \log_2 K$
Удельная (относительная) энтропия, относительное разнообразие (бит/микросостояние/размерность морфопространства)	$H_d = H/d$
Мера организованности разнообразия (избыточность), H_{max} — теоретическая величина энтропии при условии равномерного распределения микросостояний.	$MO = \frac{H_{max} - H}{H_{max}} = 1 - \frac{\sum_{i=1}^d H_i}{d \log_2 k}$
Калибровка макропараметров морфологического разнообразия	
Первая часть суммы соответствует операции вычитания линейного тренда, описывающего зависимость x_i от K_i . Фактически это «остатки», не описываемые регрессионной моделью с коэффициентами a и b . Второй член суммы — масштабная константа, возвращающая исходный масштаб данным после вычитания тренда — среднее значение объёма выборки, медиана или некий «стандартный» объём выборки (\bar{K}).	$x_i^{calib} = [x_i - (a + b \log_{10} K_i)] + (a + b \log_{10} \bar{K})$

может использоваться для сравнения распределений микросостояний морфосистемы в разных условиях или сравнения наблюдаемых и модельных распределений. Второй макропараметр позволяет учесть нелинейные отношения между координатами морфопространства и в общем случае зависит от размерности модели по логарифмическому закону.

Другой класс макропараметров, на котором мы не будем здесь останавливаться, включает коэффициенты ранговых распределений и фрактальные размерности морфопространства (подробнее об использовании ранговых распределений см. статью Ю. Г. Пузаченко в настоящем томе).

6. Интерпретация морфологического пространства

Кратко остановимся на возможных физических интерпретациях модели морфопространства. Кроме уже частично описанной информационно-статистической трактовки, она может интерпретироваться в терминах кибернетики и синергетики.

При информационно-статистической трактовке координаты морфопространства могут быть соотнесены с независимыми информационными каналами, характеризующимися определённой пропускной способностью (Shannon, 1949). «Сигнал» описывается распределением

микросостояний относительно координаты. Исходный источник сигнала — элементы морфосистемы. В процессе измерений сигнал от многих источников кодируется в виде цифр, а затем преобразуется в морфологические дистанции. В процессе построения морфопространства он раскладывается на независимые компоненты так, как если бы он проходил по независимым информационным каналам. Качество этого преобразования легко проверить, поскольку любой исходный сигнал (измерения на черепе), по условию построения модели, должен быть представлен в виде линейной комбинации координат морфопространства.

В кибернетической интерпретации морфопространство представляет собой модель регулятора (Ashby, 1956), который поддерживает внутреннее разнообразие системы в допустимых для неё границах, т. е. в гомеостатическом состоянии. Конкретные измерения черепа характеризуют итог работы всей совокупности механизмов в частном морфогенезе, т. е. в обобщённом виде содержат информацию о работе регуляторных механизмов. В модели морфопространства каждую координату можно соотнести с отдельным независимым регулятором или с существенной переменной, значения которой им контролируются. Работа регуляторных механизмов должна поддерживать дисперсию значений промеров на допустимом для организма уровне. Распределение микросостояний относительно координат морфопространства прямо связано с этой дисперсией и, следовательно, является характеристикой работы регулятора. Теоретические свойства кибернетического регулятора можно описать на языке теории информации (Ashby, 1956), что делает две трактовки нашей модели взаимодополняющими. Для обозначения

такого гипотетического регулятора в отношении морфологических структур мы ввели обозначение «морфорегулятор Эшби» (Пузаченко, 2013).

Синергетический анализ важен в исследованиях динамики (кинетики) систем. В данной работе аспекты динамики морфологического разнообразия будут затронуты в самой малой степени. Тем не менее, необходимо упомянуть, что координаты морфопространства эквивалентны «параметрам порядка» или «модам» в синергетических моделях систем. В случае модели черепа присутствие «мод» или «параметров порядка» выражается, например, в скоррелированном, упорядоченном варьировании значений отдельных промеров, в аллометрических отношениях, в существовании «блоков» промеров и соответствующих им костных структур, варьирование и разнообразие которых относительно независимо и, вероятно, контролируется относительно независимыми регуляторными механизмами.

Может показаться, что введение разных интерпретаций формально одной и той же модели излишне перегружает содержание понятия морфологического пространства. Однако именно в этом, т. е. в возможности использовать результат одной модели для исследования различных аспектов проблемы разнообразия, состоит основная цель её построения. В следующем разделе мы продемонстрируем некоторые преимущества такого подхода.

7. Морфологическое разнообразие черепа млекопитающих

Мы измерили значения макропараметров морфологического разнообразия черепа у 76 видов (только взрослые животные) — представителей 34 родов, 13 семейств и 5 отрядов (Artiodactyla, Carnivora, Perissodactyla, Rodentia, Soric-

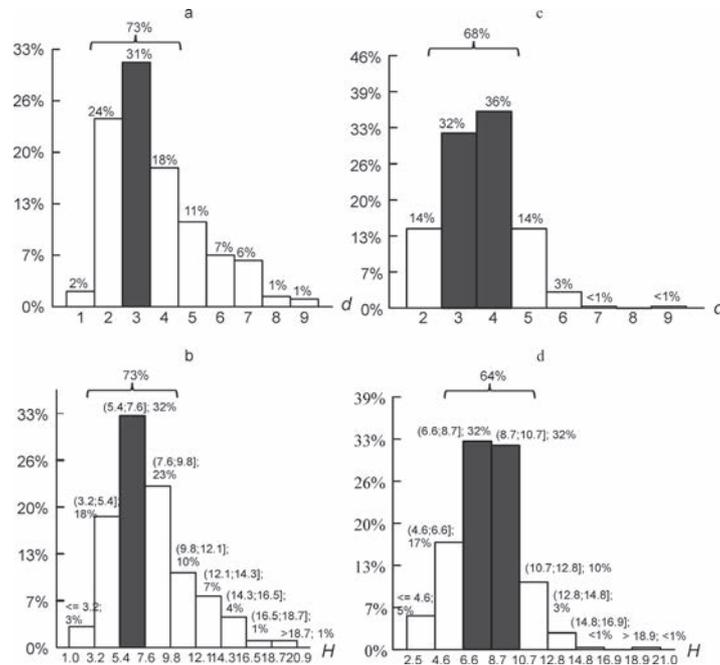


Рис. 2. Распределение значений макропараметров морфологического разнообразия для 305 моделей морфопространств: а – размерность морфопространства размеров черепа; б – валовая энтропия разнообразия размеров черепа; с – размерность морфопространства пропорций (формы) черепа; д – валовая энтропии разнообразия пропорций (формы) черепа.

Fig. 2. Distribution of macroparameters of morphological disparity for 305 morphospace models: а – dimensionality of skull size morphospace models; б – gross entropy of skull size morphospace models; с – dimensionality of skull shape morphospace models; д – gross entropy of skull shape morphospace models.

morpha) (Пузаченко, 2013). Для некоторых видов были получены модели морфопространств для подвидов или отдельных популяций (*Vulpes lagopus*, *Bison bonasus*, *Felis silvestris*, *Ursus arctos* и др.) и/или модели для самцов и самок (*Mustela* sp., *Ursus* sp. и др.). В нескольких случаях строились модели одновременно для нескольких видов одного надвидового таксона (*Sorex*, *Mustela*, *Meles*, *Felis*, *Spelearctos*, *Spalax*, *Nannospalax*, *Myospalax*, *Allactaga*, *Capra*, *Bison*, и др.).

Здесь представлены только результаты проверки гипотезы об ограниченности

морфологического разнообразия черепа, точнее — гипотезы об ограничении варьирования макропараметров разнообразия.

Гипотеза строится на предположении о том, что большинство морфосистем находится в относительно устойчивом, стационарном состоянии и должен существовать оптимальный уровень разнообразия, достаточный для обеспечения этой устойчивости. Кроме этого, у любой саморегулирующейся системы существует верхний уровень эффективности работы регуляторных механизмов (Эшби, 1966). Этот предел теоретически определяется:

Табл. 2. Статистики параметров морфологического разнообразия черепа млекопитающих (305 моделей морфопространства).

Table 2. Statistics of the parameters of mammalian skull morphological disparity (305 morphospace models).

Макропараметр	Медиана	Min	Max
Разнообразие размеров черепа (305 моделей)			
d , размерность модели	3	1	9
H бит/микросостояние, валовая энтропия (бутстреп-оценка)	7.40 (7.72±0.638)	1	20.91
H_s , удельная энтропия (бутстреп-оценка)	2.18 (2.18±0.01)	0.41	2.48
MO , мера организованности (бутстреп-оценка)	0.18 (0.184±0.01)	0.06	0.29
Разнообразие пропорций (формы) черепа (305 моделей)			
d , размерность модели	4	2	9
H бит/микросостояние, валовая энтропия (бутстреп оценка)	8.55 (8.48±0.355)	2.53	20.98
H_s , удельная энтропия (бутстреп-оценка)	2.33 (2.33±0.02)	1.41	2.74
MO , мера организованности (бутстреп-оценка)	0.13 (0.127±0.004)	0.004	0.29

1) способностью регулятора контролировать значения существенных для системы переменных только в пределах необходимых для поддержания её стационарного состояния, и 2) существованием верхнего предела меры организованности системы, как следствие из теоремы о пропускной способности информационного канала (Shannon, 1949).

Размерность модели морфопространства размеров черепа в 73% случаев варьирует от 2 до 4 (медианное значение 3, табл. 2). Размерность модели морфопространства разнообразия пропорций черепа (рис. 2) в 68% случаев изменялась от 3 до 4 (медианное значение 4). Наиболее часто встречаемая размер-

ность морфопространства разнообразия размеров черепа 2 или 3 отражает наличие в черепе ориентированных «паттернов» организации, возникающих в евклидовом пространстве, чаще всего в обычном трёхмерном. Чем выше размерность, тем больше структур («блоков») в черепе изменяются независимо как друг от друга, так и от его общих размеров. Промеры черепа, варьирование которых имеет несколько независимых компонент (описывается несколькими координатами морфопространства), чаще всего сопоставимы с отдельными или немногими структурными элементами черепа. В группе таких комплексных измерений с наи-

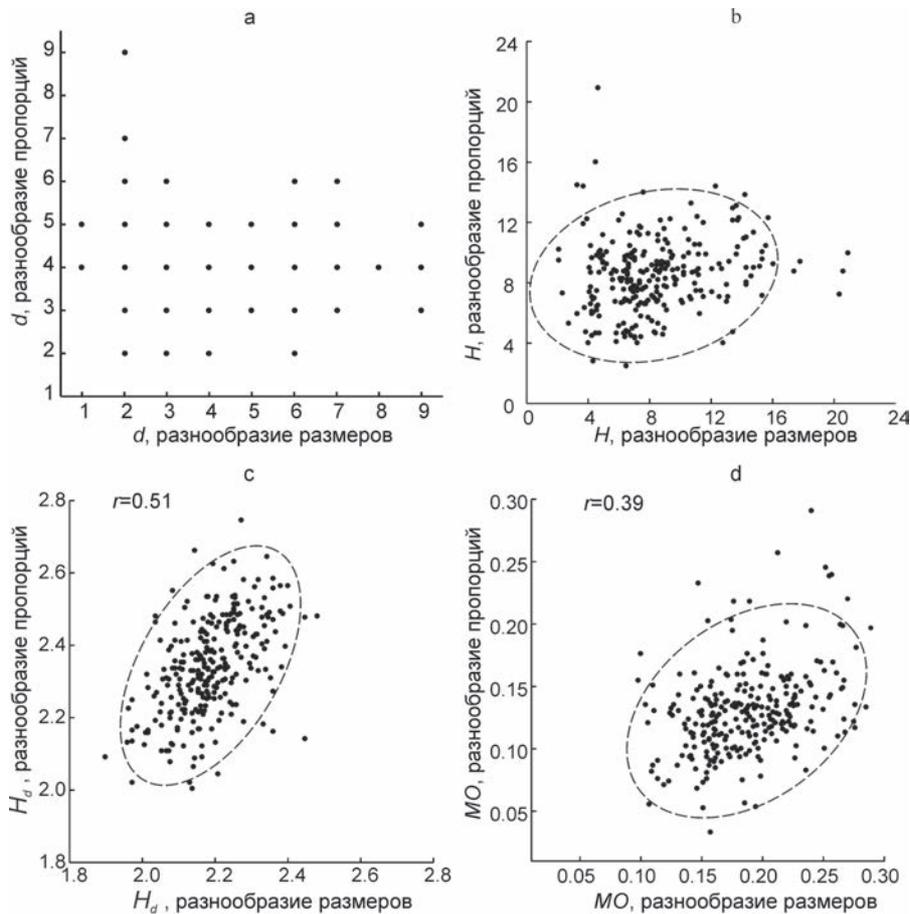


Рис. 3. Макропараметры морфологического разнообразия черепа для 305 моделей морфопространств: а – размерность моделей; б – валовая энтропия, с – относительная энтропия; д – мера организованности.

Fig. 3. Macroparameters of morphological disparity for 305 models of morphological spaces: а – dimensionality; б – gross entropy, с – relative entropy; д – measure of organization.

большой частотой встречаются промеры мозговой части, основания черепа, зубных рядов или отдельных зубов.

Размерность морфопространства пропорций черепа закономерно выше. Дополнительные размерности здесь возникают вследствие нелинейных взаимодействий размерных паттернов организации черепа; другими словами, за счёт аллометрических отношений.

Более 80% моделей имеют размерность не более 5. Можно полагать, что 3–4 макропеременные в подавляющем большинстве случаев удовлетворительно описывают разнообразие как размеров, так и пропорций черепа. В случае разнообразия размеров трёхмерное, а в случае разнообразия пропорций четырёхмерное морфопространства интерпретируются как соответствующие «нормы».

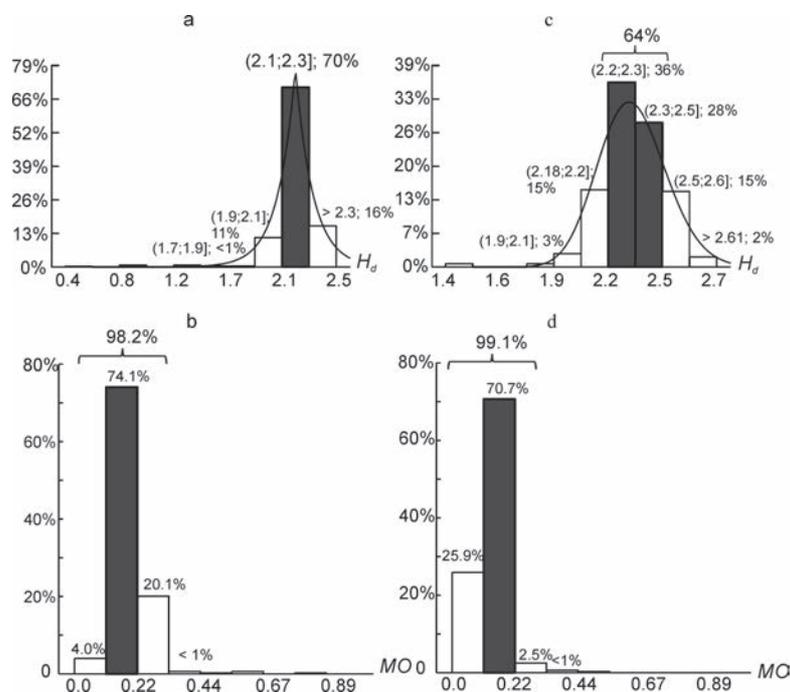


Рис. 4. Распределение значений макропараметров морфологического разнообразия для 305 моделей морфопространств. а – относительная (удельная) энтропия разнообразия размеров черепа; б – мера организованности размеров черепа; с – относительная (удельная) энтропия разнообразия пропорций (формы) черепа; д – мера организованности пропорций (формы) черепа.

Fig. 4. The distribution of macroparameters of morphological disparity for 305 morphospace models: а – relative entropy of skull size morphospace models; б – measure of organization of size morphospace models; с – relative entropy of skull shape morphospace models; д – measure of organization of shape morphospace models.

Размерности морфопространств разнообразия размеров и формы черепа изменяются независимо друг от друга (рис. 3).

Верхний предел размерности для моделей морфологических пространств (9, см. табл. 2) имеет пока только эмпирическое обоснование. Не исключено, что предел может быть обусловлен качественной потерей устойчивости систем при большем числе внутренних степеней свободы.

Отметим, что размерность 9 (без обоснования) является предельной в алго-

ритме НМШ, реализованном в Statistica; в SPSS и Systat заложены ещё более жёсткие ограничения — 6 и 5 координат, соответственно. Таким образом, разработчики программ ограничили возможности пользователей в целях экономии машинного времени, поскольку в итерационной процедуре НМШ объём вычислительных операций существенно возрастает не только с ростом числа наблюдений, но и с ростом размерности модели. Для расчётов моделей НМШ мы использовали

NCSS (Hintze, 2007), где нет таких программных ограничений на размерность.

Распределения величин валовой энтропии H характеризуются пиками, соответствующими пикам распределения размерности морфопространства d (рис. 2b,d). Соответственно, разнообразие пропорций черепа выше, чем разнообразие размеров (см. табл. 2). Разнообразие размеров черепа изменяется в среднем практически независимо от разнообразия его формы (рис. 3b).

Между величиной H и размерностью модели существует линейная зависимость: $H = 2.2d$ для разнообразия размеров ($r^2 = 0.87$) и $H = 2.3d$ для разнообразия пропорций ($r^2 = 0.77$). Коэффициенты при d соответствуют среднему значению относительной энтропии (рис. 4; табл. 2). Относительная энтропия в моделях разнообразия пропорций превышает энтропию соответствующих моделей разнообразия размеров черепа приблизительно на 0.16 бит ($p < 0.001$). В отличие от валовой энтропии, между соответствующими значениями H_d для размеров и пропорций черепа существует статистически значимая положительная корреляция (рис. 3c), что может служить указанием на то, что в ряде случаев особенности регуляции размерных параметров могут заметно влиять и на разнообразие формы черепа.

Существенно более жёстко ограничено варьирование меры организованности (рис. 4b,d). «Экстремальный» класс MO включает более 70% наблюдений и занимает узкий интервал 10–11% от потенциального масштаба варьирования макропараметра. При этом практически все эмпирические значения не превышают величины 0.30. В случае низких значений меры организованности ожидается, что распределение микросостояний в морфопространстве будет приближаться

к равномерному. Напротив, если MO выше 0.3, то соответствующее распределение, либо не будет описываться ни каким из канонических распределений случайной величины, либо будет приближаться к распределению с сильно выраженной асимметрией. Между MO размеров и пропорций черепа показана очень слабая положительная корреляция (рис. 3d).

Анализ распределений значений макропараметров морфологического разнообразия (рис. 2, 4) позволяет сделать вывод о существовании ограниченных интервалов значений, в которых сосредоточена основная часть эмпирических наблюдений. Эмпирический факт присутствия выраженных интервалов наиболее вероятных выборочных значений макропараметров морфологического разнообразия («норм») черепа млекопитающих позволяет обосновать утверждение, что на процессы регуляции морфогенеза этой структуры в этом классе позвоночных наложены существенные, фундаментальные ограничения. Это следует из того факта, что существование любого инварианта в некотором множестве явлений подразумевает наличие ограничения разнообразия (Эшби, 1959).

На рис. 5a изображён пример метамодели, построенной методом главных компонент, где в качестве переменных приняты макропараметры морфологического разнообразия размеров и пропорций черепа. Здесь каждая точка соответствует одновременно двум моделям морфопространств. Возможно построение метамodelей только на основе параметров разнообразия размеров или только параметров разнообразия формы. Объединенная метамодель имеет смысл, поскольку выше была продемонстрирована корреляция между некоторыми параметрами разнообразия размеров и формы черепа.

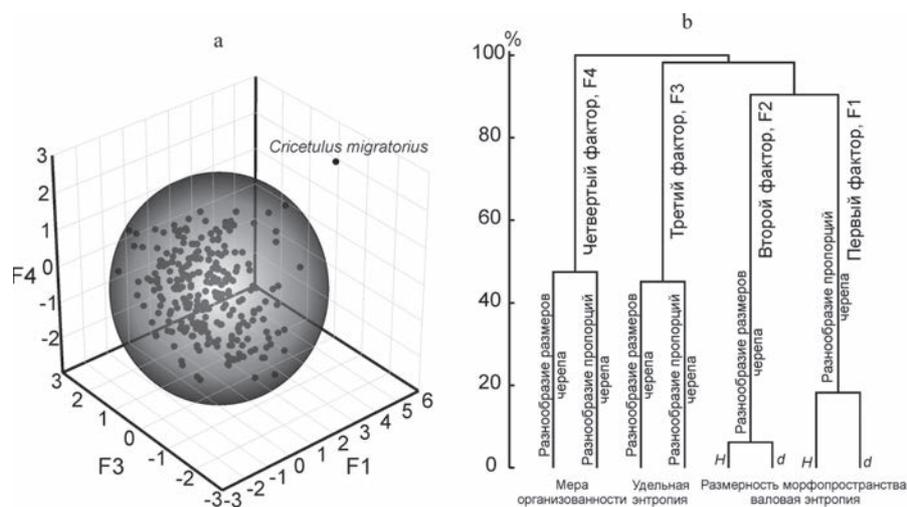


Рис. 5. Метамодел (главные компоненты) для 610 моделей морфопространств (каждая точка соответствует двум моделям морфопространств) (а) и классификация макропараметров морфологического разнообразия по нагрузкам на главные компоненты (b).

Fig. 5. Metamodel (principal components) for 610 morphospace models (each point corresponds to two morphospace models) (a) and classification of disparity macroparameters based of the loads on the principal components (b).

Координаты модели имеют смысл управляющих параметров (синергетическая интерпретация).

Структуру отношений между управляющими параметрами и макропараметрами морфологического разнообразия демонстрирует классификация (рис. 5b) на основе четырёх главных компонент, описывающих 86% дисперсии их значений.

Для метамодели аналогично рассчитана мера организованности $MO = 0.28$, которая существенно выше, чем для большинства моделей морфопространств. Это указывает на сильную асимметрию и эксцесс распределения точек в пространстве метамодели. Как бы то ни было, результат однозначно свидетельствует о существовании «правил», ограничивающих дисперсию значения макропараметров морфологического разнообразия.

В заключении раздела особо подчеркнём, что представленные результаты измерений разнообразия черепа были получены на основе различных схем первичных измерений. Различия касались как числа, так и набора промеров черепа, специфичных для разных крупных таксономических групп. Не было обнаружено корреляций между значениями макропараметров разнообразия и числом исходных промеров черепа (Пузаченко, 2013). Отсутствие чувствительности макроскопических параметров к системе первичных измерений черепа показывает, что избранные параметры характеризуют череп в целом, и «достаточная» информация о разнообразии так или иначе содержится в любом стандартном наборе, скажем, из 10–15 промеров. Инвариантность параметров морфологического разнообразия от системы первичных измерений соз-

даёт предпосылки для сравнительного исследования таксономически далеких и существенно различающихся морфологически объектов.

Представленные эмпирические данные позволяют сделать вывод о том, что для обобщённой (не зависящей от таксономии) морфосистемы черепа млекопитающих реализуется единственная область наиболее вероятных значений размерности, энтропии и меры организованности. Это соответствует гипотезе о пребывании большинства изученных морфосистем в стационарном состоянии и о существовании общих для данной группы организмов ограничений, наложенных на систему регулирования морфологического разнообразия черепа.

8. Моделирование морфологического разнообразия

Понятие морфологического регулятора Эшби в нашем случае включает всю совокупность возможных, но неизвестных нам в деталях, процессов генетического и эпигенетического контроля онтогенеза черепа, результат которых отражён в конкретных значениях первичных промеров черепа. Можно ли при этих общих условиях на основе модели морфопространства делать обоснованные заключения о качестве морфологической регуляции?

В кибернетике понятием «регулятор» обозначается абстрактный преобразователь информации в общем случае неизвестной природы. Регулятор осуществляет выбор того или иного состояния системы в зависимости от текущих значений состояния среды (внешней или внутренней). Цель регулятора — снижение дисперсии (разнообразия) жизненно важных для системы (существенных) переменных до системной нормы, в противодействии внешним или внутренним

возмущениям. Регулятор может достичь этой цели исключительно за счёт увеличения своего внутреннего разнообразия или сложности (закон необходимого разнообразия, Ashby, 1956). Разнообразие регулятора зависит от разнообразия среды, которое в простейшем случае ассоциируется с информационным шумом, приводящим к ошибкам при передаче информации и способным вывести систему из гомеостатического равновесия. Гипотетический случай, когда регулятор исправляет все ошибки, равносильно отсутствию информационной связи между ним и средой. Но в этом случае он не может выполнять и свои регуляторные функции. Таким образом, никакой регулятор не может обеспечить точный контроль и может гарантировать только невыход значений существенных переменных за допустимые границы.

Важное следствие из кибернетической модели заключается в утверждении об ограничениях эффективности любого регулирования в следующей форме: никакая система не может иметь эффективность, большую, чем детерминированная система, работающая как регулятор (Эшби, 1966).

Мы определили выше, что каждая координата морфопространства может быть интерпретирована как результирующая состояния существенной переменной. Соответственно, чем ниже дисперсия распределения микросостояний относительно избранной координаты, тем выше эффективность работы регулятора. Если распределение микросостояний морфосистемы соответствуют параметрам нормального распределения, энтропия пропорциональна квадратному корню из дисперсии: $H = \sqrt{\delta} \log_2 \sqrt{2\pi e}$. В общем случае целесообразно использовать фор-

мулу Шеннона, которая корректно определяется при любых типах распределений, она является более общей мерой разнообразия, чем дисперсия. Так как координаты морфопространства не зависят друг от друга (по условию построения модели), то фактически речь идёт о нескольких регуляторах, действующих независимо, и о нескольких независимых существенных переменных.

Далее сформулируем несколько гипотез о работе морфорегулятора Эшби: 1) регуляционные механизмы морфогенеза черепа млекопитающих приводят к общей и единственной норме для каждого макропараметра разнообразия; 2) регуляция общих размеров черепа в среднем осуществляется независимо от регуляции его формы. Если эти гипотезы верны, то нарушения работы регуляторов в виде существенного отклонения значений макропараметров от соответствующих норм могут служить указанием на действие внешних и внутренних факторов, вследствие которых морфосистема переходит в нестационарное состояние и, в том числе, может быть маркером эволюционных преобразований.

Для оценки эффективности работы морфорегулятора необходимо перейти от кибернетической к теоретико-информационной интерпретации модели морфопространства. Это существенно усилит её познавательную мощь за счёт расширения области определения и приложения ряда практических выводов теории.

Основы теории информации возникли в рамках прикладного направления — теории передачи информации, или теории связи (Shannon, 1948, 1949; Shannon, Weaver, 1949). Однако в силу инвариантности относительно природы источников и приёмников сигналов и природы самого сигнала, результаты теории информации

нашли широкое применение в различных областях естествознания. Уже У.Р. Эшби (Ashby, 1958) интерпретировал «регулятор» как канал связи между «разнообразием среды» и «разнообразием допустимых состояний системы».

Модель можно представить в виде графа, отражающего передачу регулирующего сигнала в условиях «шума» (рис. 6). Сигнал или «сообщение» состоит из совокупности значений допустимых состояний «существенных переменных системы». Здесь «корректирующий канал» R исполняет роль регулятора, снижающего дисперсию (энтропию) результирующего сигнала Z вследствие подавления «шума» D в основном канале связи. Количество шума, которое можно изъять из результирующего сигнала, ограничено энтропией, которая может быть передана через корректирующий канал, т. е. ограничено внутренним разнообразием регулятора $H(R)$ (Shannon, 1948). Другими словами, способность регулятора выполнять свою функцию зависит от его внутреннего параметра, который называется пропускной способностью. Отметим, что варианты «допустимых состояний системы» коррелируются с нашими микросостояниями морфосистемы в морфопространстве. Естественно, что при этом речь идёт, как всегда, о выборочной оценке. Результирующий сигнал, таким образом, состоит из совокупности этих состояний и его переменной является валовая энтропия H .

Пропускная способность C характеризует ограничения на количество информации (разнообразия, энтропии), которое можно передать по каналу связи (Shannon, 1949). В принятых обозначениях она прямо пропорциональна ширине полосы частот (W) сигнала и логарифму отношения мощности сигнала (P) к мощности шума (N): $C = W \log_2(1 + P/N)$. Если полоса ча-

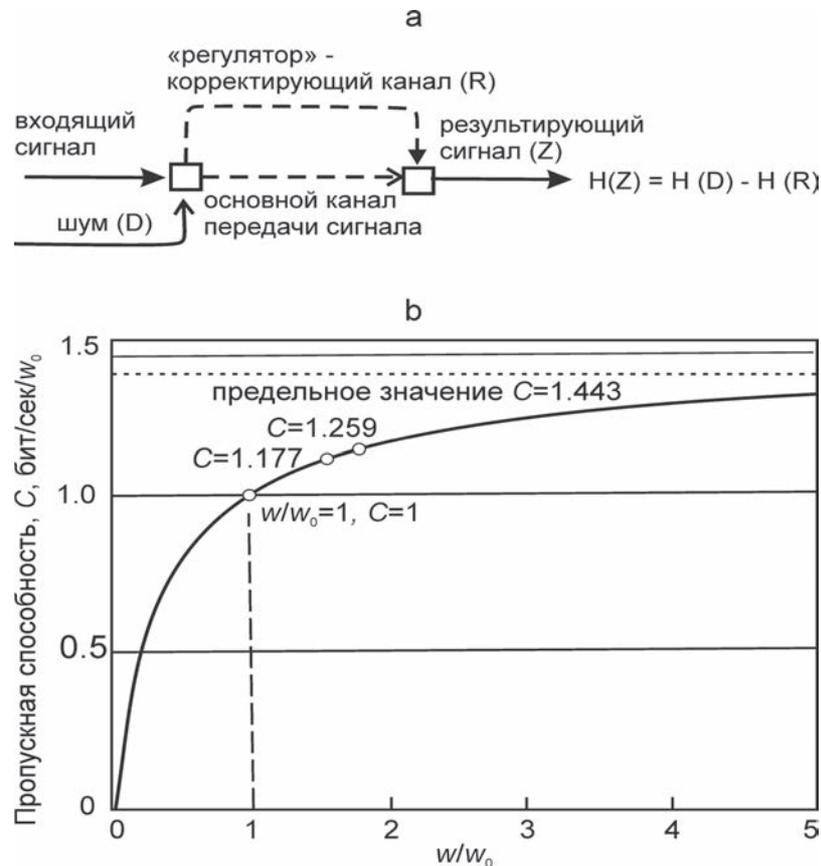


Рис. 6. а – модель, отражающая передачу регулирующего сигнала в канале связи в условиях «шума»; б – график величины пропускной способности канала связи C в зависимости от безразмерного отношения полосы частот W к частоте W_0 (по Shannon, 1949).

Fig. 6. а – correcting signal transmission model in a communication channel with the “noise”; б – graph of communication channel capacity C versus dimensionless ratio W/W_0 (after Shannon, 1949).

стот остаётся неизменной, то пропускная способность и, следовательно, эффективность канала связи определяется только отношением сигнал/шум (рис. 6). Таким образом, эффективность регулирующего канала C_R будет прямо пропорциональна его пропускной способности и обратно пропорциональна отношению мощностей сигнала и шума: $C_R = C/(P/N)$; в теории связи это коэффициент использования

канала по мощности, энергетическая эффективность (Васильев и др., 2008). При фиксированной мощности шума на единицу полосы частот, величина P/N тождественна полосе частот, а C_R представляет собой коэффициент использования канала по полосе частот (в теории связи это частотная эффективность).

Теперь определим, каким образом наши параметры морфологического разно-

образия корреспондируются с переменными формулы пропускной способности. Число независимых частот W прямо соотносится с размерностью морфопространства d . В варианте интерпретации модели с несколькими независимыми регуляторами, W приравнивается к единице и не влияет на оценку эффективности.

Валовая энтропия H пропорциональна числу возможных (допустимых) микросостояний и, поэтому характеризует пропускную способность морфологического регулятора.

В результате применения НМШ сигнал (от многих признаков) раскладывается на независимые компоненты. В теоретико-информационной интерпретации модели морфопространства, макропараметр H_d может быть содержательно связан с удельной (на независимый канал связи) величиной пропускной способности морфорегулятора.

После подстановки в выражение для пропускной способности значений удельной энтропии из табл. 2 получим такие оценки P/N : 1) для разнообразия размеров черепа $P/N \approx 2^{2.18} - 1 = 3.53$; 2) для разнообразия пропорций черепа $P/N \approx 2^{2.33} - 1 = 4.03$. При подстановке этих величин в уравнение для ϵ_R получаем, что средняя эффективность работы морфорегулятора Эшби для размеров черепа составляет 0.48 (48%), а для пропорций 0.46 (46%).

Вероятно, полученные оценки ϵ_R немного завышены, поскольку в них не учтена часть энтропии шума, «отфильтрованного» на стадии построения модели морфопространства. Эта энтропия включает: а) энтропию шума, предположительно «пропущенного» (незаблокированного) морфорегулятором, б) энтропию ошибок измерительного прибора, используемого для взятия промеров черепа, и в) энтропию случайных ошибок измерения,

связанных с человеком. Оценить вклад каждой из этих компонент практически невозможно, но для разнообразия размеров черепа можно прикинуть общее количество энтропии, не описываемой в модели морфопространства. В среднем, линейная комбинация координат морфопространства воспроизводит 70–80% (в среднем 75%) дисперсии исходных измерений черепа. Следовательно, недоучёт энтропии в модели составит величину порядка 6%. Принимая эту оценку без учёта ошибок измерений, скорректированная эффективность работы морфорегулятора размеров черепа составит около 0.465. Таким образом, вкладом неучтённого в модели морфопространства разнообразия в большинстве случаев можно пренебречь.

Практический вывод из приведённых рассуждений состоит в том, что совокупную работу множества частных механизмов биологической регуляции морфогенеза можно оценивать количественно, используя в качестве исходных данных стандартные промеры черепа.

С точки зрения теории, эффективность регуляции (ограничения) морфологического разнообразия черепа млекопитающих прямо связана с пропускной способностью регулятора как канала связи. Ниже мы будем вынуждены рассмотреть более подробно фундаментальные ограничения, накладываемые на варьирование пропускной способности. При расширении или сужении полосы частот W (т. е. при снижении или увеличении степеней свободы системы) пропорционально возрастает или снижается мощность шума в регуляторе: $N = N_0 W$, где N_0 — удельная мощность шума на единицу измерения частоты сигнала. Обозначим $W_0 = P/N_0$ как частоту сигнала, при которой его мощность P равна удельной мощности шума (N_0). Тогда выражение для пропускной

способности канала можно записать в следующем виде: $C/W_0 = (W/W_0) \log_2 [1 + (W_0/W)]$ (Shannon, 1949). На рис. 6б показан график величины C/W_0 в зависимости от безразмерного отношения полосы W/W_0 . По мере расширения полосы частот пропускная способность быстро растёт до тех пор, пока суммарная мощность шума не становится близкой к мощности самого сигнала ($W/W_0=1$). Затем рост пропускной способности замедляется и график стремится асимптотически к величине

$$C = W_0 \log_2 \left[\lim_{(W/W_0) \rightarrow \infty} (1 + 1/(W/W_0))^{(W/W_0)} \right] =$$

$= W_0 \log_2 e \approx 1.443W_0$, которая в 1.443 бит раз больше, чем пропускная способность канала при $W_0 = W$, 1 бит/сек. Таким образом, получается, что пропускная способность любого информационного канала принципиально ограничена независимо от природы канала и от природы передаваемого по нему сигнала.

Ограничения морфорегулятора по пропускной способности, т. е. способности к осуществлению регуляции, принципиальны и порождают антиномию между качеством регулирования и способностью к реагированию регулятора на внешние воздействия. Теоретически, идеальный морфорегулятор мог бы поддерживать очень узкий, но не нулевой, диапазон варьирования размеров и пропорций черепа, обеспечивая поддержание морфосистемы в устойчивом, практически детерминированном состоянии. Такой регулятор должен был бы иметь относительно низкую пропускную способность, высокую эффективность и осуществлять свои функции в условиях относительно низкой мощности шума. Результаты нашего исследования показывают, что для черепа млекопитающих компромисс между жёсткостью регулирования и способностью регулятора к реагированию

на потенциальные возмущения среды смещён в сторону последней. Вероятно, относительно низкая эффективность регулирования компенсируется за счёт высокой чувствительности регуляторных механизмов. В более широком контексте это противоречие онтологически связано с: 1) противоречием между морфологической и экологической специализацией организмов и их способностью к адаптации к изменяющимся условиям среды, 2) противоречием между количественным ростом организма и его внутренней дифференциацией, 3) противоречием между процессами микро- и макроэволюции, 4) противоречием между внутренней сложностью организации системы, способностью к эволюционным преобразованиям и её устойчивостью.

Теперь нам остаётся определить роль третьего макропараметра морфологического разнообразия — меры организованности. Распределение эмпирических значений меры организованности (рис. 4b,d) косвенно указывает на исключительную важность этого параметра разнообразия.

Пропускная способность регулятора может быть записана как линейная функция от меры организованности: $C = (1 - MO) \log_2 e$. Величина MO в точке перегиба графика ($W/W_0 = 1$, $C/W_0 = 1$) равна: $MO = 1 - (H/H_{\max}) = 1 - (1/\log_2 e) \approx 1 - 0.693 \approx 0.31$. Далее, подставляя значения MO из табл. 2, получаем оценку средней пропускной способности: 1) для морфорегулятора разнообразия размеров черепа $C = 1.177$ бит и 2) для морфорегулятора разнообразия пропорций черепа $C = 1.259$ бит. Обе полученные величины лежат выше критического значения 1 бит (рис. 6б). Это означает, что морфосистема черепа, точнее, её обобщенный морфологический регулятор, действительно «жертвует» качеством (эффективностью) регулирова-

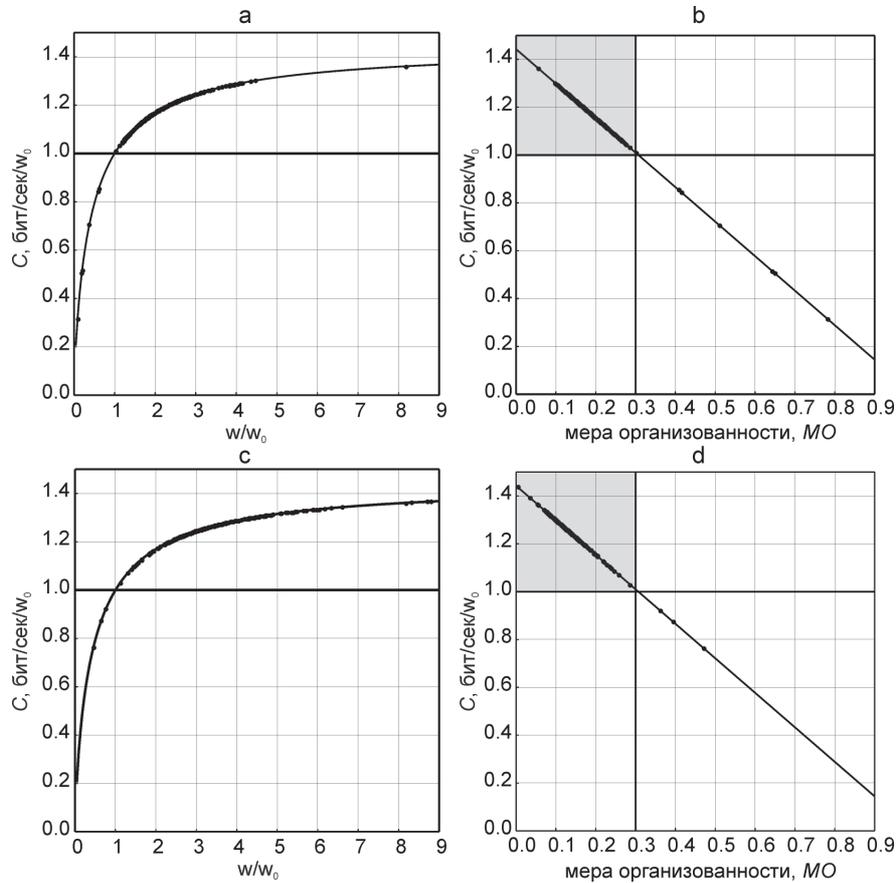


Рис. 7. Графики пропускной способности гипотетических обобщённых морфорегуляторов размеров (а) и пропорций (с) черепа, построенные по реальным значениям удельной энтропии; корреляция меры организованности (МО) размеров и пропорций черепа с пропускной способностью обобщённого морфорегулятора C (b, d).

Fig. 7. Plots of communication channel capacity for hypothetical generalized morphoregulators of skull size (a) and shape (c) disparity based on the real values of relative entropy; b, d– correlation between measure of organization (MO) of skull size and shape disparity and channel capacity of generalized morphoregulators C (b, d).

ния разнообразия в пользу большей пропускной способности.

На рис. 7 представлены графики пропускной способности морфорегуляторов разнообразия размеров и пропорций черепа, построенные по реальным данным и соответствующие зависимости между

МО и пропускной способностью. Видно, что подавляющее число наблюдений не превышает теоретическое критическое значение 0.31. Мы полагаем, что это совпадение эмпирических данных и следствий теории информации не случайно: механизмы, регулирующие параметры

черепа в онтогенезе, вне зависимости от их частных особенностей подчиняются общим принципам, ограничивающим их возможности по качеству передачи управляющих сигналов.

В 1959 г. Х. Фёрстер впервые предложил использовать информационную избыточность в качестве меры внутренней упорядоченности системы, возникающей в процессе её самоорганизации. Он же постулировал, что при моделировании сложной системы «среда» и «система» должны рассматриваться вместе (Foerster, 1960). Конкретные механизмы повышения внутренней организации могут быть весьма разнообразны, но их работа не должна противоречить ограничениям, сформулированным выше в терминах теории информации. Изменение внутреннего порядка и разнообразия могут происходить за счёт: 1) изменений параметров распределения элементов системы, обладающих разными свойствами, 2) изменений (перераспределения) элементов с разным значением одного и того же свойства (признака), 3) образования связей между элементами (изменение условных вероятностей). Все перечисленные процессы приводят к локальному снижению энтропии и разнообразия (в смысле evenness, balance) и, соответственно, к росту информации в системе.

Может ли внутренний регулятор системы поддерживать гомеостатический уровень внутреннего разнообразия на фоне процессов самоорганизации? Гипотетически это возможно при «размножении» элементов системы или увеличении числа внутренних степеней свободы (Пузаченко, 1992). В последнем случае возникают независимые уровни регуляции. Рост размерности (числа степеней свободы) регулятора выражается в автономизации регуляции отдельных подсистем, которые

на практике в черепе млекопитающих можно объективно выделить. В моделях это должно отразиться на размерности морфологического пространства. Для сохранения баланса организованности (информации) и разнообразия (энтропии), рост размерности морфопространства и соответствующий рост валовой энтропии должен быть компенсирован повышением эффективности работы морфорегулятора. На практике мы должны наблюдать снижение удельной энтропии H_d . Однако для черепа млекопитающих компенсационное снижение H_d в среднем отсутствует и, как было показано выше, рост размерности всегда сопровождается линейным ростом энтропии. Исходя из этих данных, можно сделать вывод о том, что рост меры организованности морфорегулятора черепа выше критического уровня, лежащего в районе 0.3, видимо более неблагоприятен, чем высокая энтропия и неизбежные затраты на борьбу с шумами. Следовательно, процессы самоорганизации в черепе могут осуществляться только на фоне опережающего роста внутреннего разнообразия и/или сложности морфорегулятора Эшби.

Из предположения о стационарности состояния морфосистемы черепа следует, что эмпирически определённый интервал размерности моделей морфопространства, равный 3–4 (= оптимальное число независимых полос частот = число независимых информационных каналов = число степеней свободы), должен рассматриваться как оптимальный. При этом пропускная способность морфорегулятора на один канал (= одну размерность модели) принимает значения около 1.18 бит (размеры черепа) и 1.26 бит (форма черепа).

В нашей выборке крайне редко встречались модели морфопространств с очень

высокой (до 8–9) и очень низкой (1) размерностью. Верхний предел размерности морфосистемы соответствует очень высокой пропускной способности морфорегулятора, близкой к максимально возможной. Существенное отклонение размерности модели морфопространства от «нормы» должно рассматриваться как вероятный признак нахождения всей морфосистемы в нестационарном состоянии. Каждый такой случай необходимо исследовать отдельно и проверять различные объясняющие гипотезы. Среди всех построенных нами моделей морфопространств только пять (< 1.5%) имели размерности 8 и 9, причём только одна из них описывала разнообразие пропорций черепа. Для всех моделей разнообразия размеров черепа формальная причина очень высокой размерности заключалась в присутствии измерений, дисперсия которых либо не зависела от дисперсии общих размеров черепа (например, *Myospalax myospalax*), которая воспроизводится первой координатой морфопространства, либо включала две или даже три (*Paradipus ctenodactylus*) независимые компоненты, воспроизводимые, соответственно, координатами с номерами больше 1.

Например, высокая размерность модели для самцов и самок *Felis catus* связана с разнообразием размеров клыков, верхней диастемы, слуховых барабанов, затылочной кости, но не промеров, характеризующих общие размеры черепа; индивидуальные модели для самцов и самок в отдельности имели размерность 3. Мера организованности также находилась в пределах варьирования нормы для этого макропараметра разнообразия. Поэтому высокая размерность модели в данном случае, вероятно, объясняется половым диморфизмом в регуляции отдельных структур черепа.

Сложная структура морфологического разнообразия черепа цокоров *Myospalax epsilon* с территории Китая и Забайкальского края (Россия) выразилась в альтернативе построения двух моделей морфопространства с тремя (воспроизводит около 70% дисперсии морфологических дистанций) и девятью (86.5% дисперсии) координатами. Обычно такая ситуация служит указанием на присутствие «скрытой» иерархии в данных. Есть основания полагать, что цокоры, обитающие в России и на приграничных территориях Китая, морфологически и генетически разнородны (Puzachenko et al., 2014), а высокий уровень их разнообразия, возможно, является индикатором современного процесса видообразования.

Наверно наиболее интересный пример в нашей выборке представляет череп серого хомячка *Cricetulus migratorius* (рис. 5а). Экстремальная размерность морфопространства пропорций черепа (9) у этого вида сочетается с относительно высокими значениями меры организованности и низким разнообразием размеров черепа (размерность модели 2). Варьирование формы черепа в значительной степени носит случайный характер (шум); существенная доля дисперсии не описывается в рамках модели морфопространства даже такой высокой размерности. При этом относительно первой (основной) координаты морфопространства распределение микросостояний бимодально, но при этом не связано с полом. Оказалось, что, используя координаты морфопространства как переменные, возможно построить две разные по содержанию классификации особей, которые, однако, равноценны по своим статистическим параметрам. Учитывая экстремальную величину размерности морфопространства, можно предположить существенное

отклонение морфосистемы серого хомячка от стационарного состояния, возможно обусловленное процессами внутривидовой дифференциации.

Формально, с позиции кибернетики и теории информации, увеличение размерности морфопространства может отражать расщепление полосы частот регулятора по независимым каналам в качестве меры борьбы с шумами в условиях неустойчивости морфосистемы. С позиции синергетики (Хакен, 1991; Климонтович, 2001; Хакен, Хакен-Крель, 2002 и др.) состояние системы с большим числом степеней свободы или параметров порядка может маркировать ситуацию, предшествующую так называемому неравновесному фазовому переходу (т. е. необратимой эволюции) системы с сохранением в будущем гораздо меньшего числа степеней свободы. С биологической точки зрения высокая размерность морфопространства формы черепа у серого хомячка означает большую свободу в формировании пропорций отдельных отделов черепа за счёт их независимой регуляции на фоне достаточно жёсткого ограничения на варьирование общих размеров. Отметим ещё раз, что состояния морфосистем, подобные описанным выше, встречаются редко, что не противоречит гипотезе о стационарном состоянии морфосистем, как о наиболее вероятном.

Подробный анализ гипотез о динамике макропараметров разнообразия биологических систем, таких как череп млекопитающих, в их индивидуальном развитии или в эволюции выходит за рамки данной статьи. Возможности подобного анализа существенно ограничены недостатком эмпирических данных. Тем не менее, в силу важности этой темы кратко рассмотрим здесь некоторые результаты. Примеры онтогенетической динамики параметров

разнообразия черепа представителей нескольких отрядов млекопитающих (*Martes martes*, *Vulpes lagopus*, *Bison bonasus*, *Spalax microphthalmus*, *Castor fiber*) приведены в наших работах (Пузаченко, 2013; Puzachenko, Korablev, 2014). Они свидетельствуют пока в пользу гипотезы о квазициклических изменениях параметров разнообразия морфологического регулятора не только в период основного роста черепа, но и в течении всей жизни животного. Конкретно, в ходе постнатального онтогенеза морфосистема черепа претерпевает обратимые (в отношении переменных морфологического разнообразия) переходы между: а) более упорядоченными и организованными и б) менее упорядоченными и менее организованными состояниями. При этом амплитуда колебаний параметров морфологического разнообразия зависит от возрастной стадии таким образом, что в начальный период роста она выше, чем во взрослом состоянии, но может вновь возрасти на финальной (сенильной) стадии онтогенеза.

В этих выводах представляется наиболее важным, что не было обнаружено последовательного (градуального) возрастания внутреннего порядка (организованности) в постнатальном онтогенезе черепа. На этом фоне дисперсия значений меры организованности поддерживалась в относительно узком коридоре, величина MO не выходила за свой критический уровень (≈ 0.31), пропускная способность морфорегулятора Эшби изменялась от высокой (высокое внутреннее разнообразие) до низкой (низкое внутреннее разнообразие). Общая картина усложняется относительной независимостью регулирования разнообразия размеров и формы черепа, о чём уже было упомянуто выше. При этом разные по сочетанию значений параме-

тров разнообразия состояния морфосистемы в целом корреспондируются с известными фазами роста в постнатальном онтогенезе, описываемого S-образной кривой: 1) «латентная» фаза — низкий уровень организованности размеров и относительно высокий уровень организованности пропорций черепа, 2) относительно короткая фаза быстрого роста — высокий уровень организованности размеров и высокое разнообразие формы черепа, 3) фаза ограниченного изменения размеров — взрослые (половозрелые), но не старые животные — рост организованности разнообразия формы черепа при относительно низкой организованности разнообразия его размеров, 4) финальная, сенильная фаза, старые животные — падение организованности разнообразия как размеров, так и формы черепа.

В целом, все теоретически возможные варианты изменений систем укладываются между полностью детерминированной и полностью вероятностной динамикой. Этим крайностям соответствует детерминированная и вероятностная система регулирования. Если речь идёт о статичном рассмотрении системы, как в нашем примере черепа млекопитающих, то здесь каждое микросостояние может быть интерпретируемо как проекция некоторой динамической (неизвестной) траектории системы в локальной модели морфопространства. Поэтому по макропараметрам морфологического разнообразия можно с определёнными ограничениями судить и о характере управления, и о потенциальном характере динамики морфосистемы.

Минимальное значение организованности достигается в случае случайного и равномерного распределения микросостояний по объёму морфопространства. Для идеального равномерного распределения величина MO должна сколь угодно

но близко приближаться к нулю с ростом числа наблюдений. Такое распределение соответствует чисто вероятностной и непредсказуемой динамике, в которой все возможные состояния имеют примерно равную вероятность осуществления. Эмпирическое значение MO для выборок с реалистичными величинами N составляет около 0.08. Морфосистемы с $MO < 0.1$ относятся к категории вероятностных или стохастических систем (Бир, 1963), а их регулятор характеризуется очень высокой пропускной способностью и низкой эффективностью. Для моделей с нормальным распределением микросостояний в морфопространстве расчётное среднее значение меры организованности лежит в районе 0.24. Хотя речь идёт о случайном гауссовом распределении, дисперсия здесь явно ограничена, что привносит определённый квазидетерминизм. Более жёсткие ограничения реализуются, например, в случае сильно ассиметричного гамма-распределения микросостояний. Для него оценка MO составляет уже около 0.46, т. е. превышает критический уровень 0.31.

В пределе, для морфосистемы с абсолютно детерминированной регуляцией мера организованности равна единице, а проекция динамической траектории в морфопространстве будет представлена единственной точкой. В качестве примеров детерминированных, в том числе сложных, систем обычно приводят приборы и автоматы, созданные человеком (автопилот, компьютер, двигатель автомобиля и т. п.). Но и естественные физические системы на микро- и макроуровне часто характеризуются детерминированным поведением. Среди биологических систем детерминированные системы встречаются существенно реже; кроме этого, для биологических систем типична смена режимов динамики. По нашим данным, нор-

мальный диапазон варьирования MO для морфосистем черепа лежит в интервале от 0.1 до 0.22 при верхней границе около 0.31. Соответственно, морфологическая система черепа млекопитающих относится к третьей, промежуточной категории, а именно к категории вероятностно-детерминированных систем (Бир, 1963).

9. Заключение

Морфоразнообразие черепа млекопитающих является одним из аспектов проявления более общего явления — биологического разнообразия организмов, которое в свою очередь, рассматривается нами как частный случай феномена разнообразия материальных систем. Формальная основа развиваемого подхода базируется на нескольких аксиоматических утверждениях. Основное из них постулирует казуальное единство эволюции неживой материи Вселенной и живого вещества на Земле. Следствием этого единства является всеобщность фундаментальных законов (ограничений) эволюции.

В работе предложена статистическая модель — точнее, ряд сопряжённых моделей: «морфосистема» ↔ «модель морфопространства» ↔ «метамодель» — для описания этого явления (Пузаченко, 2013), позволившая включить в контекст исследования результаты теории информации и кибернетики, а также проверить на нашем объекте ряд связанных с ними гипотез.

Для измерения морфологических дистанций между особями (элементами морфосистемы) определены оптимальные метрики — дистанция Евклида (различия по размерам черепа) и ранговая корреляция Кендалла (различия по форме черепа).

Морфопространство строится как обычная многомерная модель методом неметрического многомерного шкалирования. Совокупность дистанций между

образами элементов морфосистемы в морфопространстве определяет его уникальную внутреннюю структуру. В свою очередь, структура модельного пространства характеризует уникальное макросостояние морфосистемы.

Морфологическое разнообразие представляет совокупность разных свойств структуры морфопространства, начиная с самой размерности модели. Все функции, построенные на основе распределения образов элементов морфосистемы или микросостояний, являются макропараметрами морфосистемы. В статье для иллюстрации подхода в качестве макропараметров использованы размерность модели и три информационных индекса — валовая энтропия (энтропия Шеннона), удельная энтропия и мера организованности. Потенциальный перечень макропараметров, связанных с разными аспектами морфологического разнообразия, существенно шире.

Анализ результатов выявил чёткие закономерности реализации морфологического разнообразия черепа, в том числе существенные ограничения варьирования характеризующих его параметров. Параметры морфологического разнообразия являются макропараметрами черепа как целого и практически не зависят от системы первичных измерений, что обеспечивает корректность количественного сравнения представителей разных таксономических групп.

Анализ распределений значений макропараметров морфоразнообразия выявил существование очень узких интервалов, в которых сосредоточена основная часть эмпирических значений. Мы сопоставили эти интервалы с «нормами», характеризующими область стационарного состояния морфосистем черепа, вероятно, общую для млекопитающих. Резкое

отклонение наблюдаемых значений хотя бы одного параметра разнообразия от «нормы» мы склонны рассматривать как признак неустойчивости всей системы.

Обнаружено, что варьирование меры организованности разнообразия как размеров, так и формы черепа подчиняется теореме о пропускной способности канала связи К. Шеннона.

Величина меры организованности 0.31, вероятно, является инвариантной для черепа млекопитающих и одновременно маркирует верхнюю границу интервала значений параметра, внутри которого в принципе возможна реализация стационарного состояния морфосистем. Более высокая организованность приводит к снижению скорости передачи информации в системе регуляции, что вероятно критически сказывается на работе морфорегуляторных процессов. Подавляющее число исследованных морфосистем демонстрирует очень высокую пропускную способность. Из теории следует, что такая пропускная способность предполагает осуществление регуляции морфогенеза в условиях высокой мощности «теплового шума», существенно превышающей мощность «полезного сигнала». Динамика таких систем частично предсказуема на уровне определения границ множества возможных состояний, но для таких систем невозможно привести строгое (исчерпывающее) описание работы их регуляторных механизмов из-за существенного вклада стохастики.

У.Р. Эшби предполагал (Эшби, 1966), что системы должны «стремиться» к повышению эффективности управления процессами самоорганизации за счёт совершенствования регуляторных механизмов. Другими словами, регулятор должен «стремиться» при всех ограничениях к детерминированному поведению ($MO >$

0.31). С другой стороны, на уровне относительно целостной системы, такой как череп, мы наблюдаем противоположную тенденцию, когда в работе регулятора присутствует мощная стохастическая, вероятностная компонента ($MO < 0.31$). Таким образом, в данном случае эмпирические данные не подтверждают теоретические предположения об эволюции регулятора.

В целом, результаты исследования могут служить обоснованием правомерности применения инструментария теории информации и кибернетики для описания и моделирования морфологического разнообразия. Особенно продуктивно для обобщённого описания представление морфосистемы как модели гомеостатического регулятора, или морфологического регулятора Эшби. Модель морфопространства позволяет количественно охарактеризовать работу этого регулятора, включая его пропускную способность и эффективность. Эти оценки в обобщённой форме характеризуют совокупность работы всех регуляторных механизмов в черепе и позволяют формулировать предположения о характере эволюционной динамики морфосистем.

Так, основной вывод из анализа меры организованности об ограничении пропускной способности морфорегулятора Эшби «снизу» предполагает исключительно вероятностно-детерминированную динамику морфосистем. Можно утверждать, что эволюция совокупных регуляторных механизмов морфогенеза от молекулярного уровня до уровня целой структуры, такой как череп млекопитающих, не привела к детерминизму и высокой эффективности (по формальным критериям теории связи) регуляции.

Отметим, что близкая по содержанию проблема обычно рассматривается в со-

временной теории управления (социальные науки) в отношении как принятых управленческих решений, так и управляемых систем (Теория управления, 2005), особенно в рамках парадигмы, в которой организации рассматриваются как открытые системы с вероятностным поведением (Бурганова, 2009). Последний пример демонстрирует содержательную связь, казалось бы, частной проблемы морфологического разнообразия черепа млекопитающих с более общей проблемой регулирования сложных, в том числе социальных систем. Однако основная фундаментальная проблема состоит не столько в раскрытии множества частных механизмов регуляции или, в более общей форме, механизмов эволюции, действующих в разных материальных системах, а в ответе на вопрос: почему в условиях известной нам Вселенной возможно существование очень сложных систем с вероятностно-детерминированной регуляцией, таких как живые организмы, экологические и биосоциальные системы, возникшие и эволюционирующие на «кромке хаоса» (Арзуманян, 2012)?

Теоретически, одно из возможных преимуществ поддержания высокого уровня стохастичности морфорегулятора Эшби состоит в высокой чувствительности к возмущениям среды, которая понимается в самом широком контексте. Эта чувствительность пропорциональна пропускной способности. Неизбежная плата в виде несовершенства регуляционных механизмов и связанных с этим дополнительных затрат (высокая избыточность информационных кодов, дублирование систем управления и передачи информации, соответствующие энергетические затраты, и т. д.) компенсируется возможностью

для сложной неравновесной открытой системы находиться и поддерживать стационарное состояние в случайно варьирующей среде.

Вероятностно-детерминированная динамика характерна для моделей реальных объектов, относимых к классу *очень сложных систем*, таких как био- и социальные системы. Поэтому основные результаты исследований информационно-статистических свойств таких объектов, как череп млекопитающих, могут быть экстраполированы и на другие сложные системы.

Предложенная модель морфопространства, её интерпретации и связанные с ней параметры разнообразия дают принципиальную возможность корректного количественного сравнения морфологического разнообразия у эволюционно далеких организмов (не только разных отрядов млекопитающих) на основе традиционных морфологических переменных.

В дальнейшем необходимо расширить не только спектр объектов исследования морфологического разнообразия за счёт представителей позвоночных животных и беспозвоночных животных, но уделить особое внимание исследованию динамики параметров разнообразия на разных пространственно-временных масштабах.

Благодарности

Мы выражаем признательность Г.Ю. Любарскому за продуктивную критику первоначальной версии статьи и И.Я. Павлинову за любезное приглашение к участию в данном сборнике.

Морфометрические данные по *Cricetus migratorius* любезно предоставлены сотрудником Зоологического музея МГУ В.С. Лебедевым.

Литература

- Айвазян С.А., Бухштабер В.М., Енюков И.С., Мешалкин Л.Д. 1989. Прикладная статистика: классификация и снижение размерности. Москва: Финансы и статистика. 607 с.
- Арзуманян Р. 2012. Кромка Хаоса. Сложное мышление и сеть: парадигма нелинейности и среда безопасности XXI века. Москва: Издательский дом «Регнум». 600 с.
- Арманд А.Д. 1988. Самоорганизация и саморегулирование географических систем. Москва: Наука. 261 с.
- Бир С. 1963. Кибернетика и управление производством. Москва: Физматгиз. 275 с.
- Бурганова Л.А. 2009. Теория управления. Учебное пособие. Москва: Инфра-М. 153 с.
- Васильев К.К., Глушков В.А., Дормидонтов А.В., Нестеренко А.Г. 2008. Теория электрической связи: учебное пособие. Ульяновск: УлГТУ. 452 с.
- Вернадский В.И. 1978. Живое вещество. Москва: Наука. 358 с.
- Вернадский В. И. 1988. Проблема времени, пространства и симметрии. 1920–1942. Философские книги натуралиста. Москва: Наука. 520 с.
- Зотин А.И., Зотин А.А. 1999. Направление, скорость и механизмы прогрессивной эволюции. Москва: Наука. 495 с.
- Капица С.П. 2010. Парадоксы роста: Законы развития человечества. Москва: Альпина Нон-фикшн. 192 с.
- Климонтович Ю.Л. 2001. Статистическая теория открытых систем. Том 3. Москва: Янус-К. 508 с.
- Климонтович Ю.Л. 2002. Введение в физику открытых систем. Москва: Янус-К. 284 с.
- Красилов В.А. 1986. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 138 с.
- Кульбак С. 1967. Теория информации и статистика. Москва: Наука. 408 с.
- Куприянова И.Ф., Пузаченко А.Ю., Агаджанян А.К. 2003. Временные и пространственные компоненты изменчивости черепа обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (Insectivora). — Зоологический журнал, 82 (7): 839–851.
- Ландау Л.Д., Лифшиц Е.М. 1976. Теоретическая физика. Том V. Статистическая физика. Часть 1. Москва: Наука. 584 с.
- Левич В.Г. 1954. Введение в статистическую физику. Москва: Гос. изд-во технико-теоретической лит-ры. 528 с.
- Майнцер К. 2009. Сложносистемное мышление: Материя, разум, человечество. Новый синтез. Москва: Книжный дом «ЛИБРОКОМ» 464 с.
- Мартюшев Л.М., Селезнев В.Д. 2006. Принцип максимума производства энтропии в физике и смежных областях. Екатеринбург: ГОУ ВПО УГТУ-УПИ. 83 с.
- Николис Дж. 1989. Динамика иерархических систем: Эволюционное представление. Москва: Мир. 490 с.
- Павлинов И. Я., Нанова О. Г., Спасская Н.Н. 2008. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 1. Соотношение разных форм групповой изменчивости. — Журнал общей биологии, 69 (5): 453–459
- Пригожин И., Стенгерс И. 1986. Порядок из хаоса: Новый диалог человека с природой. Москва: Прогресс. 432 с.
- Пузаченко А.Ю. 2001. Внутрипопуляционная изменчивость черепа обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 1. Методика анализа данных, невозрастная изменчивость самцов. — Зоологический журнал, 80 (3): 1–15.
- Пузаченко А.Ю. 2013. Инварианты и динамика морфологического разнообразия (на примере черепа млекопитающих). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Москва: ИПЭЭ РАН. 48 с.
- Пузаченко Ю.Г. 1992. Общие методологические вопросы информации. — Экоинформатика: теория, практика, методы и системы. Санкт-Петербург: Гидрометеоиздат. С. 7–78.
- Пузаченко Ю.Г. 2009. Биологическое разнообразие в биосфере — системологический и семантический анализ. — Биосфера, 1 (1): 25–38.
- Симпсон Дж.Г. 1948. Темпы и формы эволюции. Москва: Иностранная лит-ра. 358 с.
- Стратонович Р.Л. 1975. Теория информации. Москва: Советское радио. 424с.

- Урсул А.Д. 2012. Темная материя и универсальная эволюция. Универсальная и глобальная история. Эволюция вселенной, земли, жизни и общества. Волгоград: Учитель. С. 208–231.
- Хакен Г. 1991. Информация и самоорганизация: Макроскопический подход к сложным явлениям. Москва: Мир. 240 с.
- Якимов В.Н. 2015. Методология анализа скейлинга таксономического, филогенетического и функционального разнообразия биотических сообществ. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Нижний Новгород: Инст. биологии и биомедицины. 47 с.
- Хакен Г., Хакен-Крель М. 2002. Тайны восприятия. Москва: Инст. компьют. исследований. 272 с.
- Эбилинг В., Энгель А., Файстель Р. 2001. Физика процессов эволюции. Москва: Эдиториал УРСС. 328 с.
- Эшби У.Р. 1966. Принципы самоорганизации. Москва: Мир. С. 314–343
- Яблоков А.В. 1966. Изменчивость млекопитающих. Москва: Наука. 365 с.
- Abramov A.V., Puzachenko A.Yu., Wiig Ø. 2009. Cranial variation in the European badger *Meles meles* (Carnivora, Mustelidae) in Scandinavia. — *Zoological Journal of the Linnaean Society*, 157 (3): 433–450.
- Ashby Y.W.R. 1956. An introduction to cybernetics. London: Chapman & Hall. 295 p.
- Annala A., Salthe S. 2010. Physical foundations of evolutionary theory. — *Journal of Non-Equilibrium Thermodynamic*, 35 (2): 301–321
- Baranger M. 2001. Chaos, complexity and entropy: A physics talk for non-physicists. Wesleyan University Physics Dept. Colloquium. <http://necsi.org/faculty/baranger.html> (01.12.2011).
- Bertalanffy L., von. 1962. General system theory: A critical review. — *General Systems*, 7 (1): 1–20.
- Brooks D.R. 1990. Searching for a general theory of biological evolution. — *Journal of Ideas*, 1 (1): 35–46.
- Brooks D.R. 2001. Evolution in the information age: Rediscovering the nature of the organism. Semiotics, Energy, Evolution and Development. <http://www.library.utoronto.ca/see> (20.11.2015).
- Brooks D.R., Wiley O.E. 1986. Evolution as entropy: Toward a unified theory of biology. Chicago (IL): Univ. Chicago Press. 350 p.
- Brooks D.R., Collier J., Maurer B.A. et al. 1989. Entropy and information in evolving biological systems. — *Biology and Philosophy*, 4 (3): 407–432.
- Cadotte M.W., Cavender-Bares J., Tilman D., Oakley T.H. 2009. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. — *PLoS ONE*, 4 (5): P. e5695. doi:10.1371/journal.pone.0005695.
- Chakrabarti C.G., Ghosh K. 2011. Biological evolution: Entropy, complexity and stability. — *Journal of Modern Physics*, 2 (5): 621–626.
- Cilliers P. 2002. Complexity and postmodernism. Understanding complex systems. London and New York: Taylor & Francis e-Library. 156 p.
- Collier J. 1986. Entropy in evolution. — *Biology and Philosophy*, 1 (1): 5–24
- Demetrius L. 2000. Thermodynamics and evolution. — *Journal of Theoretical Biology*, 206 (1): 1–16.
- Flynn D.F.B., Mirotnich N., Jain M. et al. 2011. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity — ecosystem-function relationships. — *Ecology*, 92 (8): 1573–1581.
- Foerster H., von. 1960. On self-organizing systems and their environments. — Yovits M.C., Cameron S. (eds). Self-organizing systems. The interdisciplinary symposium on self-organizing systems, May 5, 1959, Chicago, Illinois. London: Pergamon Press. P. 31–50.
- Heip C., Engels P. 1974. Comparing species diversity and evenness indices. — *Journal of the Marine Biological Association*, 54 (6): 559–563.
- Heylighen F. 1996. The growth of structural and functional complexity during evolution. — Heylighen F., Aerts D. (eds). The evolution of complexity. Dordrecht. Kluwer Academic Publishers. P. 17–44.

- Hill M.O. 1973. Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. — *Ecology*, 54 (2): 427–432.
- Hintze J., 2007. NCSS. NCSS, LLC. Kaysville, Utah. Available from: WWW.NCSS.com.
- Jost L. 2006. Entropy and diversity. — *Oikos*, 113 (2): 363–375.
- Kendall M.G. 1975. Rank correlation methods. London: Charles Griffin and Co. 202 p.
- Keylock C.J. 2005. Simpson diversity and the Shannon/Wiener index as special cases of a generalized entropy. — *Oikos*, 109 (1): 203–207.
- Korb K.B., Dorin A. 2011. Evolution unbound: releasing the arrow of complexity. — *Biology and Philosophy*, 26 (3): 317–338
- Kruskal B. 1964. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to nonmetric hypothesis. — *Psychometrika*, 29 (1): 1–27.
- Kullback S., Leibler R. A. 1951. On information and sufficiency. — *The Annals of Mathematical Statistics*, 22 (1): 79–86.
- Magurran A.E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton (NJ): Princeton Univ. Press. 179 p.
- Mayr E. 2001. What evolution is? New York: Basic Books. 318 p.
- Morowitz H. 1986. Entropy and nonsense. — *Biology and Philosophy*, 1 (3): 473–476
- Odum E.P. 1989. Ecology and our endangered life-support systems. Sunderland (MA): Sinauer Assoc. 283 p.
- Patten B.C. 1962. Species diversity in net phytoplankton of Raritan Bay. — *Journal of Marine Research*, 20 (1): 57–75.
- Pavlinov I.Ya. 2011. Morphological disparity: An attempt to widen and to formalize the concept. — Pavlinov I.Ya. (ed.). *Research in biodiversity: Models and applications*. Rijeka (Croatia): InTech Publisher. P. 341–364.
- Pielou E.C. 1975. Ecological diversity. London, Sydney, Toronto: Wiley Intersci Publ. 165 p.
- Pross A. 2011. Toward a general theory of evolution: Extending Darwinian theory to inanimate matter. — *Journal of Systems Chemistry*, 1 (2): 1. <http://www.jsystchem.com/content/2/1/1>.
- Puzachenko A.Yu., Korablev N.P. 2014. Morphological diversity in the postnatal skull development in representatives of two families of rodents (Spalacidae, Castoridae, Rodentia). — *Russian Journal of Developmental Biology*, 45 (3): 149–162.
- Renyi A. 1961. On measures of information and entropy. — *Proceedings of the 4th Berkeley Symposium on Mathematics, Statistics and Probability*. Berkeley (CA): University of California Press. P. 547–561.
- Schneider T.D. 2000. Evolution of biological information. — *Nucleic Acids Research*, 28 (14): 2794–2799.
- Shannon C.E. 1948. A mathematical theory of communication. — *Bell System Technical Journal*, 27 (2): 379–423, 623–656.
- Shannon C.E. 1949. Communication in the presence of noise. — *Proceedings of the Institute of Radio Engineers*, 37 (1): 10–21.
- Shannon C.E., Weaver W. 1949. The mathematical theory of communication. Urbana (IL): University of Illinois Press. 117 p.
- Shepard B.N. 1962. The analysis of proximities: multidimensional scaling with unknown distance function. — *Psychometrika*, 27 (2): 125–140.
- Shepard R.N. 1980. Multidimensional scaling, tree-fitting, and clustering. — *Science. New Series*, 210: 390–398.
- Simpson E.H. 1949. Measurement of diversity. — *Nature*, 163: 688.
- Stirling A. 2006. On the economics and analysis of diversity — *Science Policy Research Unit Electronic Working Papers Series*. 28 p.
- Stirling A. 2007. A general framework for analysing diversity in science, technology, and society. — *Journal of The Royal Society Interface*, 4: 707–719.
- Tilman D. 2001. Functional diversity. — Levin, S.A. (ed.). *Encyclopedia of Biodiversity*, Vol. 3. San Diego (CA): Academic Press. P. 109–120.