

**МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ:  
ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ И  
ОСНОВНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ**

**И. Я. Павлинов**

Зоологический музей МГУ

*e-mail: igor\_pavlinov@zmmu.msu.ru*

**Morphological disparity: general conceptions  
and basic characteristics**

**Igor Ya. Pavlinov**

Zoological Museum of Moscow University

Under consideration are conceptual and methodological foundations of recent conceptions of morphological disparity. The latter is considered as an aspect of biological diversity being a fundamental property of the evolving structured biota. It contains a totality of forms of group variation (*disparity forms*); from this standpoint, the species diversity (or disparity) has no any “priority” over other disparity forms. The latter’s properties are key indicators of causes structuring the biota, which points at the principal aim of studying morphological disparity.

It is stressed that, for the measurable traits, the organismal growth is the one of the main factors effecting on the relations among disparity forms. Thus, a kind of null-model can be formulated, according to which there a kind of succession of these forms exists allowing to identify “primary” and “secondary” ones. Age variation is a primary form relative to sex or geographic variations; the latter is a primary form relative to the inter-species differences (according the neo-Darwinism). Any significant deviation from the relations among disparity forms presumed by the above model indicates strong effect of other causes irreducible to any “primary” factors (such as age or geographic variation).

The following principal formalisms characterizing morphological disparity are considered:

— *morphospace*, which components are subspaces corresponding to individual variation in elementary groups and to group variation. The latter constitute respective composite subspaces to be taken into consideration when some properties of morphospace are characterized. Correspondingly, differences among elementary groups constitute separate subspaces corresponding to the disparity forms;

— *morphospace dimensionality* defined as a number of variables sufficient for adequate description of the morphospace properties (such as its volume).

— *morphospace volume* defined as a sum of pairwise differences among organisms studied (distances among the points in the morphospace). *Total*, *relative*, and *specific* estimates of the volume are considered. For a composite subspace, its specific volume estimate is defined to include the number of elementary subspecies it contains;

— *morphospace structure* defined as interrelation among its components (disparity forms), of which morphospace occupation, subspaces overlapping, hierarchy, and portion (relative volume) are most important.

The principal characteristics of both morphospace and its subspaces can be classified as *scalar* (dimensionality, volume, portion) and *vector*; the latter is defined as a subspace prevalent directionality relative to the morphospace axes.

*Q*- и *R*-*aspects* of the morphospace are recognized: the former corresponds to consideration of the disparity forms respective to the morphospace axes defined by the original traits; the latter corresponds to consideration of the original traits respective to the morphospace axes defined by the disparity forms. It is stressed that, for the *R*-aspect of morphospace consideration to be productive, the original traits are to be considered individually and not as constituting a kind of “statistical ensemble”.

Some problems concerning relations among different morphospace parameters and their estimates are briefly considered. Methods of formulation and testing of null-hypotheses for those parameters are briefly reviewed, as well. It is shown that bootstrap procedure provides biased estimate of confidence interval for the morphospace volume due to some formal properties of the methods and not because of intrinsic properties of the morphospace.

The morphospace is basically non-Euclidian due to non-linearity of its vector characteristics and intercorrelation of the original traits defining its axes. This provides a most fundamental problem of the morphospace exploration, as

the existing numerical approaches, such as dispersion and distance-based analyses, are “Euclidian” in all respects.

It is stressed that problematics of morphological diversity is worthy of being considered as a theoretocal core of a particular research programm.

В современной биологии концептуальную основу одной из ключевых парадигм, не так давно сложившейся, составляют представления о разнообразии организмов как фундаментальном свойстве живого. Оно имманентно развивающейся биоте и составляет самостоятельную предметную область биологических исследований, со своей проблематикой, задачами, отчасти методами. Предложено выделить особую дисциплину, изучающее собственные свойства этого разнообразия — диатропику (Чайковский, 1990). Эти представления составляют своего рода альтернативу доминировавшей до недавнего времени классической физикалистской парадигме, которая стремится уложить феноменальное разнообразие Природы в унылую прямолинейность единого закона, воплощённого в «окончательной теории» (так её назвал Нобелевский лауреат Вайнберг, 2004).

Ныне доминирующая концепция биологического разнообразия изначально была ориентирована на таксономический его аспект, конкретнее — на видовое разнообразие (Norton, 1986). Однако её новейшее развитие закономерно привело к представлению о том, что названный аспект, особенно в его сверх-редукционном «генофилетическом» понимании, далеко не исчерпывает данный природный феномен. Учёные, исследующие биологическое разнообразие, вдруг «вспомнили», что таксоны не существуют без характеризующих их признаков — без той морфологической специфики, которая формируется вместе с формированием этих таксонов и составляет существенную часть разнообразия организмов. На этой основе стало складываться представление о многообразии морфологических форм — т.е. о *морфологическом разнообразии* — как одном из ключевых аспектов разнообразия организмов, заслуживающим самостоятельного внимания и изучения (Gould, 1989). Данное обстоятельство в англоязычной литературе было зафиксировано терминологически: за таксономическим аспектом разнообразия был закреплён термин *diversity* (разнообразие собственно), за морфологическим — *disparity* (разнородность) (Erwin, 2007).

По правде сказать, в своём исходном понимании морфологическое разнообразие оставалось всё-таки «привязанным» к таксонам

(Foote, 1996; Roy, Foote, 1997). В результате вне сферы интересов биологов, имеющих дело с этим природным феноменом, остались многие другие проявления биологического разнообразия, также «данные» исследователям как морфологические различия между организмами. Таковы формы внутривидовой дифференциации (половая, возрастная и др.), разнообразие жизненных форм.

Между тем, если иметь в виду структуру биоты в целом, то названные (и прочие) проявления разнообразия организмов (формы групповой изменчивости) ничуть не менее значимы, чем видовые различия. Соответственно, их изучение во всей полноте — одна из ключевых задач в познании биологического разнообразия. Возможно, первым ответом на этот запрос стала одно время популярная популяционная морфология (Шварц, 1963; Яблоков, 1966). Но этот ответ оказался несколько преждевременным, да и далеко не полным (во многом из-за ограничения популяционным уровнем), если судить по тому, что современных обобщающих исследований в этом направлении — считаное число (Фалеев и др., 2003; Васильев, 2005).

Коль скоро выше было отмечено противопоставление таксономического и морфологического разнообразия, следует подчеркнуть, что оно не имеет отношения к принятому в одной из современных версий типологии таксономическому и мерономическому аспектам рассмотрения типологического универсума (соответствует морфопространству в его общем понимании, см. далее по тексту) (Мейен, 1977). Как мне представляется, морфологическое разнообразие, трактуемое как *различия между группами организмов*, в терминологии С.В. Мейена соответствует таксономическому, а не мерономическому аспекту. Примером изучения последнего может служить анализ рефренов (Воробьева, Мейен, 1978), не имеющих отношения к морфологическому разнообразию в принятом здесь его понимании. Это, несомненно, обедняет данное понятие, которое в дальнейшем, возможно, потребует более широкого толкования.

В настоящей статье в самом сжатом виде предпринята попытка введения в новейшую проблематику исследований в области морфологического разнообразия, как она представляется автору этих строк. Будут рассмотрены: базовая теоретическая модель, в контексте которой возможна разработка самой этой концепции; биологическое содержание исследований в этой области; ключевые формализмы, с помощью которых описывается этот аспект биологического разнообразия; некоторые методологические проблемы данной исследовательской программы. При этом основное внимание будет уделено

проявлениям изменчивости размерных морфометрических признаков; однако по крайней мере некоторые общие понятия справедливы в отношении и прочих категорий признаков.

### Базовая модель

Разнообразие организмов можно понимать и определять по-разному. Способы определения зависят от двух взаимосвязанных причин общего порядка, одни из которых относятся к области онтологии (*что* есть исследуемое разнообразие), другие — к области эпистемологии (*как* изучать это разнообразие). В трактовке соотношения между ними существует широчайший диапазон мнений, из которых здесь заслуживают краткого рассмотрения два, в известном смысле противоположные.

В одном случае, который можно обозначить как инструментализм (наиболее продвинутая стадия эмпирицизма), принципы исследования (эпистемология) предшествуют определению самого объекта исследования (онтологии). Это предшествование обеспечивается утверждением, что включать в познавательную ситуацию в качестве объекта исследования можно лишь то, что исследуемо доступными средствами. Доведённая до логического завершения, такая позиция означает, что изучать можно лишь то, что доступно прямому наблюдению и измерению. Соответственно, понимание природы «подгоняется» под средства её изучения, доступные на данном этапе развития науки. Биологическое разнообразие с этой точки зрения представимо и изучаемо как совокупность различий между конкретно наблюдаемыми и описываемыми организмами.

Подобный эмпирицизм, запрещающий обращаться к «умопостигаемым сущностям», с одной стороны, подкупает своей простотой и «арифметической» решаемостью всех задач, стоящих перед дисциплинами, которые имеют дело с биологическим разнообразием (Sarkar, Margules, 2001). С другой стороны, такой подход означает ни что иное как онтологический редуцкционизм, избыток коего доводит до абсурда. Действительно, эмпирическое видение биоты как «суммы организмов» не подобно ли пониманию организма как «суммы клеток»? Воистину, за деревьями не видят леса... Неэффективность подобной онтологии показана всей новейшей историей развития науки (Ильин, 2003).

Иная позиция признаёт, что онтологические предпосылки любой естественно-научной дисциплины в определённом смысле (и с определёнными оговорками, см. далее) первичны относительно

эпистемологических и поэтому первые не столь строго ограничены вторыми. В конечном итоге это означает признание необходимости введения некоей метафизической составляющей в онтологию той познавательной ситуации, в которой в качестве предметной области фигурирует биологическое разнообразие. И уже из этой онтологии, из понимания того, что такое по своей сути биологическое разнообразие, выводятся общие принципы его исследования.

Впрочем, абсолютизация второй из обозначенных позиций столь же ущербна, как и первой. Очевидно, для того, чтобы знание о биологическом разнообразии было научным, оно должно отвечать хотя бы некоторым критериям научности, среди которых один из ключевых — воспроизводимость (повторяемость) процедуры получения этого знания (Ильин, 2003). Чтобы соответствовать данному критерию, должны применяться некие повторяемые алгоритмы, реализованные в качестве более или менее формализованных методов. Так что «технические» ограничения неустранимо присутствуют в любом исследовании биологического разнообразия — онтология неизбежно в той или иной мере (главное, чтобы не избыточно) «адаптируется» к эпистемологии.

\* \* \*

Онтология онтологии — рознь: здесь также существует некоторый диапазон концепций, которые существенно различаются трактовкой природы биологического разнообразия. Чтобы понять соотношение между ними, рассмотрим простейший «скелет» той познавательной ситуации, в которой проводятся исследования этого направления.

Эмпирической данностью в этой ситуации является некоторая совокупность более или менее сложно устроенных организмов, между которыми существуют некоторые (более или менее сложные) отношения сходства, родства и т.п. Результатом теоретического осмысления этой данности являются представления о многоуровневой иерархической организации живого, к высшему уровню которой относится биота, к низшему — субклеточные структуры. Каждый из этих уровней фигурирует в качестве некоего «фокуса», вокруг которого формируются биологические дисциплины со своими исследовательскими программами. В контексте каждой из них именно данный уровень считается как минимум приоритетным, как максимум — основным в организации живого и в понимании его сущности.

На одном краю этой иерархии фигурирует «геоцентрическая» концепция «эгоистического гена» (Докинз): в ней вся биота — суть

«надстройка» над генами, а биологическое разнообразие сводится к различиям между индивидуальными генами. К одному из более высоких уровней относится классическая организмоцентрическая концепция, ключевым элементом живого считающая организм «как целое в индивидуальном и историческом развитии» (Шмальгаузен; большая часть типологических воззрений). Соответственно, эту позицию можно считать теоретическим обоснованием вышеназванной эмпирической трактовки биологического разнообразия как разнообразия именно организмов. Неодарвинистическая эволюционная доктрина концентрирует внимание на популяционно-видовом уровне, её можно назвать «видоцентрической»: этому соответствует доминирующее ныне понимание биологического разнообразия как разнообразия видов. Наконец, к высшему уровню следует отнести концепцию Вернадского, согласно которому биота и есть «живое», а все нижележащие уровни — это формы существования, формы организации (структурированности) биоты. С этой точки зрения биологическое разнообразие есть ни что иное как одно из проявлений этой структурированности. Т.е. речь идёт не о разнообразии видов или организмов, а о *разнообразии биоты*: хотя семиотика этой «формулы» наверняка сомнительна, её семантика вполне очевидна.

Для развития онтологии биологического разнообразия как некоего свойства биоты принципиальное значение имеет ссылка на ту её модель, которую развивает синергетика: а именно, на трактовку биоты как сложно организованной развивающейся неравновесной системы (Баранцев, 2003). Здесь едва ли место для подробного рассмотрения этой модели; важно лишь подчеркнуть, что смысл её применительно к концепции биоразнообразия можно выразить служащим тезисами. Структура биоты не случайна относительно процессов её развития и функционирования, а возникает как их следствие. Разнообразие организмов есть одно из проявлений этой структуры. Соответственно, между развитием биоты, её структурой и проявлениями её разнообразия имеется причинная связь (Pavlinov, 2007).

\* \* \*

Такое понимание соотношения между биологическим разнообразием и структурой эволюирующей биоты имеет ряд следствий, важных для того пула биологических дисциплин, для которых оно служит особой предметной областью.

Прежде всего, стоит ещё раз подчеркнуть, что названное разнообразие представляет собой одно из свойств биоты как сложно ор-

ганизованного и структурированного целого. Соответственно, оно должно исследоваться не как «сумма различий» между отдельными элементами биоты, как бы они ни трактовались (организмы, популяции и т.п.), а как некое структурированное целое.

Здесь более чем уместно отметить, что биологическое разнообразие как таковое не существует «само по себе». Оно представляет собой некий макропараметр структуры биоты, базовыми элементами которой являются определённые группы организмов, занимающие определённое место в названной структуре. Группы различаются своими свойствами, что и регистрируется как разнообразие, именуемое биологическим в силу того, что эти группы — биологические по своим функциям и свойствам. Важно, что такое видение биологического разнообразия имеет ключевое значение для понимания того, каковы его собственные базовые свойства — такие, например, как его структура. Как следует из предыдущего, последняя представляет собой некое отражение структуры биоты, между ними существует определённое соответствие (вопрос о том, является ли оно взаимно однозначным или нестрогим, здесь пока не рассматривается).

В контексте развиваемых здесь представлений, которые можно назвать *структуралистскими*, разные формы изменчивости как компоненты биологического разнообразия (об этом см. далее) считаются в известном смысле эквивалентными друг другу. Данное обстоятельство следует особо обозначить в связи с тем, что уже упоминавшаяся неodarвинистическая эволюционная концепция, хоть и морально устаревшая, но по-прежнему составляющая основу представлений о биологическом разнообразии, ключевым элементом последнего обязывает считать вид (Norton, 1986; Sarkar, 2002). Между тем с «точки зрения» (если таковую попытаться себе представить) именно структуры биоты нет принципиальной разницы, скажем, между двумя видами или двумя жизненными формами или двумя стадиями онтогенеза насекомого с полным превращением. Все такого рода группировки, занимающие разные места в структуре биоты (в конкретных природных сообществах), в контексте этой структуры эквивалентны друг другу, в некотором смысле «одно и то же». Соответственно, таким же «одним и тем же» мы вправе считать различия между ними, фиксируемые в качестве разных форм изменчивости. Все они соответствуют эквивалентным (равнозначным) аспектам рассмотрения структуры биологического разнообразия, в которых проявляется структура самой биоты.



С этой точки зрения сложившиеся представления о некоей «выделенности» таксономического (более узко, видового) разнообразия не имеют серьёзного обоснования. С одной стороны, они обусловлены историческими причинами (см. следующий раздел), с другой — неodarвинистической доктриной, которая придаёт особое значение разнообразию видов на том основании, что последние участвуют в эволюционном процессе, а скажем, половые или возрастные группы — нет. Последнее обстоятельство делает вполне очевидным, что такого рода «ранжирование» форм разнообразия в конечном итоге зависят от всё той же онтологии — от понимания природы биологического разнообразия как такового. Из этого явствует, что придание особого статуса той или иной форме групповой изменчивости осмысленно лишь в контексте некоторой содержательной теории; очевидно, таких теорий может быть много. Поэтому, рассматривая разнообразие организмов как совокупность самых разных его форм (проявлений), возникающих в результате процесса структуризации биоты, мы можем считать разнообразие таксонов (видов) лишь одной из таких форм, ничуть не лучше (но и не хуже) любых других.

Всё изложенное выше по поводу биологического разнообразия представляется справедливым в отношении разнообразия морфологического. Далее оно рассматривается более подробно.

### Морфологическое разнообразие

Как было отмечено в вступительном разделе статьи, выделение морфологического разнообразия было предложено как своего рода дополнение к чисто таксономическому описанию разнообразия организмов. В основе этого было осознание того, что таксономический аспект разнообразия не исчерпывает описания последнего, что таксоны характеризуются не только составом, но и признаками. Однако при таком способе введения понятие «морфологическое разнообразие» по своей сути так и осталось таксономическим, ибо было «привязано» к единицам таксономической системы. Речь шла не о морфологическом разнообразии вообще, а разнообразии морфологических (в широком смысле) признаков всё тех же таксонов.

И это, по правде сказать, неудивительно: представления о морфологическом разнообразии в исторической ретроспективе в значительной мере «привязаны» к таксономическим классификациям. Причина понятна: в той мере, в какой биологическое разнообразие исходно мыслилось как таксономическое (Естественная система жи-

вых организмов как закон «биологической природы»), ровно в такой же мере оно было и по сей день остаётся во многом морфологическим. Исторически эти понятия действительно были почти синонимичными, поскольку исходно вся биологическая систематика была «морфологической» (точнее, анатомической). Но и применительно к современной систематике в сказанном нет большого преувеличения. Действительно, по каким бы характеристикам классификационные единицы, будь то таксоны или биоморфы, не распознавались — по классическим морфологическим, молекулярно-генетическим, это- или экологическим, биохимическим или физиологическим и т.п., все они по принципам своего выделения остаются «морфологическими» в широком смысле. Это видно из нижеследующего простейшего представления процедуры сравнительного анализа как основы всякого классификационного исследования.

На означенной тем или иным способом совокупности (выборке) организмов выделяются некие их свойства (мероны в широком смысле), которым ставятся в соответствие признаки. Для каждого признака на основе операции первичного сравнения так или иначе определяются значения (состояния) и устанавливается их диапазон. После этого в результате вторичного сравнения либо а) апостериорно выявляются группы организмов, заданные значениями признаков, либо б) для априорно заданных (по, формально говоря, классифицирующей переменной) групп организмов выявляются их специфические значения признаков. В любом случае на некотором этапе сравнительного исследования мы получаем некую классификацию групп организмов, так или иначе различающихся по данному набору признаков. Её последующая интерпретация может давать либо некую базовую классификацию, подлежащую последующей интерпретации в терминах, скажем, систематики (таксоны) или филогенетики (филогруппы), либо диагностическую классификацию априори заданных групп (тех же таксонов, а также возрастных, половых и др.). Либо результатом этой интерпретации оказывается некая «система» форм изменчивости, заданных различиями между так или иначе выделенными (опознанными) группами. И эта изменчивость, по определению, будет «морфологической» — или, если необходим более нейтральный и широкий термин, *мерономической*.

\* \* \*

Из предыдущего видно, что принятое англоязычными авторами «таксономическое» понимание морфологического разнообразия

(Foote, 1996; Roy, Foote, 1997; Pie, Weitz, 2005) во многом искажает и сильно упрощает представление о том, что это такое на самом деле. Оно заслуживает значительно более широкого толкования и более серьёзного внимания — как один из наиболее общих аспектов рассмотрения (описания) структуры биоты, если не всей, то по крайней мере многих её форм.

Морфологическое разнообразие — то, чем нам явлена названная структура. Посредством именно внешних, «морфологических» проявлений мы изучаем эту структуру, опознавая и характеризуя её элементы, отношения между ними. Другого нам просто не дано в тех эпистемологических рамках, которые заданы сравнительным методом (это, как видно, возвращает нас к вопросу о соотношении онтологии и эпистемологии). На каком-то этапе развития представлений о биологическом разнообразии морфологический (мерономический) аспект последнего становится самостоятельным естественнонаучным объектом — не столько средством, сколько целью биологических исследований, так или иначе связанных с изучением структуры биоты, её разнообразия. Этот этап соответствует зрелому, разрабатываемому синергетикой «биотоцентрическому» пониманию живого, его проявлений и свойств, одним из которых является разнообразие вообще и морфологическое разнообразие в частности.

Терминологическое разделение *diversity* и *disparity* в англоязычной литературе, по-видимому, потребует аналогичной операции и в русскоязычном тезаурусе. Второму из этих терминов может быть поставлен в соответствие некогда популярный в отечественной литературе, хотя и несколько неуклюжий, неологизм «разнокачественность» (Яблоков, 1966). Впрочем, я предпочитаю пока по-прежнему использовать общее понятие разнообразия для обозначения его морфологического аспекта: необходимо разобраться в представлениях о структуре разнообразия, прежде чем предлагать какие-либо терминологические новшества. По этой же причине далее в тексте термины «разнообразие» и «изменчивость» будут в основном использоваться как синонимы: данное обстоятельство объясняется (и отчасти извиняется) тем, что основным предметом рассмотрения будет разнообразие (= изменчивость) морфометрических признаков в пределах одного или близких видов.

### **Сколько «биологии» в морфологическом разнообразии?**

На первый взгляд, вопрос, вынесенный в заголовок настоящего раздела, лишён смысла, особенно для биолога, воспитанного в «мор-

фологическом» стиле мышления. Действительно, биология в исторические времена почти целиком была, да и по сию пору в значительной мере остаётся «морфологической». Этот тезис не кажется большим преувеличением, если принять за основу, что а) биология начинается с организменного уровня и б) организм есть особого рода «морфо-процесс» (Шмальгаузен, 1968; Беклемишев, 1994). Поэтому всякая морфология (почти по определению) биологична. Если так, то и исследуемое разнообразие организмов «биологично» в той мере, в какой оно «морфологично».

Тем не менее, такой вопрос имеет право на существование: он равносильен вопросу — каков биологический смысл изучения морфологического разнообразия, кроме его простого «позитивного» описания, т.е. констатации различий между организмами и их группами.

\* \* \*

Морфология в её классическом варианте имеет дело с конкретными организмами и их свойствами (меронами). Она объясняет, почему данные организмы устроены именно так, а не иначе. Анализ разнообразия проводится на надорганизменном уровне, любая его характеристика является уже упоминавшимся выше *макропараметром* относительно описания организмов. Изучение же макропараметров всякой сложной макросистемы (в нашем случае — биоты) в очень малой степени отражается на понимании поведения элементов макросистемы (в нашем случае — организмов). Это, по-видимому, может трактоваться как то, что в работах по морфологическому разнообразию меньше «морфологии», нежели в классических морфологических исследованиях (впрочем, см. следующий раздел о соотношении теоретических и эмпирических морфопространств). А раз так, то, очевидно, меньше и «биологии».

Но это — точка зрения организмоцентризма. А как было подчеркнуто в одном из предыдущих разделов, организмоцентризм — во-первых, не единственная, а во-вторых, не самая удачная (как представляется автору) позиция в понимании того, что такое жизнь, что такое биота и каковы её существенные свойства, заслуживающие внимания биологов. С биотоцентрической точки зрения, кратко изложенной выше, именно макропараметры биоты в высшей степени биологичны. Таковым является биологическое разнообразие вообще и морфологическое разнообразие как один из его аспектов в частности. Они, соответственно, и должны быть одними из основных объектов исследований в разделах биологии, ориентированных на

биоцентрическую парадигму. Уже упоминавшаяся выше популяционная морфология появилась как, возможно, первый ответ на этот запрос.

Одна из фундаментальных причин кажущейся «бедности» концепции морфологического разнообразия биологическим содержанием — её довольно высокий уровень формализации. Морфологическое разнообразие дано исследователю лишь в определениях, каковые неизбежно в той или иной мере формализованы, и в количественных оценках, каковые неизбежно в той или иной мере «математизированы» (об этом см. следующий раздел). Проблема здесь — в известном из логики обратном (впрочем, не обязательно строгом) соотношении между «заформализованностью» и содержательностью всякого понятия, с помощью которого описывается то или иное природное явление (Перминов, 2001). Наиболее формализованы математические понятия — но они и наименее содержательны. Нечто подобное — и с предметом рассмотрения в настоящей статье. Морфопространства, перекрывания подпространств в них, направления основных трендов изменчивости относительно осей морфопространства, о чём пойдёт речь в следующем разделе, — всё это формализмы достаточно высокого уровня, для биолога с преобладающей натуралистической интуицией едва ли понятные и поэтому едва ли воспринимаемые как «биологические».

Да, это так. Но ведь такого рода интуиция («организмическая», если угодно) — не единственно возможная, как не единственно возможна организмоцентрическая концепция биоты. Как есть математики, для которых их формулы и уравнения — некие чуть ли не одухотворённые «существа», живущие своей собственной увлекательной жизнью, так есть и биологи, для которых морфопространство со всеми его подпространствами — то, что есть «на самом деле», что можно не только «умопостичь» с помощью формализмов, но и почувствовать своей интуицией.

Некое понимание биологического смысла развиваемых здесь представлений о морфологическом разнообразии и его свойствах может быть достигнуто, если обратиться ещё раз к содержанию раздела о базовой модели. Действительно, в самом простом и потому вполне очевидном случае всякая форма морфологического разнообразия (изменчивости) есть ни что иное как совокупность различий между организмами и их группами. Коль скоро такие группы выделяются не по произволу исследователя, а согласно неким естественным причинам, то и сами эти группы, и различия между ними вполне есте-

ственны и «биологичны». Возрастные фазы, половые группы, касты общественных насекомых — всё это объективно существующие группы организмов, которые так или иначе различаются вследствие действия тех или иных объективных причин.

На одни и те же организмы одновременно могут действовать разные категории причин, порождающие разные формы изменчивости. Эти последние являются *взаимовложенными* в том смысле, что каждый данный организм может одновременно принадлежать группировкам, которые дифференцируются разными категориями причин: он может принадлежать некоторому виду, некоторой половой и возрастной группе, некоторой биоморфе. Все эти формы изменчивости, собственно, и составляют общее разнообразие; и в той мере, в какой «биологична» каждая из форм, «биологична» и их совокупность — т.е. морфологическое (в самом широком смысле) разнообразие биоты.

### **Морфологическое разнообразие и каузальный анализ**

Цель науки в её классическом (не-позитивистском, не-прагматическом) толковании есть понимание «природы вещей»; в нашем случае — природы морфологического (и вообще биологического) разнообразия. В это понимание в первую очередь входит выявление причин, порождающих данное явление; в нашем случае — причин морфологического (биологического) разнообразия. Таким образом, биологический смысл изучения морфологического разнообразия состоит в том, чтобы понять причины, его порождающие — понять, почему возникают так или иначе различающиеся группировки организмов как элементы структуры биоты. Иными словами, речь должна идти о том (несколько перефразируя вышеуказанную задачу классической морфологии), почему это разнообразие «устроено» (более строго, структурировано) именно так, а не иначе — и вообще, и в конкретных таксономических группах.

Как видно из предыдущего, основным объектом этих исследований должно быть именно морфологическое разнообразие в целом — не отдельные формы изменчивости, а их «сложнопересечённая» совокупность. Анализ соотношений между ними — одно из средств понимания взаимодействия причин, определяющих структуру морфологического разнообразия. При этом основной рабочей гипотезой служит кажущееся вполне разумным допущение, что чем более сходны причины, порождающие разные формы разнообразия, тем более сходными должны быть их проявления (свойства).

Здесь следует обратить внимание на то важное обстоятельство, что различия по размерным признакам, которые в основном имеют-ся в виду в данной статье, во многом (если не целиком) по своей природе являются «ростовыми»: они возникают вследствие того, что данная морфологическая система (= морфосистема) меняется с воз-растом по-разному у разных организмов. Различными могут быть продолжительность или скорость роста, но конечный результат (при прочих равных) будет одним и тем же: у одной особи величина при-знака будет больше, у другой меньше. Соответственно разные формы групповой изменчивости могут считаться проявлениями специфики роста, присущей исследуемым биологическим группам — полам, видам и т.д. Следовательно, изучение причин того или иного соот-ношения форм изменчивости размерных признаков создаёт пред-посылки к выявлению факторов, которые регулируют особенности роста организмов, принадлежащих к выделяемым группам. В этом — один из «мостиков» между исследованиями морфологического разнообразия и классической морфологией.

С этой точки зрения оказывается допустимым некое ранжирование форм изменчивости на «первичные» и «вторичные» на том основании, что одни из них составляют нечто вроде «базиса» морфологического разнообразия, тогда как другие — «надстройки» над ними. При таком рассмотрении соотношения между формами разнообразия меняющихся с возрастом признаков допустимо вводить следующую содержательную нуль-модель (Павлинов и др., 2008). При отсутствии специфических факторов, структурирующих морфологическое разнообразие, по край-ней мере некоторые формы групповой изменчивости могут считаться «надстройкой» над возрастными различиями. Соответственно, между этими формами групповой изменчивости должна существовать прямая связь в той мере, в какой они подпадают под такую интерпретацию. Существенные отклонения от постулируемой связи означают невыпол-нение условий, вводимых нуль-моделью: это заставляет предполагать, что в структурировании разнообразия участвуют иные механизмы, не-сводимые к «ростовому».

Такое ранжирование применимо к более широкому классу форм изменчивости, когда в качестве «базиса» не обязательно фигурируют возрастные различия. Так, подобная трактовка верна в отношении феномена Клюге–Керфута, утверждающего прямую связь между ди-апазонами индивидуальной и географической изменчивости призна-ков (Kluge, Kerfoot, 1973; Mitton, 1997). В данном случае в соответ-ствии с дарвиновской трактовкой микроэволюции индивидуальная

изменчивость должна трактоваться как «базисная», географическая — как её «производное», или как «экстраполяция» индивидуальной изменчивости на территории. Сходным образом можно интерпретировать соотношение различий между подвидами и близкими (сестринскими) видами: коль скоро с точки зрения той же дарвиновской трактовки видообразование является «продолжением» подвидовой дифференциации, между географической и межвидовой изменчивостью также должна существовать в той или иной мере выраженная прямая связь. Существенное отклонение от соотношения, постулируемого этой нуль-моделью, позволяет говорить о невыполнении в данном случае дарвиновской микроэволюционной модели и предполагать иную модель видообразования — возможно, разрабатываемую концепцией прерывистого равновесия.

На этом основании представляется допустимым говорить о некоей *преемственности* между формами изменчивости, которые связаны такого рода зависимостью: имеется в виду, что по крайней мере некоторая доля одной из таких форм является следствием другой формы (Pavlinov et al., 1993; Павлинов и др., 2008). Прямая связь между ними, очевидно, означает сильную преемственность, её отсутствие — слабую преемственность. Такая общая трактовка с теоретической точки зрения привлекательна следующим: коль скоро между разными компонентами морфологического разнообразия существует в той или иной степени выраженная преемственность, по крайней мере в некоторых аспектах оно действительно может трактоваться как нечто (структурированное) целостное.

По-видимому, существует принципиальная возможность на основании соответствующего теоретического анализа соотношения между различными формами изменчивости разработать некую схему отношений «исходная–производная» между ними. Она может послужить предпосылкой для построения своего рода «генетической» классификации проявлений морфологического (в широком смысле) разнообразия.

Понятно, что феномен преемственности не исчерпывает всех проявлений указанного разнообразия. Так, сходные особенности половых или возрастных различий у разных видов несомненно не подпадает под такую трактовку. В таких случаях уместнее говорить о некоем *параллелизме* проявлений морфологического разнообразия в разных таксономических группах. Такого рода параллелизмы, как и в других случаях сходства форм многообразия организмов, будь то гомологические ряды Вавилова, рефрены Мейена или параллельные макроэволюционные тренды (аристогенез Осборна), означают



сходство причин, структурирующих морфологическое разнообразие в разных группах.

\* \* \*

Хотя в задачи настоящей статьи не входит сколько-нибудь детальный разбор причин, структурирующих биоту и определяющих самоё существование разных форм и проявлений разнообразия организмов, всё же следует остановиться на двух из них, относящихся к числу наиболее общих. Эти причины, или скорее категории причин, — экологические и исторические: в классической (восходящей к Аристотелю) системе понятий они соответствуют действующим и начальным категориям причин.

В современных биологических исследованиях выявлению соотношения между ними придаётся особое значение. Побудительный мотив к такому вниманию хорошо выражает известный афоризм, родившийся в рамках «синергетического мировосприятия»: каждая развивающаяся система есть жертва собственной истории (Brock, Wiley, 1986). Он накладывает известные ограничения на применимость адапционистской парадигмы к анализу сходства и различия между организмами (Miles, Dunham, 1993). Для классической морфологии это означает, что в строении организмов отражены не только особенности их образа жизни, но и особенности строения их предков.

С точки зрения разбираемой здесь проблематики данная общая позиция обязывает искать в структуре морфологического разнообразия проявления двух названных категорий причин — действующих (экологических) и начальных (исторических). Можно без большого преувеличения считать, что почти все многообразие форм внутривидовой изменчивости, а также глобальная структура жизненных форм, возникает под действием первой из этих категорий. Что касается начальных причин, то их действие проявляется в существовании так называемого филогенетического паттерна — иерархии монофилетических групп (Eldredge, Cracraft, 1980; Павлинов, 2005). Эти группы, как и жизненные формы, своей иерархией охватывают всю биоту, от географических рас и подвидов до типов и царств.

Та часть общего разнообразия, которая обусловлена действующими причинами, называется *адаптивным сигналом*, начальными причинами — *филогенетическим сигналом*. Последний термин стал одним из ключевых в современной филогенетике (Miles, Dunham, 1993; Павлинов, 2005), на его выявление нацелены многие новейшие филогене-

тические реконструкции, прежде всего те, которые основаны на анализе молекулярно-генетических данных. Последнее обстоятельство, к сожалению, способствует примитивизации исследований этого направления: причина в том, что, как уверяют одни из его лидеров (Nei, Kumar, 2000), в нём в силу разных причин активнее всего участвуют специалисты, не имеющие биологического образования и поэтому не обременённые пониманием именно биологического содержания решаемых задач. Поэтому нередко считается (например, Lyons-Weiler et al., 1996; Salisbury, 1999), что выявление филогенетического сигнала представляет собой статистическую задачу перевода некоей матрицы данных по некоему секвенированному фрагменту информационной макромолекулы в древовидную конфигурацию (чем занимается т.н. филоинформатика, см. Page, 2006).

Между тем различие двух категорий «сигналов» в структуре морфологического разнообразия как отражения действия двух категорий причин — задача более чем нетривиальная. Причём эта нетривиальность двоякого рода. С одной стороны очевидно, что трактовка содержания этих сигналов, как и во всём, что касается изучения разнообразия, во многом зависит от исходных определений. В частности, приходится принимать во внимание, что сам филогенез как источник филогенетического сигнала может пониматься очень по-разному. Его толкование нынешними «молекулярщиками» гораздо проще классического и скорее ограничено кладогенетическим аспектом эволюционного развития, соответственно чему и сигнал этот должен называться «кладогенетическим» (Павлинов, 2005).

С другой стороны, филогенез не протекает в каком-то абстрактном «экологическом вакууме»: обе категории причин действуют одновременно, совместно структурируя итоговое морфологическое разнообразие. В случае если члены данной монофилетической группы осваивают общую адаптивную зону, их морфологическое единство в равной степени может отражать как филогенетический, так и адаптивный сигнал. В такой ситуации эти два сигнала оказываются почти неразличимыми. Но даже если в эволюции группы преобладает адаптивная радиация, а не параллелизмы, то и здесь одних только результатов (молекулярно-)филогенетических реконструкций несомненно недостаточно.

Понятно, что для того, чтобы различить два названных сигнала, необходимо располагать соответствующим образом подобранными данными. Они обязаны включать характеристики, которые позволяют непосредственно судить как о начальных, так и о действующих

причинах. Это значит, что выявление филогенетического паттерна как такового ещё не есть выявление филогенетического сигнала. Филогенетические (точнее, кладогенетические) реконструкции должны дополняться анализом экологических факторов, равно как и адаптационистской интерпретацией морфологических различий.

### Основные концепции и понятия

«Всякая вещь становится тем, что она есть, когда названа» — этот на первый взгляд кажущийся парадоксальным даосистский афоризм более чем уместен при рассмотрении морфологического разнообразия. Действительно, оно непосредственно ненаблюдаемо, если только его не редуцировать до суммы различий между наблюдаемыми индивидами. А раз так, то оно — как некий макропараметр биоты — «дано» исследователю лишь в концепциях, понятиях и оценках. Следовательно, для того, чтобы изучение морфологического разнообразия было продуктивным, необходимо располагать достаточно развитым тезаурусом, позволяющим вычленять, обозначать и характеризовать как сами формы разнообразия, так и соотношения между ними.

В настоящем разделе рассмотрены наиболее важные концепции и понятия, посредством которых морфологическое разнообразие может быть представлено как объект исследования. Кроме того, будут упомянуты основные количественные методы описания ключевых параметров морфопространств. При этом я намеренно оставляю в стороне «технические» стороны решения задач, связанных с анализом свойств морфологического разнообразия. Прежде нужно научиться биологически осмысленно и корректно формулировать эти задачи, а уже потом на этой основе «ловить» второй знак после запятой в оценках этих свойств (что нередко лишено биологического смысла, см. об этом далее раздел о «неевклидовости» морфопространства).

В связи с этим следует обратить внимание на то, что некоторые из общих параметров морфопространств, такие как их объём, структура, перекрывание, в значительной мере перекликаются с теми, которые используются для описания структуры сообществ, в первую очередь для анализа экологических ниш (Zelditch et al., 2004; Павлинов, Нанова, 2009). Соответственно, сходными являются и аналитические задачи, с которыми сталкиваются исследователи в области морфологического разнообразия и синэкологии при определении названных параметров и разработки методов их количественного описания.

\* \* \*

Будем считать **формой изменчивости** (= разнообразия, разнокачественности) любой компонент (или аспект) разнообразия организмов, выделенный и обозначенный как объект исследования морфологическими средствами. *Групповой изменчивостью* будем считать различия между группами организмов, выделенными согласно некоторому критерию (пол, возраст, вид и т.п.). *Индивидуальная изменчивость* — разнообразие в пределах отдельной группы, в рамках проводимого исследования (и в заданном масштабе рассмотрения) рассматриваемой в качестве биологически однородной.

В современных исследованиях данного направления ключевой является концепция **морфопространства** (McGhee, 1991, 1999). В общем случае последнее может быть определено как *совокупность актуальных и потенциальных состояний некоторой морфосистемы, реализованных на некоторой совокупности организмов*. Оно может считаться частной версией фенетического гиперпространства, достаточно развитая концепция которого разрабатывается нумерической таксономией (Sneath, Sokal, 1973); соответственно, к нему приложимы некоторые ключевые понятия этой второй концепции.

Очевидно, морфологическое разнообразие не тождественно морфопространству: первое — то, что есть «на самом деле», второе — абстракция, репрезентация (модель) реального разнообразия. Понятие морфопространства есть способ редукции морфологического разнообразия до некоторого операционального состояния, делающего его частью познавательной ситуации. Очевидно, между ними существует определённое соответствие: по понятным причинам оно не может считаться взаимно-однозначным, но именно оно делает само морфопространство и все операции над ним биологически осмысленными. Это соответствие означает, что все базовые концепции и понятия, с помощью которых даётся описание морфопространства, имеют отношение и к морфологическому разнообразию.

Морфопространство в его «фенетическом» понимании задано набором переменных (признаков): их посредством описывается морфосистема, разнообразие состояний которой исследуется. Эти переменные обозначают *оси* морфопространства. Геометрическим представлением последнего в общем случае служит гиперобъём; в одном из простейших случаев, наиболее пригодном для визуализации, это двумерная плоскость. Следует заметить, что переменные, вообще говоря, не обязательно должны задаваться в явном виде:

исследования классической эволюционной морфологии чаще всего обходятся без этого. Однако в количественных подходах необходимо явное указание переменных, определяющих морфопространство. Морфопространства, заданные тождественным набором переменных, можно считать строго *гомологичными*; если их определяют разные переменные, они негомологичны.

*Элементами* морфопространства являются единичные комбинации значений признаков. В исследованиях традиционного толка таковы морфотипы, в количественных подходах они приписываются экземплярам исследуемой выборки. При геометрической интерпретации морфопространства этим комбинациям признаков (морфотипам, экземплярам) соответствуют точки гиперобъёма.

*Компонентами* морфопространства являются отдельные *подпространства*, соответствующие разным компонентам морфологического разнообразия, выделяемым в данной познавательной ситуации. *Элементарные* подпространства соответствуют группам, различия между которыми изучаются и которые в данном исследовании далее не делятся (элементарные группы). Впрочем, коль скоро морфопространство определяется не через группы, а через изменчивость, более строгим будет определение элементарных подпространств как изменчивости таких групп; по определению (см. выше) она является индивидуальной. *Композитные* подпространства соответствуют формам групповой изменчивости, они задаются совокупностью различий между элементарными группами. В некоторых подходах эта категория подпространств не рассматривается, общее морфопространство определяется как сумма элементарных подпространств (Foote, 1996; Zelditch et al., 2004). Очевидно, этот последний подход даёт искажённую, сильно упрощённую модель морфологического разнообразия: групповая изменчивость в ней просто не учитывается.

Характеристики, с помощью которых описываются параметры морфопространства, можно разделить на *скалярные* и *векторные* (Лисовский, Павлинов, 2008). С помощью первых, например, характеризуются мерность и объём морфопространства, перекрывание подпространств в нём, с помощью вторых — направления преобладающих трендов изменчивости в морфопространстве.

Следует различать *эмпирическое* и *теоретическое* морфопространства; собственно, это различие послужило одной из причин введения данной концепции (Raup, Gould, 1974; McGhee, 1991, 1999). Эмпирическое морфопространство задано актуальными значениями переменных, наблюдаемыми на исследуемой совокупности организ-

мов. Теоретическое морфопространство, или пространство логических возможностей (Заварзин, 1974), может быть задано двояким образом. В идеальном случае оно задаётся не признаками, а алгоритмами преобразования морфосистемы, т.е. конструируется именно теоретически: эмпирические данные могут быть апостериорно «вписаны» в это морфопространство (McGhee, 1999). В более простом случае, с которым очень часто имеют дело практикующие морфологи, оно «достраивается» над эмпирическим морфопространством, потенциальные значения переменных выводятся исследователем из актуальных значений на основании тех или иных алгоритмов.

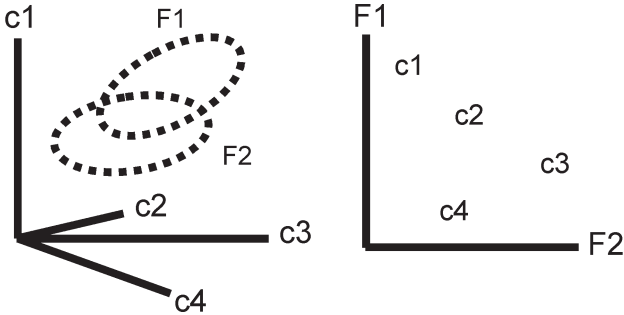
Среди потенциальных значений (и соответственно среди теоретических морфопространств) полезно различать *интерполированные* и *экстраполированные*. Первые лежат в пределах диапазонов, заданных актуальными значениями и просто детализируют исследуемое морфопространство: они служат средством построения непрерывных сравнительно-морфологических рядов (возможность чего включается в систему критериев гомологии, по Ремане). Вторые находятся вне этих диапазонов и, соответственно, расширяют теоретическое морфопространство. Чаще всего в конкретных исследованиях эмпирическое морфопространство является подпространством «надстроенным» над ним теоретического, однако это едва ли можно считать общим случаем. В принципе возможны и иные соотношения между ними — вплоть до их неперекрывания, когда экстраполированное теоретическое морфопространство является дополнением к эмпирическому. Понятно, что чем больше перекрываются эмпирическое и теоретическое морфопространство, тем в общем случае надёжнее экстраполяции во втором.

Соотношение между эмпирическим и теоретическим морфопространствами является важным аспектом морфологического разнообразия, его анализ служит одной из важных задач теоретической морфологии. С точки зрения излагаемых здесь представлений оно значимо тем, что позволяет соединить в единой проблематике два общих направления в морфологии, одно из которых имеет дело с морфосистемами как таковыми, а другое — с разнообразием их состояний (так что указанная в предыдущем разделе граница между ними оказывается вполне преодолимой). Выяснение принципиально разрешённых и запрещённых состояний морфосистем, разрешённых и запрещённых переходов между ними — всё это задачи как собственно морфологии (конструктивной, конструкционной, см. Levinton, 1988), так и дисциплин, изучающих морфологическое разнообразие.

Понимание морфопространства как формализованной теоретической модели реального морфологического разнообразия обязывает чётко обозначить один важный момент, входящий в круг вопросов, затрагиваемых проблематикой соотношения онтологии и эпистемологии (см. выше один из предыдущих разделов). Объективно существующее разнообразие организмов познавательного неисчерпаемо: изучается не всё оно в его всеобщности, а лишь некоторые его аспекты. Морфопространство же конечно и именно поэтому может служить объектом аналитического исследования: с его помощью фиксируется и анализируется отдельный аспект морфологического разнообразия, выделенный исследователем исходя из неких представлений о том, что именно надлежит отобразить в морфопространстве.

Конечность последнего означает, что все выводы о его свойствах, строго говоря, действительны только в рамках данной модели: ведь даже если речь идёт о теоретическом морфопространстве «возможных форм», всё равно оно конструируется исследователем исходя из каких-то своих представлений о том, что может или не может быть в природе. К этому следует добавить, что всякое аналитическое исследование морфопространства базируется на некоторой совокупности методов, выбор которых не может быть определён единственным тривиальным образом. Поэтому, используя расхожие выражения типа «изменчивость вида» или «половые различия значимее возрастных», всегда необходимо осознавать, что на самом деле они являются расширением (не слишком оправданным, по правде сказать) суждений, означенных для конкретных морфопространств — конкретных совокупностей организмов, описываемых конкретными наборами признаков с помощью конкретных аналитических инструментов.

Морфопространство может рассматриваться двояким образом: используя терминологию, развитую нумерической таксономией, основные способы его рассмотрения можно обозначить как *Q*- и *R*-аспекты (рис. 1). В первом случае рассматриваются разные формы изменчивости в пространстве признаков: это соответствует стандартному представлению морфопространства, когда его оси отождествляются с признаками. Во втором случае рассматриваются разные признаки в пространстве форм изменчивости: в данном случае мы имеем дело с инверсным морфопространством, оси которого заданы некими количественными характеристиками указанных форм.



**Рис. 1.** Схема, показывающая определение Q- (слева) и R- (справа) аспектов рассмотрения морфопространства. F1, F2 — формы изменчивости, c1–c4 — признаки.

**Fig. 1.** Diagram showing definition of Q- (left) and R- (right) aspects of morphospace consideration. F1, F2 — form of variation, c1–c4 — characters.

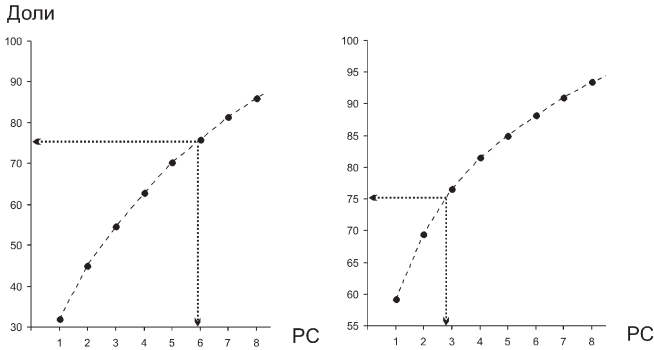
Вообще говоря, такой способ фиксации разных аспектов рассмотрения морфопространства — не единственно возможный. Любое преобразование его осей, исходно задающих морфопространство, означает ни что иное как изменение аспекта его рассмотрения. Так, в случае размерных признаков этот аспект может варьировать в зависимости от того, включена или исключена из анализа размерная составляющая разнообразия (см. об этом далее в описании объёма и иерархии морфопространства).

Сказанное означает, что если различающиеся между собой организмы объективно существуют и в этом смысле их разнообразие (в том числе морфологическое) также объективно, то морфопространство — субъективный конструкт, задаваемый исследователем исходя из своих задач. Его объективное содержание определяется адекватностью морфопространства описываемому разнообразию, субъективное содержание — «вкладом» исследователя в определение выделенного аспекта разнообразия и ключевых параметров морфопространства. Этой субъективности не следует бояться: её просто нужно отчётливо осознавать, в том числе и как «лекарство» от избыточного натурализма, претендующего (без особых на то оснований) на исследование реальности в её исчерпывающей таковости.

\* \* \*

Одним из общих параметров морфопространства является его **мерность**, понимаемая во вполне топологическом смысле. Она мо-





**Рис. 2.** Определение достаточной мерности морфопространства для признаков черепа лошади (вверху) и песца (внизу) с помощью метода главных компонент (ГК). Стрелки указывают пороговый критерий (доля объяснённой дисперсии) и соответствующее ему число ГК.

**Fig. 2.** Definition of sufficient dimensionality of morphospace of cranial traits of the horse (above) and the polar fox (below) by principal component (PC) analysis. Arrows indicate threshold criterion (explained variance) and corresponding PC number.

жет быть определена двояко. *Полная* мерность определяется числом всех переменных, которыми задано морфопространство. *Достаточная* мерность определяется тем числом переменных, совокупность которых считается достаточной (согласно тем или иным критериям) для адекватного описания исследуемого морфопространства. *Полное* морфопространство, описываемое всеми переменными, включает в себя (как подпространство) *редуцированное* морфопространство, описываемое «достаточным» набором переменных.

Основными способами определения достаточной мерности являются стандартные ординатные методы (факторный анализ, многомерное шкалирование и т.п.). Основным критерием служит некоторая фиксированная доля исследуемого разнообразия, приходящаяся на некоторое число переменных: это число и даёт мерность морфопространства (рис. 2). Её количественная оценка может быть как целочисленной, так и дробной.

Имеется определённое соответствие между достаточной мерностью морфопространства и его структурой (о последней см. далее). Чем более оно структурировано (менее равномерно заполнено), чем

меньше перекрывание его подпространств, тем меньше (при прочих равных) его мерность. Из этого виден биологический смысл оценки мерности морфопространства: она служит косвенным показателем его общей структурированности.

Следующий важный параметр морфопространства и любого из его подпространств — **объём**. В самом общем случае он определяется как сумма различий между экземплярами выборки по заданному набору признаков: это *абсолютный* объём. При геометрической интерпретации морфопространства его объём определяется как сумма расстояний между точками соответствующего гиперобъёма. Для композитного (общего и частного) морфопространства его *общий* объём определяется как совокупность *частных* объёмов составляющих его подпространств. Объём может рассчитываться как для некоторой совокупности признаков (*совокупный* объём), так и для каждого из них в отдельности (последнее зависит от возможностей конкретного метода). Первый способ актуален для *R*-аспекта рассмотрения морфопространства, второй — для *Q*-аспекта.

Как видно из предыдущего, объём морфопространства есть некая мера отображаемого им морфологического разнообразия. Существует множество методов количественной оценки разнообразия. Специально для объёма морфопространства в настоящее время разрабатываются два основных подхода: дистантный анализ (вычисление фенетических расстояний) и дисперсионный анализ — классический метод Фишера и анализ компонент дисперсии. Идеология их приблизительно одинакова: оба основаны на допущении аддитивности абсолютного совокупного объёма, складывающегося из суммы различий между экземплярами по сумме признаков. Оба подхода позволяют «измерять» общий абсолютный объём морфопространства и частные абсолютные объёмы составляющих его подпространств.

Вместе с тем, имеется различие, весьма существенное с точки зрения задач изучения морфологического разнообразия. В дистантном анализе дополнением суммы объёмов элементарных подпространств до общего объёма служит объём подпространства, соответствующего межгрупповым различиям. В дисперсионном анализе общий объём получается как сумма объёмов композитных подпространств (соответствуют формам групповой изменчивости, рассматриваемых в качестве факторов) и т.н. неопределённой изменчивости (которая в принципе также может рассматриваться как отдельное подпространство). Таким образом, если объёмы общего пространства и частью элементарных подпространств в обоих подходах трактуются сход-

ным образом, то дополнение их суммы до общего объёма морфопространства принципиально различное.

Соотношение между этим общим объёмом и частными объёмами подпространств зависит от исходных определений и способов их вычисления. Абсолютные объёмы, как только что отмечено, строго аддитивны; существующие подходы различающие лишь тем, что в оценку общего объёма включаются только объёмы элементарных подпространств (подгрупп), или также объём подпространства межгрупповых различий, или также объём «подпространства», соответствующего неопределённой изменчивости. Относительные объёмы подпространств также аддитивны, в сумме дополняют друг друга до единицы, соответствующую общему морфопространству.

Удельные объёмы таким свойством не обладают: удельные объёмы подпространств в сумме всегда больше такового всего морфопространства. Причина в том, что каждый из них рассчитывается сугубо для данного пространства/подпространства на некую «усреднённую» его точку (экземпляр). В результате удельный объём всего морфопространства представляется собой нечто вроде средней величины удельных объёмов составляющих его подпространств. Поэтому неизбежно удельные объёмы одних подпространств меньше, а других больше, чем удельный объём всего морфопространства. И это не «вычислительный» артефакт: просто в такой системе оценок разнообразие одних подгрупп превышает среднее для всей исследуемой совокупности, а других — меньше неё.

\* \* \*

На оценку абсолютного объёма, как общего, так и любого из частных, влияют три параметра исследуемой выборки: число экземпляров в ней, число характеризующих их признаков, абсолютные значения последних. Их эффекты делают некорректным сравнение оценок для выборок, различающихся хотя бы одним из названных параметров, и поэтому требуют устранения. Влияние числа признаков устраняется достаточно просто: в обоих указанных подходах получаемая оценка совокупного объёма делится на число признаков. Способы устранения эффектов двух других параметров выборки зависят от применяемого метода.

В дисперсионном анализе их влияние устраняется одновременно путём замены оценок абсолютных объёмов на оценки *относительных* объёмов каждого из композитных подпространств: для этого оценки их абсолютных объёмов делятся на таковую общего морфопростран-

ства. При этом может быть получена также оценка относительного общего объёма как сумма относительных частных объёмов, приходящихся на совокупный эффект рассматриваемых форм групповой изменчивости (т.е. без учёта неопределённой изменчивости).

В дистантном анализе влияние числа экземпляров (объёма выборки) устраняется за счёт «взвешивания» оценки абсолютного объёма морфопространства и любого из его подпространств относительно мерности матрицы расстояний: результатом оказывается оценка *удельного* объёма (аналогична девиате в дисперсионном анализе). При этом для общего морфопространства, композитных и элементарных подпространств соответствующий поправочный коэффициент вычисляется по-разному (Павлинов, Нанова, 2009): в последнем случае — с учётом числа экземпляров соответствующей подгруппы, в первых двух — с учётом числа экземпляров в общей выборке или композитной подгруппе и числа выделяемых подгрупп (подпространств).

Влияние абсолютных значений признаков устраняется размерной стандартизацией, которая может быть *априорной* или *апостериорной* относительно вывода оценки объёма. Априорная нормировка (стандартизация самих признаков) устраняет разницу между отдельными промерами черепа, апостериорная (стандартизация вычисленных расстояний) — разницу в размерах черепов. Эти две процедуры исключения размерного фактора могут приводить к разным оценкам удельного объёма. Данное обстоятельство при некоторых допущениях можно использовать в качестве косвенной оценки соотношения объёмов морфопространств, рассматриваемых с точки зрения разных аспектов (Павлинов, Нанова, 2009).

\* \* \*

Ещё один важный (в каком-то смысле — самый важный) общий параметр морфопространства — его **структура**, определяемая как соотношение между его элементами и подпространствами. Этот параметр содержательно очень богат, может характеризоваться с различных сторон. Одни задачи, связанные с изучением структуры морфопространства, опираются на вполне классические подходы; в других, ориентированных на количественные методы, при анализе данного параметра часто используются показатели, производные от оценок объёма.

В первую очередь, среди ключевых характеристик структуры морфопространства (и морфологического разнообразия в целом)

следует указать его *заполнение*. Хотя в последние годы эту характеристику обсуждают весьма оживлённо в контексте проблемы связи между эволюцией таксономического и морфологического разнообразия (Foote, 1996; Roy, Foote, 1997; Erwin, 2007), её **удовлетворительное** содержательное определение не выработано, поэтому нередко приходится ограничиваться некоторыми наглядными примерами.

В их числе — разные схемы представления соотношения между теоретическими и эмпирическими морфопространствами (Erwin, 2007). Они разрабатываются преимущественно классическими подходами исследования морфологического разнообразия, не предусматривающими выделение разных форм изменчивости. В простейшем случае это таблицы (в том числе «периодические»), где указываются распределения признаков на некотором множестве таксонов. Схемы гомологических рядов и рефренов выгодно отличаются от таблиц указанием вероятных переходов между разными состояниями морфосистемы. В наиболее продвинутой версии, центральной для некоторых современных концепций теоретической морфологии, эти схемы предстают в качестве т.н. эпигенетического ландшафта (Шишкин, 1988; McGhee, 1999).

В подходах, связанных с выделением и количественным анализом групповой изменчивости, своего рода «первичным» показателем структуры морфопространства является его *состав* — перечень этих форм. Для более полной количественной характеристики по крайней мере некоторых аспектов структуры морфопространства, как уже было отмечено, используются различные скалярные характеристики разнообразия, производные от оценок объёма.

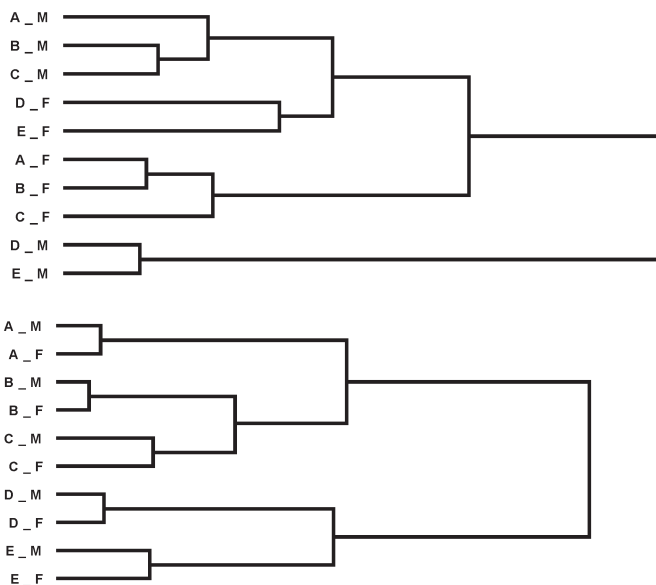
Среди них простейшая — *доля* данного подпространства в общем морфопространстве, которая определяется как часть объёма общего морфопространства, приходящаяся на объём данного подпространства. Как видно, данная характеристика равносильна оценке относительного объёма подпространства (определена выше). Соответственно, доли разных подпространств могут быть оценены количественно с помощью тех же методов, которые используются при оценке их относительных объёмов. Для композитного подпространства она означает долю соответствующей формы групповой изменчивости в изучаемом разнообразии.

Важной характеристикой структуры морфопространства, включающего несколько подпространств, является **перекрывание** последних: по-видимому, эту характеристику можно считать эквивалентом заполнения морфопространства при анализе соот-

ношения между разными формами изменчивости. Смысл её в том, что она (наряду с векторным представлением изменчивости, см. далее) позволяет исследовать важнейший вопрос структуризации морфологического разнообразия, указанный в одном из предыдущих разделов, — сходство причин, обуславливающих разные его проявления. При этом подразумевается, что чем больше область перекрытия подпространств, тем более сходны факторы, воздействующие на соответствующие формы изменчивости. К сожалению, эта характеристика — в настоящее время одна из наиболее «проблемных» с методической точки зрения, используемые показатели далеки от совершенства (Павлинов, Нанова, 2009). В простейшем случае перекрытие подпространств оценивается через соотношение внутри- и межгрупповых различий (например, с помощью дискриминантного анализа), в более сложном — через довольно сложное соотношение общего, межгруппового и внутригруппового разнообразия (т.е. через соотношение общего и частных объёмов).

Отдельного упоминания заслуживает **иерархия** форм морфологического разнообразия. Как и многие другие важные характеристики структуры морфопространства, она не имеет общего однозначного толкования: с некоей претензией на операциональность её можно определить через отношение включения разных подпространств при описании общего морфопространства. Это последнее относится к высшему уровню иерархии; к низшему уровню относится индивидуальная изменчивость, коль скоро она определена выше как разнообразие в пределах элементарных подпространств. Что касается форм групповой изменчивости (композитивных подпространств), здесь ситуация очевидна лишь в тех случаях, когда иерархия этих форм отражает иерархию групп организмов, выделение которых не связано с анализом морфологического разнообразия как такового. Например, можно считать, что видовое разнообразие соответствует более высокому иерархическому уровню, чем внутривидовое.

В тех случаях, когда исследуются именно формы групповой изменчивости, понимание иерархии не столь очевидно. С одной стороны, она может быть задана априорно как дизайн дисперсионного анализа аналогично только что рассмотренному случаю. Более интересным, однако, представляется апостериорное выведение иерархии, например, в результате процедуры кластеризации совокупности элементарных подпространств (подгрупп). В данном случае положение форм групповой изменчивости в общей иерархии морфопространства



**Рис. 3.** Дендрограммы, показывающие иерархию географических и половых различий признаков черепа песца. Вверху евклидово расстояние, внизу корреляционное расстояние. А–Е — географические выборки, F–M — половые группы.

**Fig. 3.** Dendrograms indicating hierarchy of geographic and sex differences of skull traits of the polar fox. Euclidian distances are above, correlation distances are below. A–E — geographic samples, F–M — sex groups.

может варьировать в зависимости от аспекта рассмотрения морфопространства — в частности, от наличия или отсутствия размерной составляющей в описании задающих его признаков. В качестве примера можно привести иерархическое представление морфопространства, соответствующего изменчивости признаков черепа песца. При включении размерной составляющей (для оценки различий использовано евклидово расстояние) географическая изменчивость оказываются «внутри» половой, при её исключении (использовано корреляционное расстояние) соотношение обратное (рис. 3). Данный пример служит хорошей иллюстрацией подчёркнутой выше аспектной заданности рассмотрения морфопространства и его фундаментальных свойств: в данном случае изменение аспекта рассмотрения влечёт за собой изменение иерархической соподчинённости форм изменчивости.

\* \* \*

Важной частью исследования  $Q$ -аспектно заданного морфопространства является **векторное** представление морфологического разнообразия. Оно пока не столь популярно, как скалярное, хотя достаточно просто как исходные формализмы и содержательная интерпретация результатов, так и технические средства анализа (Блэкинг, 1968; Лисовский, Павлинов, 2008). Хорошо известным аналогом данного подхода можно считать использование разного рода корреляционных мер сходства (точнее, подобия) в нумерической таксономии, биогеографии, синэкологии.

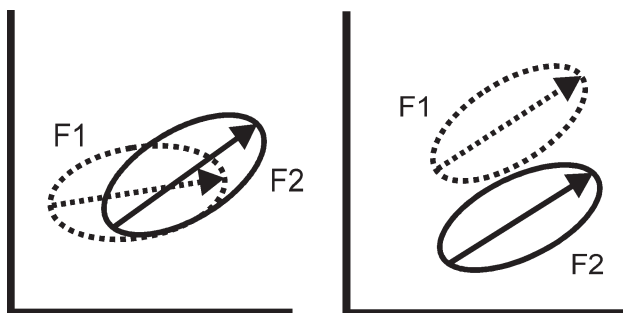
Общая идея состоит в выделении для каждой данной формы изменчивости *преобладающего тренда (вектора) относительно осей общего морфопространства* и последующем сопоставлении этих трендов (векторов) с целью выявления их *сонаправленности* (рис. 4). Методической основой такого рода исследования может служить дисперсионный анализ: преобладающий тренд соответствует первому собственному вектору ковариационной матрицы эффекта фактора, заданного некоторой формой групповой изменчивости (Лисовский, Павлинов, 2008). Мерой сонаправленности разных форм изменчивости служит косинус угла между соответствующими векторами: чем больше величина данного показателя, тем меньше их сонаправленность.

Анализ сонаправленности трендов разных форм изменчивости возможен только в пределах единого морфопространства или разных, но строго гомологичных морфопространств. В этом данный подход отличается от рассмотренных выше «скалярных», где по крайней мере оценки удельных и относительных объёмов могут считаться вполне сопоставимыми для негомологичных морфопространств. Так, для разных морфопространств (например, заданных совокупностями черепных и зубных промеров) сравнение сонаправленности половых различий бессодержательно, но сравнение долей этих различий в таких морфопространствах допустимо и содержательно интересно.

В отличие от характеристик объёма морфопространства, оценка сонаправленности осмысленна не для него всего, но только для его композитных подпространств. Как и в случае объёма, указанная оценка может быть дана как для всей совокупности признаков (общая сонаправленность), так и для каждого из них в отдельности.

Содержательная интерпретация данной характеристики морфологического разнообразия вполне очевидна: степень сонаправленности разных форм изменчивости может отражать степень сходства определяющих их факторов.





**Рис. 4.** Схема, показывающая соотношение между сонаправленностью (векторы) и перекрытием подпространств (эллипсы) форм изменчивости (F1, F2).

**Fig. 4.** Diagram showing comparison of co-directionality (vectors) and overlapping of subspaces (ellipses) of disparity forms (F1, F2).

\* \* \*

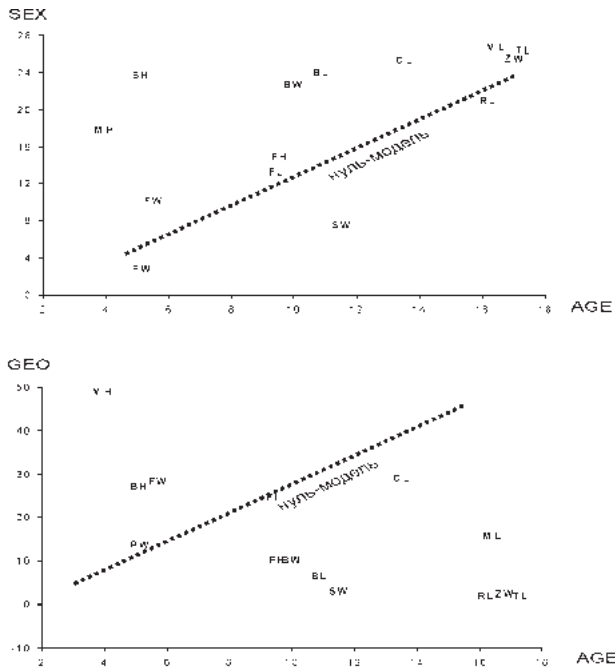
Все проанализированные выше скалярные характеристики морфопространства имеют отношение к  $Q$ -аспекту его рассмотрения, при котором оси морфопространства стандартно интерпретируются как признаки и исследуются распределения экземпляров в получаемом гиперобъёме. Не менее важным является его исследование в контексте  $R$ -аспекта: в данном случае оси инверсного морфопространства соответствуют формам изменчивости, в пространстве которых исследуются распределения признаков. Такой подход позволяет сравнивать проявления на некоторой совокупности признаков как разных форм изменчивости у одного вида, так и одной и той же её формы у разных видов.

Для содержательной интерпретации результатов такого сравнения важно операциональное определение осей  $R$ -аспектно рассматриваемого морфопространства. Каждая из них соответствует градиенту значений переменной, характеризующей некое проявление данной формы изменчивости на разных признаках. Так, при анализе уже упоминавшегося феномена Клюге–Керфута оси заданы значениями коэффициентов вариации, характеризующих степень индивидуальной и географической изменчивости признаков. Другим вариантом задания осей является их определение как долей дисперсии, приходящихся на разные признаки по выделенным формам морфологического разнообразия.

Такая трактовка осей инверсного морфопространства позволяет рассматривать их как тренды разных форм изменчивости у одного вида или одной формы у разных видов (разумеется, изменчивости конкретной совокупности признаков). Детальную картину соотношения форм изменчивости можно получить из графического представления соответствующего морфопространства (рис. 5). Рассматривая распределение признаков в исследуемом гиперобъёме, мы можем судить о том, каким образом соотносятся между собой эти тренды: в частности, можно обсуждать выполнимость нуль-модели (см. предыдущий раздел), предполагающей сильную преемственность разных форм изменчивости (Павлинов и др., 2008). т.е. насколько та или иная форма изменчивости сводима к «ростовым» закономерностям; или насколько различия между близкими видами сводимы к межподвидовым. Так, из представленного рисунка видно, что у песка половые различия размеров черепа в существенно большей степени обусловлены «ростовым» фактором, чем географические. Следовательно, логично предполагать, что в подвидовой дифференциации этого вида по краниометрическим показателям значительную роль играют какие-то иные причины, нежели рост как таковой.

Количественной интегральной оценкой степени их совпадения может служить, например, корреляция долей дисперсии признаков по каждой из осей. Очевидно, чем более сходно распределены эти доли на совокупности признаков, тем выше корреляция, тем больше совпадают сравниваемые тренды. Из этого видна отчётливая аналогия данного подхода с векторным представлением форм изменчивости в контексте  $Q$ -аспектно рассматриваемого морфопространства, где мерой совпадения векторов служит косинус угла между ними (см. выше). Сходство подчёркивается тем, что в обоих случаях сопоставления осмысленны только в рамках строго гомологичных морфопространств.

Графическое представление  $R$ -аспектно рассматриваемого морфопространства делает весьма наглядным и биологически содержательным анализ соотношения не только трендов в целом, но и их проявлений на отдельных признаках. Если для данного признака по сопоставляемым формам изменчивости отмечается одинаково высокие доли дисперсии, такое соотношение может рассматриваться как показатель сильной преемственности или существенного параллелизма. Напротив, если доли дисперсии различны, то для такого признака преемственность анализируемых форм изменчивости слаба (или параллелизм не выражен).



**Рис. 5.** Соотношение долей дисперсии, приходящихся на признаки черепа песца по возрастным (AGE), половым (SEX) и географическим (GEO) различиям. Пунктиром показано соотношение, соответствующее нуль-модели.

**Fig. 5.** Correlation of dispersion portions of skull traits of the polar fox explained by age (AGE), sex (SEX) and geographic (GEO) differences. Dotted line indicate strong correlation corresponding to the null-model.

Очевидно, важным условием исследования морфологического разнообразия в таком ключе служит отказ от рассмотрения совокупности признаков как некоего «статистического ансамбля», на котором должны выполняться выражаемые интегральными оценками простые зависимости вроде феномена Ключе–Керфута. Не менее продуктивен индивидуальный подход к признакам, отвергающий противопоставление статистических закономерностей и «исключений» из них, якобы незаслуживающих внимания. Те или иные проявления анализируемых форм изменчивости на разных признаках

— ни что иное как разные «локальные» биологические закономерности, которые нужно уметь видеть.

\* \* \*

Из предыдущего явствует, что существенно разные подходы к описанию морфологического разнообразия могут иметь одинаковую содержательную интерпретацию с точки зрения базовой нуль-модели. Последнее верно в отношении двух способов выявления и сопоставления трендов — «векторного» в контексте  $Q$ -аспекта и «скалярного» в контексте  $R$ -аспекта рассмотрения морфопространства. Это, очевидно, свидетельствует о единой причинной обусловленности совпадения трендов, выявляемой независимо от того, в каком аспекте они рассматриваются.

Вместе с тем, подобные совпадения — далеко не общее правило. Так, степень совпадения трендов и перекрывания подпространств, соответствующих формам групповой изменчивости, между собой никак не связаны (см. рис. 4). Тренды могут совпадать (точнее, быть параллельными) при неперекрывании подпространств и, напротив, быть разнонаправленными при их существенном перекрывании. Между тем выше было выдвинуто допущение, что степень перекрывания подпространств отражает сходство факторов, структурирующих изменчивость. Обоснованность такой интерпретации косвенно подтверждается тем, что в синэкологии «векторное» представление разнообразия используется именно для оценки перекрывания ниш — аналога перекрывания морфопространств (Пианка, 1981; Sohn, 2001).

Налицо противоречие, тем более явное, что оба параметра — совпадение трендов и перекрывание подпространств — имеют отношение к  $Q$ -аспекту рассмотрения морфопространства. Оно может свидетельством о том, что либо такие параметры отражают существенно разные аспекты структуры морфологического разнообразия, формируемые разными факторами, либо какой-то из них (например, перекрывание подпространств) формально допустим и даже интуитивно понятен, но не имеет (как минимум явного) биологического смысла.

В подходах, опирающихся на дисперсионный анализ, открытым остаётся вопрос о соотношении оценок перекрывания (или преемственности) форм изменчивости и их сопряжённого факторного эффекта. Имеющиеся (правда, более чем ограниченные) данные показывают, что здесь прямой связи нет (Павлинов и др., 2008).

Из этого видно, что одна из актуальных методологических проблем, связанных с изучением структуры морфологического разноо-

бразия, — выяснение соотношения между разными его параметрами. При этом одинаково значимым представляется анализ этой проблемы как с формальной (на уровне языка описания), так и содержательной (на уровне интерпретации) точек зрения.

### Нуль-гипотезы и их тестирование

Всякий макропараметр, описывающий вероятностное поведение или состояние некоторой совокупности объектов, по определению является статистикой. Это значит, что его характеристикой служит не столько некоторое единичное значение («математическое ожидание»), сколько некоторый диапазон таких значений («доверительный интервал»), в пределах которого вероятность повторного получения этого же значения при соблюдении стандартных условий исследования выше, чем за его пределами. Согласно этому, в стандартный протокол исследований таких совокупностей в качестве условия корректности включается определение доверительных интервалов для оценок макропараметров. Они служат средством проверки достоверности («статистической значимости») полученных результатов, имеющей форму тестирования реальных данных относительно нуль-гипотезы. Последняя включает простейшее допущение о таком поведении или состоянии исследуемой совокупности, которое является случайным с точки зрения утверждений рабочей гипотезы. В зависимости от характера макропараметра, это может быть случайным образом выбранное значение оценки из всего диапазона возможных значений или случайный характер различия/сходства значений оценок, полученных для разных подвыборок или параметров исследуемой совокупности.

Всё это, очевидно, верно в отношении исследования морфологического разнообразия. Хотя в некоторых (возможно, во многих) случаях допустимо ограничиваться строго количественными сравнениями, всё-таки желательно дополнять их проверкой достоверности результатов. Проблема здесь в том, что в настоящее время не известно аналитически строгих методов вычисления доверительных интервалов для оценок большинства параметров, используемых при описании названного разнообразия как некоего структурированного целого. В связи с этим широкое применение находят методы реорганизации исследуемых реальных совокупностей (*resampling*), такие как рандомизация и бутстреп. Первый служит для проверки нуль-гипотезы случайного характера самой оценки данного параметра в данной совокупности или любой из её подвыборок. Второй служит для проверки случайного характера

сходства/различия оценок данного параметра, полученных для разных совокупностей (подвыборок).

В исследовании морфологического разнообразия, ориентированных на таксономические его формы, нуль-гипотезы формулируются в отношении заполнения морфопространства (Pie, Weitz, 2005). Из параметров, рассмотренных в предыдущем разделе, нуль-гипотезы наиболее очевидны для объёма и перекрывания подпространств, их долей в общем разнообразии, преобладающих трендов (векторов).

Для композитных подпространств, соответствующих групповой изменчивости, принимаются нуль-гипотезы о том, что: а) доля (удельный объём подпространства) данной формы изменчивости равна доле (объёму подпространства) для случайного варьирования, т.е. групповая изменчивость не выражена; б) доли (объёмы подпространств) двух форм изменчивости равны. Сходные гипотезы выдвигаются в отношении направлений векторов: а) данный вектор случаен относительно осей морфопространства; б) различия между векторами случайны. Для обоих параметров при проверке нуль-гипотезы (а) применяется рандомизация значений переменной, обозначающей данную форму изменчивости; для проверки гипотезы (б) — процедура бутстрепа.

Элементарное подпространство по определению (см. выше) соответствует индивидуальной изменчивости в биологически однородной группе организмов. Для него несомненно осмысленна нуль-гипотеза (б) о равенстве долей изменчивости (объёмов подпространств) в общем морфопространстве. Что касается нуль-гипотезы (а), то в данном случае она имеет несколько иной смысл: речь может идти об однородности элементарного подпространства, соответствующего строго случайному варьированию признаков. Методы проверки нуль-гипотез те же, что и в предыдущем случае.

В отношении перекрывания элементарных подпространств, очевидно, должна проверяться нуль-гипотеза об их тождестве, т.е. отсутствии различий между ними. По сути это утверждение аналогично нуль-гипотезе (а) для включающего композитного подпространства, что, очевидно, предполагает и сходный способ проверки посредством бутстрепа. Случай с перекрыванием композитных подпространств не столь однозначен, поскольку их удельный объём определяется с учётом элементарных подпространств, что существенно усложняет процедуру бутстрепа.

Для дисперсионного анализа процедуры рандомизации и бутстрепа определены достаточно строго и, видимо, не вызывают осо-

бых нареканий. Следует только иметь в виду, что разные модели этого анализа дают несколько различные доверительные интервалы: на основе модели III в методе MANOVA они оказывают более широкими, чем на основе модели наибольшего правдоподобия в методе Variance Components (Павлинов и др., 2009). Таким образом, первый метод более консервативен и даёт более низкие оценки значимости различий.

В отношении дистантного анализа эмпирические (всё те же, очень ограниченные) данные показывают, что бутстреп даёт несколько смещённые в сторону меньших значений доверительные интервалы (Лисовский, Павлинов, 2008). Причина в том, что «дублирование» экземпляров в матрице данных при её бутстрепировании приводит к появлению избыточных нулей в матрицах евклидовых расстояний, рассчитанных для бутстреп-реплик. Поэтому полученные для последних значения удельного объёма оказываются в среднем меньше вычисленного для исходных данных. Таким образом, показываемое бутстрепом смещение доверительного интервала для оценки объёма морфопространства объясняется не свойствами последнего (Zelditch et al., 2004), а представляет собой «математический артефакт». Следовательно, стандартная процедура бутстрепа в данном случае применима с оговорками и требует определённой доработки.

Отдельного упоминания требует та нуль-модель, которая была сформулирована выше в отношении «преemptивности» разных форм изменчивости. Разумеется, она по содержанию принципиально отличается от стандартного стохастического понимания нуль-моделей, в том числе тех, которые выдвигаются, например, при анализе заполнения морфопространства. Приписывать ей «нуль»-статус имеет смысл в связи с тем, что она предполагает простейшую причину формирования «производной» формы групповой изменчивости — её полную зависимость от «исходной» формы и отсутствие влияния других факторов. Соответственно, опровержение нуль-модели означает признание, что это последнее влияние присутствует и иные факторы хотя бы частично определяют структуру анализируемого морфопространства (разумеется, речь не идёт об указании природы этих факторов).

Очевидно, такой анализ подразумевает индивидуальный подход к признакам (см. предыдущий раздел о  $R$ -аспекте рассмотрения морфопространства). Если их совокупность считать статистическим ансамблем, в такой ситуации должна приниматься стандартная нуль-гипотеза, предполагающая случайный характер связи между фор-

мами изменчивости. Соответственно, её опровержение приводит к признанию сильного влияния каких-то факторов, упорядочивающих структуру морфопространства, в том числе и тех, которые подразумеваются вышеуказанной нуль-моделью.

### **Проблема «неевклидовости» морфопространства**

Всякое морфопространство, которое задано исходными признаками, характеризующими непосредственно особей, является неевклидовым. Это означает, что а) его оси неортогональны вследствие корреляции признаков и б) в силу аллометрических отношений между признаками их корреляции варьируют по градиентам осей.

Общая проблема здесь в том, что практически все упомянутые выше методы, используемые для описания свойств морфопространства, предполагают его евклидовость, поскольку не учитывают указанных свойств осей. Это означает, что получаемые с их помощью оценки в любом случае оказываются смещёнными и из-за этого приближёнными, несмотря на всю точность и строгость итоговых цифр. Отчасти эта мнимая точность устраняется вычислением доверительных интервалов; но они не могут считаться средством решения названной проблемы.

Межпризнаковые корреляции служат одним из основных её источников. Причина в том, что рассмотренные выше оценки абсолютных и относительных объёмов, получаемые с помощью дисперсионного и дистантного анализов, являются строго аддитивными. В них каждый признак вносит свою долю разнообразия без учёта его связей с другими признаками. Однако если признаки сильно скоррелированы, они формально «дублируют» друг друга как носители информации о разнообразии. Поэтому, очевидно, суммарная оценка разнообразия, полученная на основании таких признаков, будет (при прочих равных) завышенной в сравнении с тем случаем, когда признаки не скоррелированы (Павлинов и др., 2009).

В стандартных статистических процедурах данная проблема решается с помощью множественного **F-критерий** или «лямбда» Уилкса. Однако они позволяют оценить значимость эффектов, но не их «количество». В исследованиях, связанных с изучением морфологического разнообразия, используется переход от исходных скоррелированных признаков к ортогональным переменным, вычисляемым на их основе, таким как главные компоненты, число которых определяется заданным критерием достаточной мерности морфопространства (как она определена выше) (Zelditch et al., 2004). Возможным



решением было бы введение неких поправочных коэффициентов в оценки объёмов, учитывающие уровень скорелированности признаков (вроде коэффициента детерминации), но...

Но с содержательной точки зрения такого рода формальные решения едва ли состоятельны. Дело в том, что причины межпризнаковых корреляций бывают разными, в том числе биологически значимыми — функциональными, топографическими, эргонтическими и т.п. Кроме того, связи между размерными признаками формируются в процессе роста животных. Но как отмечалось выше, размерные различия между группами, которые мы фиксируем и анализируем как формы изменчивости, во многом обусловлены именно разной продолжительностью и/или скоростью роста особей. Следовательно, исключение таких «ростовых» корреляций формальными средствами будет означать утрату части биологического содержания и приводить к оценкам параметров морфологического разнообразия, «смещённым» в биологическом смысле.

Это значит, что при решении рассматриваемой проблемы необходимо различать «формальные» и «биологические» корреляции. Первые (между буквально «дублирующими» друг друга промерами — например, разных длин черепа) действительно следует исключать из анализа, вторые (функциональные, эргонтические и т.п.) должны, очевидно, сохраняться. Такой способ решения ещё раз возвращает нас к тому, что совокупности признаков, на основе которых исследуется разнообразие морфосистем, нельзя рассматривать как «статистические ансамбли»: и их выбор, и их анализ должны быть биологически осмысленными, т.е. опираться на методологию классической морфологии, имеющей дело с организмами и их свойствами.

Ещё один важный источник неевклидовости морфопространства — нелинейность связей между его характеристиками, означающая, что эта связь может меняться по градиенту осей. Данное обстоятельство в первую очередь необходимо принимать во внимание, работая с такими показателями как сонаправленность трендов изменчивости. Очевидным решением этого аспекта проблемы может быть «детализация» градиентов осей морфопространства и определение соответствующих характеристик для каждого фрагмента в отдельности.

### Заключение

Ниже представлены некоторые позиции, важные для развития проблематики морфологического разнообразия, которая может составить теоретическое ядро соответствующей исследовательской программы.

1. Морфологическое разнообразие (МР) есть «внешнее» проявление биологического разнообразия — имманентного свойства развивающейся структурированной биоты. МР есть макропараметр биоты, несводимый к простой сумме различий между организмами. Имеется определённое соответствие между структурой биоты и структурой МР

2. Структура биоты есть следствие действия совокупности разных категорий причин (в первую очередь экологических и исторических). Изучение свойств МР служит необходимой предпосылкой познания причин структуризации биоты.

3. Компонентами МР являются формы разнообразия (изменчивости). Со структуралистской точки зрения разные формы групповой изменчивости эквивалентны друг другу, выделенность любой из них осмысленна в контексте некоторой содержательной теории. Изучение МР есть изучение всей совокупности составляющих его форм разнообразия.

4. Между по крайней мере некоторыми формами разнообразия предполагаются определённые причинно-следственные отношения, позволяющие говорить о своего рода преемственности между ними и разделять их на «первичные» (исходные) и «вторичные» (производные). Для анализа названных отношений эффективна нуль-модель, подразумевающая прямую связь между исходными и производными формами разнообразия. Отклонения от неё свидетельствуют о действии иных причин, несводимых к преемственности.

5. Ключевым формализмом для исследований МР является концепция морфопространства; формы разнообразия образуют его подпространства. Элементарные подпространства соответствуют индивидуальной изменчивости биологически однородных групп организмов; композитные подпространства соответствуют формам групповой изменчивости. Они могут рассматриваться с точки зрения  $Q$ - и  $R$ -аспектов; для их описания используются скалярные (мерность, объём, доли, перекрывание) и векторные (направленность, сонаправленность) характеристики.

6. Разрабатываются два основных стандартных подхода к количественному анализу свойств МР: дисперсионный анализ и дистантный анализ. Существенное различие между ними состоит в том, что дополнением совокупности элементарных подпространств до общего морфопространства в первом случае является неопределённая изменчивость, во втором — подпространство, соответствующее межгрупповым различиям.

6. Основную методологическую проблему изучения МР составляет противоречие между неевклидовой природой морфопространства и «линейными» свойствами основных количественных методов его описания (см. п. 6), предполагающих аддитивность оценок его параметров. Поэтому эти оценки следует рассматривать как смещённые и приближённые. Для эффективного исследования свойств МР это противоречие должно быть устранено.

### Благодарности

Разные фрагменты настоящей статьи и изложенные в ней идеи обсуждались с А.А. Лисовским, О.Г. Нановой, А.Г. Васильевым, В.С. Лебедевым, которым я весьма признателен за критику и конструктивные предложения.

Статья подготовлена при частичной поддержке РФФИ (грант 06-04-49134-а).

### Список литературы

- Баранцев Р.Г. 2003. Синергетика в современном естествознании. М.: УРСС. 144 с.
- Беклемишев В.Н. 1994. Методология систематики. М.: КМК Sci. Press. 250 с.
- Блэкинт Р.Э. 1968. Морфометрический анализ // Математическая и теоретическая биология. М.: Мир. С. 248–273.
- Вайнберг С. 2004. Мечты об окончательной теории. М.: Едиториал УРСС. 256 с.
- Васильев А.Г. 2005. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига. 640 с.
- Воробьева Э.И., Мейен С.В. 1978. Морфологические исследования в палеонтологии // Современная палеонтология. Т.1. М.: Недра. С. 90–123.
- Заварзин Г.А. 1974. Фенотипическая систематика бактерий: пространство логических возможностей. М.: Наука. 141 с.
- Ильин В.В. 2003. Философия науки. М.: Изд-во МГУ. 360 с.
- Лисовский А.А., Павлинов И.Я. 2008. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 2. Скалярные и векторные характеристики форм групповой изменчивости // Журн. общ. биологии. Т. 69. № 6 (в печати).
- Мейен С.В. 1977. Мерономия и таксономия // Вопросы методологии в геологических науках. Киев: Наук. думка. С. 25–33.
- Павлинов И. Я. 2005. Введение в современную филогенетику (кла-

- догенетический аспект). М.: Тов-во научно изд. КМК. 391 с.
- Павлинов И.Я., Нанова О.Г. 2009. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 3. Дистантный анализ объема и заполнения морфопространства // Журн. общ. биологии. Т. 70. № 1 (в печати).
- Павлинов И.Я., Нанова О.Г., Спасская Н.Н. 2008. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 1. Соотношение разных форм групповой изменчивости // Журн. общ. биологии. Т. 69. № 5 (в печати).
- Павлинов И.Я., Нанова О.Г., Спасская Н.Н. 2009. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 4. Оценки долей разных форм изменчивости с помощью дисперсионного анализа // Журн. общ. биологии. Т. 70. (в печати).
- Перминов В.Я. 2001. Философия и основания математики. М.: Прогресс — Традиция. С. 37–40.
- Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.
- Фалеев В.И., Галактионов Ю.К., Васильев А.Г. 2003. Общие проблемы изучения внутривидовой морфологической изменчивости млекопитающих // Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. Новосибирск: Изд-во СО РАН. С. 8–26.
- Чайковский Ю.В. 1990. Элементы эволюционной диатропики. М.: Наука. 270 с.
- Шварц С.С. 1963. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения // Зоол. журн. Т. 42. Вып. 3. С. 417–433.
- Шишкин М.А. 1988. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т.1. М.: Недра. С.142–169.
- Шмальгаузен И.И. 1968. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука. 224 с.
- Яблоков А.В. 1966. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука. 364 с.
- Brooks D.R., Wiley E.O. 1986. Evolution as entropy. Chicago: Univ. Chicago Press. 335 p.
- Eldredge N., Cracraft J. 1980. Phylogenetic patterns and the evolutionary process. N.Y.: Columbia Univ. Press. 349 p.
- Erwin D.H. 2007. Disparity: morphological pattern and developmental context // Palaeontol. Vol. 50. Pt 1. P. 57–73.
- Foote M. 1996. Models of morphological diversification // Eds D. Jablonski, D. Erwin, J. Lipps / Evolutionary paleobiology. Chicago: Univ. Chicago Press. P. 62–86.

- Gould S J. 1989. *Wonderful life*. N.Y.: Norton, 347 p.
- Kluge A.G., Kerfoot W.C. 1973. The predictability and regularity of character divergence // *Amer. Natur.* Vol. 107. P. 426–442.
- Levinton J. 1988. *Genetics, paleontology, and macroevolution*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 637 p.
- Lyons-Weiler J., Hoelzer G.A., Tausch R.J. 1996. Relative apparent synapomorphy analysis (RASA). I: The statistical measurement of phylogenetic signal // *Mol. Biol. Evol.* Vol. 13. № 6. 3. 749–757.
- McGhee G.R. 1991. *Theoretical morphology: the concept and its applications* // Eds N.L. Gilinsky, P.W. Signor / *Analytical paleobiology. Short courses in paleontology*, Vol. 4. Knoxville (Tenn.): Paleontol. Soc. P. 87–102.
- McGhee G.R. 1999. *Theoretical morphology: the concept and its application*. N.Y.: Columbia Univ. Press. 316 p.
- Miles D.B., Dunham A.E. 1993. Historical perspectives in ecology and evolutionary biology: the use of phylogenetic comparative analysis // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* Vol. 24. P. 587–619.
- Mitton J. 1997. *Selection in natural populations*. Oxford: Oxford Univ. Press. 256 p.
- Nei M., Kumar S. 2000. *Molecular evolution and phylogenetics*. Oxford: Oxford Univ. Press. 333 p.
- Norton B.G. 1986. *The preservation of species: the value of biological diversity*. Princeton (NJ): Princeton Univ. Press. 315 p.
- Page R.D.M. 2006. Phyloinformatics: toward a phylogenetic database // Eds X. Wu, L. Jain [et al.] / *Data Mining in Bioinformatics*. Berlin: Springer. P. 219–241.
- Pavlinov I.Ya.. 2007. On the structure of biodiversity: some metaphysical essays // Ed. J. Schwarz. *Focus on Biodiversity Research*. L.: Nova Sci Publ. P. 101–114.
- Pavlinov I.Ja., Puzachenko A.Yu., Shenbrot G.I., Rossolimo O.L. 1993. Comparing various forms of morphological diversity by means of dispersion analysis (exemplified by studying measurable morphological traits variation in three rodent genera, Mammalia) // *Журн. общ. биологии*. Т. 54. № 3. С. 324–328.
- Pie M. R., Weitz J.S. 2005. A null model of morphospace occupation // *Amer. Natur.* Vol. 166. P. 1–13.
- Raup D., Gould S.J. 1974. Stochastic simulation and evolution of morphology: towards a nomothetic paleontology // *Syst. Zool.* Vol. 23. № 3. P. 305–322.
- Roy K., Foote M. 1997. Morphological approaches to measuring biodiversity // *Trends Ecol. Evol.* Vol. 12. № 7. P. 277–281.

- Sarkar S. 2002. Defining “biodiversity”; assessing biodiversity // *The Monist*. Vol. 85. P. 131–155.
- Sarkar S., Margules C. 2001. Operationalizing biodiversity for conservation planning // *J. Biosci.* Vol. 27. Suppl. 2. P. 299–308.
- Sneath P.H.A., Sokal R.R. 1973. Numerical taxonomy: principles and practice of numerical classification. San Francisco: W.H. Freeman. 573 p.
- Sohn M.-W. 2001. Distance and cosine measures of niche overlap // *Social Networks*. Vol. 23. № 1. P. 141–165.
- Salisbury B.A. 1999. Strongest evidence: maximum apparent phylogenetic signal as a new cladistic optimality criterion // *Cladistics*. Vol. 15. № 2. P. 137–149.
- Zelditch M., Swiderski D., Sheets D.H., Fink W. 2004. Geometric morphometrics for biologists. Elsevier: Acad. Press. 416 p.