

На правах рукописи

Пузаченко Андрей Юрьевич

**ИНВАРИАНТЫ И ДИНАМИКА
МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ
(НА ПРИМЕРЕ ЧЕРЕПА МЛЕКОПИТАЮЩИХ)**

Специальность: 03.02.04 – зоология

**Автореферат диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

Москва - 2013

Работа выполнена в Лаборатории биогеографии
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Института географии РАН

Официальные оппоненты:

Давид Бежанович Гелашвили

доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой экологии биологического факультета Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского

Владимир Михайлович Захаров

доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, заведующий лабораторией постнатального онтогенеза Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института биологии развития РАН

Аркадий Борисович Савинецкий

доктор биологических наук, заведующий лабораторией биогеоценологии и исторической экологии им. В.Н. Сукачева Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Ведущее учреждение: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт РАН

Защита диссертации состоится 22 октября 2013 года в 14 часов на заседании Диссертационного Совета Д 002.213.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071 Москва, Ленинский проспект, 33
email: admin@sevin.ru, www.sevin.ru.
Телефон/факс: (495) 952-35-84

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения общей биологии РАН по адресу: 119071 Москва, Ленинский проспект, 33.

Автореферат разослан _____ 2013 года

Ученый секретарь
Диссертационного Совета
кандидат биологических наук

Кацман Е.А.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Несмотря на широкое внедрение молекулярно-генетических методов, методов биологии развития и других исследовательских технологий, основной объем информации о разнообразии организмов по-прежнему добывается в процессе количественных морфологических исследований (Klingenberg, 2002). В последние 30-35 лет исследования варьирования размеров и формы организмов проводятся с широким использованием аппарата статистического многомерного анализа в рамках направления, получившего название «морфометрия» (Павлинов, 2008; 2010; Поздняков, 2010 и др.; Badyaev et al., 2000; Foote, 1990; 1992; 1994; 1997; Klingenberg, 1996; 2008; Klingenberg, Zimmermann, 1992; McGhee, 1991; Rohlf et al., 1996; Polly, 2008; Ricklefs et al., 1983; 1980; Stevens, Willing, 2000; Zelditch, et al., 2008; Zelditch, Carmichael, 1989 и др.). В общем случае многомерный морфометрический анализ направлен на обнаружение порядка (правил, закономерностей) в варьировании множества морфологических измерений на выборках организмов и отображение положения признаков («промеров») или особей в моделируемом многомерном пространстве, обозначаемом как «морфологическое пространство». В целом, методы морфометрии показали свою эффективность в решении задач таксономии, индивидуального развития, эволюции и др. В тоже время, анализ современной литературы в этой области свидетельствует о том, что за редким исключением (Яблоков, 1966; Павлинов, 2008; 2010), морфологическое разнообразие организмов, как самостоятельный феномен, не рассматривается в качестве приоритетного предмета исследования в морфометрии. Отсутствуют модель и обоснования методов и переменных (параметров) для измерения морфологического разнообразия.

Актуальность темы исследования обусловлена необходимостью развития теории морфологического пространства с целью выявления общих закономерностей морфологического разнообразия, как одного из проявлений общего феномена биологического разнообразия, правил его организации, функционирования и эволюции. Актуальны задачи как разработки собственно теории морфологического разнообразия в морфометрии, так и методов его измерения и оценки параметров состояния морфологических систем.

Предметом исследования является морфологическое (структурное) разнообразие черепа млекопитающих. При формулировке «рабочих гипотез» исходили из общих представлений о черепе млекопитающих, как о сложной высокоспециализированной функциональной костной системе (Ромер, Парсон, 1992; Trainor et al., 2003) с ограниченными возможностями изменений в отношении отдельных его частей (подсистем черепа). При этом феномен морфологического разнообразия черепа рассматривается не только как одно из проявлений феномена биологического разнообразия, но и как результат процессов самоорганизации сложной системы черепа на разных масштабах времени и пространства (от индивидуального развития до эволюции).

Изучению закономерностей морфологического разнообразия препятствует ряд не решенных проблем, ключевыми из которых являются: 1) недостаточность существующей теории морфологического пространства и морфологического разнообразия в морфометрических исследованиях и 2) отсутствие обоснования количественных параметров (переменных) морфологического разнообразия – параметров состояния морфосистемы в морфологическом пространстве.

Основные цели работы состояли в: 1) разработке общей теоретической модели морфологического пространства в морфометрии, 2) обосновании комплекса переменных – параметров морфологического разнообразия и методов их измерения и 3) выявлении общих закономерностей («правил») варьирования параметров морфологического разнообразия размеров и пропорций черепа млекопитающих.

Для достижения поставленных целей решены следующие *задачи*: 1) обоснована наиболее общая модель эмпирического морфологического пространства, 2) обоснован способ построения морфопространств размеров и пропорций черепа млекопитающих, в т.ч. выбор метрик, метода построения и оценки размерности; 3) обоснован широкий перечень параметров морфологического разнообразия, исследованы их статистические свойства и дана биологическая интерпретация; 4) выявлены ограничения варьирования параметров морфологического разнообразия размеров и пропорций черепа на выборке видов – представителей пяти современных отрядов млекопитающих.

Научная новизна. Данное исследование морфологического разнообразия черепа млекопитающих является вполне оригинальным по постановке проблемы, решаемым задачам, совокупности используемых методов, объектам исследования и объему исследованного материала. В работе впервые:

1. предложена общая теоретическая модель и методологическая база для измерения морфологического разнообразия (на примере морфологических систем черепа млекопитающих), где параметры морфологического разнообразия являются переменными структуры морфологического пространства морфосистемы;
2. предложен метод измерения морфологического разнообразия на непрерывных переменных – координатах морфологического пространства;
3. обоснован комплекс переменных – макропараметров морфологического разнообразия размеров и пропорций черепа млекопитающих;
4. описаны закономерности морфологического разнообразия морфосистем черепа млекопитающих, в т.ч. выявлены «инварианты» и «нормы» для макропараметров морфологического разнообразия;
5. исследована онтогенетическая динамика морфологического разнообразия в постнатальном онтогенезе черепа представителей трех отрядов млекопитающих (грызуны, парнокопытные, хищные) и показана квазициклическая динамика состояния морфосистем в фазовом пространстве;

6. показана чувствительность состояния (параметров разнообразия) морфосистем черепа млекопитающих к потенциальным управляющим параметрам – биоценотическим и физическим факторам внешней среды;
7. на примере передних моляров *Borsodia* (Rodentia) описаны изменения макропараметров морфологического разнообразия и динамика состояний морфосистем в эволюционном масштабе времени.

Теоретическая значимость работы обусловлена ее новизной и заключается:

1. в разработке общей теории эмпирического морфологического пространства;
2. разработке и апробации новых подходов к измерению морфологического разнообразия;
3. в проверке ряда гипотез о самоорганизации сложных систем на примере черепа млекопитающих;
4. в теоретическом обосновании и доказательстве на эмпирических данных существования «инварианта» меры организованности морфологического разнообразия черепа млекопитающих;
5. в формулировке общей гипотезы о квазициклическом механизме самоорганизации сложной системы черепа млекопитающих в постнатальном онтогенезе;
6. в формулировке гипотезы о самоорганизации морфосистемы черепа млекопитающих в форме сложных «циклов», подобных «адаптивным циклам Холлинга».

Практическая значимость работы выражается:

1. в разработке и апробации метода количественного измерения морфологического разнообразия, и оценки состояния морфосистем, потенциально пригодного для измерения морфологического разнообразия не только черепа млекопитающих;
2. в возможности использования теоретических и методических результатов работы при изучении морфологического разнообразия эволюционно удаленных групп организмов.

Методы исследований. В работе использованы традиционные для морфометрических исследований методы многомерного статистического анализа данных (для построения морфопространств) и менее традиционные методы информационно-статистического анализа (для измерения морфологического разнообразия). Для построения моделей морфопространств применялось неметрическое многомерное шкалирование (НМШ) (Kruskal, 1964). В качестве метрик для оценки «морфологических дистанций» использовали дистанцию Евклида (различия по размерам черепа) и ранговую корреляцию τ_b Кендалла (различия по пропорциям или форме черепа). Для измерения морфологического разнообразия обосновано использование девяти переменных, характеризующих модель морфологического подпространства в целом: 1) размерность морфопространства, 2) информационная энтропия морфопространства, 3) энтропия, нормированная на размерность морфопространства, 4) мера

организованности морфологического разнообразия, рассчитываемая на базе выравненности, 5) совместная информация координат морфологического пространства, 6) расхождение Кульбака-Лейблера – оценка величины отклонения модели морфопространства от гипотетического состояния «равновесия», 7-8) параметры a и b ранговых распределений, 9) информационная (фрактальная) размерность. Для оценки статистической значимости «рабочих гипотез» применялись стандартные параметрические и непараметрические тесты.

Проблема закономерностей морфологического разнообразия рассматривалась в широком контексте мультидисциплинарного исследования структурно-функциональной сложности «живого вещества» (Красилов, 1986; Adami, 2002; 2003; Botta-Dukót, 2005; Neulighen, 1996; Maug, 2001; и др.).

Основные результаты работы, являющиеся или целиком оригинальными, или содержащими элементы новизны, формулируются в форме следующих **основных положений, выносимых на защиту**:

1. предложена новая теоретическая модель морфологического пространства морфосистемы; обоснована иерархия моделей: «морфосистема» – «морфопространство» – «метамодель»; даны взаимодополняющие интерпретации модели морфопространства – модель фазового пространства (базовая модель), информационно-кибернетическая модель «морфологического регулятора Эшби» и синергетическая модель; обоснованы интерпретации координат морфопространства как «обобщенных переменных», «информационных каналов» (элементов «морфорегулятора») и синергетических «параметров порядка»;
2. дано обоснование (вывод) девяти переменных структуры морфопространства – макроскопических параметров морфологического разнообразия, изучены их статистические свойства и предложена биологическая интерпретация применительно к черепу млекопитающих;
3. получены вероятные оценки «инвариантов» всех макропараметров морфологического разнообразия; для меры организованности морфологического разнообразия размеров и пропорций черепа млекопитающих доказано существование «инвариантного значения» ≈ 0.31 , теоретически предсказываемого в качестве следствия теоремы К. Шеннона о пропускной способности канала связи с шумом; «инварианты» макропараметров морфологического разнообразия интерпретируются, как индикаторы границ области фазового пространства, в которой обеспечиваются условия устойчивости морфосистем;
4. варьирование макропараметров морфологического разнообразия черепа взрослых животных ограничено таким образом, что большая часть значений попадает в относительно узкий интервал или «норму», а их эмпирические распределения характеризуются высокой асимметрией; «нормы» характеризуют разброс значений макропараметров

- морфологического разнообразия, при котором обеспечиваются условия стационарного состояния морфосистем черепа у взрослых особей;
5. макропараметры морфологического разнообразия демонстрируют инвариантность по отношению к системе измерений черепа и практически не демонстрируют аллометрической зависимости от размеров животных;
 6. параметры морфологического разнообразия размеров и пропорций черепа млекопитающих демонстрируют устойчивые количественные различия и, в среднем, не коррелируют друг с другом;
 7. практически все макропараметры морфологического разнообразия черепа млекопитающих проявляют чувствительность к потенциальным внешним управляющим параметрам (биоценотическим и физическим факторам внешней среды); внутри вида состояние морфосистемы черепа и морфологическое разнообразие может находиться в зависимости от изменений условий среды и не остается постоянным во времени и пространстве;
 8. в постнатальном онтогенезе морфосистема черепа млекопитающих претерпевает закономерные смены состояний, характеризующиеся разной величиной организованности морфологического разнообразия и других макропараметров морфологического разнообразия;
 9. в соответствие с наблюдаемым интервалом варьирования меры организованности разнообразия, делается вывод о том, что подавляющее большинство морфосистем черепа млекопитающих, пребывают в диапазоне состояний от «вероятностного» состояния до переходного к «детерминированному» по классификации Бира (Бир, 1963).

Личный вклад автора. В диссертации представлены результаты исследований, выполненных целиком самим автором или при его непосредственном участии. Личный вклад состоит в постановке задач исследования, разработке теоретической модели и в обосновании методов измерения морфологического разнообразия, в обобщении полученных результатов.

Апробация работы. Результаты исследования докладывались на всероссийских, международных совещаниях, конференциях и конгрессах: «Экологические проблемы охраны живой природы» (Москва, 1990), «Seminar on the biology and conservation of the wildcat (*Felis selvestris*)» (Nancy, France, 1992), «Экология популяций: структура и динамика» (Пушино 1994), «Стратегия изучения биоразнообразия наземных животных» (Москва, 1995), «I-th Int. Symp. Physiology and Anthology of Wild and Zoo animals» (Berlin, Germany, 1996), «Динамика биоразнообразия животного мира» (Москва, 1996), «Сурки Голарктики как фактор биоразнообразия. III Международная Конференция по суркам» (Чебоксары, 1997), «Euro-American Mammal Congress» (Santiago de Compostela, Spain, 1998), «VI съезд Териологического общества» (Москва, 1999), «Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии» (Москва, 1999), «Вопросы современного охотоведения» (Москва, 2002), «Систематика, филогения и палеонтология

мелких млекопитающих» (С.-Петербург, 2003), «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 2006), «Териофауна России и сопредельных стран (VIII съезд Териологического общества)» (Москва, 2007), «Млекопитающие горных территорий» (Нальчик, 2007), «11-th International conference Rodens et Spatium on Rodent biology» (Мышкин, 2008), «III Дружининские чтения: «Комплексные исследования природной среды в бассейне реки Амур» (Хабаровск, 2009), «Целостность вида у млекопитающих (изолирующие барьеры и гибридизация)» (Перергоф, 2010), «11th ICAZ International Conference» (Paris, France, 2010), «16-th International Cave Bear and Lion Symposium. EuroSpeleoProject, (Saône-et-Loire, France, 2010), «Териофауна России и сопредельных территории. (IX Съезд Териологического общества при РАН)» (Москва, 2011), «Modern achievements in population, evolutionary and ecological genetics – МАРЕЕГ» (Владивосток, 2011), «The 13th Rodens et Spatium - International Conference on Rodent Biology» (Rovaniemi, Finland, 2012).

По теме диссертации имеется 75 научных публикаций, в том числе 50 статей в международных, всероссийских и региональных изданиях, одна коллективная монография и 24 тезисов отечественных и зарубежных конференций; 34 статьи опубликованы в изданиях из перечня ВАК России.

Объём и структура работы. Диссертация состоит из введения, семи глав, заключения, списка цитированной литературы и семи приложений. Текст диссертации изложен на 417 страницах. Список цитируемой литературы состоит из 538 работ, в том числе 219 на русском и 319 на иностранных языках. Работа иллюстрирована 45 таблицами и 97 рисунками.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **введении** приводится обоснование работы, сформулированы её актуальность, основные цели и задачи, теоретическая и практическая значимость, дана общая характеристика предмета и объектов исследования и сформулированы *основные выносимые на защиту положения*.

В **первой главе «Базовая модель, основные гипотезы, программа исследования морфологического разнообразия»** приводится теоретическое описание используемой в работе модели морфологического пространства, формулируются основные определения и понятия, рабочие гипотезы и излагается принятая в работе программа исследования морфологического разнообразия.

Морфологическое (структурное) разнообразие организмов является частным случаем более общего феномена биологического разнообразия (Пузаченко Ю., Пузаченко А., 1996; Лебедева, Криволицкий, 2002; Павлинов, 2010; Pielou, 1975; McNeely et al., 1990; Tilman, 2001; Пузаченко Ю., 2009 и др.) и представляет одно из проявлений неоднородности «живого вещества» (Вернадский, 1978).

Особь (организм) принимается в качестве наименьшей «единицы» анализа. «*Морфологическая система*» черепа млекопитающих определяется как множество (статистический ансамбль) черепов, заданное на множестве

всевозможных переменных – признаков черепа. Различия между элементами множества задаются с помощью метрики – способа измерения морфологических дистанций.

Морфологическое (эмпирическое) пространство («базовая модель») это математическая модель евклидова пространства со свойствами фазового пространства, конструируемая, прежде всего, с целью компактного представления морфологических дистанций между особями. Модель эмпирического морфологического пространства уникальна по отношению к конкретной морфосистеме.

Элементом морфопространства является – *микросостояние морфосистемы* с уникальным набором значений координат, однозначно определяющих ее положение относительно других микросостояний. В отличие от элемента морфосистемы (черепа) число переменных микросостояния морфологического пространства ограничено числом координат - размерностью морфопространства.

Переменные (макроскопические переменные) модели морфопространства представлены его координатами – обобщенными переменными, содержащими информацию о варьировании многих исходных микропеременных (измерений) черепа. Каждая координата морфопространства содержит независимую информацию. Между микросостоянием в морфологическом пространстве и элементом морфосистемы имеется взаимоднозначное соответствие. На модель морфопространства не накладывается никаких содержательных ограничений (кроме ограничений, связанных с методом построения). Биологическая, содержательная интерпретация координат проводится апостериорно.

Для построения морфологического пространства необходимо: 1) на множестве элементов морфосистемы черепа задать *метрику* и 2) подобрать способ расчета координат морфопространства, в котором наилучшим образом воспроизводятся морфологические дистанции между элементами морфосистемы. Совокупность морфологических дистанций между микросостояниями морфосистемы определяет уникальную внутреннюю *структуру морфопространства*.

Морфологическое разнообразие для модели морфологического пространства морфосистемы выступает как характеристика (переменная) структуры этого пространства. Для оценки морфологического разнообразия модель не предусматривает никакой другой, дополнительной информации, кроме попарных морфологических дистанций между всеми микросостояниями морфосистемы.

Преимущества использования статистической модели фазового пространства, как простейшей модели эмпирического морфологического пространства, обусловлены: 1) тем, что она позволяет интерпретировать «морфологическое разнообразие» как «переменную» структуры моделируемого морфологического пространства; 2) тем, что она имеет вероятностную трактовку и предполагает возможность количественной оценки переменных морфологического разнообразия по значениям

координат микросостояний морфосистемы; 3) с тем, что, эта модель, по-видимому, включает в себя, как частные, основные модели эмпирических морфопространств, предложенные ранее, 4) тем, что позволяет «переинтерпретировать» содержание координат морфопространства без изменения структуры самой модели.

В главе дан краткий анализ «исследовательских программ» морфометрических исследований двадцатого века. Показано постепенное расширение предмета исследования и развитие технологии анализа данных. Исследовательские программы А.В. Яблокова (Яблоков, 1966) и И.Я. Павлинова (Павлинов, 2010 и др.) наиболее близки по формулировке задач к программе исследований данной работы.

В заключение главы сформулированы основные задачи, которые необходимо решить для достижения поставленных в работе целей.

В главе «Энтропия-информация и разнообразие в исследованиях сложных систем» дана краткая характеристика понятия «энтропии-информации» в различной трактовке и предпринята попытка показать основания для интерпретации «базовой модели» морфопространства с позиций разных дисциплин (термодинамика, кибернетика, теория информации и синергетика), а также причины использования энтропийной меры и ее производных показателей в качестве макроскопических параметров морфологического разнообразия черепа млекопитающих.

Статистическое описание свойств, структуры и динамики сложных систем, к которым относится и череп млекопитающих, является неизбежным следствием невозможности одновременного «контроля» состояния всех элементов и переменных сложной системы. При этом также неизбежно обращение к относительно простым физическим моделям. Рассмотрены формулировки соответствующих задач в физике (термодинамика, статистическая физика, неравновесная термодинамика), кибернетике, теории информации, синергетике и теории категорий (Левич, 2009), приводящие к понятию «энтропии-информации». Несмотря на разные «основания» существует общее представление о том, что «физическая» и «информационная» энтропии содержательно близки (или даже тождественны) и отражают одни и те же свойства сложных систем (Бриллюэн, 1960; Rényi., 1961; Jost, 2006; Keylock, 2005 и др.). *Разнообразие* - наиболее общее свойство, наблюдаемое у всех сложных систем. Разнообразие представляет собой характеристику («функцию») состояния систем. Во многих случаях, *энтропия* или производные показатели являются наилучшими количественными оценками разнообразия. Понятие энтропии имеет независимые основания в разных естественных науках, что предполагает возможность широкого междисциплинарного «заимствования» идей, моделей, гипотез и интерпретаций в рамках мультидисциплинарного подхода к исследованию морфологического разнообразия.

Наиболее простая вероятностно-статистическая интерпретация базовой модели позволяет перейти к измерению морфологического разнообразия с использованием энтропии. Микросостояния морфосистемы

характеризуются разной «вероятностью обнаружения» в разных частях фазового пространства. Разбив пространство на k^d (d – размерность модели, k – число градаций, зависящее от объема выборки) равных объемов, можно подсчитать число микросостояний в каждом из них. Полученное распределение будет уникально для конкретной модели морфопространства. Естественным параметром, характеризующим это распределение, будет энтропия. Для данного статистического ансамбля, представленного в фазовом пространстве размерности d , энтропия равна сумме энтропий по каждой из d координат. Правомерность суммирования энтропий следует из того, что переменные-координаты должны быть ортогональны по условию метода их выделения. В результате, макроскопическому состоянию морфосистемы сопоставляется уникальное значение макроскопического параметра - энтропии. Значение энтропии зависит от распределения микросостояний, т.е. от структуры морфопространства. Следовательно, согласно определению, энтропия является его переменной морфологического разнообразия. Используя те же свойства базовой модели морфопространства можно ввести другие информационно-статистические параметры, связанные с распределениями микросостояний. Все они, так же как энтропия, будут разными функциями структуры морфопространства.

В *третьей главе «Объекты исследования и объем материала»* подробно описаны объекты исследования. Основной материал представлен промерами черепа/нижней челюсти/зубов млекопитающих - представителей 5 отрядов (Soricomorpha, Artiodactyla, Perissodactyla, Carnivora, Rodentia), 13 семейств (Soricidae, Bovidae, Cervidae, Canidae, Felidae, Mustelidae, Ursidae, Equidae, Cricetidae, Dipodidae, Sciuridae, Gliridae, Spalacidae), 34 родов (*Bison*, *Capra*, *Alces*, *Alopex*, *Felis*, *Martes*, *Meles*, *Mustela*, *Ursus*, *Equus*, *Cricetulus*, *Borsodia*, *Allactaga*, *Pygeretmus*, *Paradipus*, *Dipodinae*, *Allactodipus*, *Stylodipus*, *Eremodipus*, *Jaculus*, *Cardiocranius*, *Salpingotus*, *Euchoreutes*, *Zapus*, *Napaeozapus*, *Sicista*, *Marmota*, *Glis*, *Spalax*, *Nannospalax*, *Microspalax*, *Myospalax*, *Sorex*) и 76 видов (5542 особи). Динамика морфологического разнообразия в постнатальном онтогенезе исследована на разновозрастных выборках черепов обыкновенного слепыша (*Spalax microphthalmus*), зубра (*Bison bonasus*), куницы (*Martes martes*) и песца (*Alopex*=*Vulpex lagopus*). Основными объектами изучения динамики параметров разнообразия на эволюционном масштабе времени были передние моляры грызунов рода *Borsodia* (Arvicolidae) (Tesakov, 1993; Chaline et al., 1999; Mayhew, 2008). Дополнительный материал по элементам посткраниального скелета включал промеры экстерьера зубров *B.b.bonasus* и «зубробизонов» (*B.b.bonasus* x *B.bison*), 2) промеры пястной кости позднплейстоценовых лошадей *E. ferus*, 3) измерения элементов крыла 52 видов летучих мышей надсемейства подковоносообразных Rhinolophoidea.

Четвертая глава «Методы исследования» посвящена обоснованию и описанию свойств методов построения эмпирического морфопространства морфосистем черепа и макропараметров морфологического разнообразия. Разработана общая методологическая основа исследований

морфологического разнообразия черепа в морфологических исследованиях и описана общая последовательность анализа первичных данных.

«Нулевая» статистическая гипотеза, лежавшая в основе всех частных исследований морфологического разнообразия черепа млекопитающих, состоит в предположении однородности статистического ансамбля. Однородность предполагает статистически случайное варьирование микропеременных (измерений черепа), морфологических дистанций и микросостояний морфосистемы в фазовом пространстве. Принятая в работе гипотеза состоит в том, что эти распределения по параметрам должны соответствовать нормальному распределению.

Последовательность анализа данных включает следующие основные шаги: 1) поиск «выбросов» в значениях микропеременных, 2) стандартизация микропеременных, 3) расчет морфологических дистанций между всеми элементами морфосистемы с метриками, отражающими разнообразие размеров и пропорций черепа, 4) построение модели морфологического разнообразия – эмпирического морфопространства, 5) расчет макропараметров морфологического разнообразия на основе координат морфопространства.

Применение различных вариантов метрик Миньковского для измерения различий в размерах черепа выявило однозначные преимущества дистанции Евклида. В качестве метрики для оценки морфологических дистанций по пропорциям черепа экспериментально доказана пригодность коэффициента ранговой корреляции τ_b Кендалла. К преимуществам корреляционной меры нужно отнести использование одних и те же измерений для описания и размеров и пропорций черепа, техническую простоту и относительно низкие трудозатраты. Метрика Евклида порождает обычное евклидово пространство, корреляционная метрика – криволинейное пространство.

Экспериментально (на моделях и реальных выборках) показано, что неметрическое многомерное шкалирование (НМШ) является одним из самых эффективных методов построения морфологического пространства. Дано описание способа оценки оптимальной размерности морфопространства, координатами которого являются оси НМШ.

Результат применения НМШ зависит от структуры модельного пространства, в частности, от нарушений его однородности и кривизны. Зафиксировано снижения адекватности результатов НМШ (как и других методов снижения размерности) в зависимости от «масштаба» морфосистемы в ряду «популяция → группа популяций → подвид, группа подвидов → вид → семейство...». Выявленная зависимость косвенно указывает на «неевклидовость» морфологического пространства морфосистем черепа в целом.

Таблица 1.

Макроскопические параметры морфологического разнообразия морфосистем черепа млекопитающих

№	Название	Формула/ обозначение	Краткая характеристика
1	Размерность модели эмпирического морфопространства, число макроскопических переменных, «параметров порядка»	d	Число линейно независимых переменных (координат или макропеременных морфопространства, параметров порядка, информационных каналов связи) в модели морфологического пространства: модель разнообразия размеров (ds) и модель разнообразия пропорций черепа, (df)
2	Энтропия (H) - валовая энтропия и морфологического разнообразие (D)	$H = - \sum_{j=1}^d \sum_{i=1}^k p_i \log_2 p_i;$ $k = 1 + \log_2 N$ $D = 2^H$	Энтропия распределения микросостояний морфосистемы в модели морфологического пространства – сумма энтропии («валовая» энтропия) всех координат эмпирического морфопространства. Число градаций k логарифмически связано с числом микросостояний системы (= объемом выборки, N).
3	Удельная энтропия и удельное морфологического разнообразия	$H_d = H/d$ $D_d = D/d$	Инвариант энтропии и разнообразия, независимый от размерности модели.
4	Мера организованности (избыточности) морфологического разнообразия	$MO = \frac{H_{\max} - H}{H_{\max}} =$ $1 - \frac{\sum_{i=1}^d H_i}{d \log_2 k}$	Мера упорядоченности, организованности морфологического разнообразия. Рассчитывается на основе значений энтропии по каждой координате морфопространства. Максимальное значение $MO = 1$, минимальное – 0. Теоретически рассчитанная величина $MO = 1 - \frac{1}{\log_2 e} \approx 0.3068$ соответствует пропускной способности «морфорегулятора Эшби» при соотношении «сигнал»/«шум»=1.

№	Название	Формула/ обозначение	Краткая характеристика
5	Расхождение Кульбака-Лейблера (J)	$J(1, 2) = \sum_{i=1}^k (p_i^1 - p_i^2) \log_2 \left(\frac{p_i^1}{p_i^2} \right)$	«Дистанция» между распределением микросостояний морфосистемы и распределением, соответствующим гипотезе «равновесия системы», в соответствие с которой микросостояния в морфологическом пространстве имеют нормальное (гауссовское) распределение. J_s – модель морфопространства размеров и J_f – пропорций черепа.
6	Нормированная совместная энтропия/средняя совместная (взаимная) информация/ условная информация связи	$I_n = 1 - \frac{Hd_1 \dots Hd_n}{\sum_1^n H_{\max}}$ $1 - \frac{Hd_1 \dots Hd_n}{n \log_2 ((\log_2 N) + 1)}$	Нормированная мера информационной связи между макроскопическими обобщенными переменными - координатами модели эмпирического морфопространства.
7	Удельная энтропия дихотомической классификации	$H(L) = AL; A \leq 1$	Коэффициент регрессии (A) в уравнении зависимости энтропии (H) дихотомической классификации от уровня классификации L ; информационная (фрактальная) размерность морфологического пространства.
8, 9	Параметры a и b ранговых распределений	$p_i = ae^{bi} - \text{Гиббса}$ $p_i = ae^{b \log(i)} - \text{Ципфа}$ $p_i = ae^{b \log(c+i)} - \text{Ципфа-Мандельброта}$	a - множитель Лагранжа в выражении для оценки вероятности нахождения элемента статистического ансамбля в микросостоянии i . В термодинамике – свободная энергия системы; Переменная объема морфопространства, занимаемого микросостояниями морфосистемы. b - множитель Лагранжа в выражении для оценки вероятности нахождения элемента статистического ансамбля в микросостоянии i . В термодинамике обратно пропорционален абсолютной температуре системы. Переменная структурированности (неоднородности) распределения микросостояний в модели морфопространства.

Обобщенные макроскопические переменные – координаты морфопространства являются основой для получения значений макропараметров морфологического разнообразия. Перечень и описание макропараметров морфологического разнообразия представлены в Таблице 1. Показано экспериментально и на объектах, что возможность биологической интерпретации макропараметров, обусловлена их чувствительностью к различным аспектам структуры распределений микросостояний в морфопространстве (структуры морфологического разнообразия). Помимо информационных макропараметров изучены статистические свойства и возможности использования параметров ранговых распределений (Левич, 1978 и др.) как макропараметров разнообразия. В работе исследованы три типа ранговых распределений: Гиббса, Ципфа и Ципфа-Мандельброта. Исходя из теории и эмпирических данных, утверждается, что параметры ранговых распределений также являются макропараметрами морфологического разнообразия.

Базовая модель морфопространства имеет дополнительные интерпретации – *информационно-статистическую*, *кибернетическую* и *синергетическую*. В первом случае координаты морфопространства сопоставляются с независимыми информационными каналами с определенной (измеряемой) пропускной способностью. В кибернетической интерпретации морфопространство представляет модель «морфологического регулятора Эшби», который поддерживает разнообразие морфосистемы в «допустимых» границах. В контексте синергетической трактовки макропеременные морфопространства эквивалентны «параметрам порядка» или «модам», «контролирующим» и ограничивающим разнообразие отдельных структур черепа. Эти ограничения выражаются, в частности, в корреляции отдельных промеров черепа, в существовании «блоков», подсистем черепа, разнообразие которых относительно независимо и контролируется разными параметрами порядка.

Расширенная трактовка модели морфопространства позволяет использовать результаты теории для формулировки гипотез о правилах организации морфологического разнообразия. Основная гипотеза предсказывает существование верхней границы организованности морфологического разнообразия, *инвариантной* для черепа млекопитающих. Существование такой границы является следствием теоремы К. Шеннона о пропускной способности информационного канала связи с шумом. Вторая гипотеза предполагает наличие «норм» – наиболее вероятных и относительно «узких» интервалов варьирования макропараметров разнообразия. Существование «норм» отражает работу гипотетического «морфологического регулятора Эшби» по поддержанию морфосистем в стационарном состоянии.

Совокупность макроскопических параметров морфологического разнообразия образует новый набор переменных, который описывает разнообразие «частных» моделей морфопространств. Эти переменные являются исходными данными для построения модели пространства

морфологического разнообразия следующего уровня общности – *метамоделей*. Принципы построения метамоделей аналогичны принципам построения эмпирических морфопространств. Экспериментально показано, что для построения этой модели наилучший результат дает применение метода главных компонент. Координаты метамоделей (параметры порядка) позволяют рассчитать аналогичный набор макропараметров разнообразия, значения которых интерпретируются как «инварианты» соответствующих макропараметров морфологического разнообразия черепа млекопитающих. Инварианты характеризуют некоторые «предельные» свойства множества частных моделей морфологических пространств. В частности, построение метамоделей позволило проверить на эмпирических данных теоретически обоснованную гипотезу о существовании «критической» величины меры организованности морфологического разнообразия черепа млекопитающих. Построение метамоделей логически завершает модельный ряд: «морфосистема» - «морфологическое пространство» – «метамодель».

В *пятой главе «Инварианты и нормы параметров морфологического разнообразия черепа млекопитающих»* проверяются основные теоретические гипотезы о наличии «инвариантов» и «норм» макропараметров морфологического разнообразия черепа половозрелых животных. Значения «инвариантов» определяются по метамоделей. «Нормы» определяются на распределении эмпирических значений макропараметров морфологического разнообразия. Дана интерпретация ряда макропараметров при различной трактовке моделей эмпирического морфопространства. Для каждого макропараметра проверялись следующие гипотезы: 1) независимость от размеров животных (отсутствие аллометрии); 2) отсутствие эффектов «полового диморфизма»; 3) независимость от принадлежности к таксону высокого ранга (отряд). Проведено сравнение макропараметров морфологического разнообразия черепа с соответствующими макропараметрами разнообразия элементов посткраниального скелета.

Оптимальная размерность метамоделей – 5 параметров порядка. Первый параметр порядка связан с макропараметрами разнообразия размеров черепа (d_s , H_s); второй – с аналогичными макропараметрами разнообразия пропорций черепа (d_f , H_f); третий – коррелирует с величиной расхождения Кульбака-Лейблера (J_s , J_f); четвертый – с удельной энтропией (H_{s_d} , H_{f_d}), информационной размерностью и параметрами a и b ранговых распределений; пятый – описывает существенную часть дисперсии меры организованности морфологического разнообразия (MO_s , MO_f). Показано, что параметры порядка метамоделей не зависят от числа промеров (микропеременных) черепа и, следовательно, от системы его измерений. Из этого следует, что: 1) измеряемые макропараметры действительно характеризуют состояние морфосистемы черепа «как целого», 2) состояние морфосистемы, может быть адекватно описано практически при «любой» системой измерений. В свою очередь эта инвариантность обеспечивает корректность количественного сравнения представителей разных таксономических групп и снимает «проблему гомологии» (Васильев,

Васильева, 2009), имеющую принципиальное значение при интерпретации результатов.

Таблица 2.

Параметры метамоделей разнообразия черепа млекопитающих
(число исходных моделей – 273; число градаций параметров порядка -
 $k=\log_2(273)+1=9$)

Параметр порядка и соответствующая доля объясненной дисперсии (%)	Энтропия, бит/модель	Мера организован- ности	Расхождение Кульбака- Лейблера от равновесной модели	Вероятность совпадения с моделью нормального распределения по критерию χ^2
1 (17.1%)	2.30±0.04	0.28±0.01	0.02	0.71
2 (15.9%)	2.24±0.05	0.29±0.01	0.03	0.41
3 (12.4%)	2.11±0.04	0.33±0.01	0.08	0.005
4 (12.3%)	2.11±0.05	0.33±0.02	0.09	0.002
5 (10.1%)	2.14±0.05	0.33±0.01	0.04	0.21
Среднее значение расхождения Кульбака–Лейблера, J		0.05 ($\chi^2=13.64$, $df=9-1=8$, $p>0.09$)		
«Инварианты» макропараметров морфологического разнообразия				
Мера организованности (МО)		0.31±0.006		
Пропускная способность (С)		0.99≈1 бит (расчет)		
Валовая энтропия (H)		10.9±0.1		
Удельная энтропия, H_d		2.18		
Совместная информация параметров порядка, I_n ; нормировка- $5(\log_2 9)$		0.25		
Информационная размерность		0.85±0.02		
Параметр a рангового распределения Гиббса (16 классов)		0.21±0.016		
Параметр b рангового распределения Гиббса (16 классов)		0.176±0.0183 ($T=1/b=5.65$)		

Выявленные ограничения связаны со специфическими структурами черепа парнокопытных – рогами. Включение или исключение их измерений в первичные данные может влиять на размерность модели морфопространства.

Значения «инвариантов» макропараметров морфологического разнообразия черепа млекопитающих приведены в Таблице 2. Относительно большая величина расхождения Кульбака-Лейблера свидетельствует об общей неравновесности «системы» макропараметров морфологического разнообразия черепа млекопитающих. Мера организованности варьирует от 0.28 до 0.33 (в среднем – 0.31).

Таким образом, эмпирическая величина МО практически точно совпадает с теоретической величиной (Таблица 1), что можно рассматривать как доказательство гипотезы о существовании «инварианта» МО для

морфосистем черепа млекопитающих, обоснованности использования теоретических моделей кибернетики и теоретико-информационного подхода к измерению морфологического разнообразия. Высокие значения асимметрии и эксцесса у распределений макропараметров морфологического разнообразия черепа млекопитающих (Таблица 3) указывают на наличие ограничений их варьирования и существование теоретически предсказанного «наиболее вероятного интервала значений» или «нормы».

Таблица 3

Статистики макропараметров морфологического разнообразия черепа млекопитающих

Макро-параметр	M	Med Бутстреп оценка	Аналог моды	Min, норма	Max, норма	Косость	Эксцесс
ds	–	3	3	1, 3	9, 3	0.97±0.14	0.48±0.278
Hs	8.10± 0.206	7.4 7.72± 0.638	≈6	1.00, 5.4	20.91, 7.6	0.93±0.14	1.12±0.278
Isn	0.32± 0.01	0.30 0.31± 0.003	≈0.2	0.01, 0.19	0.81, 0.37	0.47±0.14	-0.25±0.28
df	–	4	4	2, 3	9, 4	0.62±0.14	1.53±0.278
Hf	8.34± 0.145	8.55 8.48±0.355	≈6.7	2.53, 6.6	20.98, 10.7	0.61±0.14	2.0±0.278
Is	0.34± 0.008	0.35 0.31±0.014	≈0.30	0.05, 0.23	0.86, 0.41	0.29±0.14	0.89±0.278
Js	0.18±0.012	0.14 0.14±0.012	≈0.10	0.012, 0.012	1.93, 0.23	5.75±0.139	37.83±0.27 7
Jf	0.20±0.006	0.18 0.18±0.013	≈0.15	0.04, 0.14	0.66, 0.23	1.93±0.139	6.52±0.277
Hs _d	2.16±0.011	2.18 2.18±0.012	≈2.1	0.41, 2.1	2.48, 2.3	- 4.82±0.139	35.5±0.278
Hf _d	2.33±0.09	2.33 2.33±0.023	≈2.3	1.41, 2.2	2.74, 2.5	- 1.18±0.139	5.54±0.278
A	0.91±0.003	0.92 0.92±0.005	≈0.93	0.69, 0.92	1.0, 0.95	-1.43±0.16	2.98±0.29
a – Gibbs	0.15±0.003	0.144 0.142±0.005	≈0.13	0.002, 0.11	0.28, 0.18	0.47±0.218	5.4±0.433
b – Gibbs	0.12±0.003	0.113 0.113±0.006	≈0.11	0.04, 0.11	0.23, 0.18	0.89±0.218	2.1±0.433
MOs	0.19±0.056	0.18 0.184±0.006	≈0.15	0.057, 0.11	0.78, 0.22	4.21±0.139	28.2±0.278
MOf	0.13±0.035	0.13 0.127±0.004	≈0.10	0.004, 0.11	0.47, 0.22	2.8±0.139	16.4±0.278

«Норма» может быть охарактеризована медианой или аналогом моды (для расчета приблизительного значения моды переменная умножалась на 10 или на 100 (в зависимости от масштаба) и, затем, округлялась до целого; расчетная величина моды снова делилась на 10 или 100). Макропараметры отличаются

между собой по степени выраженности «нормы», пропорционально величине эксцесса распределения. В наибольшей степени «нормы» выражены у макропараметров J_s , H_{s_d} , MO_s и MO_f (Рисунок 1).

Значения «инвариантов» разных макропараметров морфологического разнообразия макропараметров могут находиться внутри соответствующих «норм» или за их границами (Таблицы 2, 3, Рисунок 1). Первый случай (например, H_{s_d}) интерпретируется как достижение морфосистемами черепа «предельных» значений макропараметра морфологического разнообразия, или существенного перекрывание/совпадения областей «стационарности» и «устойчивости». Во втором случае (MO_s , MO_f), область «стационарного» состояния морфосистемы в фазовом пространстве располагается внутри области «устойчивости», но вдали от ее границы. Для подавляющего числа исследованных морфосистем значения мер организованности разнообразия размеров и пропорций черепа не выходят за критическую границу 0.31. Эта величина соответствует нижней границе оценки пропускной способности гипотетического «морфологического регулятора Эшби» (Рисунок 1). Таким образом, работа гипотетического «морфорегулятора» черепа млекопитающих осуществляется при высокой пропускной способности (1.1–1.3 бит при теоретическом максимуме ≈ 1.44 бит) и в условиях относительно высокой мощности «теплого шума». Эмпирические результаты указывают на то, что череп млекопитающих, как сложная самоорганизующаяся и саморегулирующаяся система в определенном выше смысле подчиняется фундаментальным «информационным» законам. Поэтому вполне оправдана интерпретация модели эмпирического морфопространства как модели «морфологического регулятора Эшби». Стационарное состояние морфосистем черепа млекопитающих реализуется в относительно узком диапазоне меры организованности и соответствующем ему узком диапазоне скорости передачи информации. Однако следует иметь в виду, что череп не является кибернетической «машиной» в смысле Эшби, а представляет пример открытой системы. По мнению Берталанфи (Берталанфи, 1969:37), живые, открытые системы могут «корректировать «шум» в более высокой степени, чем это имеет место в коммуникационных каналах в неживых системах». Следовательно, они могут поддерживать и более высокую пропускную способность, недоступную, при прочих равных, для искусственных систем связи. Поэтому, теоретические модели кибернетики и теории информации предоставляют возможность оценки только экстремальных, «граничных» условий функционирования биосистем.

Анализ относительно небольшого числа резких отклонений от «нормы» организованности разнообразия черепа млекопитающих показал, что большинство из них, вероятно, носит случайный характер, так как выявлен для «малых» выборок. В остальных случаях высокие или экстремально высокие величины MO обусловлены высоким уровнем полового диморфизма (например, колонок, *M. sibirica*) или резким отклонением подтаксона от остальных представителей таксона (например, большой тушканчик в *Allactaga*).

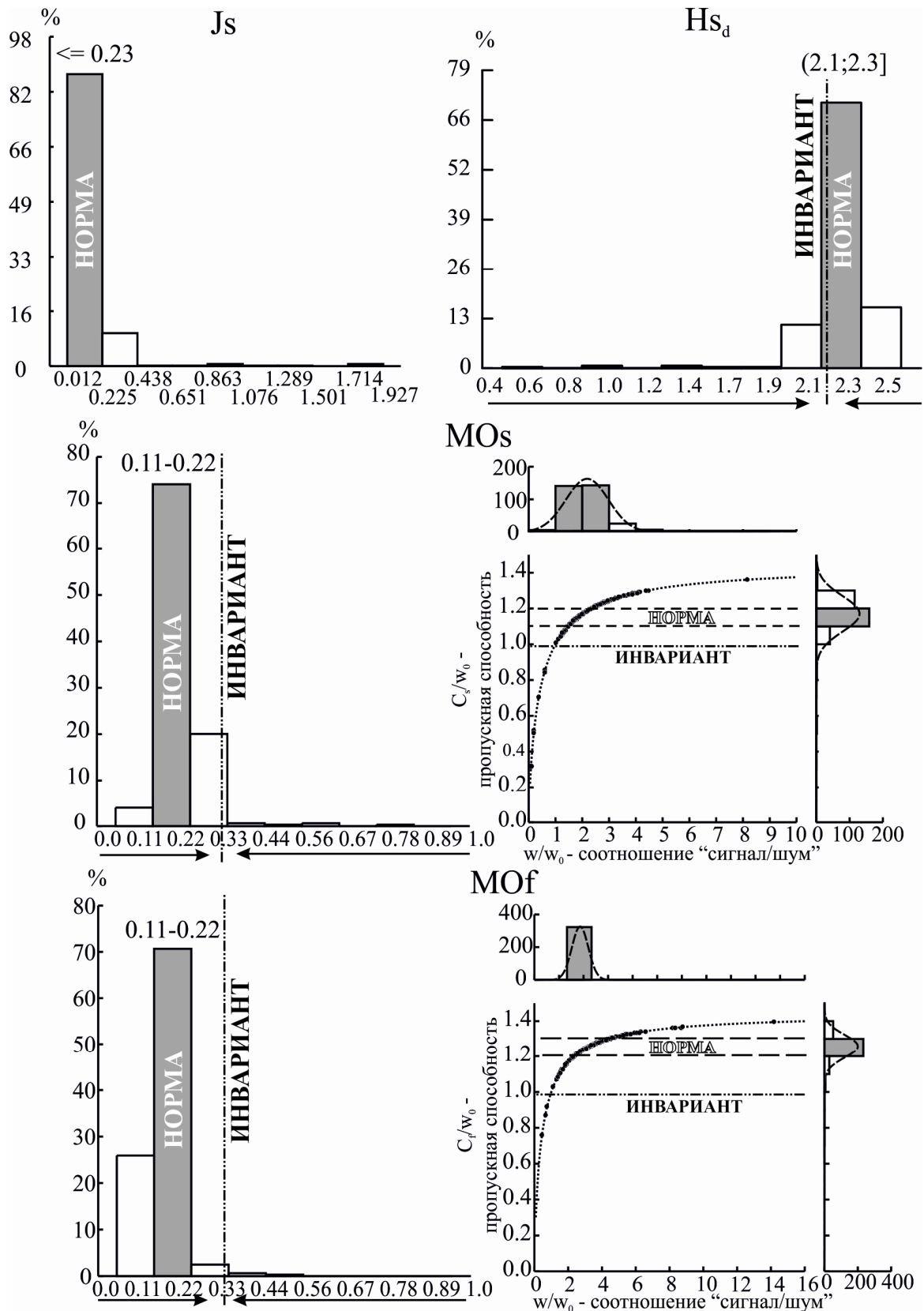


Рисунок 1. Распределение значений макропараметров морфологического разнообразия черепа млекопитающих с четко выраженной «нормой». Показано положение «инвариантов». Интервал «норм» мер организованности (MOs, MOf) соответствует узкой области значений пропускной способности ($\frac{C}{W_0} = (1 - MO) \log_2 e$) гипотетического «морфологического регулятора Эшби».

В теоретико-информационной трактовке модели морфологического пространства удельная энтропия H_d может быть содержательно связана с величиной пропускной способности канала связи: $H_d \approx C = \log_2(1 + \frac{P}{N_0})$, где P

мощность сигнала в канале связи, N_0 – средняя мощность шума в канале связи. Мощность сигнала имеет биологическую интерпретацию, так как прямо пропорциональна средней доле дисперсии микропеременных черепа, воспроизводимой макроскопической переменной – координатой морфопространства. Следовательно, «шум» характеризуется остатком дисперсии «канала связи», не связанный с этим разнообразием. В теории и на практике (Shannon, 1949) важно отношение мощности сигнала к шуму, которое нелинейно (логарифмически) связано с пропускной способностью информационного канала. Эффективность работы канала равна: $\epsilon_t = \left[\ln\left(\frac{P_y}{N_y} + 1\right) \right] / \frac{P_y}{N_y}$. Подставив в $H_d \approx \log_2(1 + \frac{P}{N_0})$ «нормативные» значения

удельной энтропии (Таблица 3) для моделей морфопространств разнообразия размеров и пропорций черепа получим: 1) для разнообразия размеров: $P/N_0=3.53$; 2) для разнообразия пропорций: $P/N_0=4.01$. Тогда средняя эффективность работы информационного канала «морфорегулятора Эшби» составит, соответственно, 0.43 (43%) и – 0.40 (40%). Как следует из экспериментальных данных (Schneider, 2010), максимальная эффективность молекулярных (т.е. относительно простых) биосистем (например, ферментов при взаимодействии с молекулой ДНК), не превышает величины ~69%. Эта верхняя граница эффективности связана с энергетическими ограничениями и имеет обоснование в теории информации, так же как и критическая величина меры организованности. «Молекулярные машины» (Schneider, 1991; 1994; 1996) – более простые и детерминированные системы, чем сложные макросистемы, такие как череп. В силу этого информационная эффективность «молекулярных машин» должна быть выше за счет снижения соотношения «полезный сигнал/шум». Поэтому оценки ϵ для морфосистемы черепа млекопитающих не превышают и не могут превышать эффективности «молекулярных машин». Сами по себе они характеризуют «морфологический регулятор» черепа млекопитающих как высокоэффективный.

В рамках термодинамической интерпретации модели морфопространства аналог «внутренней энергии» морфосистемы в стационарном состоянии определяется как: $a+(1/b)A$ (размерность: бит/микросостояние*«1/b»), где a («свободная энергия») и b («темпер») – параметры рангового распределения, A – обобщенная информационная размерность (Schroeder, 1991). Подстановка эмпирических значений (Таблица 3) позволяет провести расчет «внутренней энергии» морфосистемы для четвертого уровня дихотомической классификации (16 классов) при разных типах ранговых распределений: 1) распределение Гиббса: 7.81; 2) Ципфа: 1.64; 3) Ципфа - Мандельброта: 3.49. Таким образом, наибольшей «внутренней» энергией обладают морфосистемы, для которых разбиение

микросостояний соответствует распределению Гиббса, с минимальной величиной параметра b . Так как макропараметры морфологического разнообразия a , b , и A содержательно связаны со структурой морфопространства, то и «внутренняя энергия» так же является ее функцией. Биологическая интерпретация «внутренней энергии» требует дальнейшей разработки. Один из вариантов связан с термодинамическим содержанием макропараметра b «темперы» – величины, обратной температуре термодинамической системы, и разной степенью неоднородности морфопространства, соответствующей ранговым распределениям Гиббса и Ципфа. В системе СГС температура имеет размерность энергии и прямо пропорциональна единице массы, квадрату единицы длины, и, что особенно важно, обратно пропорциональна квадрату времени (масса*квадрат скорости) (Хазен, 2000). Поэтому, если представить себе эволюционный процесс, выражающийся в переходе морфосистемы от более однородного распределения микросостояний (Гиббса) к более сложному (структурированному) состоянию («дивергентная эволюция»), соответствующему распределению Ципфа, то размерность изменения «внутренней энергии» может быть выражена в единицах бит/«время»*«микросостояние». Другими словами, изменение «внутренней энергии» морфосистемы будет (с обратным знаком) отражать скорость изменения ее внутренней структуры и содержащейся в ней информации (скорость «эволюции»). Чем больше «внутренняя энергия» морфосистемы, тем (потенциально) глубже может быть структурировано морфопространство. Другими словами, такие морфосистемы могут обладать относительно большим «эволюционным потенциалом».

В работе произведен расчет производных информационных макропараметров морфологического разнообразия черепа цокоров и слепышей (Rodentia, Spalacidea). В целом, череп слепышей характеризуется относительно низким морфологическим разнообразием, что, вероятно, можно отчасти объяснить различиями между таксонами по степени специализации к подземному образу жизни. Соответствующее значение «внутренней энергии» морфосистемы черепа в подсемействе Spalacinae оказалось почти в пять раз ниже, чем в подсемействе Myospalacinae. Эффективность работы «морфологического регулятора Эшби» у слепышей (45% для размеров черепа и 42% - для его пропорций) несколько выше, чем у цокоров (43% и 41%, соответственно). В целом, можно определенно говорить о большем морфологическом разнообразии цокоровых и о присутствии в этой группе «эволюционного потенциала» к дальнейшему усложнению внутренней структуры таксона. Аналогичный потенциал слепышевых оценивается в этой системе критериев как более низкий.

Прямыми измерениями показано, что макропараметры морфологического разнообразия черепа практически *не проявляют аллометрической зависимости от логарифма веса тела*, т.е. инвариантны относительно размеров организмов. Более строго: влияние аллометрии статистически не значимо и не превышает 10%.

Для некоторых макропараметров морфологического разнообразия (df , J_s) обнаружены относительно слабые (на уровне тенденции) статистические различия между самцами и самками. В целом, для исследованной выборки, *влияние пола на морфологическое разнообразие черепа млекопитающих не существенно*. Этот результат не противоречит тому факту, что на уровне отдельных таксонов видового уровня по отдельным макропараметрам отмечены статистически значимые отличия между полами. Кроме этого, очень вероятна различная чувствительность полов к внешним по отношению к морфосистеме черепа, управляющим параметрам, что может определять «полоспецифичную» динамику макропараметров морфологического разнообразия во времени и пространстве.

Для ряда макропараметров морфологического разнообразия *обнаружены статистически значимые различия между таксонами высокого ранга* (отряды, семейства). Кроме этого выявлены достоверные различия между родами одного семейства и между видами одного рода, что, однако не приводит к полимодальности распределений макропараметров, в целом. Наивысший «ранг» моделей морфопространства в данной работе соответствовал уровню семейства (тушканчиковые, *Dipodidae*) или подсемейства (*Spalacinae* и *Myospalacinae*). Кроме этого были построены несколько моделей, характеризующих родовой уровень. Однако, имеющийся материал недостаточен для проверки гипотез о присутствии специфических «инвариантов» или «норм», связанных с определенным уровнем таксономической иерархии. На примерах *Dipodidae*, *Spalacinae* и *Myospalacinae* можно сформулировать гипотезу о том, что оценки удельной и, вероятно, валовой энтропии будут уменьшаться по мере роста уровня таксона. Следует особо подчеркнуть, что данная гипотеза была проверена на макропараметрах разнообразия, полученных преимущественно на уровне видов и подвидов. Соответствующие оценки для более высоких таксономических уровней (род, семейство) носят пока единичный характер. Если в ходе дальнейших исследований полученные результаты найдут подтверждение, можно будет предположить что, различия между «частными нормами» макропараметров для таксонов высокого ранга отражают специфический контекст их эволюции внутри класса. Под эволюционным контекстом можно понимать возраст таксона и таксона следующего, более высокого ранга, особенности экологии его представителей (специализация), включая «ширину экологической ниши» и т.п.

Анализ дополнительного материала по элементам посткраниального скелета (ЭПС) млекопитающих позволил провести только предварительное сравнение его макропараметров разнообразия с аналогичными макропараметрами разнообразия черепа. Череп демонстрирует в среднем более высокий уровень морфологического разнообразия (= более низкий уровень эффективности контроля разнообразия, = более высокое внутреннее разнообразие «морфорегулятора» и т.д.), чем ЭПС. Полученные соотношения между макропараметрами разнообразия черепа (более сложной морфосистемы) и посткраниальным скелетом (менее сложной

морфосистемы) в большинстве случаев статистически значимы. Поэтому выявленные особенности морфологического разнообразия черепа и ЭПС естественно связать с различиями в их структурной сложности. Выявленные соотношения макропараметров разнообразия соответствует теории (например, Бир, 1963), согласно которой степень организованности (упорядоченности, детерминизма) обратно пропорциональна сложности системы. Следует отметить, что между морфосистемами черепа и ЭПС не выявлено значимых различий по величине расхождения Кульбака-Лейблера, что указывает на примерно одинаковый «уровень» их отклонения от «равновесной» модели.

Шестая глава «Динамика макропараметров морфологического разнообразия» посвящена изложению и обсуждению результатов исследований динамики макропараметров морфологического разнообразия черепа млекопитающих. Ограниченность материала, пригодного для анализа, отчасти компенсируется его разнообразием, как по таксономическому положению объектов исследования, так и по пространственно-временному масштабу – от уровня конкретных популяций до эволюции таксона родового уровня, охватывающей более миллиона лет. В анализе динамики морфологического разнообразия использовали значения «норм» и «инвариантов» макропараметров морфологического разнообразия. Проверялись следующие гипотезы, связанные с теоретическими представлениями о самоорганизации сложных систем и результатами анализа морфологического разнообразия морфосистем черепа взрослых животных: 1) организованность (упорядоченность) прогрессивно и последовательно растет в процессе постнатального онтогенеза; 2) в процессе постнатального онтогенеза уменьшается отклонение морфосистемы от «стационарного» состояния; 3) динамика макропараметров морфологического разнообразия черепа в индивидуальном развитии ограничена их «инвариантными» значениями и происходит в окрестностях «норм», 4) макропараметры морфологического разнообразия черепа не зависят от внешних (биоценологических и физических) факторов, 5) в процессе эволюции возрастает мера организованности морфологического разнообразия, снижается удельная энтропия и размерность морфопространства и общее разнообразие (возрастает специализация).

Анализ *возрастной динамики макропараметров морфологического разнообразия* показал, что морфосистема черепа млекопитающих в период постнатального развития претерпевает «обратимые» переходы между более и менее стационарными состояниями, между более упорядоченными и менее упорядоченными состояниями и наоборот (Рисунок 2). Эти переходы являются содержанием процесса самоорганизации морфосистемы. Гипотеза о последовательном (градуальном) и телеономическом онтогенезе черепа в направлении усиления регуляции и организованности его структуры в отношении динамики параметров морфологического разнообразия не соответствует наблюдениям. В процессе самоорганизации черепа в постнатальном онтогенезе выделены четыре фазы динамики: 1) «латентная»

фаза – низкий уровень упорядоченности разнообразия размеров, относительно высокий уровень организованности разнообразия пропорций черепа, 2) фаза «быстрого роста» - высокий уровень организованности разнообразия размеров, низкий уровень организованности разнообразия пропорций черепа, 3) фаза «ограниченного изменения размеров» - взрослые (половозрелые), но не старые животные – рост организованности разнообразия пропорций черепа, относительно низкий уровень организованности разнообразия размеров, 4) финальная, «сенильная» фаза, старые животные – снижение организованности разнообразия, как размеров, так и пропорций черепа. Основная гипотеза состоит в предположении неоднократных повторов в онтогенезе подобных «трех-, четырехфазных циклов» с различной амплитудой колебаний макропараметров морфологического разнообразия. Эти «циклы» могут быть обнаружены в будущем при увеличении «разрешения» анализа онтогенеза, на более коротких временных интервалах. Сложные квазициклические колебания макропараметров морфологического разнообразия и вероятное наличие для некоторых из них «аттракторов», «неподвижных точек» в фазовом пространстве являются признаками, характерными для динамики нелинейных систем, т.е. систем, обладающих способностью менять тип своей динамики в процессе эволюции. Значения «норм» макропараметров разнообразия лежат, чаще всего, «внутри» конкретных динамических траекторий. Однако, траектории некоторых макропараметров на старших («сенильных») стадиях могут выходить из этой «области притяжения». Варьирование меры организованности в онтогенезе поддерживается в относительно узком коридоре значений не выходя за верхнюю границу, определенную «инвариантом» этого макропараметра (≈ 0.31). Поэтому в целом динамика морфосистем черепа в постнатальном онтогенезе изменяется в диапазоне от «вероятностной» до «вероятностно-детерминированной».

В подразделе работы *«Динамика макропараметров морфологического разнообразия черепа в масштабе «экологического времени»* приведены результаты исследования макропараметров морфологического разнообразия черепа в масштабе, соответствующем продолжительности жизни не более чем 100 поколений, на «коротких» временных интервалах (Slobodkin, 196; Пузаченко Ю., 2006; Carrol, et al., 2007; Васильев, 2009). В указанный масштаб попадает изменение параметров морфологического разнообразия, связанных с динамикой популяций, и их варьирование в пространстве – «географическая изменчивость». Представления о существенной роли окружающей среды в формировании фенотипа организма характерно для направления «нового синтеза» в биологии (Gilbert, 2005 и др.), где регулирование фенотипа окружающей средой рассматривается как обычный компонент индивидуального развития и эволюции. В рамках эпигенетической концепции эволюции также принимается роль среды, как фактора фенотипической изменчивости (Шишкин, 1988).

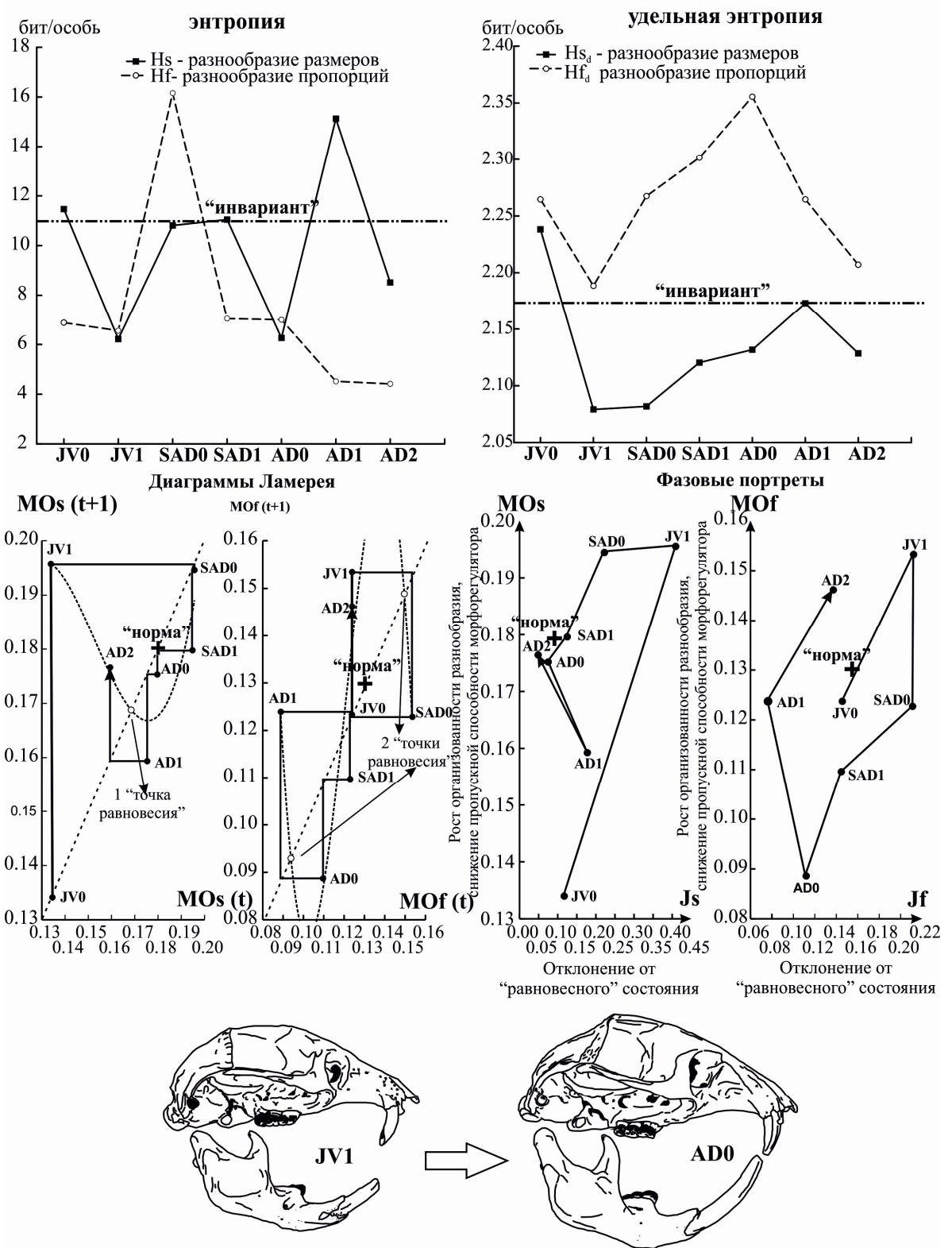


Рисунок 2. Демонстрация квазициклической динамики макропараметров (валовая энтропия, удельная энтропия, мера организованности, расхождение Кульбака-Лейблера) морфологического разнообразия черепа обыкновенного слепыша (*S. microphthalmus*) в постнатальном онтогенезе (JV0-AD1 – возрастные стадии). На диаграмме Ламерея выделены элементы «нелинейной динамики»: «неподвижные точки» равновесия, аттракторы 0 «нормы» (медиана макропараметра). На фазовых портретах изображена квазициклическая динамика морфосистемы черепа.

Было показано, что значительная часть дисперсии макропараметров морфологического разнообразия черепа может быть объяснена (описана) через варьирование переменных окружающей среды (плотность популяции, переменные климата). Чувствительность макропараметров морфологического разнообразия к климатическим переменным окружающей среды (температурно-влажностный режим) отражает существенную эпигенетическую составляющую морфогенеза черепа. Между макропараметрами морфологического разнообразия и переменными среды обнаружены как линейные (Рисунок 3), так и нелинейные отношения. Нелинейные отношения предполагают наличие ограниченных интервалов «оптимальных»/«пессимальных» величин «управляющих переменных», внутри которых достигаются «экстремальные» (с учетом внутренних ограничений) значения макропараметров разнообразия. Биология видов, по-видимому, является существенным фактором, определяющим чувствительность морфосистем к разным «управляющим параметрам». Например, если для песка управляющими параметрами были температурно-влажностные характеристики лета, то для бурого медведя более значимыми оказались климатические параметры осени, периода, предшествующего залеганию животных в спячку. Географическая изменчивость макропараметров разнообразия является самостоятельным феноменом аналогичным широко распространенному феномену географической изменчивости отдельных признаков черепа (Павлинов, Россоломо, 1979). Предполагается, что наблюдаемые изменения морфологического разнообразия являются результатом чувствительности к внешним переменным среды скорости и/или продолжительности периода онтогенеза черепа. Реакция онтогенеза может быть опосредована специфическими особенностями разных полов (Кононенко и др., 2005; Дупал, Абрамов, 2010), популяционным полиморфизмом по интенсивности базального метаболизма (Оленев, Григоркина, 2005) т.п.

Динамическая неоднородность, структурированность среды обитания животных накладывает дополнительные ограничения на возможности реализации морфосистем с тем или иным уровнем морфологического разнообразия. Если этот феномен рассматривается на уровне вида с достаточно широким ареалом, то результат будет выражаться в разной величине морфологического разнообразия в разных географических популяциях. Эта пространственная неоднородность должна рассматриваться как самостоятельная составляющая общего морфологического («морфофизиологического») полиморфизма, который, по мнению ряда исследователей, может лежать в основе эволюционного процесса и потенциальных адаптаций организмов (Шмальгаузен, 1969; Васильев, 2009; Van Valen, 1965 и др.). Эпигенетическая гетерогенность популяций усложняет структуру морфосистемы на уровне вида, расширяет спектр ее возможных микросостояний, увеличивает общее разнообразие видовой морфосистемы, создает предпосылки для ее дальнейшего усложнения.

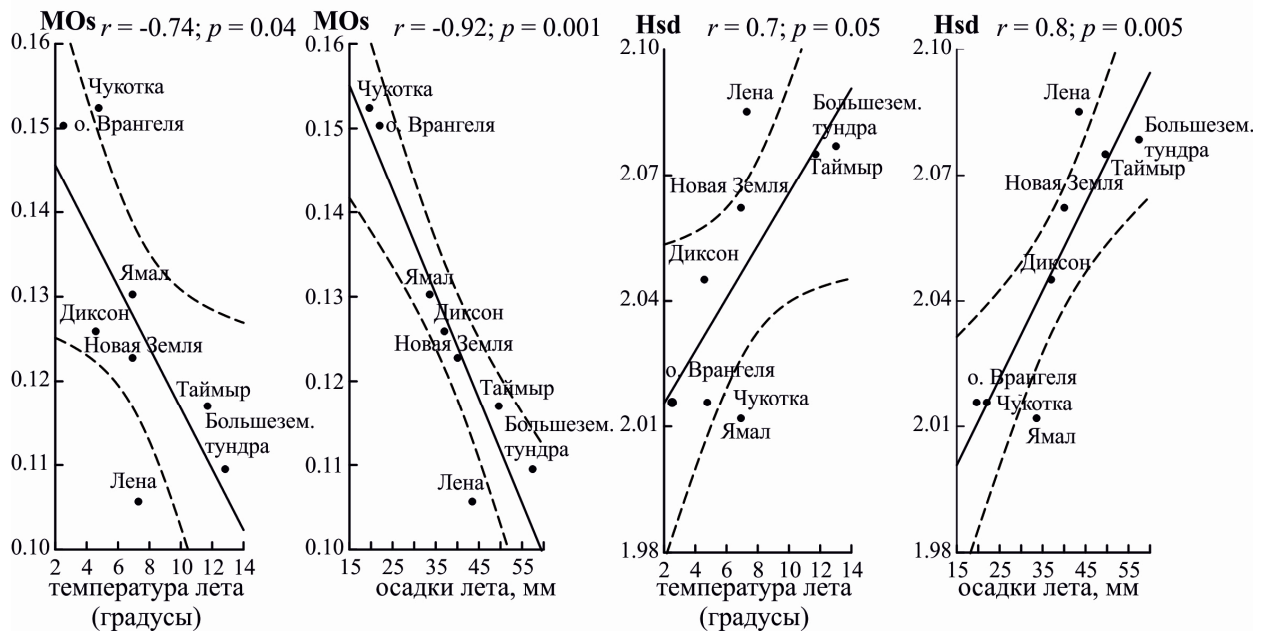
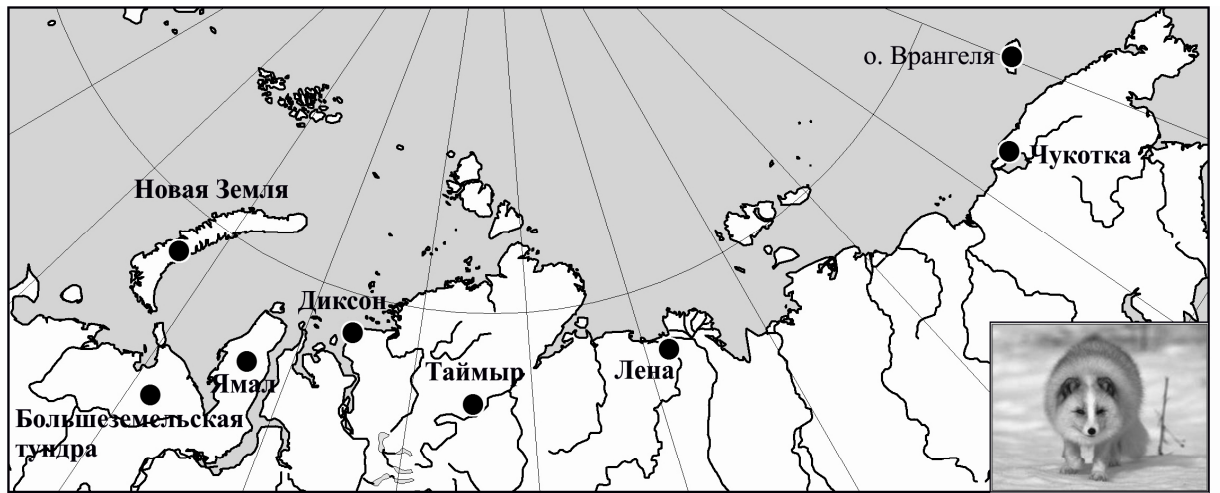


Рисунок 3. Пример линейной корреляции между величиной мер организованности (МО) и удельной энтропии (Hsd) морфологического разнообразия размеров черепа песца (*V. lagopus lagopus*) с переменными климата.

Плотность популяции или характеристики биотопа, могут выступать в качестве «управляющих параметров» для морфосистемы черепа. В работе этот эффект показан на примере трех совместно обитающих и видов бурозубок (Рисунок 4). При прочих равных условиях высокая плотность популяции, по-видимому, приводит к задержке морфологического развития черепа среди бóльшей части животных. «Зрелый» череп бурозубок характеризуется относительно высокой структурной сложностью и более стационарным состоянием. Предполагается, что задержка онтогенеза бурозубок может отрицательно сказываться на их выживаемости в зимний период и способствовать снижению последующей весенней плотности популяции. В целом, ситуация напоминает возрастную изменчивость макропараметров морфологического разнообразия, где «неравновесной» фазе «быстрого роста» соответствует пик численности. Более четко описанные

тенденции обнаруживают себя в популяциях Архангельской обл., где уровень плотности землероек был в среднем выше, чем в популяциях из Коми.

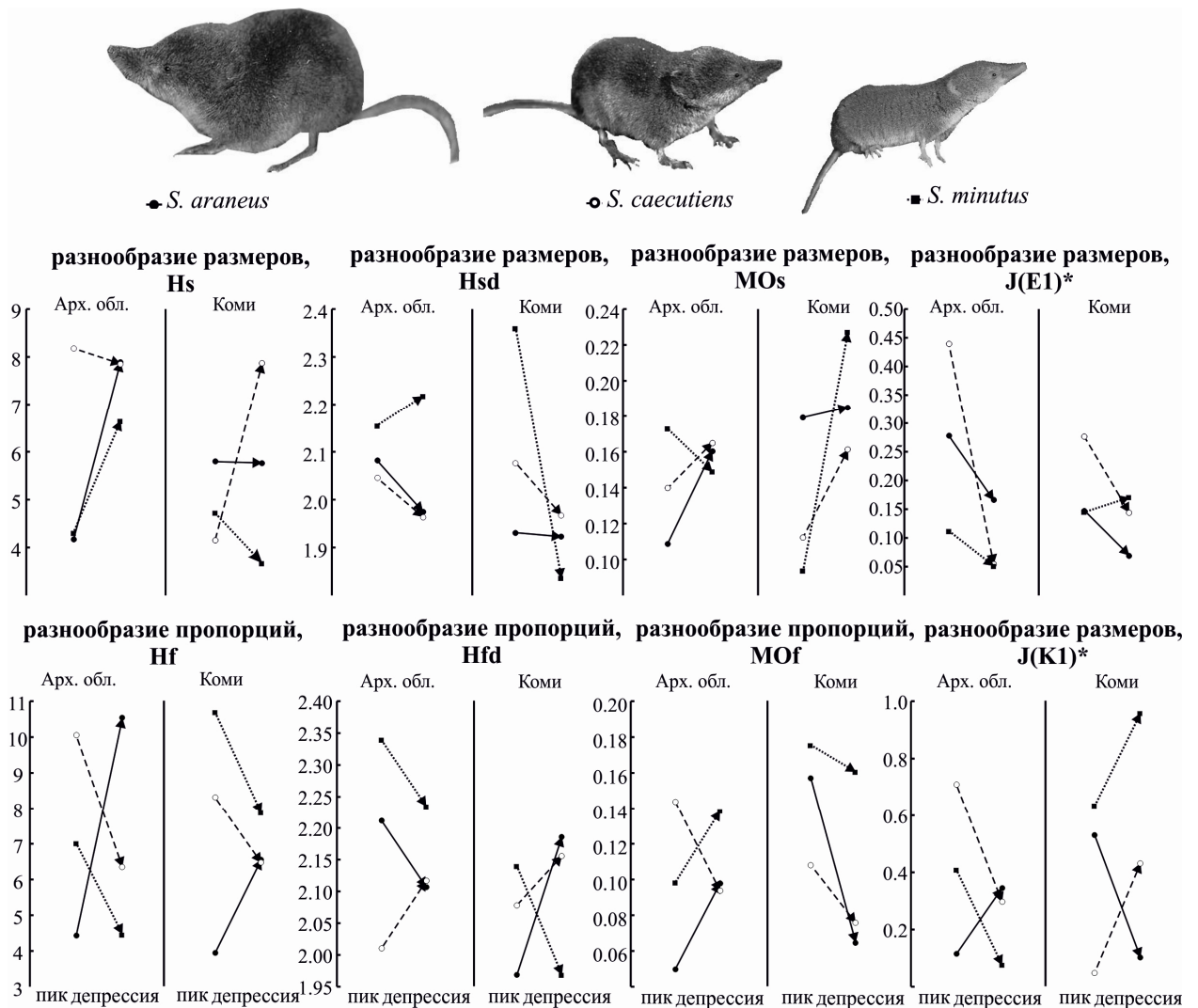


Рисунок 4. Направление изменений макропараметров морфологического разнообразия черепа трех видов землероек (*Sorex*) между фазами пика и депрессии численности популяции на зарастающих вырубках в Архангельской обл. и Респ. Коми. *Расхождение Кульбака-Лейблера для первого параметра порядка модели морфологического разнообразия.

Проведенный анализ позволяет сформулировать возможную эвристическую модель «механизма» влияния «среды» на морфологическое разнообразие черепа млекопитающих, содержание которой предполагает присутствие внешнего регулирования скорости и продолжительности морфогенеза черепа до достижения половой зрелости и условий его дальнейших возрастных изменений. Этот гипотетический механизм самоорганизации морфосистемы имеет, вероятно, эпигенетическую природу, а на генетическом уровне может быть обусловлен регуляцией экспрессии генов, кодирующих белки, в свою очередь, регулирующие рост костных структур (таких как, *bone morphogenetic proteins* - BMPs) и других «сигнальных» белков (Young, Badyaev, 2007; Salazar-Ciudad et al., 2003 и др.).

Регуляция экспрессии может осуществляться в результате прямого взаимодействия клеток (например, клеток экто- или мезодермы) и/или опосредовано, через «внешние» воздействия «среды» (например, изменение экологических условий). В общем случае, чем более растянут (относительно средней видовой «нормы») онтогенез, тем выше оказывается значение валовой энтропии, что обусловлено возникновением специфических правил организации в разных частях черепа на поздних стадиях онтогенеза. Подобная «автономизация» контроля/управления на уровне подсистем является признаком структурной сложности и результатом самоорганизации морфосистемы. В моделях эмпирических морфопространств это отражается, в частности, в увеличении их размерности (числа независимых компонент изменчивости, параметров порядка).

В подразделе «Динамика макропараметров морфологического разнообразия на «длинных» временных интервалах (эволюционное время)» предпринята попытка проверить простейшие гипотезы о динамике макропараметров морфологического разнообразия на примере эволюции гипсодонтии передних моляров *Borsodia* (Rodentia), охватывающей период с плиоцена до раннего плейстоцена (примерно от 3 до 2 млн. лет назад). В динамике строения зубов были обнаружены независимые эволюционные «модусы» (Рисунок 5), отражающие: 1) направленные изменения (усиление признаков гипсодонтии), 2) квазициклические изменения (стазис) и 3) прерывистость эволюционного процесса (резкие изменения скорости). Эти модусы проявлялись на фоне специфики эволюции каждого зуба. В целом, выявленный эволюционный паттерн соответствует эволюционной гипотезе «прерывистого равновесия» Элдреджа и Гоулда (Gould, Eldredge, 1977; Ayala, 2005; Gingerich, 1984; Smith, 1983; Koeslag, 1995 и др.), а эволюция в данной линии полевок демонстрирует признаки, характерные для эволюции моляров всего подсемейства Arvicolinae (Chaline et al., 1999). На диаграммах Ламерея (Рисунок 5) отчетливо видно чередование более «равновесных» (в окрестностях «неподвижных точек») и неравновесных состояний морфосистем. Таким образом, в эволюции моляров *Borsodia* были также обнаружены элементы нелинейной динамики.

В эволюции обоих моляров *Borsodia* выделяется три основных этапа (Рисунок 6), содержание которых, однако, специфично и отражает общую асинхронность морфологических преобразований верхнего и нижнего моляров. Этап I верхнего моляра характеризуется преимущественно изменениями размеров зуба при сохранении в целом соотношений его элементов. На втором этапе происходит перестройка отношений между отдельными элементами зуба (прежде всего дентиновыми траками) при относительно слабом или среднем варьировании размеров. Во второй половине этапа происходит быстрое усиление гипсодонтии, сопровождающееся уменьшением длины и ширины зуба. Третий этап, завершает эволюцию M1/ у *Borsodia*. Он характеризуется дальнейшим, но уже более медленным, усилением признаков гипсодонтии при сохранении длины и ширины зуба.

На первом этапе эволюции нижнего моляра наблюдается быстрое усиление признаков гипсодонтии, включая увеличение высоты коронки; длина и ширина зуба остаются практически неизменными. На подэтапе IIa увеличиваются ширина и длина коронки зуба, но при этом несколько уменьшается его высота. На подэтапе IIb зуб мельчает, но высота коронки растет, и усиливаются признаки гипсодонтии. На заключительном этапе происходит некоторое увеличение длины и ширины M/1 и продолжается рост высоты коронки и высоты гипосинулида.

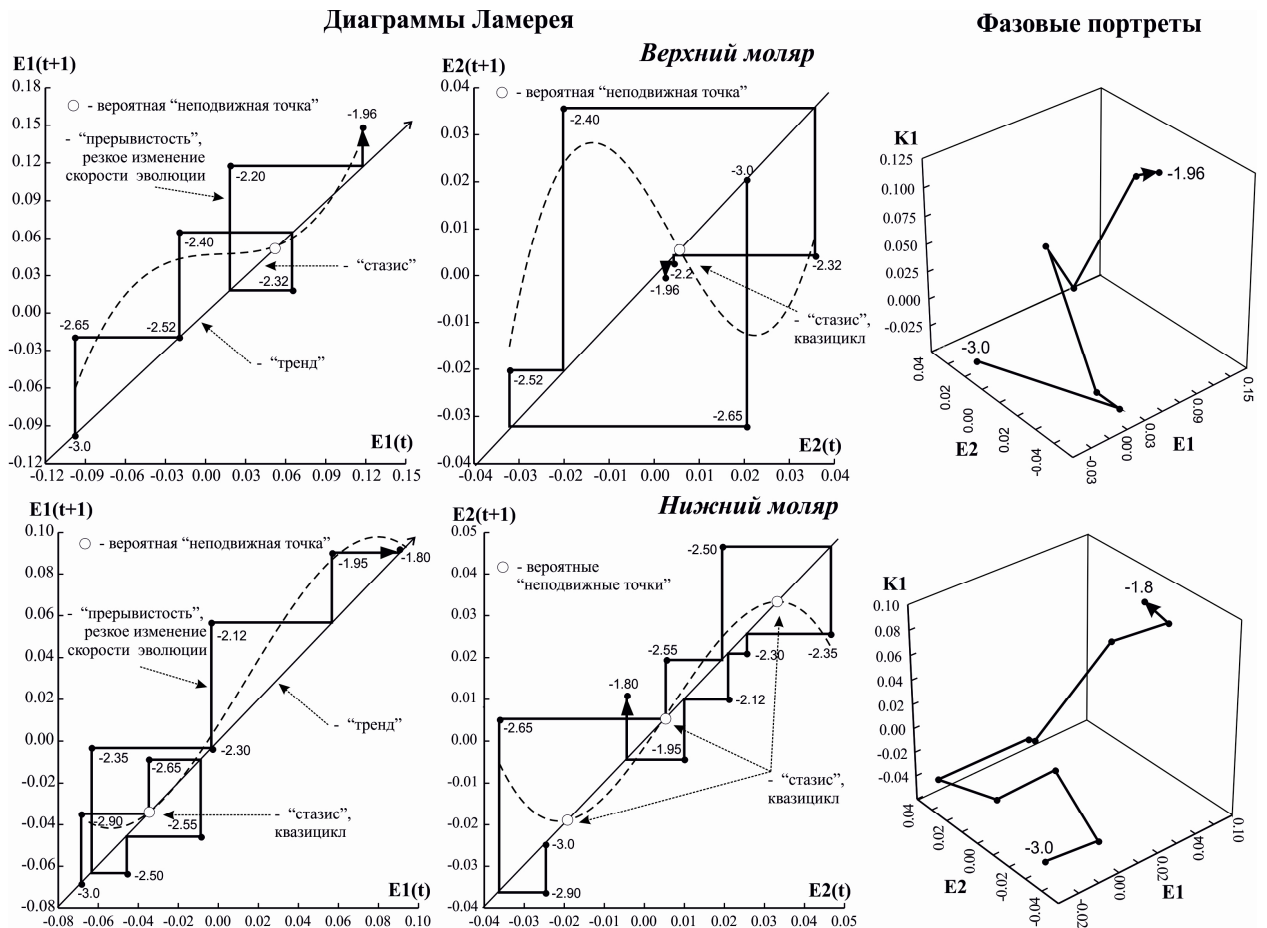


Рисунок 5. Диаграммы Ламерея некоторых макропараметров морфологического разнообразия и фазовые портреты эволюции морфосистемы передних моляров *Borsodia* – иллюстрация «структуры» эволюционного «паттерна» («стазис», «тренд», «прерывистость») и специфики эволюции гипсодонтии у разных зубов. E1, E2, K1, K2 – параметры порядка (координаты) моделей морфопространства эволюции размеров и пропорций зубов. Цифры на графиках – возраст отложений в млн. лет.

Не удастся выделить характерного, общего «правила» или «признака», точно и однозначно указывающего на то, что морфосистема находится в фазе быстрых эволюционных преобразований. Низкая (ниже «нормы») организованность морфологического разнообразия и низкая эффективность работы «морфологического регулятора Эшби» (высокая пропускная

способность) и очень существенное отклонение морфосистемы от состояния «равновесия» (высокие значения расхождения Кульбака-Лейблера) могут быть использованы, как косвенные свидетельства «активных» этапов эволюционного процесса. Сравнение параметров морфологического разнообразия на завершающей и на начальной стадии эволюции гипсодонтии у *Borsodia* выявило индикаторные свойства валовой энтропии, которая была ниже в «конце» эволюционного процесса, чем в его «начале» (Рисунок 6), что эквивалентно росту информации в морфосистеме.

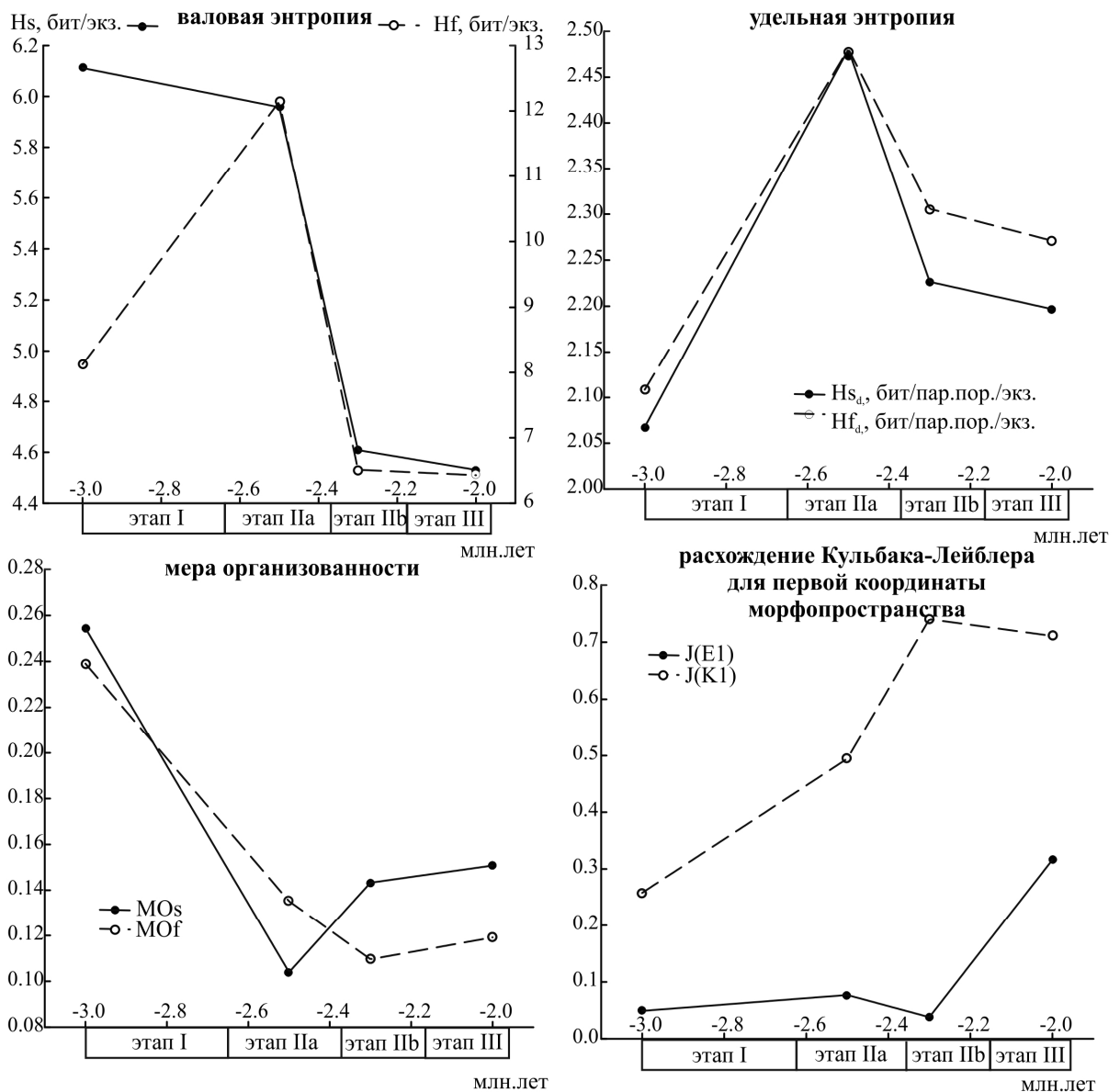


Рисунок 6. Эволюционная динамика некоторых макропараметров морфологического разнообразия размеров и пропорций первого верхнего моляра у *Borsodia*.

Произошло это за счет снижения размерности морфосистемы. В терминах синергетики эффект может быть содержательно связан с исчезновением отдельных «слабых» мод (параметров порядка) за счет усиления оставшихся. В тоже время не представляется возможным назвать

последовательной эволюционную динамику изменения информации в морфосистеме. На разных этапах эволюции моляров наблюдалась сложная динамика не только энтропии, но и всех остальных макропараметров морфологического разнообразия, напоминающая их динамику в онтогенезе. Другими словами, наблюдается чередование во времени состояний морфосистем с большим или меньшим «внутренним порядком» и «разнообразием», с вероятным аттрактором, соответствующим «инвариантам» и/или «нормам» макропараметров морфологического разнообразия черепа млекопитающих.

В седьмой главе «Теория морфологического пространства и закономерности морфологического разнообразия на примере черепа млекопитающих» формулируется содержание основных понятий развиваемой теории морфологического пространства: *морфологическая система, морфологическое пространство («базовая модель»), морфологическое разнообразие, метамодель.* Подробно рассмотрены различные интерпретации модели морфологического пространства. Приводится краткое описание результатов проверки основных гипотез и формулируются основные выводы работы, положенные в основу защищаемых положений. Обсуждаются перспективы построения эвристической модели эволюции самоорганизации морфосистем, близкой по содержанию к модели «адаптивного цикла Холлинга». Формулируются положения (гипотезы), которые необходимо учесть при моделировании процесса самоорганизации морфосистем черепа млекопитающих в индивидуальном развитии, в экологическом пространстве и в процессе эволюции.

Общая методологическая и методическая основа данного исследования создает предпосылки для сравнения параметров морфологического разнообразия разных таксонов, их «статики» и «динамики» с целью поиска закономерностей проявления феномена морфологического разнообразия. Применение предложенных моделей и переменных – макропараметров морфологического разнообразия на примере черепа различных таксонов млекопитающих показало их эффективность при выявлении закономерностей феномена разнообразия и позволило сформулировать различные объясняющие биологические гипотезы.

«Физическая» интерпретация модели морфопространства прямо следует из его определения, как фазового пространства. Сами микросостояния рассматриваются как аналоги «частиц», таких как, например, частиц в модели идеального газа. В первом приближении постулируется отсутствие взаимодействий между микросостояниями морфосистемы, кроме тех, которые задаются морфологическими дистанциями между ними. Другими словами, морфопространство трактуется как модель экстенсивной физической системы. Энтропия является естественной переменной распределения микросостояний по объему морфологического пространства. Использование энтропии, как параметра разнообразия на непрерывных переменных – координатах эмпирического

морфопространства впервые предложено нами. Для этого использован традиционный прием – дискретизация (квантование) переменной на k равных интервалов (градаций), число которых может определяться, например, по формуле Стерджесса. Следующие два макропараметра морфологического разнообразия также вводятся на базе физической (*термодинамической*) *интерпретации* модели морфопространства – параметры ранговых распределений: параметр a («свободная энергия») и b («темпер»). Оба параметра зависят от структуры морфологического пространства. Еще один параметр структуры морфопространства – обобщенная информационная (фрактальная) размерность также имеет «термодинамический» смысл энтропии в выражении для «внутренней энергии» замкнутой системы. Оценка «внутренней энергии морфосистемы» рассматривается как переменная, которая, возможно, связана содержательно с понятием «эволюционного потенциала».

Кибернетико-информационная интерпретация модели морфопространства возможна, если переопределить содержание ее координат, придав им смысл информационных каналов. В этой интерпретации условная координата морфопространства характеризуется значениями средней (удельной) энтропией, мерой организованности и производной от нее пропускной способностью (скоростью передачи информации). Координаты модели морфопространства эквивалентны кибернетическим «существенным переменным», а наблюдаемое разнообразие существенных переменных рассматривается как результат работы гипотетического преобразователя информации – «морфологического регулятора Эшби». Исходными данными для оценки «эффективности» работы «морфорегулятора Эшби» являются значения удельной энтропии. Чем меньше разнообразие (энтропия) существенной переменной (координата морфопространства), тем сильнее выражена регуляция. В соответствии с теорией, «морфорегулятор» контролирует разнообразие существенных переменных таким образом, чтобы удерживать морфосистему в стационарном состоянии. В работе на примере черепа млекопитающих впервые обосновано теоретически и эмпирически доказано существование «критического» значения «пропускной способности» сложных биологических систем. Обнаружена относительно узкая область значений меры организованности морфологического разнообразия морфосистем черепа млекопитающих, внутри которой возможно их стационарное состояние.

Синергетическая интерпретация модели морфопространства основана на отождествлении ее координат с «параметрами порядка» нелинейной динамической системы. Параметры порядка определяют (ограничивают) разнообразие микросостояний морфосистемы. Эта интерпретация не порождает пока новых макропараметров морфологического разнообразия, но предполагает существенную нелинейность динамики морфосистем, их способность в процессе самоорганизации менять структуру морфопространства, в первую очередь,

путем изменения его размерности. Дальнейшее развитие синергетического направления в исследованиях морфологического разнообразия требует анализа динамических свойств морфосистем. Другими словами, требуются эмпирические доказательства оправданности приложений теории и ее моделей к описанию и интерпретации процессов самоорганизации, протекающих в морфологических системах.

Следует подчеркнуть, что предложенные в работе положения теории морфологического пространства сформулированы с помощью минимального количества непроверяемых гипотез или аксиом. Это обеспечивает достаточно свободную интерпретацию «базовой модели» с использованием понятийного аппарата нескольких наук, смежных по своим предметам исследования. Интерпретации реализуются в рамках логической цепочки моделей: «морфосистема» ↔ «модель эмпирического морфопространства морфосистемы» ↔ «метамодель». Каждый макропараметр морфологического разнообразия черепа, независимо от его «происхождения», получает соответствующую содержательную биологическую интерпретацию. Вследствие сохранения взаимнооднозначного отображения «особь ↔ микросостояние», всегда существует возможность определить «причину» того или иного наблюдаемого значения макропараметра, вплоть до выявления конкретной особи или их групп и соответствующих промеров – признаков черепа, «ответственных» за результат оценки макропараметра.

Анализ динамики макропараметров морфологического разнообразия черепа млекопитающих выявил присутствие их квазициклических колебаний в индивидуальном развитии и, вероятно, в процессе эволюции. Этот факт явился основанием для формулирования гипотезы о наличии в системе управления/регуляции морфосистем «механизма», действие которого порождает последовательные циклы или «волны» самоорганизации. Циклическая динамика возникает в результате разрешения внутренних противоречий в организации морфосистемы, накапливающихся в процессе ее самоорганизации. Одним из ярким примеров следствий предполагаемых противоречий является независимость разнообразия размеров и пропорций черепа. В процессе самоорганизации «движение» системы в направлении роста упорядоченности, организованности и контроля (например, в период быстрого роста черепа) в конечном счете, через этап частичного разрушения системы управления, приводит к усложнению морфосистемы (во взрослом состоянии) и возникновению дополнительных иерархических управляющих уровней ее внутренней организации. Следствием этого является снижение эффективности работы «морфологического регулятора Эшби», что может служить предпосылкой к «повышенной чувствительности» системы к изменению, например, внешних управляющих параметров и последующему переходу к следующему «циклу самоорганизации». Некоторые достигнутые на очередном цикле значения макропараметров разнообразия могут выступать как ограничения, сужающие потенциальную область фазового пространства, в которой возможна реализация дальнейшей эволюции

самоорганизации морфосистемы. На этом «фоне» внешние, управляющие параметры могут способствовать тому или другому направлению эволюции организованности, сокращая или увеличивая амплитуду колебаний макропараметров морфологического разнообразия. В связи с этим необходимо еще подчеркнуть, что квазициклическая динамика мер организованности морфологического разнообразия размеров и пропорций черепа в постнатальном онтогенезе исследованных видов млекопитающих происходит внутри очень ограниченной области фазового пространства, которая соответствует «вероятностно-детерминированной» динамике и высокой пропускной способности «морфорегулятора Эшби».

В настоящее время эвристическая модель, предложенная К. Холлингом, по-видимому, наиболее полно соответствует содержанию предполагаемых циклов самоорганизации морфосистем черепа млекопитающих. Эвристическая «*модель адаптивных циклов*» описывает эволюцию широкого спектра сложных экологических, экономических, эколого-экономических и социальных систем (Holling, 1973; 2001; 2004; Holling et al., 2002; Garmestani et al., 2008; 2009; Gary, 2011; Carpenter et al., 2001; Beier et al., 2009; Burkhard et al., 2011; Folke, 2006; Fraser et al., 2005; Peters et al., 2007; Van Apeldoorn et al., 2011 и др.; Пузаченко Ю., 2009 и др.). Циклическая динамика в модели Холлинга изображается в виде двух «петель», связанных переходами (Рисунок 7). Модель характеризует три основных свойства, определяющих форму динамики и прогноз будущего состояния сложной системы (Holling, 2001: 1) потенциал («богатство») системы, определяющий возможности и масштабы ее будущих изменений; 2) самоуправляемость системы, выражающаяся в степени связности контролируемых переменных и процессов, мера отражающая степень гибкости или жесткости такого контроля чувствительность или нечувствительность к возмущениям; 3) способность к адаптации, т.е. устойчивость («упругость», «гибкость») системы в отношении внешних воздействий.

В контексте исследований морфологического разнообразия первое свойство «адаптивного цикла» ассоциируется с общим морфологическим разнообразием морфосистемы и может измеряться двумя макропараметрами – валовой энтропией и размерностью модели морфологического пространства. Вторая «координата» цикла содержательно эквивалентна мере организованности морфологического разнообразия, отражающей работу «морфологического регулятора Эшби» и его пропускную способность. Интерпретация макропараметрами морфологического разнообразия третьей переменной, характеризующей устойчивость по отношению к внешним воздействиям («*resilience*») не так очевидна и требует дальнейших исследований. В первом приближении ее можно связать с количеством информации в системе (макропараметры – удельная энтропия, параметр b – рангового распределения). Вторая интерпретация – мера отклонения морфосистемы от «равновесного состояния», расхождение Кульбака-Лейблера. Третья интерпретация – интегральная оценка отклонения

макропараметров разнообразия от своих «инвариантов» (от предполагаемой «границы устойчивости» для морфосистем), для тех из них, для которых «инвариант» не лежит в границах «нормы».

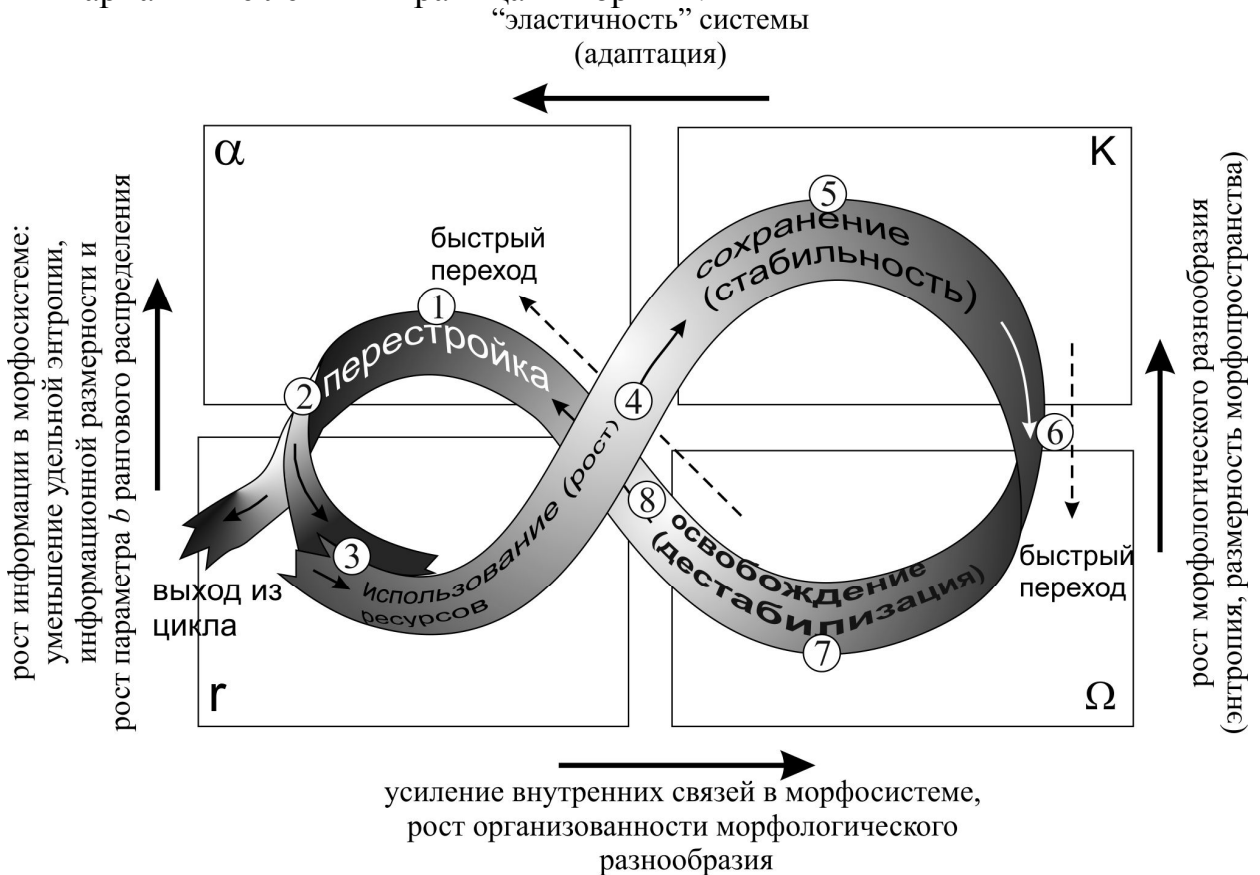


Рисунок 7. «Адаптивный цикл Холлинга» (по Holling, 2001 с дополнениями): цикл образуется в результате «движения» системы между четырьмя состояниями / (фазами цикла) – r - рост и потребление легкодоступных ресурсов («*growth/exploitation*»), K – фаза стабильности и накопления, сохранения ресурсов («*conservation*»), Ω - коллапс, «освобождение» («*release*»), дестабилизация системы, α – фаза реорганизации (появление инноваций) («*reorganization/renewal*»): 1 – максимум разнообразия, максимум приращения информации, 2 – минимум организованности, максимум приращения информации, 3 – минимум разнообразия, минимум организованности, максимум пропускной способности «морфорегулятора Эшби», 4 – минимум разнообразия, высокая организованность, 5 – максимум разнообразия, максимум организованности, минимум пропускной способности «морфорегулятора Эшби», 6 – максимум организованности, минимум приращения информации, 7 – минимум разнообразия, минимум приращения информации, 8 – максимум разнообразия, минимум приращения информации.

«Адаптивность» всего цикла состоит в сохранении системы как таковой за счет циклических процессов самоорганизации. На рисунке схематично отмечены «точки» (1–8) с различными сочетаниями значений линейно независимых параметров системы – энтропии, удельной энтропия и меры организованности морфологического разнообразия. Внутри «большого

цикла» на разных уровнях иерархии системы могут реализовываться аналогичные «малые» циклы. Это множество разномасштабных (в пространстве и времени) адаптивных циклов по принятой терминологии (Holling et al., 2002) обозначается как «панархия». Установление структуры связей между циклическими изменениями макропараметров морфологического разнообразия черепа млекопитающих происходящими на разных «иерархических уровнях» («этапы онтогенеза» – «онтогенез» – «динамика численности популяции» – «динамика управляющих параметров в географическом пространстве/времени» – «динамика в экологическом масштабе времени» – «эволюционная динамика» и т.п.) – задача будущих исследований.

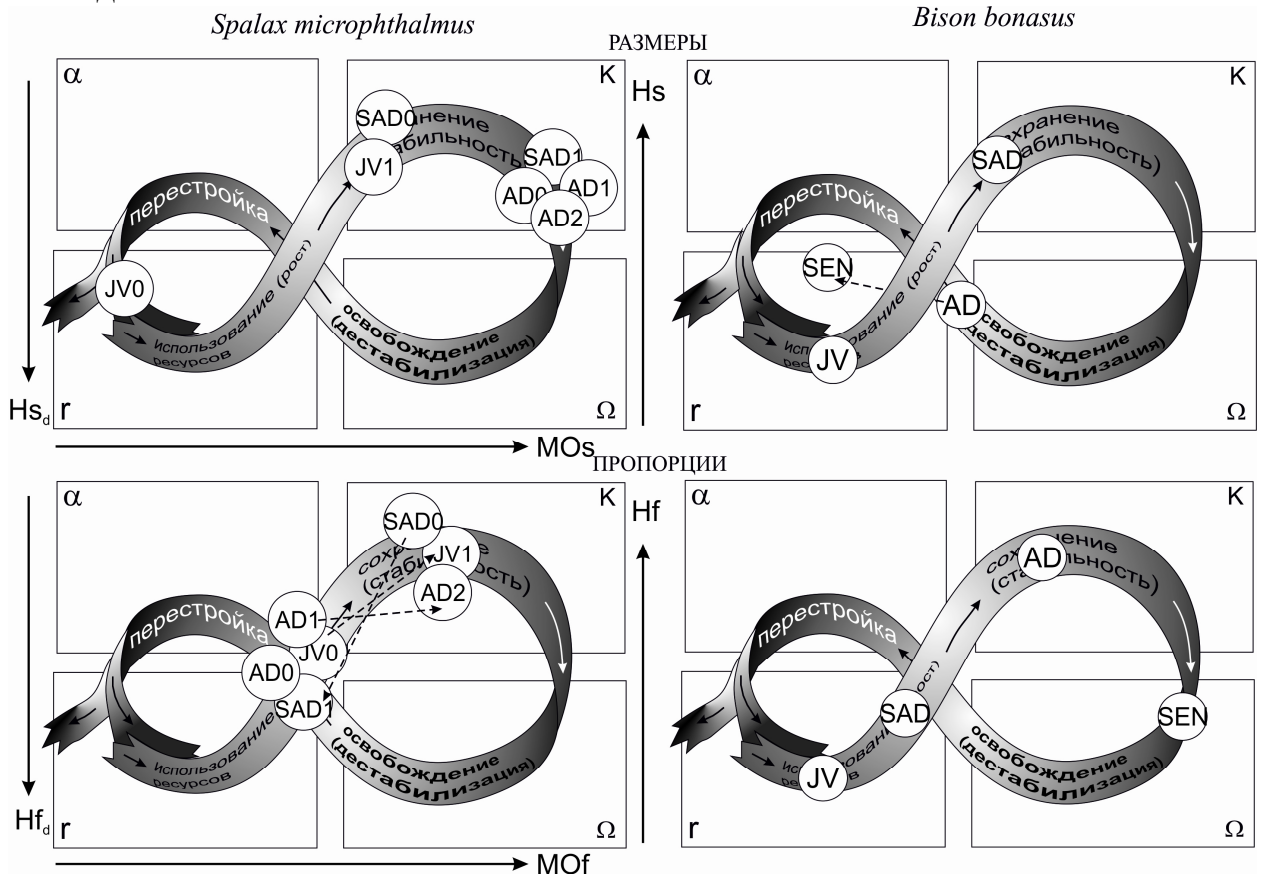


Рисунок 8. Схема (проекция трехмерного цикла) расположения возрастных групп обыкновенного слепыша (*S. microphthalmus*: JV0–AD2) и зубров (*B. bonasus*: JV–SEN) на «адаптивном цикл Холлинга», иллюстрирующие постнатальный онтогенез размеров и пропорций черепа. Размерность цикла задается тремя макропараметрами морфологического разнообразия: мерой организованности (МО), валовой энтропией (H) и удельной энтропии (H_d).

С учетом сформулированных выше гипотез о процессах самоорганизации морфологической системы черепа может оказаться продуктивным их представление в форме связанных переходов между более «организованными» (r, K) и менее «организованными» (Ω , α) состояниями.

На Рисунок 8 представлено положение морфосистем разных возрастных групп зубра и обыкновенного слепыша. Возрастные изменения

череп зубра при данном числе выделенных возрастных групп в целом укладываются в «цикл». Исключение – старшая возрастная стадия (SEN), для которой не находится места на «цикле» в силу уникального сочетания значений макропараметров разнообразия размеров черепа. Смена возрастных состояний морфосистемой по мере роста черепа слепыша тоже неплохо соответствует «циклу» (точнее – его части). Относительно резкие переходы наблюдаются между стадиями JV0 и JV1, SAD0 и SAD1, что соответствует реальным наблюдениям. Во взрослом состоянии наблюдается циклическая динамика макропараметров морфологического разнообразия, но с гораздо меньшей амплитудой величин меры организованности и энтропии. В возрастной динамике пропорций черепа слепыша проявляется «внутренняя» цикличность, а все разнообразие в рамках «большого цикла» ограничено «г–К» переходом. Выявленные «совпадения» положения отдельных морфосистем на «адаптивном цикле Холлинга» с априорными знаниями о биологии и морфологии видов не должны вводить в заблуждение и интерпретировать модель Холлинга как «детерминированный» способ прогноза эволюции. Строгая (детерминированная, в т.ч. нелинейная) математизированная модель если и возможна, то только для некоторых этапов цикла, но не для цикла в целом. Это обусловлено существенной неопределенностью (непредсказуемостью) переходов $K \rightarrow \Omega \rightarrow \alpha$.

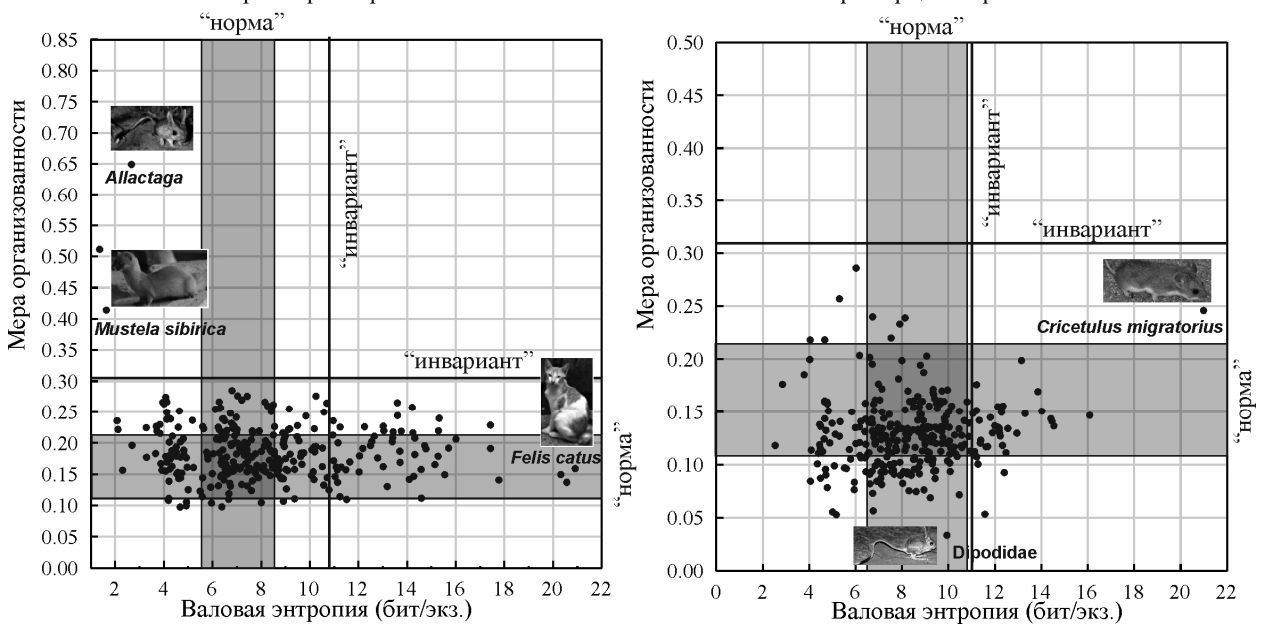


Рисунок 9. Положение морфосистем черепа млекопитающих (305 моделей) в пространстве двух параметров морфологического разнообразия – валовая энтропия и мера организованности.

Совокупность результатов анализа морфологического разнообразия морфосистем черепа млекопитающих позволяет сформулировать положения (гипотезы), которые необходимо учесть при моделировании процесса их самоорганизации в индивидуальном развитии, в экологическом пространстве и в процессе эволюции: 1) в пространстве макропараметров морфологического разнообразия самоорганизация морфосистемы черепа, как в целом, так и на уровне его подсистем, происходит в форме связанных

квазициклов, реализующихся в разных иерархически соподчиненных пространственно-временных шкалах; 2) «инварианты» макропараметров морфологического разнообразия черепа, вероятно, являются индикаторами или ограничивают область фазового пространства, в которой морфосистемы черепа могут реализовывать «устойчивые» состояния (Рисунок 9); 3) внутри «области устойчивости» существуют сильные ограничения на подобласть фазового пространства, в которой реализуются «стационарные состояния» морфосистем; соответствующие им интервалы значений макропараметров интерпретируются как «нормы» (Рисунок 9), которые в моделях динамики морфосистем выступают в качестве «аттракторов» их динамических траекторий; 4) организованность (регуляция) морфологического разнообразия имеет ограничение «сверху» («инвариант» меры организованности), который, гарантируя высокую пропускную способность «морфорегулятора Эшби», ограничивает реализацию морфосистем черепа млекопитающих в области фазового пространства, где возможна только вероятностно-детерминированная динамика; 5) изменение структуры управления морфологическим разнообразием и сложности организации морфосистемы черепа может осуществляться на любой стадии эволюции системы, как в стационарном, так и в существенно нестационарном состояниях; 6) необходимым условием (этапом) для потенциального роста структурной сложности и «формообразования» морфосистемы черепа является ослабление эффективности регулирования (= рост разнообразия, снижение организованности; неравновесный переход « $\Omega \rightarrow \alpha$ » в модели Холлинга); 7) усиление регулирования (организованности) морфологического разнообразия морфосистемы черепа сопряжено с «сжатием» ее фазового пространства, с упрощением структуры управления в первую очередь за счет редукции иерархической организации (= снижение разнообразия, уменьшение числа параметров порядка = размерности морфопространства).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предпринятое исследование является вполне оригинальным по постановке задачи, методам и объему исследованного материала. Существенная часть полученных результатов рассматривается в качестве основы для формулирования рабочих гипотез для будущих исследований морфологического разнообразия и процессов самоорганизации морфосистем черепа млекопитающих в рамках развиваемого мультидисциплинарного подхода. Теоретико-методологическая часть работы рассматривалась автором, как попытка решения проблемы разработки достаточно общего «языка», обеспечивающего возможность измерения различных свойств морфологическом разнообразия в морфометрических исследованиях. Все использованные в работе макропараметры морфологического разнообразия имеют одновременно: физическую, информационно-статистическую трактовку, являются переменными внутренней структуры морфологического пространства морфосистемы и обладают внятной биологической

интерпретацией. Какие из них окажутся наиболее эффективными и удобными для использования – покажут дальнейшие исследования.

Дальнейшие исследования морфологического разнообразия черепа млекопитающих будут развиваться по мере включения в анализ новых объектов: от популяций и видов до высоких таксономических категорий внутри класса млекопитающих. Представляется целесообразными исследования динамики макропараметров морфологического разнообразия черепа и посткраниального скелета в контролируемых, экспериментальных условиях. Необходимы исследования, направленные на получение репрезентативной выборки значений макропараметров разнообразия черепа, для родов, семейств и отрядов млекопитающих. Необходимо также расширить спектр объектов исследования морфологического разнообразия за счёт не только представителей для других классов позвоночных животных, но беспозвоночных животных.

В *приложении 1* проанализированы причины существенных отклонений размерности моделей морфопространства разнообразия размеров черепа, ds ; в *приложении 2* – размерности моделей морфопространства разнообразия пропорций черепа, df ; в *приложении 3* – отклонений от состояния «равновесия/стационарности» по критерию расхождения Кульбака – Лейблера. В *приложении 4* приведен пример расчета производных информационных параметров разнообразия («внутренняя энергия», «эффективность работы морфологического регулятора») для представителей семейства Spalacidea (Rodentia). В *приложении 5* рассмотрены примеры отклонений от «нормы» состояния морфосистем по величине МО ($0.1 < MO < 0.3$). В *приложении 6* приведен пример расчета макропараметров морфологического разнообразия для черепа барсуков рода *Meles*. *Приложение 7* содержит расчетные значения макропараметров морфологического разнообразия для 374 моделей эмпирических морфопространств.

Благодарности. Автор благодарен Ю.Г. Пузаченко за постоянную интеллектуальную поддержку, а также всем специалистам, с которыми посчастливилось работать на протяжении последних 20 лет: А.В. Абрамову, А.К. Агаджаняну, А.А. Ананину, И.Ю. Баклушинской, Г.Ф. Барышникову, О.П. Бачуре, Е.А. Белановской, О.В. Бландлеру, А.С. Богданову, Г.Г. Боескорову, Ш. Бохнке, А.А. Варшавскому, А. Верпоорте, А.А. Власову, А.Е. Волкову, П.М. Глазову, И.Б. Головачеву, Г. А. Данукаловой, Л.Г. Динесману, С.В. Загребельному, Е.Ю. Звычайной, Т. ван Кольфсхотену, В.П. Кашкаровой, В.П. Кораблеву, П.А. Косинцеву, И.Ф. Куприяновой, В.В. Кучеруку, А.В. Лаврову, В.С. Лебедеву, Е.А. Ляпуновой, А.К. Марковой, В.Ю. Маслякову, И. Мол, Е.М. Морозовой, М.В. Павленко, И.Я. Павлинову, А.А. Панютиной, И. ван дер Плихту, В.Б. Погребову, Д.В. Пономареву, Е.Г. Потаповой, В.Е. Присяжнюку, Г.С. Раутиан, О.Л. Россолимо, О.В. Рыжкову, А.Н. Симаковой, Т.П. Сипко, Е.Н. Смирнову, Н.Г. Смирнову, Н.Н. Спасской, А.С. Тесакову, Г.М. Тertiцкому, А.Н. Тихонову, А.А. Тишкову, Т.Д. Филатовой, В.Е. Флинту, Н.Г. Царевской, М.В. Цвирке.

Работа частично финансировалась грантами РФФИ (96-04-49373, 96-04-49557, 98-05-64687, 00-04-48151, 01-05-65448, 02-04-48607, 04-04-4800, 04-05-64805, 06-04-49575, 07-04-91202-ЯФ, 09-04-00073, 09-04-01303, 12-04-00795; 13-04-00203).

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Монография

1. Зубр на Кавказе. Под общей ред. Г.С. Раутиан. – Москва-Майкоп: Качество, 2003. – 291 с.

Статьи, опубликованные в научных журналах и изданиях, рекомендованных ВАК России

1. Абрамов А. В., Пузаченко А.Ю. Географическая изменчивость черепа и систематика палеарктических барсуков (*Mustelidea*, *Meles*)// Зоол. журн. — 2006.—Т. 85. Вып. 5.— С. 641–655
2. Барышников Г.Ф., Пузаченко А.Ю. Краниометрическая изменчивость речной выдры (*Lutra lutra*, *Carnivora*) в Северной Евразии // Труды Зоологического института РАН. – 2012. –Т. 316. – № 3. – С. 203–222
3. Барышников Г.Ф., Пузаченко А.Ю. Краниометрическое разнообразие островных популяций бурого медведя (*Ursus arctos*, *Carnivora*) с Хоккайдо, Сахалина и Южных Курил// Труды Зоологического института РАН. – 2009. – Т. 313. – № 2. – С. 119–142
4. Барышников Г.Ф., Пузаченко А.Ю. Краниометрическое разнообразие островных популяций бурого медведя (*Ursus arctos*, *Carnivora*) о. Хоккайдо, Сахалина и Южных Курил// Труды Зоологического института РАН. – 2009. – Т. 313. – № 2. – С. 119–142
5. Боескоров Г.Г., Пузаченко А.Ю. Географическая изменчивость черепа и рогов лосей (*Alces*, *Arthiodactyla*) Голарктики // Зоол. журн., 2001. – Т. 80. – Вып. 1. – С. 1–14
6. Боескоров Г.Г., Пузаченко А.Ю., Барышников Г.Ф. К проблеме географической изменчивости бурого медведя (*Ursus arctos*) в Якутии// Бюлл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 2011. – Т.116. – Вып. 1. – С. 3–9.
7. Загребельный С.В., Пузаченко А.Ю. Изменчивость черепа песцов беринговского *Alopex lagopus beringiensis*, медновского *A.l. semenovi*, материкового *A.l.lagopus* подвидов (*Carnivora*, *Canidae*)// Зоол. журн. – 2006. – Т. 85. – Вып. 8. – С. 1007–1023.
8. Звычайная Е. Ю., Пузаченко А. Ю. Краниометрическая изменчивость рода *Capra* (*Artiodactyla*, *Bovidae*)// Зоол. журн. – 2009. – Т.88. – Вып. 5. – С. 607–622
9. Куприянова И. Ф, Пузаченко А. Ю., Агаджанян А. К. Временные и пространственные компоненты изменчивости черепа обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (*Insectivora*) // Зоол. журн. – 2003. – Т. 82. – Вып. 7. – С. 839–851.
10. Панютина А. А., Пузаченко А.Ю., Солдатова И.Б. Морфологическое разнообразие в строении крыла у подковоносообразных летучих мышей

- (Chiroptera, Rhinolophoidea) // Зоол. журн. – 2011. – Т.90. – Вып. 2. – С. 206–222
11. Потапова Е.Г., Пузаченко А. Ю. Анализ сходства в строении нижней челюсти тушканчиковобразных (Rodentia, Dipodidea) // Зоол. журн. – 2000. – Т. 79. – Вып. 9. – С. 1102–1113.
 12. Потапова Е.Г., Пузаченко А. Ю. Морфологическая дифференциация серого сурка (*Marmota baibacina*) и тарбагана (*M. sibirica*) в южной Монголии // Зоол. журн. – 1998. – Т. 77. – Вып. 8. – С. 1177–1190.
 13. Пузаченко А. Ю. Анализ изменчивости некоторых признаков черепа в группе *Felis silvestris* - *Felis libyca*- *Felis catus* (Mammalia, Felidae) // Зоол. журн. – 1996. – Т. 75. – Вып. 7. – С. 1078–1085
 14. Пузаченко А. Ю. Внутрипопуляционная изменчивость черепа обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 1. Методика анализа данных, невозрастная изменчивость самцов // Зоол. журн. – 2001а. – Т. 80. – Вып. 3. – С. 1–15.
 15. Пузаченко А. Ю. Внутрипопуляционная изменчивость черепа обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 2. Изменчивость самок, половой диморфизм и возрастная изменчивость // Зоол. журн. – 2001б. – Т. 80. – Вып. 4. – С. 466–476.
 16. Пузаченко А. Ю. Географическая изменчивость черепа гигантского слепыша *Spalax giganteus* (Rodentia Spalacidae) // Зоол. журн. – 1993. – Т.72. – Вып.1. – С. 112–119.
 17. Пузаченко А. Ю. Изменчивость черепа у слепышей рода *Nannospalax* (Spalacidae, Rodentia) // Зоол. журн. – 2006. – Т. 85. – Вып. 2. – С. 235–253.
 18. Пузаченко А. Ю. Определение возраста обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* (Rodentia, Spalacidae) // Зоол. журн. – 1991. – Т.70. – Вып. 12. – С. 113–124
 19. Пузаченко А. Ю., Загребельный С.В. Изменчивость черепа песцов *Alopex lagopus* L. (Carnivora, Canidae) Евразии // Зоол. журн. – 2008. – Т.87. – Вып. 9. – С. 1106–1123
 20. Пузаченко А. Ю., Маркова А. К. Применение многомерного анализа и информационных функций для макроописания динамики природных комплексов во второй половине позднего плейстоцена-голоцене Европы // Докл. Акад. наук. – 2011. – Т.437. – № 1. – С. 114–116
 21. Пузаченко А. Ю., Павленко М.В., Кораблев В.П. Морфометрическая изменчивость черепа цокоров (Myospalacinae, Rodentia) // Зоол. журн. – 2009. – Т.88. – Вып.1. – С. 92–112
 22. Пузаченко А. Ю., Раутиан Г.С. Половой диморфизм рода *Bison* (Bovidae, Arthiodactyla) по признакам черепа и идентификация пола *Bison priscus* // Палеонт. журн. – 2001. – Т. 35. – Вып. 1. – С. 84–96.
 23. Пузаченко А.Ю. Изменчивость черепа у малых (средиземноморских) слепышей *Nannospalax* Palmer, 1903 (Rodentia). Систематика, палеонтология и филогения грызунов // Труды Зоологического института РАН. – Санкт-Петербург. – 2005. – Т. 306. – С.142–179

24. Пузаченко А.Ю., Данукалова Г. А., Морозова Е.М. Изменчивость раковин видов семейства Unionidae из бассейна р. Белая (Южноуральский регион)// Зоол. журн. – 2007. – Т. 86. – Вып. 9. – С. 1027–1038
25. Пузаченко Ю. Г., Пузаченко А. Ю. Семантические аспекты биоразнообразия// Журн. общ. биол. – 1996. – Т. 57. – № 1. – С. 5–43
26. Раутиан Г.С., Пузаченко А.Ю., Сипко Т.П. Асимметрия черепа современных и субрецентных *Bison bonasus* (Arthiodactyla, Bovidae) // Зоол. журн. – 1998. – Т. 77. – Вып. 12. – С. 1403–1413
27. Abramov A.V., Puzachenko A.Yu. Species co-existence and morphological divergence in west Siberian mustelids (Carnivora, Mustelidae) //Mammal Study. – 2012. – 37. – P. 255–259
28. Abramov A.V., Puzachenko A.Yu. Taxonomic position of badgers (Mammalia, Mustelidae, *Meles*) from the Southwest Asia // Zootaxa. – 2013. – 3681 (1). – 37. – P. 255–259
29. Abramov A. V., Puzachenko A. Yu. Sexual dimorphism of craniological characters in Eurasian badgers, *Meles* spp. (Carnivora, Mustelidae)// Zoologischer Anzeiger. – 244 2005. – P. 11–29
30. Abramov A.V., Puzachenko A.Yu., Wiig Ø. Cranial variation in the European badger *Meles meles* (Carnivora, Mustelidae) in Scandinavia// Zoological Journal of the Linnean Society. –2009. – V. 157. – P. 433–450
31. Baryshnikov G. F., Puzachenko A. Yu. Craniometrical variability of cave bears (Carnivora, Ursidae)// Quaternary International. –2011. – 245. – P. 350–368
32. Pavlinov I. Ya., Puzachenko Yu. G., Lybarsky G. Yu., Puzachenko A. Yu. To Zipf or not to Zipf, or why are there so few scientists supposing there are no genera in the nature at all? // Zh. Obsh. Biol. –1995. – V.56. – №1. – P. 152–158.
33. Pavlinov I.Ja., Puzachenko A. Yu., Rossolimo O.L., Schenbrot G.I. Comparing various forms of morphological diversity by means of dispersion analysis (exemplified by measurable morphological traits variation in three rodent genera, Mammalia) // Zh. Obsh. Biol. – 1993. – V.54. – №3. – P. 347–351.
34. Puzachenko A. Yu., Markova A. K. Using Multidimensional Analysis and Information Functions for Macro Description of European Natural Complexes in the Second Part of the Late Pleistocene and the Holocene of Europe// Doklady Earth Sciences. – 2011. – 437. – P. 380–382

Статьи в профессиональных журналах и научных сборниках

1. Пузаченко А. Ю. Применение многомерного шкалирования в анализе структуры морфологической изменчивости. Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. Сборник статей. Под редакцией А.К. Агаджаняна и В.Н. Орлова М. – 2000. – С. 137-140.
2. Пузаченко А.Ю Структура изменчивости черепа слепышей рода *Nannospalax* (Rodentia, Spalacidae): дивергенция как редукция разнообразия. Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. Под ред. А.О. Аверьянова и Н.И. Абрамсон. СПб. – 2003. – С.197–200.
3. Пузаченко А.Ю. Энтропия как мера морфологического разнообразия // Териологические исследования.- Вып III. под ред. Ф.Н.Голенищева и Г.И. Барановой. СПб. – 2003. – С.60–81

4. Пузаченко Ю.Г., Пузаченко А.Ю. Классификация как способ отражения реальности и конструирования мифов. Современная систематика: методологические аспекты (Исследования по фауне). Сб. тр. Зоол. муз. МГУ. Т. 34. Под ред. И.Я. Павлинова. М.: Изд. МГУ. – 1996. – С. 55–74.
5. Пузаченко Ю.Г., Пузаченко А.Ю. Таксономическое разнообразие млекопитающих и птиц. Стратегия изучения биоразнообразия наземных животных (сб. докл сов., Москва ИПЭЭ РАН, 28 ноября - 1 декабря 1994 г.) М. -1995. – С. 32–44
6. Раутиан Г. С., Пузаченко А. Ю., Немцев А. С. Краниометрический статус современных горных зубров. Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. Мат. Международной конф. г. Москва. 21-23 апреля 1999 г. М. 1999. – С.260–263.
7. Раутиан Г.С., Пузаченко А.Ю., Сипко Т.П., Кисилева Е.Г. Сравнительный анализ асимметрии фенотипов и морфометрических признаков у рецессивных, субрецессивных зубров. Динамика биоразнообразия животного мира (сборник докладов совещания, Москва, ИПЭЭ РАН, 26-28 ноября 1996 г.) М.: -1997. – С.13–18.
8. Сипко Т. П., Пузаченко А. Ю., Буневич А. Н. Изменчивость интерьерных признаков европейского бизона. Вопросы современного охотоведения. Материалы международной научно-практической конференции, Москва 5-6 Декабря 2002. – С. 367–385
9. Abramov A.V., Puzachenko A.Yu. Spatial variation of sexual dimorphism in the Siberian weasel *Mustela sibirica* (Mustelidae, Carnivora,)// Russian J. Theriol. – 2009. – V. 8. – N. 1. – P. 17–28.
10. Baryshnikov G.F., Puzachenko A.Yu., Abramov, A.V. New analysis of variability of cheek teeth in Eurasian badgers (Carnivora, Mustelidae, Meles)// Russ. J. Theriol. –2003. – Vol. 1 (for 2002). – № 2. – P. 133–149
11. Puzachenko A. Yu. Hybrid syndrome and method for identification of hybrids in museum collections of *F. silvestris* and *F. lybica* // Säugetierkundliche Informationen. –2002. –5. –H. 26. – S. 243–248.
12. Puzachenko A. Yu. On the taxonomic status of *Felis silvestris* Schereber 1777 on the Caucasus with some comments on the variation between the european and the african wildcat. Seminar on the biology and conservation of the wildcat (*Felis selvest ris*). Nancy, France, 23-25 Sept. 1992// Environmental encounters. – 16. – Strasburg. –Council of Europe. –1993. – P.75–85.

Доклады на научных конференциях

1. Абрамов А.В., Пузаченко А.Ю. Систематика и изменчивость барсуков рода *Meles* (Mammalia, Carnivora). ЗИН РАН Отчетная научная сессия по итогам работ 2006 г. Тез. докл. 11-13 апреля 2007 г. Санкт-Петербург.– 2007. – С. 6-7.
2. Абрамов А. В, Пузаченко А.Ю. Симпатрическое распространение и гибридизация палеарктических барсуков рода *Meles*. Целостность вида у млекопитающих (изолирующие барьеры и гибридизация). Материалы конференции, Перергоф. 12–17 мая 2010 г. М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2010. – С. 3

3. Абрамов А.В., Пузаченко А.Ю. Происхождение палеоарктических барсуков (*Mustelidae*, *Meles*). Териофауна Россия и сопредельных территории. Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2011. – С.5
4. Абрамов А.В., Пузаченко А.Ю. О вероятной гибридизации между *Meles meles* и *Meles leucurus* (*Carnivora*, *Mustelidae*) на границе видовых ареалов в Западном Тянь-Шане. Млекопитающие горных территорий. Мат. межд. конф. Нальчик. 13-18 августа 2007 г. - М.: Т-во научных изданий КМК.- 2007- С. 4-7.
5. Кораблев В.П., Павленко М.В., Пузаченко А.Ю., Цвирка М.В. Комплексное исследование цокоров *Myospalax* российской части бассейна Амур. III Дружининские чтения: «Комплексные исследования природной среды в бассейне реки Амур», Хабаровск, 6-9 октября, 2009 г. Часть 2. Хабаровск. – 2009. – С. 198-200.
6. Потапова Е.Г., Пузаченко А.Ю., Бибииков Д.И. Морфологическая дифференциация серого сурка (*Marmota baibacina*) и тарбагана (*M. sibirica*) в южной Монголии. Сурки Голарктики как фактор биоразнообразия. Тез. докл. III Международной Конференции по суркам (г. Чебоксары, Чувашская Республика, Россия, 25-30 августа 1997 г.). Чебоксары – 1997. –С. 80-81.
7. Пузаченко А. Ю., Раутиан Г. С. Половой диморфизм в черепе бизонов (*Bovidae*, *Arthiodactyla*). VI съезд Териологического общества. Тез. докл. Москва, 13-16 апреля 1999 г. М. – 1999. – С. 209.
8. Пузаченко А.Ю., Потапова Е. Г. Внутривидовая изменчивость слуховой капсулы некоторых соневых (*Gliridae*, *Rodentia*). Териофауна России и сопредельных стран (VIII съезд Териологического общества). Мат.межд.сов. М.: Т-во научных изданий КМК. – 2007. – С. 402.
9. Пузаченко А.Ю. Информационные переменные морфометрического разнообразия млекопитающих. Териофауна Россия и сопредельных территории. Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2011. – С. 384
10. Пузаченко А.Ю. Соотношение морфологического и кариотипического разнообразия у млекопитающих в связи с оценкой статуса редких и исчезающих форм. Экологические проблемы охраны живой природы. Тез. Всес. конф., Москва, 10-17 дек., 1990. . –Ч. 1. –М. – 1990. – С. 112-113.
11. Пузаченко А.Ю., Павленко М.В., Кораблев В.П., Цвирка М. В. Цокор Арманды (*Myospalax armandii*) (Milne-Edwards 1867) – новый вид в фауне России. Териофауна Россия и сопредельных территории. Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2011. – С. 386
12. Пузаченко А.Ю., Павленко М.В., Кораблев В.П., Цвирка М. В. Дифференциация цокоров в группе «*Myospalax psilurus* – *M. epsilonus*» (*Rodentia*, *Myospalacinae*). Териофауна Россия и сопредельных территории.

- Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2011. – С. 387
13. Пузаченко А.Ю., Абрамов А.В. Морфологические ниши мелких куньих (Mustelidae) Барабинской лесостепи. Териофауна Россия и сопредельных территории. Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2011. – С. 385
 14. Пузаченко А.Ю., Загребельный С.В. Изменчивость черепа песцов *Alopex lagopus* L (Carnivora, Canidae) в российской и американской частях ареала. Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Мат. VII межд. науч. конф., посв. 25-летию организации Камч. отд. Института биологии моря. Петропавловск-Камчатский. Издательство: «Камчатпресс» . – 2006. – С. 140
 15. Раутиан Г.С., Пузаченко А.Ю., Буневич А.Н. Участие кавказского подвида в формировании современных беловежских зубров. Териофауна России и сопредельных территорий. Прошлое и настоящее. Тез. VII съезда Териол. об-ва. Москва– .2003.
 16. Сипко Т.П., Пузаченко А.Ю., Буневич А.Н., Кисилева Е.Г., Немцев А.С. Изменчивость экстерьерных признаков европейского бизона. Охотничьи животные России (Биология, охрана, рациональное использование). Т. 5. – С. 38-49
 17. Baryshnikov G. F., Puzachenko A. Yu. New analysis of craniometrical variability of cave bears. 16th International Cave Bear and Lion Symposium. EuroSpeleoProject. September 22nd-26th, 2010. AZÉ (Saône-et-Loire, France)
 18. Pavlenko M. V., Korablev V. P., Tsvirka M. V., Puzachenko A.Y. Differentiation of Asian endemic fossorial rodents group *Myospalax* (Rodentia, Spalacidae) in East of Russia: genetics and morphological approaches. Abstracts. Modern achievements in population, evolutionary and ecological genetics MAPEEG-2011. 19-24 June 2011. Vladivostok.– 2011. – P. 53
 19. Puzachenko A. Yu., Markova A.K. Multivariate analysis for the reconstructions in palaeobiogeography. 11th ICAZ International Conference. Paris, 23-28 August 2010. Paris. –2010. – P.206
 20. Puzachenko A., Pavlenko M., Korablev V. Craniological variability of the zokors (*Myospalacinae*) with simplified first upper molar. 11 th International conference Rodens et Spatium on Rodent biology. Myshkin, Russia. 24-28 July, 2008. – P.144
 21. Puzachenko A.Yu., Pavlenko M.V, Korablev V.P., Tsvirka M.V. Genetic and morphologic differentiation in zokors, *Myospalax psilurus* - *Myospalax epsilanus* group. The 13th Rodens et Spatium - International Conference on Rodent Biology, July 16–20, 2012, in Rovaniemi, Finland. Abstracts.– P. 166
 22. Puzachenko A.Yu., Ponomarev D., Isaychev K. Morphotypic molar variability of Pleistocene and recent *Lemmus* and *Myopus* from some regions of Europe and Siberia. The 13th Rodens et Spatium - International Conference on Rodent Biology, July 16–20, 2012, in Rovaniemi, Finland. Abstracts.– P. 62

23. Rautian G., Puzachenko A., Sipko T. Asymmetry in the populations of *Bison bonasus* (Bovidae, Artiodactyla). Abstracts. Euro-American Mammal Congress Santiago de Compostela, July 19-24, 1998. Ed. Reig S. Santiago de Compostela– 1998. – P. 80.
24. Rautian G., Sipko T., Puzachenko A. Asymmetry level and qualitated traits in wild and zoo populations of European bison. I-th Int. Symp. Phisiology and Athology of Wild and Zoo animals. Abstract. Berlin. Germany, 15- 17 September 1996.