

УСТОЙЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ: ОРГАНИЗМ

УДК 57.011,574.1

ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ ОГРАНИЧЕНИЯ САМООРГАНИЗАЦИИ НА ПРИМЕРАХ ВЫСОКО- И СЛАБОИНТЕГРИРОВАННЫХ ОЧЕНЬ СЛОЖНЫХ СИСТЕМ (ЭЛЕМЕНТЫ СКЕЛЕТА МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ПАЛЕОКОМПЛЕКСЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ): ОТ ЭМПИРИКИ К ТЕОРИИ

© 2023 г. А. Ю. Пузаченко[@]

Институт географии РАН, Старомонетный пер., 29, Москва, 119017 Россия

[@]E-mail: puzak@igras.ru

Поступила в редакцию 28.02.2023 г.

После доработки 28.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

Высокое разнообразие является характерным атрибутом любых материальных феноменов и процессов с участием живого вещества, т.е. очень сложных систем. Проверяли наличие фундаментальных ограничений разнообразия и самоорганизации на примере скелета млекопитающих четырех отрядов, относящихся к 41 виду. Исследованы свойства более 4700 многомерных описательных моделей. Для каждой модели был вычислен индекс самоорганизации R ($0 \leq R \leq 1$), диапазон изменчивости которого был ограничен в основном интервалом ~ 0.10 – 0.31 . Для обоснования эмпирических данных использовали представления об абстрактном регуляторе Эшби и теорему Шеннона–Хартли. Был сделан вывод о существенных ограничениях качества регуляции разнообразия и возможного уровня самоорганизации очень сложных систем в стационарных состояниях.

Ключевые слова: очень сложная система, энтропия, регулятор Эшби, теорема Шеннона–Хартли, морфологическое разнообразие, млекопитающие, скелет, индекс самоорганизации

DOI: 10.31857/S1026347023600176, EDN: VGLMOB

ВВЕДЕНИЕ

Современные научные представления о живой материи обычно не рассматривают ее как одну из форм стандартной материи. Наряду с этим нельзя отрицать эмпирического факта эволюционной преемственности и непрерывной связности между неживым и живым веществом (Вернадский, 1978). Следствием этой преемственности является распространение эволюционных ограничений “неживой” формы стандартной материи на ее “живую” форму.

Детерминистская идея нового времени (XVI–XIX вв.) о том, что знание “законов природы” дает возможность делать точный прогноз эволюции материальных систем, уже на рубеже XIX–XX вв. оказалась неверной (“кризис в физике” (Майнцер 2009; Гершунин, Алов, 2019). Экстремальная сложность структуры и функционирования живой материй в полной мере ощущается биологами и в меньшей степени физиками. Во второй половине XX-го в. физики (Э. Шредингер) и затем кибернетики (У.Р. Эшби, Х. Ферстер, Л. фон Бергаланфи) предлагали “глобальные” решения проблемы эволюции жизни и человеческого сознания (Вег-

talanny, 1962). Однако, показательно, что С. Хокинг (Hawking, 2002) в курсе лекций “Теория всего. Происхождение и судьба Вселенной” не включил в него проблему эволюции жизни. В отличие от теоретических построений XIX в. и первой половины XX в., современные биологические теории должны основываться на обширных эмпирических данных. Движение научной мысли от моделей (теории) к реальным объектам, должно быть дополнено явным обратным движением от объектов к моделям. Это положение, на наш взгляд, имеет принципиальное значение для познания именно очень сложных систем (ОСС).

Мы предложили (Пузаченко, 2016) набор аксиом, создающих основу непротиворечивого включения эволюции живой материи в контекст эволюции стандартной материи, сопровождающуюся *общим увеличением сложности организации – от элементарных частиц до биологических и социальных систем, преемственностью фундаментальных ограничений*, которая обеспечивается “памятью” *sensu lato*.

Феномены, процессы, явлений и т.п., в которых принимает участие живая форма материи,

целесообразно выделить в специфический класс материальных систем — “очень сложные системы” (ОСС). Выделение ОСС из более широкого класса сложных систем объективно обусловлено особыми свойствами живой материи (Beer, 1959; Nicolis, 1986; Cilliers, 1998; Heylighen, 1999; Di Marzo Serugendo *et al.*, 2004; Holden, 2005; Green *et al.*, 2008; Ladyman *et al.*, 2013; Bohórquez Arévalo, Espinosa, 2015; Ma’ayan, 2017; Gershenson *et al.*, 2021).

Основным предметом данного исследования является феномен биологического разнообразия. Объекты исследования представлены элементами скелета млекопитающих, в первую очередь, черепом (Пузаченко, 2013, 2016). Цель исследования состоит в описании количественных закономерностей в реализации разнообразия размеров и формы элементов скелета, инвариантных по отношению частным формам изменчивости (онтогенетическая, групповые формы изменчивости, внутривидовая, географическая, межвидовая, филогенетическая). В контексте исследования предпринята попытка дать теоретическое обоснование некоторым эмпирическим закономерностям.

Развиваемая нами методология исследования базируется, с одной стороны, на использовании многомерного анализа (методы снижения размерности пространства описательных переменных), а с другой — на использовании аппарата теории информации, включая теорию передачи сигналов, и идей, сформулированных в рамках кибернетики (Пузаченко, 2000, 2001, 2011, 2013, 2016, 2020; Ashby, 1956, 1958; Conant, Ashby, 1970; Haken, 2006; Puzachenko, Markova, 2011; Abramov, Puzachenko, 2012; Puzachenko, Korablev, 2014). Для количественной характеристики структуры многомерной описательной модели используются информационные макропараметры, а именно информационная энтропия и ее производные (Пузаченко Ю., 1982, 1992, 2009; Shannon, 1948, 1949; Shannon, Weaver, 1949; Wiener, 1961; Brillouin, 1962; Atlan, 1977; Schrödinger, 1952; Schneider, 2000; McCowan *et al.*, 2002; Collier, 2008; Puzachenko J., 2008; Tkačik, Bialek, 2016). В кибернетике разнообразие прямо соотносится с энтропией-информацией в теории информации (Conant, Ashby, 1970). Представление о “регуляторе”, как о специализированной подсистеме, в общем случае неизвестной природы, контролирующей и поддерживающей гомеостаз (стационарное состояние) системы — одно из абстрактных ключевых понятий кибернетики (Ashby, 1947, 1956, 1958, 1962). Регулятор в смысле У.Р. Эшби, представляет собой абстрактный преобразователь информации от окружающей среды к системе, влияющий, в конечном итоге, на выбор системой того или иного состояния (Conant, Ashby, 1970). Доказывается, что способность регулятора Эшби осуществлять функцию подавления шума возможна только за счет его внутреннего

разнообразия (энтропии, сложности организации) и ограничена его пропускной способностью (Shannon, 1949), как если бы он представлял собой информационный канал (Ashby, 1958).

Интерпретация координат описательных моделей ОСС, как информационных каналов, косвенно характеризующих работу регулятора Эшби, предоставляет возможность рассмотреть последовательность потока информации от “среды” к ОСС и далее к “наблюдателю” (рис. 1а). Безотнositельно к конкретной природе сигнала S , он может содержать “шум” (D), возмущения, искажающие его семантику. Регулятор декодирует информационный поток среды и формирует свой информационный (корректирующий) канал R , через который осуществляет коррекцию основного сигнала S . Количество “шума”, которое можно изъять из S , ограничено энтропией, которая может быть передана по каналу R : $H(R) \geq H(S)$ (рис. 1а). Сигнал Z , скорректированный регулятором — это то, что прямо или косвенно может измерить исследователь в качестве признака/переменной системы. Наблюдатель имеет данные только об энтропии описательной модели ОСС ($H(M)$). Поэтому косвенная оценка разнообразия регулятора Эшби — $H(R) \geq -H(M) + H(D)$.

Закон о пропускной способности (*channel capacity*) формулируется в форме теоремы Шеннона–Хартли (Shannon–Hartley theorem) (Shannon, 1949). Пропускная способность (C) прямо пропорциональна ширине полосы частот (W) передачи сигналов и логарифму отношения мощности сигнала (P) к мощности шума (N), $C = W \lg_2(1 + P/N)$ (рис. 1б). По мере расширения полосы частот пропускная способность быстро растет до тех пор, пока суммарная мощность шума не становится близкой к мощности самого сигнала ($W/w_0 = 1$). График C асимптотически стремится к величине $w_0 \log_2 e \approx 1.443 w_0$, бит/с.

Понятие “самоорганизующаяся система” было предложено У.Р. Эшби в 1947 г. (Ashby, 1947) для детерминированных (замкнутых) систем и развито им в работе 1962 г. (Ashby, 1962). Однако, по Х. Ферстеру (Foerster, 1960), система в процессе самоорганизации должна потреблять энергию и порядок (информацию) из окружающей среды, т.е. должна быть открытой в механическом и термодинамическом смыслах. Способность к самоорганизации не является исключительным атрибутом живого вещества и широко распространена в неживой природе (Haken, 2006). Самоорганизация не ограничена только ростом внутреннего порядка в системах. Равноправной компонентой самоорганизации выступает упрощение организации. Снижение внутреннего порядка и его увеличение может происходить одновременно на разных иерархических уровнях системы, или циклически в пределах одного уровня иерархии.

В данной публикации мы приводим результаты проверки гипотезы о наличии фундаментальных ограничений разнообразия размеров и формы морфологических структур — черепа и элементов посткраниального скелета млекопитающих, которые рассматриваются в качестве примеров ОСС. Элементы теории, объясняющей эмпирические наблюдения, мы находим в традиционной теории информации (теории передачи сигналов) и кибернетике. Элементы посткраниального скелета представляют собой более простые морфологические структуры, по сравнению с черепом. Это позволило оценить эффективность регуляции морфологического разнообразия для элементов скелета с разным уровнем сложности структурно-функциональной организации.

Мы также сравниваем полученный результат с аналогичным результатом для сложных надорганизменных систем — сообществах млекопитающих. Последние по сравнению с элементами скелета рассматриваются как пример слабо интегрированных систем.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал данного исследования включал 7091 череп представителей четырех отрядов (Artiodactyla, Carnivora, Perissodactyla и Rodentia: *Equus ferus*, *E. f. przewalskii*, *Coelodonta antiquitatis*, *Alces alces*, *A. americanus* (*A. a. pfizenmayeri*), *Bison bonasus* (*B. b. bonasus*, *B. b. caucasicus*), *B. priscus*, *Capra sibirica* (*C. s. sibirica*, *C. s. alaiana*), *C. caucasica*, *C. cylindricornis*, *C. aegagrus*, *Ursus spelaeus* (*U. s. spelaeus*), *U. kanivetz=ingressus*, *U. arctos* (*U. a. arctos*, *U. a. yesonensis*, *U. a. collaris*, *U. a. piscator*), *Felis margarita* (*F. m. thinobia*, *F. m. scheffeli*), *F. silvestris* (*F. silvestris*), *F. lybica*, *F. catus*, *Meles meles* (*M. m. meles*, *M. m. taxus*, *M. m. milleri*), *M. leucurus*, *M. canescens*, *Martes martes*, *Lutra lutra*, *Mustela lutreola*, *M. eversmanii*, *M. erminea*, *M. sibirica* (*M. s. sibirica*, *M. s. manchurica*), *M. altaica*, *Vormela peregusna* (*V. p. peregusna*, *V. p. koshewnikowi*), *Vulpes lagopus* (*V. l. lagopus*, *V. l. semenovi*, *V. l. beringianus*), *Canis lupus* (*C. l. lupus*), *Castor fiber*, *Spermophilus erythrogenys*, *Sp. fulvus*, *Sp. major*, *Sp. pallidicauda*, *Sp. ralli*, *Sp. relictus*, *Spalax microphthalmus*, *Cricetulus migratorius*.

Метакарпалии, метатарзалии, талус, фаланги пясти (всего 4080 костей) принадлежали пещерным медведям (*Ursus deningeri*, *U. spelaeus*, *Ursus kanivetz=ingressus*, *U. kudarensis*), кабаллоидным лошадям (плейстоценовые *Equus ferus* и современные *E. f. przewalskii*) и представителям отряда Chiroptera семейства Rhinolophidae (кости пясти).

Системы промеров и их число для разных таксонов были различны. Во всех случаях использованы общепринятые стандартные измерения, характеризующие общие размеры черепа и элементов посткраниального скелета. Ранее (Пузаченко,

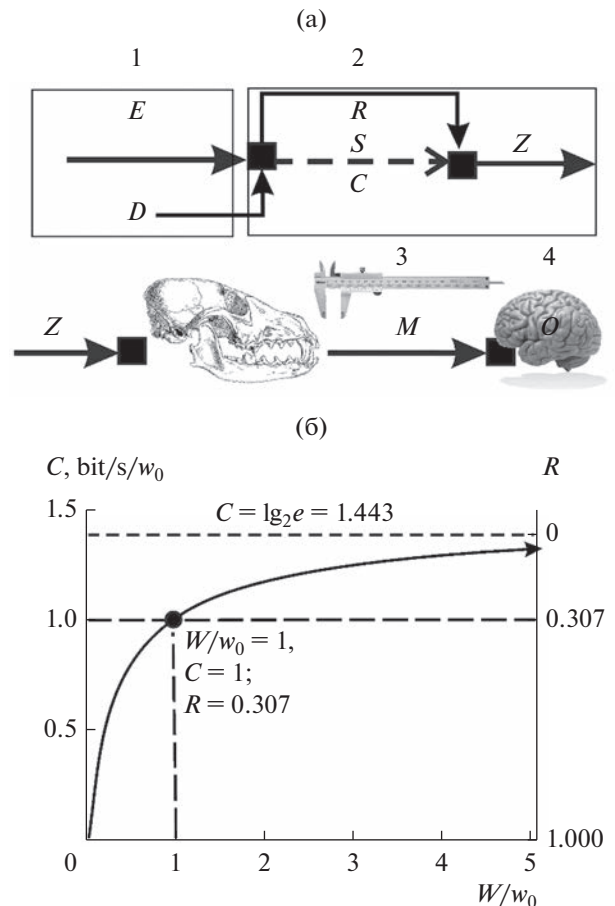


Рис. 1. Схема передачи информации между средой, ОСС и гипотетическим наблюдателем (а) и график, иллюстрирующий предел пропускной способности информационного канала в соответствии с законом Шеннона—Хартли (б). (а) 1 — «окружающая среда», 2 — ОСС, 3 — система измерений, 4 — наблюдатель; E — энергия, информация, порядок/беспорядок, D — возмущения среды, «шум», искажающей сигнал S (нескорректированный сигнал), поступающий в ОСС, C — основной информационный канал ОСС, R — корректирующий информационный канал регулятора Эшби, Z — скорректированный сигнал, M — информация в системе измерений скорректированного сигнала, O — информация регулятора наблюдателя. (б) C/w_0 — пропускная способность ($C/w_0 = (W/w_0) \lg_2 [1 + (w_0/W)]$) информационного канала, W — полоса частот, w_0 — частота сигнала, при которой его мощность P равна удельной мощности шума (N_0) на единицу измерения частоты сигнала ($w_0 = P/N_0$), R — мера организованности ОСС.

2013) было показано, что число измерений не оказывает влияния на значения параметров разнообразия.

Понятия о морфосистеме и морфопространстве. По определению Дж. Симпсона (Simpson, 1944), морфологическая изменчивость организмов, как совокупность различных биологических процессов, связана с мерой различия между особями на уровне популяций и, следовательно, выступает

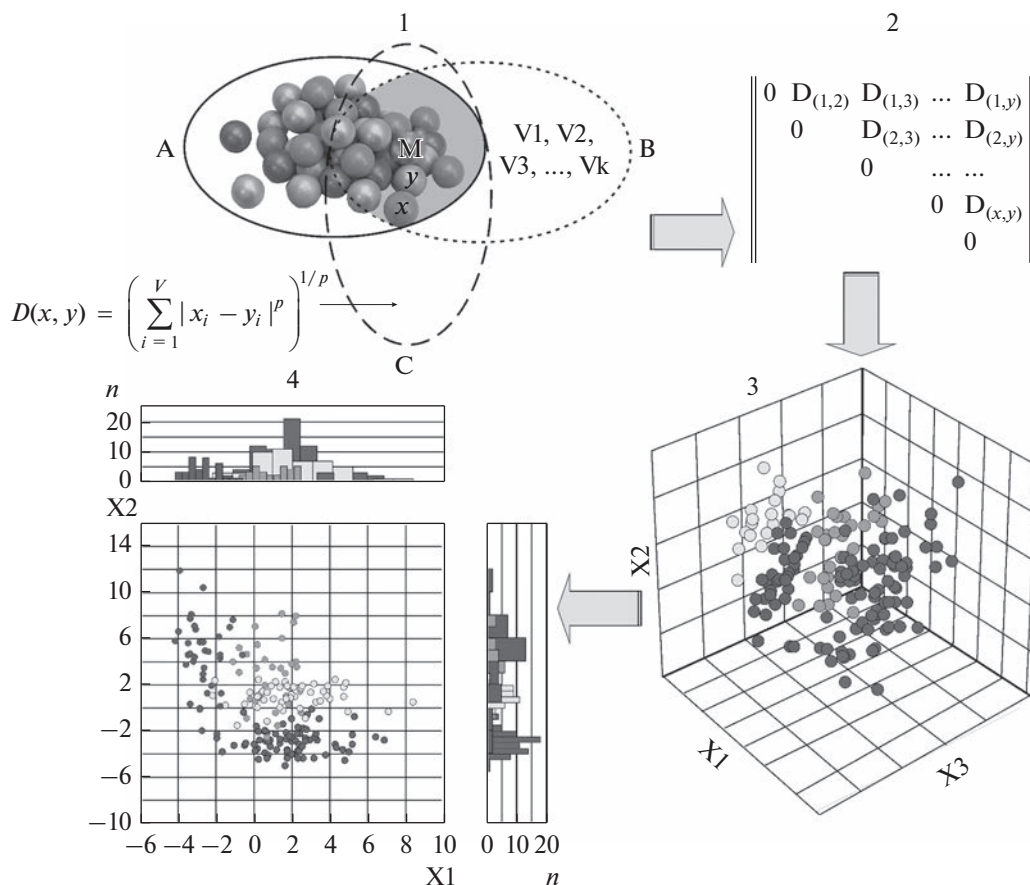


Рис. 2. Алгоритм построения описательной модели OCC (морфопространства); 1 – выделение морфосистемы (М), как пересечения множеств элементов (а), переменных (б) и метрик (в); 2 – матрица различий/сходства (dissimilarity/similarity) между всеми парами элементов x и y морфосистемы М; 3 – пример трех-мерной описательной модели OCC (морфопространства) с координатами X_1, X_2, X_3 , полученной одним из методов снижения размерности данных (*dimensionality reduction model*); 4 – распределения координат элементов морфосистемы М относительно координат описательной модели (показана проекция морфопространства на координаты X_1 и X_2).

как статистическая характеристика выборки (в пределах генеральной совокупности), а не отдельной особи (Яблоков, 1966). Особь (организм) принимается в качестве наименьшей “неделимой единицы” – элемента. Свойства элемента могут быть охарактеризованы путем измерений обычно ограниченного набора признаков (переменных).

Определим формальный объект исследования – морфологическую систему, как пересечение множества (статистического ансамбля) элементов, множества всевозможных переменных, и множества метрик, позволяющих оценивать различия между элементами (рис. 2). Отношения сходства/различия между всеми парами элементов морфосистемы записываются в форме квадратной матрицы значений метрики (рис. 2). Изменчивость размеров элементов адекватно воспроизводится евклидовой дистанцией. Разнообразие пропорций (формы), хорошо воспроизводится ранговой метрикой τ_b Кендалла (Kendall, 1975; Пузаченко, 2016). Под морфологическим пространством или

морфопространством мы понимаем многомерную описательную модель разнообразия элементов морфосистемы. Таким образом, наше определение морфопространства отличается от его трактовок, предложенных ранее (Foot, 1990, 1997; Raup, 1966; McGhee, 1991, 2007; Pavlinov, 2011). Морфопространство получали путем обработки матриц сходства/различия неметрическим многомерным шкалированием, NMDS (Shepard, 1962; Davison, Jones, 1983).

Оптимальная размерность (d) морфопространства (= количество осей NMDS) оценивается с использованием меры качества модели NMDS – стресс Крускала I (Kruskal, 1964; Куприянова и др., 2003; Abramov *et al.*, 2009; Abramov, Puzachenko, 2012; Puzachenko *et al.*, 2017).

Параметры морфопространства. Структура морфопространства задана распределением точек, соответствующих элементам морфосистемы. Естественным параметром этого распределения является энтропия, H (Куприянова и др., 2003;

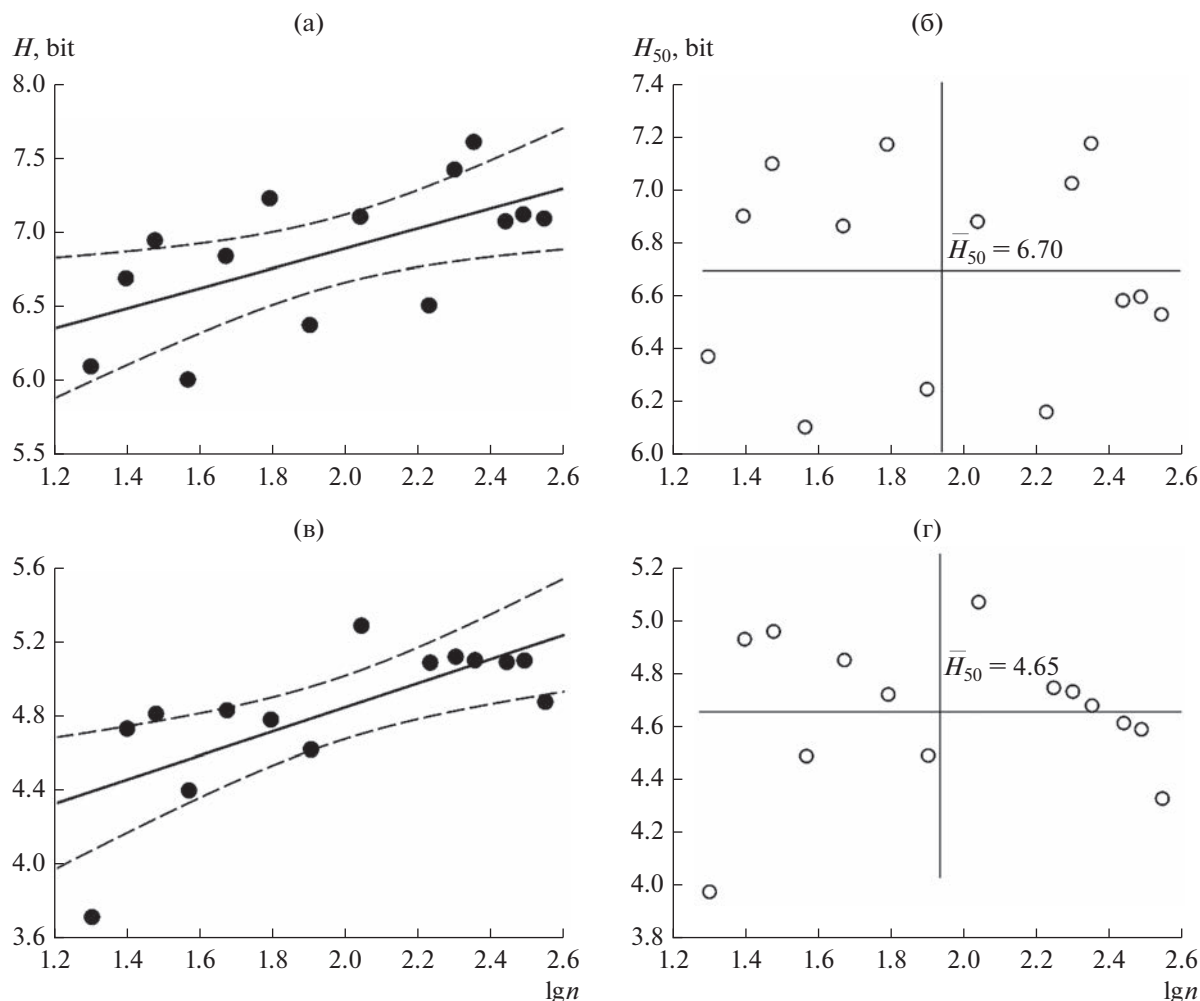


Рис. 3. Некалиброванные величины энтропии (H) морфопространства размеров (а) и формы черепа (в) речной выдры (*Lutra lutra*) демонстрируют линейную зависимость H от логарифма числа элементов в морфосистеме, описываемую следующими уравнениями регрессии: $5.6 + 0.67 \lg n$ ($r = 0.61$, $p = 0.02$) и $3.6 + 0.65 \lg n$ ($r = 0.71$, $p = 0.005$), соответственно (пунктирные линии ограничивают 95% доверительный интервал для линии регрессии); б, г — калиброванные энтропии H_{50} и $\bar{H}_{50}$ после вычитания линейного тренда для тех же морфопространств размеров и формы черепа соответственно.

Пузаченко, 2003; Пузаченко, 2011). В общем случае, H и другие информационные параметры зависят от объема выборки (n) (Foerster, 1960) (рис. 3а, 3в). Для получения сравнимых величин энтропии необходима их калибровка. Для получения зависимости H от $\lg n$ (мы используем десятичный логарифм) получали несколько значений H для описательных моделей морфосистем с разным числом элементов (минимальный объем ~25 элементов) при фиксированном значении d . Калиброванное значение H получается путем вычитания регрессии из исходных данных с последующим восстановлением масштаба для фиксированного n_{const} : $H_{\text{cal}} = [H_n - (a + b \lg n)] + (a + b \lg n_{\text{const}})$, где $n_{\text{const}} = 50$ (рис. 3б, 3г). Таким образом, H_{50} соответствует энтропии для морфопространства морфосистемы из 50 “случайно отобранных” элементов.

Число 50 выбрано потому, что, согласно расчетам для случайной нормально распределенной переменной, прирост энтропии составляет всего ~3.5% при увеличении n от 40 до 100. Число 50 близко к модальному значению n в исследованных музейных коллекциях, причем более 45% выборок попадают в интервал 30–40 экземпляров и более 70% — 30–80 экземпляров (Пузаченко, 2013).

Важнейшим параметром пространства описательной модели является R — “избыточность сообщения” (*redundancy*) (Shanon, 1948) или мера самоорганизации/внутренней упорядоченности системы (Foerster, 1960): $R = 1 - H/H_{\text{max}} = 1 - \left[\left(-\sum_{i=1}^d \sum_{j=1}^k p_{ij} \lg_2 p_{ij} \right) / (-d \lg_2 n) \right]$, где, H_{max} — максимальная энтропия. R изменяется от 0 (максимальный “беспорядок”) до 1 (идеальный “по-

рядок”). В случае, когда $R = 0$ система находится в состоянии максимального внутреннего разнообразия (все ее возможные состояния, сохраняющие систему как таковую, реализуются с некоторой ненулевой и примерно равной вероятностью), а при $R = 1$ — разнообразие минимально, реализуется только одно единственное состояние. Значения R_{50} получали способом, описанным выше для энтропии. Пропускная способность регулятора Эшби может быть записана как линейная функция меры организованности R : $C = (1 - R) \lg_2 e$. Величина R в точке перегиба графика ($W/w_0 = 1$, $C/w_0 = 1$, рис. 1б) равна: $R = 1 - H/H_{\max} = 1 - 1/\log_2 e \approx 1 - 0.693 = 0.307$.

Эффективность корректирующего канала (ϵ_R , %) регулятора прямо пропорциональна его пропускной способности и обратно пропорциональна отношению мощностей сигнала и шума: $\epsilon_R = C/(P/N) = \left[(\ln(2^{(H_{50}/d)} + 1)) / (2^{(H_{50}/d)} - 1) \right] \times 100$, где ϵ_R — “энергетическая эффективность”, вычисляется по аналогии с коэффициентом использования канала связи по его мощности (Васильев и др., 2008). Чем больше ϵ_R , тем ниже измеренное разнообразие морфосистемы и тем выше гипотетическое разнообразие регулятора Эшби.

Для этой работы мы измерили следующие параметры: d , H_{50} , H_{50}/d , R_{50} , ϵ_R) для 3512 морфопространств размеров и формы черепа и 1200 морфопространств размеров и формы посткраниальных элементов у половозрелых особей. Кроме этого, исследовано 290 моделей для черепов неполовозрелых животных.

Для сравнения мы использовали определенные ранее значения R моделей комплексов млекопитающих второй половины позднего плейстоцена (MIS3 — MIS2), первой половины голоцена (MIS1) Европы (Puzachenko, 2019) и некоторых горных регионов Евразии в позднем плейстоцене и голоцене (MIS5 — MIS1) (Puzachenko, Markova, 2020).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Параметры разнообразия морфосистемы черепа и элементов посткраниального скелета. Размерность описательных моделей морфосистем размеров и формы черепа варьирует от 1 до 9, размеров и формы элементов посткраниального скелета от — 1 до 6. Большинство моделей для черепа самцов и самок имеют 2–4 координаты, а для элементов посткраниального скелета — 2 координаты. В случаях, когда самцы и самки объединяются в одну морфосистему, размерность морфопространства может, как снижаться, так и возрастать при увеличении полового диморфизма. Влияние полового диморфизма на d описательных моделей выражено сильнее для черепа, чем для костей посткраниального скелета.

Параметр H_{50} линейно зависит от размерности морфопространства. Это означает, что в среднем существует норма прироста энтропии морфопространства при росте размерности на 1. Эта норма задается параметром H_{50}/d (табл. 1). Для морфопространства размеров черепа медиана H_{50}/d равна 2.18–2.19 bit/элемент, а для морфопространства формы черепа — 2.38–2.39 bit/элемент. Здесь и далее, мы используем медиану, в качестве оценочных параметров, поскольку в большинстве случаев их распределения не соответствуют гипотезе о нормальности.

Для черепа, медианы параметра R_{50} одинаковы для самцов и самок и равны 0.19 и 0.12 соответственно. Тот же параметр в моделях разнообразия посткраниального скелета был несколько выше — 0.22 (0.27) и 0.13 (0.14) соответственно. В среднем регуляция разнообразия размеров черепа заметно выше, чем разнообразия его формы. В свою очередь, по сравнению с черепом, элементы посткраниального скелета демонстрируют более высокую точность регуляции, как размеров, так и формы.

Изменчивость R_{50} не одинакова у представителей разных отрядов и семейств млекопитающих (рис. 4). В среднем, на уровне отрядов, Rodentia характеризуется наибольшими ограничениями на разнообразие размеров черепа, а Artiodactyla — наименьшими ограничениями. Различий между отрядами по величине R_{50} для формы черепа не обнаружено. На уровне семейств максимальные ограничения разнообразия размеров черепа отмечены у Castoridae (*Castor fiber*) и Sciuridae (*Spermophilus* sp.). Относительно высокие значения параметра обнаружены у Ursidae и Spalacidae (*Spalax microphthalmos*). У Ursidae и Cricetidae (*Cricetulus migratorius*) отмечен относительно высокий уровень ограничений разнообразия формы черепа.

Чем выше R_{50} , тем ниже разнообразие откорректированного сигнала Z (рис. 1) и тем выше потенциальное разнообразие и пропускная способность гипотетического регулятора Эшби. Все медианы R_{50} лежат выше критического значения $C = 1$ ($R \approx 0.307$) (рис. 5). Следовательно, регулятор Эшби не обеспечивает “жесткий” контроль размеров или пропорций черепа и допускает относительно высокое разнообразие на уровне элементов морфосистем, черепа и посткраниального скелета.

Разные морфосистемы могут находиться на графике пропускной способности и в зоне, где реализуется преимущественно стохастическая изменчивость их элементов с низкой эффективностью регулятора Эшби ($S: R < 0.1$, $C > 1.3$), и в зоне с жесткими ограничениями разнообразия, детерминированной динамикой ($D: R > 0.304$, $C < 1$) и высокой эффективностью регулятора Эшби. Однако, подавляющая по численности часть исследованных морфосистем располагается между этими крайностями. Другими словами, эти ОСС

Таблица 1. Статистики информационных параметров описательных моделей (морфопространств) черепа и элементов посткраниального скелета: H_{50}/d (bit/элемент), R_{50} , ϵ_R (%)

Параметр	Среднее $\pm$ ошибка	Медиана	95% доверительный интервал	Минимум– максимум	Перцентили 10, 90
Череп					
Модели для самцов и самок, $n = 666$					
H_{50}/d , размеры	2.13 ± 0.009	2.19	2.11–2.15	0.40–2.54	1.98, 2.31
H_{50}/d , форма	2.37 ± 0.004	2.38	2.36–2.37	1.93–2.66	2.22, 2.5
R_{50} , размеры	0.21 ± 0.003	0.19	0.2–0.22	0.08–0.86	0.15, 0.26
R_{50} , форма	0.13 ± 0.001	0.12	0.12–0.13	0.003–0.25	0.09, 0.17
ϵ_R , размеры	43.9 ± 0.21	42.6	43.5–44.3	36.5–86.7	40.5, 46.6
ϵ_R , форма	39.5 ± 0.07	39.3	39.3–39.6	34.7–47.5	37.2, 42.0
Модели для самцов, $n = 283$					
H_{50}/d (bit), размеры	2.18 ± 0.002	2.19	2.16–2.19	1.64–2.47	2.03, 2.3
H_{50}/d (bit), форма	2.37 ± 0.003	2.39	2.35–2.38	1.5–2.69	2.23, 2.51
R_{50} , размеры	0.20 ± 0.120	0.19	0.197–0.206	0.11–0.35	0.16, 0.25
R_{50} , форма	0.13 ± 0.159	0.12	0.123–0.135	0.03–0.54	0.09, 0.16
ϵ_R (%), размеры	42.9 ± 0.01	42.6	42.7–43.2	37.7–53.8	40.7, 45.7
ϵ_R (%), форма	39.5 ± 0.01	39.1	39.2–39.8	34.3–56.9	37.0, 41.9
Модели для самок, $n = 161$					
H_{50}/d (bit), размеры	2.18 ± 0.009	2.18	2.17–2.20	1.83–2.46	2.02, 2.34
H_{50}/d (bit), форма	2.38 ± 0.009	2.39	2.36–2.40	2.09–2.78	2.19, 2.53
R_{50} , размеры	0.20 ± 0.003	0.19	0.191–0.203	0.09–0.32	0.14, 0.25
R_{50} , форма	0.12 ± 0.003	0.12	0.115–0.128	0.01–0.26	0.07, 0.18
ϵ_R (%), размеры	42.8 ± 0.16	42.8	42.5–43.1	37.8–49.6	39.9, 45.8
ϵ_R (%), форма	39.1 ± 0.15	38.8	38.8–39.4	32.8–44.5	36.7, 42.1
Элементы посткраниального скелета					
Модели для самцов и самок, $n = 481$					
H_{50}/d (bit), размеры	2.10 ± 0.007	2.11	2.09–2.11	1.15–2.51	1.91, 2.29
H_{50}/d (bit), форма	2.34 ± 0.005	2.36	2.33–2.35	1.95–2.65	2.17, 2.49
R_{50} , размеры	0.22 ± 0.003	0.22	0.218–0.228	0.08–0.57	0.15, 0.29
R_{50} , форма	0.13 ± 0.002	0.13	0.128–0.136	0.02–0.28	0.08, 0.19
ϵ_R (%), размеры	44.4 ± 0.14	44.1	44.1–44.7	37.1–65.3	40.7, 48.1
ϵ_R (%), форма	39.9 ± 0.09	39.6	39.7–40.1	34.9–47.3	37.4, 42.9
Модели для самцов, $n = 70$					
H_{50}/d (bit), размеры	2.01 ± 0.035	2.06	1.94–2.08	0.8–2.44	1.72, 2.32
H_{50}/d (bit), форма	2.30 ± 0.016	2.31	2.27–2.33	2.04–2.59	2.11, 2.49
R_{50} , размеры	0.23 ± 0.008	0.22	0.214–0.244	0.092–0.47	0.15, 0.33
R_{50} , форма	0.13 ± 0.005	0.13	0.123–0.142	0.065–0.21	0.08, 0.19
ϵ_R (%), размеры	46.4 ± 0.77	45.1	44.8–47.9	38.1–74.9	40.3, 51.9
ϵ_R (%), форма	40.7 ± 0.29	40.5	40.1–41.3	35.8–45.4	37.3, 44.1
Модели для самок, $n = 48$					
H_{50}/d (bit), размеры	1.83 ± 0.043	1.89	1.75–1.92	0.90–2.27	1.16, 2.14

Таблица 1. Окончание

Параметр	Среднее ± ошибка	Медиана	95% доверительный интервал	Минимум–максимум	Перцентили 10, 90
H_{50}/d (bit), форма	2.29 ± 0.02	2.29	2.25–2.33	1.98–2.56	2.07, 2.49
R_{50} , размеры	0.31 ± 0.015	0.27	0.279–0.339	0.191–0.65	0.22, 0.55
R_{50} , форма	0.14 ± 0.008	0.14	0.127–0.158	0.047–0.27	0.07, 0.24
ϵ_R (%), размеры	50.0 ± 0.97	48.4	48–51.9	41.2–72.0	43.5, 65.1
ϵ_R (%), форма	40.8 ± 0.35	40.7	40.1–41.5	36.2–46.7	37.4, 44.8

должны быть отнесены к /категории материальных систем с вероятностно-детерминированной динамикой (Beer, 1959).

Результаты изучения динамики параметра R_{50} в онтогенезе черепа у четырех видов, представляющих три отряда млекопитающих (рис. 6), свидетельствуют в пользу гипотезы о том, что в процессе самоорганизации не происходит “накопления” внутреннего порядка (Ashby, 1962). У всех видов до половозрелой стадии наблюдаются разнонаправленные изменения R_{50} . Даже у взрослых животных величина R_{50} подвержена флуктуациям (рис. 6б–4г). При этом границы изменчивости R_{50} не выходят за границы изменчивости параметра, определенные выше для половозрелых млекопитающих.

Статистики для параметра, характеризующего эффективность работы регулятора Эшби, приведены в табл. 1. Медиана ϵ_R размеров черепа равна

~42.8–43.9%, а формы – ~39.1–39.5%. ϵ_R закономерно выше у элементов посткrania (44.4–50.0% и 39.9–40.8%). Эффективность регуляции разнообразия формы обычно ниже, чем размеров костных структур. Варьирование ϵ_R сильно ограничено, также как и параметра R . Оба параметра сильно коррелируют между собой так, что с ростом значений R_{50} наблюдается линейный рост ϵ_R .

ОБСУЖДЕНИЕ

Эмпирические данные о параметрах морфологического разнообразия размеров и формы черепа и элементов посткraniaльного скелета млекопитающих свидетельствуют о существенном ограничении варьирования параметра самоорганизации (R_{50} , рис. 7) и, соответственно, эффективности контроля разнообразия. От 94 до 99% значений индекса для самцов и самок не превышают величи-

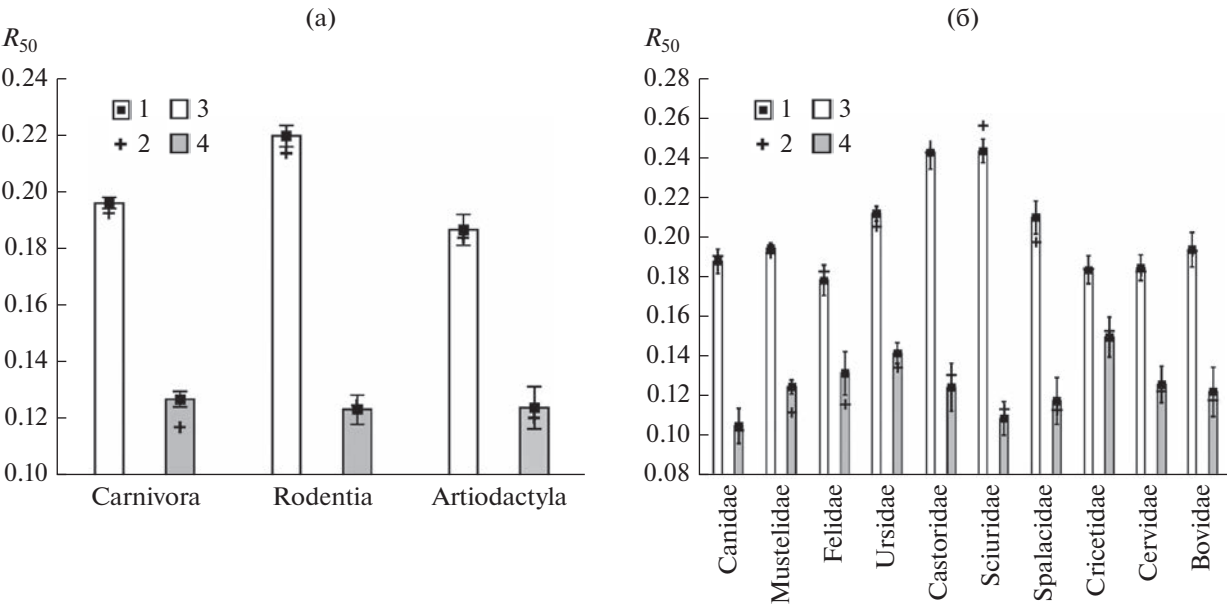


Рис. 4. Среднее, 95% доверительный интервал (1), медиана (2) параметра R_{50} (мера упорядоченности) для морфопространств разнообразия размеров (3) и формы черепа (4) в отрядах и семействах млекопитающих.

ну 0.31. Небольшое число случаев превышения этого “порога” только подтверждают общую тенденцию.

Череп обладает более сложной организацией, является полифункциональным органом с ограниченными возможностями изменений в отношении между его отдельными частями (Romer, Parsons, 1986; Trainor *et al.*, 2003), а элементы посткrania — метаподии, талус, фаланги пясти, представлены отдельными костями. Индекс самоорганизации размеров черепа был несколько выше, чем для его формы, из чего следует, что разнообразие формы (пропорций) черепа и костей посткrania регулируется менее жестко, чем разнообразие размеров. Индекс самоорганизации костей посткраниального скелета был выше, чем у черепа. Наиболее вероятно, что такое соотношение индексов указывает на влияние сложности систем на величину R и эффективность регуляции. Можно предположить, что более сложно организованные ОСС сталкиваются с более сильными ограничениями регулирования.

На нашем материале, R слабо или практически не зависит от полового диморфизма и относительно слабо — от принадлежности к тому или иному таксону. Влияние на эффективность регуляции принадлежности к таксону разного уровня, а также филогении, требуют дальнейшего исследования. Необходимы исследования влияния экологических условий на параметр R (эпигенетическая регуляция). Отдельные свидетельства о возможности влияния экологических условий (высота над уровнем моря) на значения индекса самоорганизации, были обнаружены нами для нижних щечных зубов (p4, m1, m2) у пещерных медведей (Baryshnikov, Puzachenko, 2020). Примечательно, что диапазон изменчивости R для щечных зубов находился в пределах от 0.1 до 0.3, что укладывается в границы основного диапазона этого параметра и для черепа в целом.

Особый интерес представляет динамическая изменчивость индекса самоорганизации для одних и тех же ОСС. Данные по онтогенетической изменчивости R черепа указывают на то, что его значения не выходят за границы диапазона, оцененного для половозрелых животных. Также не наблюдается устойчивого роста эффективности регуляторных механизмов в онтогенезе. В некоторых случаях мы обнаружили заметное падение R для группы полувзрослых особей. В целом, по объектам с хорошим возрастным разрешением онтогенетическая динамика индекса самоорганизации демонстрирует квазициклические колебания.

Данные о самоорганизации на субклеточном уровне организации живого вещества немногочисленны. Нам известна единственная модель, предложенная Т.Д. Шнейдером (Schneider, 1991,

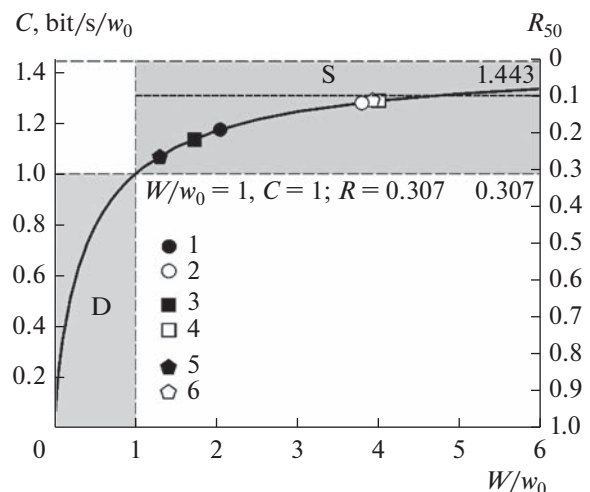


Рис. 5. Медианы параметра R_{50} (мера упорядоченности) на графике пропускной способности информационного канала связи в соответствии с теоремой Шеннона–Хартли. 1, 2 — морфопространства разнообразия размеров (1) и формы (2) черепа, соответственно; 3, 5 — морфопространства разнообразия размеров элементов посткраниального скелета самцов (3) и самок (5); 4, 6 — морфопространства разнообразия формы элементов посткраниального скелета самцов (4) и самок (6).

2010), которая описывает связь между информационной и физической “концепциями” энтропии для биологических ферментов. В частности, автор определял эффективность работы рестриктазы EcoRI, которая связывается с ДНК только на участках, сочетающих два конкретных триплета оснований, игнорируя все остальные возможные комбинации. Выбирая определенный паттерн молекулы ДНК, энзим действует как молекулярная машина, способная к принятию решений. Принятие “правильного решения” — специфическое связывание с ДНК, сопровождается снижением внутренней энергии энзима вследствие ее диссипации. Неспецифическое связывание, напротив, повышает энергетическое состояние молекулы, а значит оно менее вероятно. Информационная мера, характеризующая работу машины (пропускная способность) представляет собой логарифм числа возможных выборов (для EcoRI это 12 бит/на 1 действие), каждому из которых отвечает определенное энергетическое состояние молекулы. Для описания работы молекулярной машины Т.Д. Шнейдер приходит к выражению, эквивалентному выражению для пропускной способности информационного канала связи (Schneider, 1991). Прямые измерения показали, что для EcoRI эффективность самоорганизации составляет около 70%. Следует подчеркнуть, что это очень большая величина, которая близка к теоретическому пределу пропускной способности информационного канала связи, превышаю-

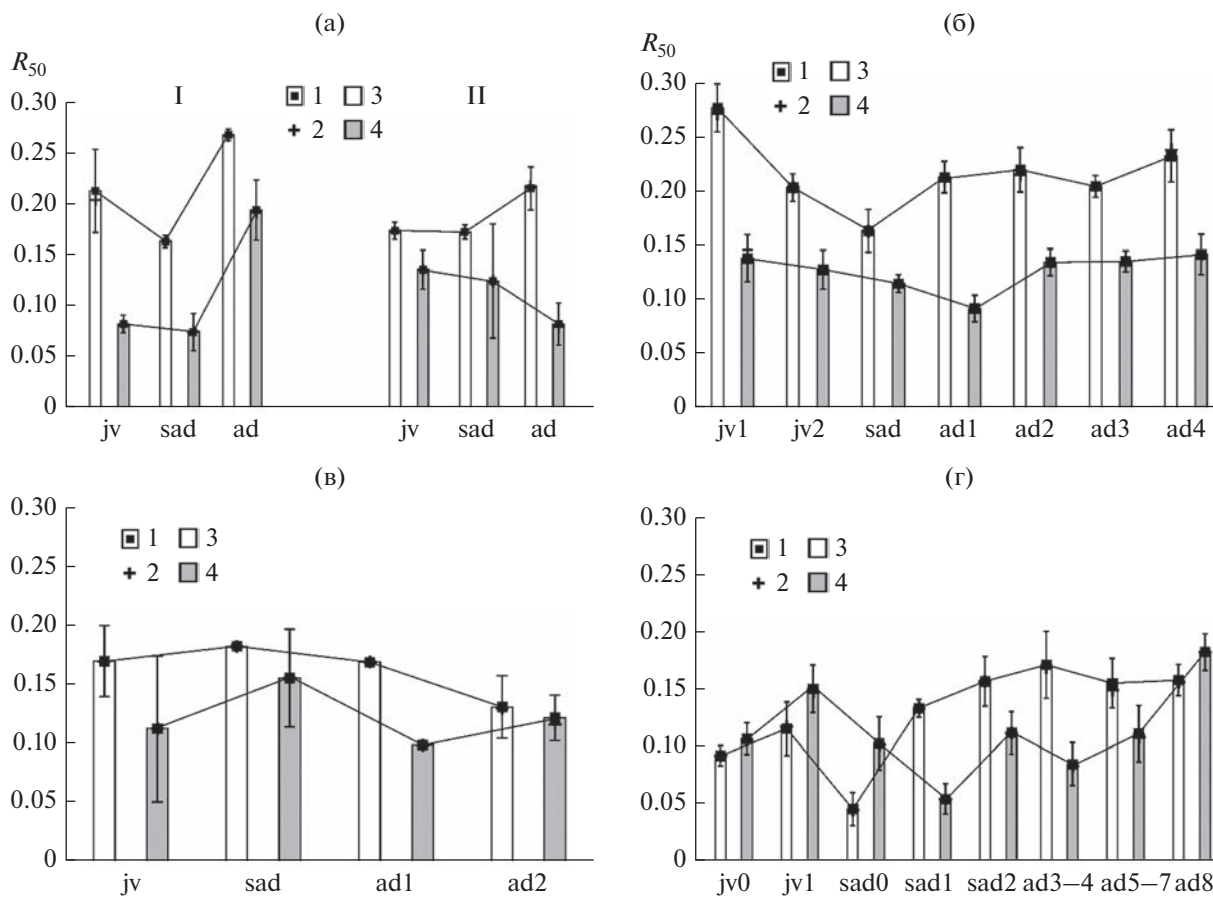


Рис. 6. Динамика параметра R_{50} (мера упорядоченности) в онтогенезе черепа *Vulpes lagopus* (а: I – *V. l. lagopus*, II – *V. l. beringianus*), *Bison bonasus* (б), *Castor fiber* (в) и *Spalax microphthalmus* (г): jv, sad, ad – возрастные группы молодых, полувзрослых и половозрелых животных, соответственно. 1 – среднее, 95% доверительный интервал, 2 – медиана, 3 – морфопространства разнообразия размеров черепа, 4 – морфопространства разнообразия формы черепа.

шая на порядок таковую у передающих сигнал электронных приборов, созданных человеком. Близкие величины эффективности были получены и для ряда других белков (PerA, родопсин, фотоактивный желтый протеин). Результаты оценки эффективности самоорганизации на молекулярном уровне имеют фундаментальный характер, так как в конечном итоге, именно молекулярные механизмы лежат в основе тех величин, которые измеряются, например, при исследовании морфологического разнообразия. Эффективность передачи информации в длинных информационных цепочках сопряженных реакций от ДНК до дифференцирующихся клеток и формирующихся морфологических структур должна снижаться за счет накопления суммы диссипированной энергии. Следовательно, можно предполагать и снижение в этом ряду эффективности работы регуляторных механизмов.

Количественные данные об эффективности процессов самоорганизации современных ОСС на надорганизменном уровне практически отсут-

ствуют. На “экосистемном уровне” ОСС представляют собой слабо интегрированные системы, элементы которых – популяции обладают высоким потенциальным разнообразием отношений, как между собой, так и с окружающей средой. В соответствии с гипотезой, предполагающей снижение эффективности регуляции по мере увеличения иерархического уровня и сопутствующего ему росту сложности организации живой материи, можно ожидать, что индекс самоорганизации у надорганизменных ОСС должен быть в среднем ниже, чем у сильно интегрированных организменных ОСС, таких как череп.

Нами были определены индексы самоорганизации для ископаемых комплексов млекопитающих (Puzachenko, 2019; Puzachenko, Markova, 2020). Здесь индекс самоорганизации связан с распределением видов в пространстве, т.е. пропорционален распределению видов по величине площади их ареалов. По мере приближения R к 0, относительные размеры ареалов выравниваются между собой в границах исследуемого географи-

ческого региона. Если R стремится 1, то распределение размеров ареалов становится резко асимметричным. В этом случае, немногие виды имеют широкие ареалы, и имеется длинный “хвост” распределения из редко встречающихся видов.

Для второй половины плейстоцена и первой половины голоцена медиана R была равна 0.13, а диапазон варьирования параметра составил 0.05–0.19. Для горных территорий, медиана R равнялась 0.11, при диапазоне варьирования от 0.03 до 0.17. Эти результаты не противоречат гипотезе об отрицательной связи между структурно-функциональной сложностью систем и их способностью к самоорганизации. Динамика R во времени имеет отчетливую биогеографическую интерпретацию. В интервале изотопно-кислородных стадий MIS3 – MIS1 отмечено устойчивое снижение величины R , отражающее упрощение пространственного паттерна видовых ареалов: рост доминирования широкоареальных и интразональных видов при переходе от плейстоцена к голоцену. Для горных комплексов млекопитающих, наряду с уменьшением R в конце плейстоцена, отмечен его устойчивый рост в интервале 57–29 (14) тыс. календарных лет назад, после его глобального снижения до минимальных значений в интервале 71–57 тыс. календарных лет назад (MIS4). Падение индекса самоорганизации в MIS4 коррелирует с падением видового богатства палеокомплексов млекопитающих и было обусловлено, вероятно, сильным развитием в это время горных оледенений (Doughty *et al.*, 2021).

Используя элементы выше изложенной теории, удастся получить теоретическое обоснование для эмпирической пороговой величины $R \sim 0.31$. Нами показана непротиворечивая связь между индексом самоорганизации, рассчитанным для морфологических систем, и потенциальным внутренним разнообразием/пропускной способностью абстрактного морфорегулятора Эшби. При прочих равных, эта связь носит обратный характер, т.е. чем выше индекс самоорганизации или, другими словами, ниже энтропия морфосистем, тем выше должна быть энтропия/пропускная способность ее регулятора и эффективность регулирования. Критическая величина индекса самоорганизации, вероятно, является инвариантной как для черепа, так и для посткраниального скелета млекопитающих. Она маркирует верхнюю границу интервала значений параметра, внутри которого наиболее вероятна реализация стационарного состояния морфосистем. Существенно, что эта область расположена за границей, где регуляция носит детерминированный характер, что предполагает очень высокую пропускную способность регулятора Эшби. Таким образом, в наблюдаемом диапазоне значений R , сам гипотетический регулятор относится к классу вероятностно-детерминированных/квазидетерминированных систем.

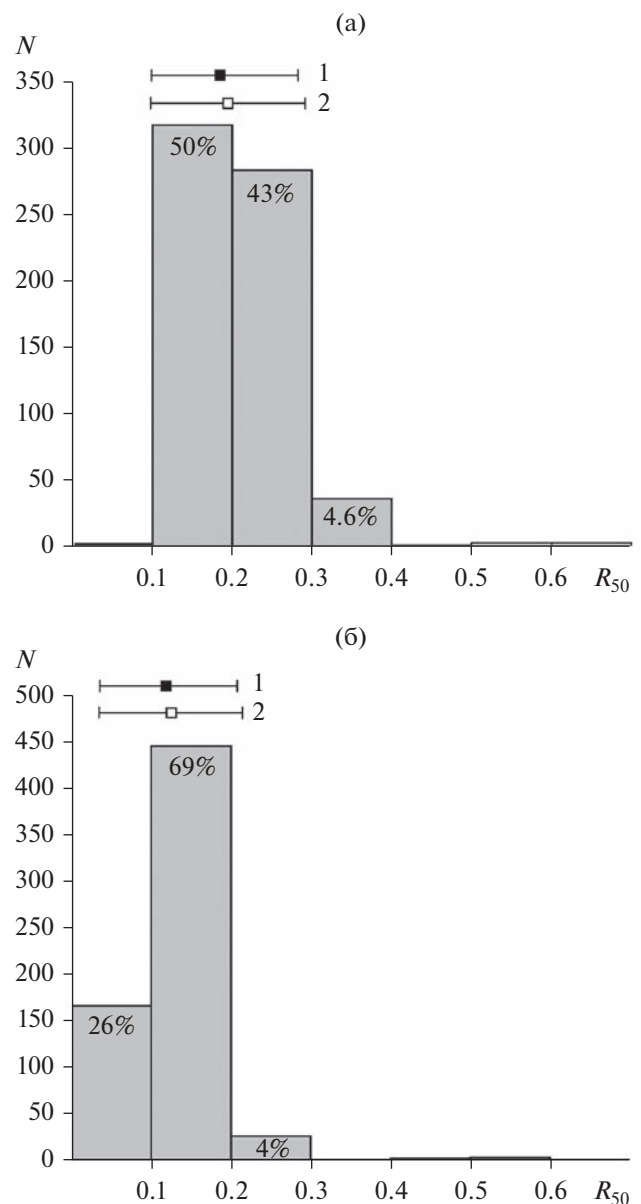


Рис. 7. Распределения индекса самоорганизации (R_{50}) размеров (а) и пропорций (б) костных структур скелета млекопитающих. 1 – медиана и межквартильный интервал, 2 – среднее, 95% интервал прогнозирования, N – число наблюдений.

Для исследованных ОСС, реализованное разнообразие $H(R)$, вероятно, предполагает его соответствие оптимальному отношению между разнообразием возмущений, поступающих из “среды” ($H(D)$), и величиной результирующего разнообразия системы ($H(Z)$), при котором система остается в стационарном режиме функционирования.

Фундаментальные ограничения регуляции, связанные с пропускной способностью и дополнительные “издержки” такие, как избыточность информационных кодов, дублирование систем

управления, иерархическая организация регулятора (Aulin, 1979) и информационных потоков, соответствующие энергетические затраты и т.п., компенсируются потенциальной возможностью поддерживать не только стационарное состояние в случайно варьирующей среде, но и поддерживать адаптивный и эволюционный потенциал ОСС.

Снижение эффективности регулирования по мере усложнения внутренней организации ОСС должно, хотя бы отчасти, быть компенсировано относительным (удельным) снижением диссипируемой энергии. В противном случае ОСС не могли бы самопроизвольно (в физическом смысле этого понятия) эволюционировать по пути усложнения. При фиксированном уровне теплового шума внутри ОСС и скоростей потоков вещества и энергии на ее границе с окружающей средой, эволюция эффективности регулятора Эшби должна быть направлена не на увеличение детерминизма (точности) регулирования, а на снижение величины диссипируемой энергии на акт информационного “выбора” конкретного состояния регулятора из всего множества допустимых для него состояний (*possible outcomes*) (в единицах дж/бит). Другими словами, необходимым условием самопроизвольности эволюционного процесса является снижение энергетической стоимости синтеза информации регулятором между последовательными иерархическими уровнями сложности организации живого вещества (в единицах бит/дж). Таким образом, эволюция сложности ОСС соответствует условию аксиомы о ее самопроизвольности (Пузаченко, 2016) и является закономерным продолжением эволюции неживой формы стандартной материи.

Пропускная способность регулятора Эшби, как информационного канала, формально ограничена фундаментальной теоремой Шеннона–Хартли. Следовательно, можно ожидать, что выявленные ограничения регуляции/самоорганизации ОСС, на примере морфологических и других ОСС, имеют фундаментальный характер. Имеющиеся, пока еще крайне немногочисленные, оценки индекса самоорганизации на суборганизменном и надорганизменном уровнях организации живой материи не противоречат этому утверждению.

Проблемы регулирования и его ограничений для ОСС непосредственно связаны проблемами поиска оптимального управления и политической организации в социальных системах. Мы предполагаем, что возможности самоорганизации (допустимые пределы самоупорядочивания как в одну, так и в другую сторону) и эволюции социальных систем ограничены теми же фундаментальными законами, которые действуют и в отношении прочих ОСС стандартной материи.

Из развиваемой нами теории, по-видимому, следует, что часто встречающееся в истории стрем-

ление социальных ОСС к “стабильности” на основе гиперрегуляции социальных/политических и экономических отношений уже в среднесрочной исторической перспективе приводит к росту внутренней “нестабильности” в условиях неизбежно изменяющейся как внутренней, так и внешней политической и социально-экономической “среды”. Неустойчивость развивается вопреки заявленным целям регулирования, как естественное следствие ограничений возможностей ОСС к эволюционной адаптации и снижения эффективности управления в целом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наблюдаемое морфологическое разнообразие элементов скелета млекопитающих является одним из аспектов проявления более общего явления — биологического разнообразия, которое в свою очередь, рассматривается нами, как частный случай феномена разнообразия материальных систем, в которых участвует живое вещество и относящихся к специфическому классу ОСС. Это определяет актуальность изучения базовых закономерностей реализации разнообразия для улучшения понимания параметров регуляции и самоорганизации подобных систем.

Основа предлагаемого теоретико-методологического подхода восходит к идеям В.И. Вернадского и базируется на нескольких аксиоматических утверждениях. Основное утверждение постулирует казуальное единство эволюции неживой материи и живого вещества на Земле. Следствием этого единства является всеобщность фундаментальных законов (ограничений) самоорганизации в эволюции материальных систем внутри стандартной материи.

На примерах высоко интегрированных ОСС организменного уровня (череп, элементы посткраниального скелета) и слабо интегрированных систем надорганизменного уровня (палеокомплексы млекопитающих), мы проверили гипотезу о существовании ограничения их самоорганизации и эффективности регулирования их разнообразия. Представленные в работе эмпирические данные не позволяют отвергнуть эту гипотезу.

На основании имеющихся данных об эффективности регулирования ОСС мы предполагаем, что степень детерминизма в работе абстрактных регуляторов ОСС снижается в последовательном ряду иерархических уровней организации живого вещества — от субклеточного уровня до уровня биосферы в целом.

Возможное теоретическое объяснение наблюдаемой изменчивости индекса самоорганизации ОСС содержится в теореме/законе Шеннона–Хартли. Если сводить модель ОСС к модели ее абстрактного регулятора Эшби, теорема определяет

предел возможности роста пропускной способности (энтропии) регулятора и, соответственно, предел эффективности регуляции. Полученный результат имеет признаки научной фундаментальности, так как следствия теоремы Шеннона—Хартли инвариантны относительно природы систем и семантики информационных сигналов.

Несмотря на очевидную ограниченность классической кибернетики и теории информации закрытыми системами, основные результаты этих наук могут и должны использоваться как упрощенные модели и тесты для открытых ОСС. Теоретико-вероятностная трактовка многомерной описательной модели и интерпретация ее координат, как независимых информационных каналов, применимо к широкому классу ОСС.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по программе Государственного задания Института географии РАН № 0148-2019-0007, АААА-А19-119021990093-8 “Оценка физико-географических, гидрологических и биотических изменений окружающей среды и их последствий для создания основ устойчивого природопользования”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев К.К., Глушков В.А., Дормидонтов А.В., Нестеренко А.Г. Теория электрической связи: учебное пособие. Ульяновск: УлГТУ, 2008. 452 с.
- Вернадский В.И. Живое вещество. М.: Наука, 1978. 358 с.
- Гершуни С.А., Алов, А.А. Революция в физике начала XX в.: единство философских идей и научных теорий // Экономические и социально-гуманитарные исследования. 2019. № 3(23). С. 82–90.
- 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. № 7. С. 839–851.
- Майнцер К. Сложносистемное мышление: Материя, разум, человечество. Новый синтез. Москва: Книжный дом “ЛИБРОКОМ”, 2009. 464 с.
- Пузаченко А.Ю. Внутрипопуляционная изменчивость черепа обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 1. Методика анализа данных, не возрастная изменчивость самцов // Зоол. журн. 2001. Т. 80. № 3. С. 1–15.
- Пузаченко А.Ю. Закон Шеннона—Хартли и предел внутренней упорядоченности биологических систем // Принципы экологии. 2020. Т. 3. С. 28–44.
- Пузаченко А.Ю. Инварианты и динамика морфологического разнообразия (на примере черепа млекопитающих). Дис. ... д-ра. биол. наук. М., 2013. 417 с.
- Пузаченко А.Ю. Информационные переменные морфометрического разнообразия млекопитающих. Териофауна России и сопредельных территорий: Материалы Междунар. совещ. (IX Съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. 2011. С. 384.
- Пузаченко А.Ю. Количественные закономерности морфологического разнообразия черепа млекопитающих. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. 2016. Т. 54 / Павлинов, И.Я., Калякин, М.В., Сысоев, А.В., ред. М.: Товарищество науч. изд. КМК. С. 229–268.
- Пузаченко А.Ю. Применение многомерного шкалирования в анализе структуры морфологической изменчивости. Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных / Агаджанян А.К., Орлова В.Н. ред. М.: РАСХН. 2000. С. 137–140.
- Пузаченко А.Ю. Энтропия как мера морфологического разнообразия. Териологические исследования. Вып III / Голенищев Ф.Н., Баранова Г.И. СПб. 2003. С. 60–81.
- Пузаченко Ю.Г. Биологическое разнообразие в биосфере: системологический и семантический анализ // Биосфера. 2009. Т. 1. № 1. С. 25–38.
- Пузаченко Ю.Г. Биологическое разнообразие, устойчивость и функционирование. Проблемы устойчивости биологических систем. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. 1982. С. 5–32.
- Пузаченко Ю.Г. Семантические аспекты информатики. Экоинформатика. Теория. Практика. Методы и системы / Соколов, В.Е. ред. Санкт-Петербург: Гидрометеиздат. 1992. С. 7–84.
- Урсул А.Д. Темная материя и универсальная эволюция. Универсальная и глобальная история. Эволюция вселенной, земли, жизни и общества. Волгоград: “Учитель”, 2012. С. 208–231.
- Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 364 с.
- Abramov A.V., Puzachenko A.Y. Species Co-Existence and Morphological Divergence in West Siberian Mustelids (Carnivora, Mustelidae) // Mam. Study. 2012. V. 37. № 3. P. 255–259.
- Abramov A.V., Puzachenko A.Y. Species co-existence and morphological divergence in West Siberian mustelids (Carnivora, Mustelidae) // Mam. Stud. 2012. V. 37. P. 255–259.
- Abramov A.V., Puzachenko A.Y., Wiig, Ø. Cranial variation in the European badger *Meles meles* (Carnivora, Mustelidae) in Scandinavia // Zool. J. the Linn. Soc. 200. V. 157. P. 433–450.
- Ashby W.R. An introduction to cybernetics. London: Chapman & Hall. 1956. 306 p.
- Ashby W.R. Principles of the self-organizing dynamic system // J. Gen. Psych. 1947. V. 37. P. 125–128.
- Ashby W.R. Principles of the self-organizing system. Principles of Self-organization: Transactions of the University of Illinois Symposium / Foerster H. von G., Zopf W., Jr. eds. UK. London: Pergamon Press. 1962. P. 255–278.
- Ashby W.R. Requisite variety and its implications for the control of complex systems // Cybernetica. 1958. V. 1. № 2. P. 83–99.
- Atlan H. Sources of Information in Biological Systems // IFAC Proc. Vol. 1977. V. 10. № 12. P. 177–184.

- Aulin A.Y. The law of requisite hierarchy // *Kybernetes*. 1979. V. 8. P. 259–266.
- Baryshnikov G.F., Puzachenko A.Y. Morphometry of lower cheek teeth of cave bears (Carnivora, Ursidae) with the general remarks on the cheek teeth variability. *Boreas*. 2020. V. 49, 562–593.
- Beer S. *Cybernetics and Management*. London: English Universities Press. 1959. 214 p.
- Bertalanffy L. von. General System Theory – A Critical Review // *General Systems*. 1962. V. VII. P. 1–20.
- Bohórquez Arévalo L.E., Espinosa, A. Theoretical approaches to managing complexity in organisations: a comparative analysis // *Estud. Gerenciales*, 2015. V. 31. P. 20–29.
- Brillouin L. *Science and Information Theory*. N.Y.: Academic Press Inc., 1962. Second ed. 320 p.
- Cilliers P. *Complexity and Postmodernism. Understanding Complex Systems*. London: Routledge. 1998. 154 p.
- Collier J. *Information in Biological Systems. Handbook of Philosophy of Science*, V. 8. *Philosophy of Information* / Adriaans P., Benthem J. van eds. Amsterdam: Elsevier. 2008. P. 763–787.
- Conant R.C., Ashby R.W. Every good regulator of a system must be a model of that system // *Int. J. Sys. Sci.* 1970. V. 1. № 2. P. 89–97.
- Davison M.L., Jones L.E. Special issue: multidimensional scaling and its applications // *Appl. Psych. Meas.* 1983. V. 7. P. 373–514.
- Di Marzo Serugendo G., Foukia N., Hassas S., Karageorgos A., Most'efaoui S.K., Rana O.F., Uliuru M., Valckenaers P., Aart C. van Self-organisation: Paradigms and applications. *Lecture Notes in Artificial Intelligence* / Di Marzo Serugendo G., Karageorgos A., Rana O.F., Zambonelli F. eds. Eng. Self-Org. Syst., ESOA. 2003, LNICS. V. 2977, 2004, Berlin, Heidelberg: Springer. P. 1–19.
- Doughty A.M., Kaplan M.R., Peltier C., Barker S. A maximum in global glacier extent during MIS 4 // *Quat. Sci. Rev.* 2021. V. 261. P. 106948.
- Foerster H. von. On Self-Organizing Systems and Their Environments // *Self-Org. Sys.* 1960. V. 50. P. 31–50.
- Foote M. Nearest-Neighbor Analysis of Trilobite Morphospace // *Syst. Zool.* 1990. V. 39. № 4. P. 371–382.
- Foote M. The evolution of morphological diversity // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1997. V. 28. P. 129–152.
- Gershenson C., Polani D., Martius G. Editorial: complexity and self-organization // *Front. Robot.* 2021. V. AI 8: 668305.
- Green D.G., Sadedin S., Leishman T.G. Self-organization. *Encyclopedia of Ecology* 1. Elsevier B.V. 2008. P. 628–636.
- Haken H. *Information and Self-Organization. A Macroscopic Approach to Complex Systems*. Springer Series in Synergetics. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 2006. 258 p.
- Hawking S. *The Theory of Everything: The Origin and Fate of the Universe*. California, Beverly Hills: New Millennium Press, 2002. 176 p.
- Heylighen, F. The growth of structural and functional complexity during evolution. The evolution of complexity / Heylighen F., Bollen J., and Riegler A. eds., Dordrecht: Kluwer Academic/Plenum Publishers. 1999. P. 17–44.
- Holden, L.M. Complex adaptive systems: concept analysis // *J. Adv. Nurs*. 2005. V. 52. P. 651–657.
- Kendall M.G. *Rank Correlation Methods*. 4th ed. London: Charles Griffin and Co. 1975. 202 p.
- Kruskal B. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to nonmetric hypothesis // *Psychometrika*. 1964. V. 29. P. 1–27.
- Ladyman J., Lambert J., Wiesner K. What is a complex system? // *Eur. J. Philos.*, 2013. V. 3. P. 33–67.
- Ma'ayan A., Complex systems biology // *J. R. Soc. Interface*. 2017. V. 14. P. 20170391.
- McCowan B., Hanser S.F., Doyle L.R. Using information theory to assess the diversity, complexity, and development of communicative repertoires // *J. Comp. Psychol.* 2002. V. 116. № 2. P. 166–172.
- McGhee G.R. Jr. *The Geometry of Evolution Adaptive Landscapes and Theoretical Morphospaces*. U.K.: Cambridge University Press. 2007. 200 p.
- McGhee G.R. Jr. Theoretical morphology: The concept and its applications. *Analytical Paleobiology* / Glinsky N.L., Signor P.W. eds. 1991. P. 87–102.
- Nicolis J.S. *Dynamics of Hierarchical Systems. An Evolutionary Approach*. Springer Series in Synergetics. 1986. V. 25. Berlin, Heidelberg, N.Y., Tokyo: Springer-Verlag. 412 p.
- Pavlinov I.Ya. Morphological Disparity: An Attempt to Widen and to Formalize the Concept / *Research in Biodiversity – Models and Applications*, Pavlinov I.Ya. ed., London: IntechOpen. 2011. P. 341–364.
- Puzachenko A. Diversity of regional complexes of mammals in Europe at the boundary between Pleistocene and Holocene // *Principy èkologii*. 2019. № 3. P. 74–100.
- Puzachenko A.Y., Abramov A.V., Rozhnov V.V. Cranial variation and taxonomic content of the marbled polecat *Vormela peregusna* (Mustelidae, Carnivora) // *Mam. Biol.* 2017. V. 83. P. 10–20.
- Puzachenko A.Y., Korablev N.P. Morphological diversity in the postnatal skull development in representatives of two families of rodents (Spalacidae, Castoridae, Rodentia) // *Rus. J. Dev. Biol.* 2014. V. 45. № 3. P. 149–162.
- Puzachenko A.Y., Markova A.K. Evolution of Mammalian Diversity in the Late Pleistocene–Middle Holocene of the Mountainous Regions of Northern Eurasia: Between Two Interglacials // *Biol. Bull.* 2020. V. 47. № 2. P. 153–171.
- Puzachenko A.Y., 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 // *Dokl. Earth Sc.* 2011. V. 437. № 1. P. 380–382.
- Puzachenko J.G. Information and information flows in the biosphere. *Encyclopedia of Ecology* / Jørgensen S.E., Fath B.D. eds. B.V. P. Oxford: Elsevier. 2008. P. 108–110.
- Raup D.M. Geometric analysis of shell coiling: General problems // *J. Paleontol.* V. 40. P. 1178–1190.
- Romer A.S., Parsons T.S. *The vertebrate body*. 6th ed. Philadelphia: Saunders College Pub. 1986. 679 p.
- Schneider T.D. 70% efficiency of bistate molecular machines explained by information theory, high dimen-

- sional geometry and evolutionary convergence // Nucl. Acid. Res. 2010. V. 38. № 18. P. 5995–6006.
- Schneider T.D.* Evolution of biological information // Nucleic Acids Res. 2000. V. 28. № 14. P. 2794–2799.
- Schneider T.D.* Theory of molecular machines. I. Channel capacity of molecular machines // J. Theor. Biol. 1991. V. 148. P. 83–123.
- Schrödinger E.* What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell. N.Y.: Cambridge University Press. 2012. 90 p.
- Shannon C.E.* A Mathematical Theory of Communication // Bell Syst. Tech. J. 1948. V. 27. P. 379–423, 623–656.
- Shannon C.E.* Communication in the Presence of Noise // Proc. IRE. 1949. V. 37. № 1. P. 10–21.
- Shannon C.E., Weaver W.* The mathematical theory of communication. IL, Urbana and Chicago: University of Illinois Press. 1949. 35 p.
- Shepard B.N.* The analysis of proximities: multidimensional scaling with unknown distance function // Psychometrika. 1962. V. 27. № 2. P. 125–140.
- Simpson G.G.* Tempo and mode in evolution. N.Y.: Columbia University Press. 1944. 237 p.
- Tanner J.M.* Regulation of growth in size in mammals // Nature. 1963. V. 899. P. 845–850.
- Tkačik G., Bialek W.* Information Processing in Living Systems // An. Rev. Cond. Mat. Phys. 2016. V. 7. № 1. P. 89–117.
- Wiener N.* Cybernetics: or Control and Communication in the Animal and the Machine. Cambridge, Mass.: The M.I.T. Press. 1961. Second ed. 212 p.

Basic Limitations of Self-Organisation on Examples of High- and Low-Integrated Very Complex Systems (Mammalian Skeleton Elements and Mammalian Fossil Assemblages): from Empirical Evidences to the Theory

A. Yu. Puzachenko[#]

Institute of Geography Russian Academy of Science, Staromonetny per., 29, Moscow, 119017 Russia

[#]*e-mail: puzak@igras.ru*

A high variety is a characteristic attribute of any material phenomena and processes involving living matter, i.e., very complex systems (VCC). We verified the presence of fundamental constraints on size/shape diversity and self-organization on the example of a mammalian skeleton in four orders (41 species.) The properties of more than 4700 multidimensional descriptive models of VCC were studied. A self-organization index R ($0 \leq R \leq 1$) was calculated for each model, its range of variability was mainly limited to the interval from ~ 0.10 to ~ 0.30 . The concepts of an abstract Ashby' regulator and the Shannon-Hartley theorem were used to explain the variation in the empirical data. It was concluded that there are significant constraints on a quality of morphological diversity regulation and the possible level of self-organization of VCCs for steady states.

Keywords: very complex system, entropy, Ashby regulator, Shannon–Hartley theorem, morphological diversity, mammals, skeleton, self-organization index