

УДК 57.017.64

## МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ В ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ ЧЕРЕПА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ДВУХ СЕМЕЙСТВ ГРЫЗУНОВ (SPALACIDAE, CASTORIDAE, RODENTIA)

© 2014 г. А. Ю. Пузаченко, Н. П. Кораблёв\*

Институт географии РАН

109017 Москва, Старомонетный пер., д. 29

\*Великолукская государственная сельскохозяйственная академия  
182112 Псковская обл., г. Великие Луки, пр. Ленина, д. 2.

E-mail: puzak1@rambler.ru

Поступила в редакцию 11.12.13 г.

Окончательный вариант получен 14.01.14 г.

Впервые приводятся результаты измерения трех информационных параметров морфологического разнообразия (энтропия, мера организованности и расхождение Кульбака–Лейблера) в постнатальном онтогенезе черепа в популяциях двух видов грызунов (обыкновенный слепыш, *Spalax microphthalmus* Guld., евразийский бобр, *Castor fiber* (L.)). Введены понятия “морфосистемы”, “морфологического пространства” и его структуры. В рамках развиваемого подхода “морфологическое разнообразие” рассматривается как переменная величина, связанная со структурой морфологического пространства. Проверка гипотезы о доминировании процессов самоорганизации, роста организованности морфологического разнообразия черепа в онтогенезе выявила ее несостоятельность. Морфосистема черепа исследованных видов претерпевает переходы между более организованными и менее организованными состояниями, периодически приближаясь и удаляясь от “стационарного состояния”. Подобная динамика характеризует морфосистему черепа как динамическую и нелинейную.

**Ключевые слова:** морфосистема, морфологическое пространство, морфологическое разнообразие, череп млекопитающих, возрастная динамика, *Spalax microphthalmus*, *Castor fiber*.

DOI: 10.7868/S0475145014030045

### ВВЕДЕНИЕ

Во многих исследованиях онтогенез черепа млекопитающих рассматривается как пример телеономического, канализованного (Waddington, 1942) процесса, “целью” которого является достижение размеров, характерных для взрослого животного (“целенаправленный” (Tanner, 1963), “эквивинальный”, “компенсирующий” рост (Riska et al., 1984)). При этом “канализация” рассматривается как следствие забуферности процесса онтогенеза в целом, в результате чего один и тот же фенотип воспроизводится, несмотря на существенные генетические вариации и варьирование экологических факторов (Waddington, 1942; Clarke, 1998; Willmore et al., 2007). Устойчивость онтогенеза проявляется в ограничениях влияния на фенотип микровариаций внутренней среды организма, проявляющихся в форме “термодинамического шума” и, в результате взаимодействий между разными иерархическими уровнями развивающейся системы – молекулярно-генетическим, клеточным, организменным, популяционным и переменными окружающей среды (Atchley, Newman, 1989; Debat et al., 2000; Zaharov, 1992; Za-

harov et al., 1997; Young, Badaev, 2006; Willmore et al., 2007; Zelditch, Wood, 2008). М.Л. Зельдич с коллегами (Zelditch et al., 2004; 2006) и другие авторы полагают, что процессы подобные “целенаправленному росту” в результате работы регуляторных механизмов должны приводить к снижению дисперсии значений признаков в онтогенезе, а на уровне популяции к конвергенции параметров индивидуальных онтогенетических траекторий.

Согласно современным “холистическим” представлениям индивидуальное развитие представляется как комплекс процессов внутри организма, находящегося в непрерывных информационных и вещественно-энергетических отношениях с окружающей средой. В частном случае, если речь идет об отдельной подсистеме организма, такой как череп, понятие “окружающей среды” включает также мышцы, кровеносные сосуды и т.д. (Zelditch, Wood, 2008). Центральным моментом этой концепции выступают “взаимодействия” разной природы (Willmore et al., 2007), в результате которых формируется тот или иной фенотип. При этом принимается существенная роль эпигенетических взаимодействий, обеспе-

чивающих “подстройку” фенотипа к меняющимся условиям жизни организма путем изменения транскрипции генетической информации, нейроэндокринной регуляции, прямой индукции экспрессии гена хозяина симбиотическим организмом и т.п. (Gilbert, 2005). Исследования феномена внутренней интеграции черепа (Михалевич, 1990; Klingenberg, 2013; Zeiditch, Carmichael, 1989 и др.) показывают, что степень связности элементов черепа не остается постоянной по мере его роста, а разные отделы черепа в онтогенезе изменяются в определенной мере независимо друг от друга и демонстрируют разную степень интеграции своих элементов.

Проблему устойчивости развития можно рассмотреть и с позиции общих теоретических представлений о динамике сложных систем. В данной работе мы остановимся только на одном из аспектов этой динамики, а именно процессе самоорганизации, который сопровождается ростом порядка в системе. Х. Фёрстер (von Foerster, 1960) впервые предложил использовать меру информационной избыточности (Shanon, 1948), как оценку упорядоченности или организованности системы. Следствием предположения о росте организованности в процессе онтогенеза должно быть снижение энтропии (разнообразия) и рост информации. Уменьшение энтропии может произойти за счет изменения в распределении элементов системы, обладающих разными свойствами (изменение свойств элементов), и/или изменения числа элементов с разными значениями одного и того же свойства (признака) (Николис, 1989). В наблюдениях, в частности, для онтогенеза черепа, исследуемого на уровне популяции, рост организованности должен отражаться в снижении дисперсии или энтропии исследуемых признаков. Второй вариант увеличения упорядоченности предполагает возникновение новых относительно независимых иерархических уровней организации, каждый из которых “содержит” больше порядка, по сравнению с исходным состоянием системы (von Foerster, 1960; Пузаченко Ю., 1992). При этом в наблюдениях суммарная энтропия системы может возрасти, как за счет простого роста числа ее элементов, так и за счет увеличения числа относительно независимых иерархических уровней с самостоятельным управлением (подсистем).

Таким образом, правомерна следующая рабочая гипотеза: организованность морфологического разнообразия черепа прогрессивно и последовательно нарастает в процессе постнатального онтогенеза. Эта гипотеза эквивалентна по содержанию предположению о доминирующей роли процесса самоорганизации в онтогенетической динамике черепа. Рабочая гипотеза проверялась нами на примере природных популяций двух специализированных видов грызунов — обыкновенном слепыше (*Spalax microphthalmus* Gldenstdt, 1770) и евразийском бобре (*Castor fiber* Linnaeus, 1758).

Решение задачи данного исследования основано на следующих теоретических представлениях о морфологическом разнообразии (Пузаченко, 2013). Череп млекопитающих рассматривается как сложная высокоспециализированная полифункциональная костная система (Ромер, Парсон, 1992; Trainor et al., 2003) с ограниченными возможностями изменений в отношениях между его частями (подсистемами черепа). “Морфологическая система” (морфосистема) черепа определяется как множество черепов (элементов системы), заданное на множестве всевозможных переменных — измерений (промеров) черепа. Формальная цель выделения морфосистемы — получение первичных данных о морфологическом разнообразии на уровне выборки особей. Отношения между элементами морфосистемы задаются метрикой — конкретным способом измерения морфологических дистанций между особями. “Морфологическое пространство” (морфопространство) — это модель многомерного, обычно, евклидова пространства, конструируемая с целью компактного представления морфологических дистанций между особями — элементами морфосистемы. Каждая координата морфопространства содержит независимую информацию о положении в нем элементов морфосистемы (“микросостояний”). Микросостояния морфосистемы с уникальным набором значений координат, однозначно определяющих положение данного микросостояния относительно всех других микросостояний, образуют множество элементов морфопространства. Между микросостоянием в морфологическом пространстве и элементом морфосистемы сохраняется взаимнооднозначное соответствие таким образом, что евклидовы дистанции между микросостояниями пропорциональны исходным морфологическим дистанциям между элементами морфосистемы. Совокупность всех попарных дистанций между микросостояниями задает “структуру морфопространства”. Понятие “морфологического разнообразия” в предложенной модели включает всю совокупность свойств структуры морфологического пространства и описывается набором переменных — макропараметров разнообразия, являющихся функциями этой структуры и характеризующих ее в целом (Пузаченко, 2013). Морфологическое разнообразие, определенное таким образом, представляет частный случай более общего феномена — биологического разнообразия (Пузаченко Ю., Пузаченко А., 1996; Лебедева, Криволуцкий, 2002; Pavlinov, 2011).

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Череп обыкновенного слепыша представляют выборку из популяции, обитающей в районе “Стрелецкой степи” — участка Центрально-черноземного биосферного заповедника (Курская обл.) (табл. 1). Возраст животных определяли по

**Таблица 1.** Объемы выборок черепов обыкновенного слепыша и евразийского бобра

Выборка	Место сбора	Всего	Самцы	Самки
Обыкновенный слепыш				
Курская область, окрестности “Стрелецкой степи”		261	130	131
Евразийский бобр				
1	Воронежская область, район Воронежского заповедника, бассейн реки Воронеж	84	47	37
2	Рязанская область, район Окского заповедника, река Пра	255	118	137
3	Тверская область, район Центрально-Лесного заповедника, бассейны рек Волга и Западная Двина	153	97	56

степени стертости (рисунку) жевательной поверхности моляров по методике, описанной в работе (Пузаченко, 1991). Использовано 83 промера черепа, снятых штангенциркулем с точностью до 0.01 мм. Среди самцов и самок показано присутствие животных двух статистически значимо обособленных размерных классов, условно названных “крупными” (форма 1) и “мелкими” (форма 2). Количественная характеристика черепа у половозрелых животных из этой популяции приведена в работах (Пузаченко 2001а; 2001б).

Выборки черепов бобров происходили из трех географически изолированных популяций Воронежской, Тверской и Рязанской областей и принадлежали к подвиду *S. f. orientoeuropaeus* Lavrov, 1981 (табл. 1). Возраст бобров определяли по степени закрытия базального отверстия полости пульпы коренных зубов, а у животных в возрасте старше 3 лет – по слоистой структуре цемента в апикальной части зуба (Сафонов, 1966; Клевезаль, 1988). Всего использовано 14 промеров черепа, произведенных с точностью до 0.1 мм. Результаты исследования варьирования количественных и качественных признаков черепа из этих популяций представлены в работе (Кораблёв, Кораблёв, 2012).

У обыкновенного слепыша выделено 8 возрастных классов: первый класс (JV0) включал самых молодых особей с не полностью прорезавшимися третьими молярами, второй (JV1) – особей, имевших возраст от (приблизительно) одного-двух месяцев до 9 месяцев, третий (SAD0) – с возрастом от 1 до 1.5 лет, четвертый (SAD1) – от 1.5 до 2 лет, пятый (SAD2) – от 2 до 3 лет, шестой (AD1) – половозрелых животных от 3 до 4 лет, седьмой (AD2) – от 5 до 7 лет и восьмой (AD3) – животных старше 7 лет. У бобра в первый возрастной класс (JV1) включены особи с возрастом от полугода до года, во второй (JV2) – от 1 до 2 лет, в третий (SAD) – от 2 до 3 лет, в четвертый (AD1) – от 3 до 4 года, в пятый (AD2) – от 4 до 5 лет, в шестой (AD3) – от 5 до 7 лет и в седьмой (AD4) – особи старше 7 лет.

“Нулевая” гипотеза, лежащая в основе всех вариантов статистической обработки данных, состо-

ит в предположении об однородности выборок. Для проверки статистических гипотез применяли стандартные преимущественно непараметрические тесты и критерии (Sokal, Rohlf, 1981) такие, как критерий Вилкоксона (Манна–Уитни) или Краскела–Уоллиса. Схема анализа первичных морфометрических данных состоит из четырех блоков (рис. 1): (I) подготовка исходных данных, (II) расчет матриц морфологических дистанций между элементами морфосистемы, (III) построение модели морфологического пространства, (IV) выделение из дисперсии координат морфопространства компонент, связанных с онтогенезом черепа, без относительно к полу животного и принадлежности к размерному “морфотипу” (обыкновенный слепыш) или – к полу и к той или иной популяции (бобр).

Для оценки пропущенных значений промеров (следствие повреждений черепов) использовали метод максимизации математического ожидания (*expectation-maximization algorithm*) (Dempster et al., 1977). Во всех случаях принималась гипотеза о случайном распределении пропусков.

Для расчета морфологических дистанций использовали две метрики: дистанцию Евклида, стандартизованную на объем выборки и коэффициент ранговой корреляции  $\tau_b$  Кендалла (Kendall, 1975). Дистанция Евклида представляет оценку “расстояния” между особями в многомерном пространстве исходных морфометрических признаков, которая отражает, прежде всего, различия между ними по размерам черепа. Коэффициент  $\tau_b$  Кендалла является оценкой вероятности того, что соответствующие ранжированные значения промеров черепа у двух особей совпадают, против вероятности того, что они не совпадают. Таким образом, эта метрика отражает подобие между животными в пропорциях черепа (Пузаченко, 2006; Пузаченко, Загребельный, 2008; Abramov et al., 2009).

Для построения модельных морфопространств для каждого возрастного класса использовали метод неметрического многомерного шкалирование (МШ) (Дейвисон, 1988; Пузаченко, 2000). В результате применения МШ к матрице морфологи-

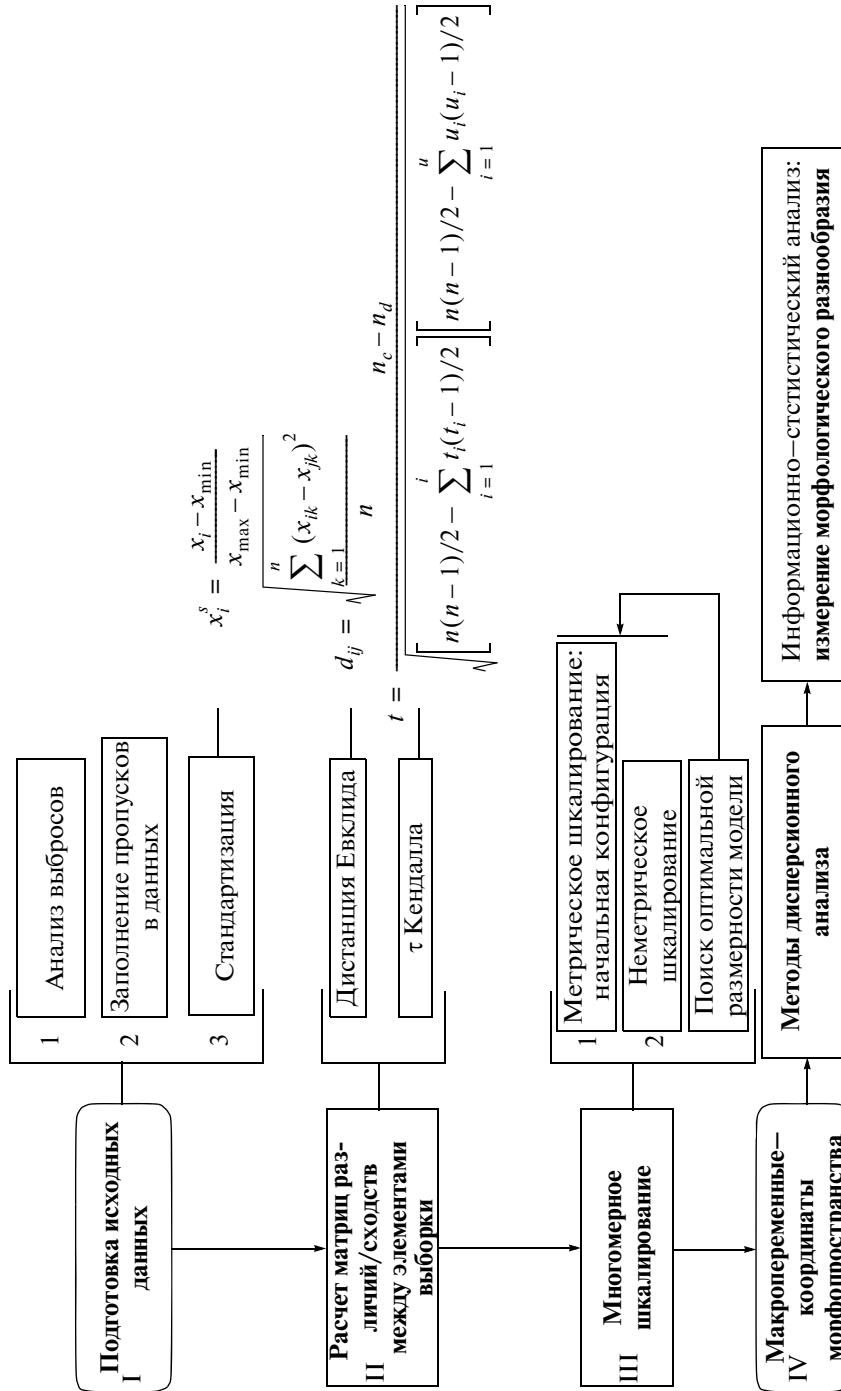


Рис. 1. Общая блок-схема анализа первичных морфометрических данных, принятая в работе.

ческих дистанций получили несколько линейно независимых, ортогональных переменных (оси многомерного шкалирования, ОМШ). ОМШ, в отличие от исходных измерений черепа, содержат информацию о варьировании (как правило) более чем одного промера черепа. Оптимальная размерность модели оценивали согласно методу, предложенному в нашей статье 2003 года (Куприянова и др., 2003). ОМШ морфопространств, построенных на основе матрицы евклидовых дистанций обозначаются в работе буквой E (E1, E2, ...), построенных на базе коэффициента  $t_b$  Кендалла – К (K1, K2, ...).

Для выделения из ОМШ компонент дисперсии, независимых от пола, размерных классов (слепыши) и популяционных особенностей (бобры) использован дисперсионный анализ в форме обобщенной линейной модели (LGM) (Nelder, Wedderburn, 1972) и анализ компонент дисперсий (Searle et al., 1992).

Для измерения различных аспектов морфологического разнообразия в работе использованы следующие макропеременные структуры морфопространств (Пузаченко, 2011; 2013): (1) информационная энтропия ( $H$ ) – сумма энтропии всех координат морфопространства, (2) мера организованности ( $MO$ ) и 3) расхождение Кульбака–Лейблера ( $J$ ).

Для каждой модели морфопространства  $H$  распределения микросостояний оценивалась по формуле:  $H = -\sum_{j=1}^d \sum_{i=1}^k p_i \log_2 p_i$ ;  $k = 1 + \log_2 N$ , где  $N$  – объем выборки,  $p_i$  – выборочная оценка вероятности наблюдения микросостояний в  $i$ -ом интервале значений ОМШ ( $i = 1, 2, \dots, k$ ),  $d$  – размерность модели морфопространства, число ОМШ. Так как энтропия вычисляется на основе случайных выборок, то она имеет статистическую ошибку ( $m_H$ ), зависящую, прежде всего, от объема выборки ( $N$ ) (Крамаренко, 2005):  $m_H =$

$$\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^k [p_i (\log_2 p_i)^2] - H^2}{2N}}$$

Мера организованности вычислялась по формуле:

ле:  $MO = \frac{H_{\max} - H}{H_{\max}} = 1 - \frac{\sum_{i=1}^d H_i}{d \log_2 k}$ .  $MO$  изменяется от 0 (минимум “порядка” – стохастическая система) до 1 (максимум “порядка”, абсолютно детерминированная система).

Расхождение Кульбака–Лейблера рассчитывалось по формуле:  $J(1, 2) = \sum_{i=1}^k (p_i^1 - p_i^2) \lg_2(p_i^1) - \sum_{i=1}^k (p_i^1 - p_i^2) \lg_2(p_i^2)$ , где  $p_i^1$  – выборочные относительные частоты наблюдаемого распределения,  $p_i^2$  – соответствующие частоты модельного распределения (Kullback, Leibler, 1951). Макропараметр  $J$  использован в качестве оценки величины отклонения наблюдаемого распределения микросостояний в морфопространстве от гипотезического нормального распределения с выборочными параметрами. Нормальное распределение микросостояний интерпретировали как модель, соответствующую гипотезе “стационарного состояния” морфосистемы.

Объем малых выборок (20–40 экз.) существенно влияет на величину информационных переменных. В логарифмической шкале зависимость от  $N$  записывается в виде линейной функции. Калибровка макропараметров состоит в вычитании из их значений линейного тренда, в соответствии со следующим преобразованием:  $x_i^{cal} = [x_i - (a + b \lg N_i)] + (a + b \lg \bar{N})$ . Здесь часть суммы (в квадратных скобках) соответствует операции вычитания линейного тренда. Второй член суммы – масштабная константа, возвращающая исходный масштаб данным после вычитания тренда.  $\bar{N}$  – среднее значение объема выборки, или медианна. Последнюю величину можно рекомендовать к использованию во всех случаях.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Индивидуальные модели морфопространств существенно различаются по величине размерности и, соответственно, по величине энтропии (табл. 2 и 3). Большая часть промеров черепа у обоих видов коррелирует с первой ОМШ. Размерность морфопространства связана с числом промеров черепа, изменяющихся независимо друг от друга, в частности, от “общих” размеров черепа, воспроизводимых ОМШ E1. Нижний уровень качества воспроизведения дисперсии исходных промеров линейной комбинацией ОМШ (коэффициент детерминации в табл. 2 и 3) определяется перечнем промеров с максимальной долей стохастического варьирования и не остается постоянным в разных возрастных классах.

Результаты дисперсионного анализа, в котором в качестве факторов выступали пол животных, принадлежность к определенному морфотипу (обыкновенный слепыш) и популяции (бобр) представлены в табл. 2 и 3.

Половой диморфизм у слепышей является ведущим фактором, определяющим ограничения дисперсии ОМШ E1 и K1, начиная с возрастного класса SAD2. Роль полового диморфизма, как фактора упорядочивающего морфологическое разнообразие, увеличивается с возрастом. Вклад в дисперсию ОМШ фактора принадлежности к одному из двух морфотипов не превышает 30% и выявляется только у животных старше трех лет.

У бобра половой диморфизм отмечен только у неполовозрелых особей, преимущественно в группе полугодовалых животных. Его максимальный вклад составил около 30%. Влияние на дисперсию ОМШ принадлежности особей к разным географическим популяциям наблюдается в разной степени во всех возрастных классах.

**Таблица 2.** Характеристика моделей морфопространств черепа для 8 возрастных классов обыкновенного слепыша: энтропия (ошибка), Фактор 1 – вклад полового диморфизма в дисперсии ОМШ, Фактор 2 – вклад принадлежности к морфотипу 1 или 2 в дисперсию ОМШ для животных старше трех лет,  $r^2$  – диапазон коэффициента детерминации для 83 промеров черепа линейной комбинацией ОМШ

Возрастной класс	ОМШ морфопространств размеров черепа							ОМШ морфопространств разнообразия пропорций черепа							$r^2$
	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	K1	K2	K3	K4	K5	K6	K7	
JV0, $n = 29$	2.0 (0.11)	2.3 (0.10)	2.2 (0.12)	2.4 (0.10)	2.5 (0.05)			2.3 (0.10)	2.4 (0.09)	2.2 (0.07)					0.97–0.29
Фактор 1, %	6.9 <sup>a</sup>	0.0	0.0	0.0	0.0			0.0	0.0	0.0					
JV1, $n = 38$	2.1 (0.10)	2.1 (0.11)	2.0 (0.13)					2.2 (0.10)	2.3 (0.09)	2.1 (0.11)					0.92–0.17
Фактор 1, %	37.7 <sup>b</sup>	10.3 <sup>a</sup>	2.9 <sup>a</sup>					33.6 <sup>b</sup>	0.0	5.4 <sup>a</sup>					
SAD0, $n = 22$	1.9 (0.13)	2.1 (0.11)	2.1 (0.12)	2.0 (0.13)				2.1 (0.11)	2.1 (0.12)						0.97–0.35
Фактор 1, %	38.2 <sup>c</sup>	17.6 <sup>a</sup>	0.0	12.8 <sup>a</sup>				7.95 <sup>a</sup>	0.0						
SAD1, $n = 26$	2.1 (0.13)	2.4 (0.09)	2.30 (0.12)	2.2 (0.12)	1.8 (0.19)			2.4 (0.10)	2.2 (0.14)	2.4 (0.08)	2.2 (0.13)	2.3 (0.12)	2.3 (0.10)	2.4 (0.09)	0.99–0.53
Фактор 1, %	65.2 <sup>b</sup>	0.0	0.0	0.0	0.0			35.9 <sup>b</sup>	0.0	0.0	31.5 <sup>c</sup>	0.0	0.0	6.7 <sup>a</sup>	
SAD2, $n = 25$	2.4 (0.09)	1.9 (0.13)	2.3 (0.12)	2.4 (0.08)	2.0 (0.16)			2.2 (0.14)	2.4 (0.10)	2.5 (0.08)					0.97–0.41
Фактор 1, %	78.4 <sup>b</sup>	0.0	0.0	2.4 <sup>a</sup>				57.1 <sup>b</sup>	0.0	20.3 <sup>a</sup>					
AD0, $n = 45$	2.0 (0.12)	2.0 (0.10)	1.8 (0.10)					1.7 (0.14)	2.4 (0.06)	2.4 (0.07)					0.97–0.19
Фактор 1, %	54.1 <sup>b</sup>	11.2 <sup>a</sup>	0.0					55.3 <sup>b</sup>	0.0	0.0					
Фактор 2, %	27.3 <sup>b</sup>	3.8 <sup>a</sup>	0.0					13.3 <sup>b</sup>	0.0	0.0					
AD1, $n = 39$	2.0 (0.12)	2.1 (0.11)	2.2 (0.10)	2.0 (0.12)	2.2 (0.10)	2.2 (0.10)	2.5 (0.05)	2.2 (0.10)	2.2 (0.10)	2.2 (0.10)					0.98–0.30
Фактор 1, %	69.3 <sup>b</sup>	0.0	1.3 <sup>a</sup>	0.0	0.0	7.7 <sup>a</sup>	0.0	60.3 <sup>b</sup>	12.7 <sup>a</sup>	0.0					
Фактор 2, %	20.1 <sup>b</sup>	3.5 <sup>a</sup>	22.2 <sup>c</sup>	1.2 <sup>a</sup>	0.0	2.1	0.0	29.3 <sup>b</sup>	0.0						
AD2, $n = 37$	2.0 (0.13)	2.1 (0.11)	2.2 (0.10)	2.2 (0.10)				2.1 (0.1)	2.2 (0.10)						0.96–0.10
Фактор 1, %	77.4 <sup>b</sup>	0.0	0.0	0.0				69.7 <sup>b</sup>	11.0 <sup>a</sup>						
Фактор 2, %	20.4 <sup>c</sup>	1.6 <sup>a</sup>	9.4 <sup>a</sup>	12.9 <sup>a</sup>				18.2 <sup>c</sup>	0.0						

a – влияние фактора статистически не значимо по критерию Манна–Уитни, b – влияние фактора статистически значимо по критерию Манна–Уитни,  $p < 0.01$ , c – влияние фактора статистически значимо по критерию Манна–Уитни,  $p < 0.05$ .

**Таблица 3.** Характеристика моделей морфостранств черепа для 7 возрастных классов евразийского бобра: энтропия (ошибка), Фактор 1 – вклад принадлежности к одной из трех популяций в дисперсии ОМШ, Фактор 2 – вклад полового диморфизма в дисперсии в дисперсию ОМШ для животных младше 3 лет,  $r^2$  – диапазон коэффициента детерминации 14 параметров черепа линейной комбинацией ОМШ

Возрастной класс	ОМШ морфостранств размеров черепа														ОМШ морфостранств разнообразия пропорций черепа						$r^2$
	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E8	K1	K2	K3	K4	K5	K6							
JV1, n = 38	1.8 (0.07)	2.2 (0.11)	2.2 (0.09)	2.1 (0.11)	2.0 (0.13)					2.0 (0.12)	2.0 (0.12)	2.2 (0.10)				0.99–0.92					
Фактор 1, %	69.4 <sup>a</sup>	29.8 <sup>b</sup>	13.9 <sup>c</sup>	16.6 <sup>c</sup>	0.0					0.0	37.9 <sup>a</sup>	43.6 <sup>a</sup>									
Фактор 2, %	0.0	2.8 <sup>i</sup>	22.1 <sup>d</sup>	4.3 <sup>d</sup>	4.8 <sup>d</sup>					32.0 <sup>d</sup>	0.0	0.0									
JV2, n = 82	2.1 (0.07)	2.2 (0.08)	2.4 (0.08)	1.9 (0.09)						2.2 (0.08)	2.4 (0.05)	2.3 (0.07)	2.2 (0.08)			0.98–0.83					
Фактор 1, %	27.5 <sup>a</sup>	50.4 <sup>a</sup>	0.0	5.7 <sup>c</sup>						52.4 <sup>a</sup>	21.0 <sup>a</sup>	0.0	0.0								
Фактор 2, %	3.5 <sup>cd</sup>	4.6 <sup>d</sup>	17.5 <sup>d</sup>	4.5 <sup>i</sup>						4.2 <sup>d</sup>	0.0	18.8 <sup>d</sup>	15.9 <sup>d</sup>								
SAD, n = 86	2.4 (0.06)	2.4 (0.07)	2.2 (0.09)							2.4 (0.07)	2.3 (0.07)	2.3 (0.05)	2.3 (0.07)			0.98–0.78					
Фактор 1, %	2.6 <sup>c</sup>	2.4 <sup>b</sup>	22.9 <sup>a</sup>							11.9 <sup>a</sup>	43.1 <sup>a</sup>	6.3 <sup>c</sup>	17.6 <sup>a</sup>								
Фактор 2, %	3.6 <sup>i</sup>	0.0	0.0							0.0	0.0	1.1 <sup>i</sup>	0.0								
AD1, n = 60	2.1 (0.11)	2.5 (0.08)	2.0 (0.09)	2.3 (0.09)						2.6 (0.06)	2.4 (0.08)	2.4 (0.08)				0.91–0.72					
Фактор 1, %	10.3 <sup>b</sup>	0.0	36.9 <sup>a</sup>	4.3 <sup>i</sup>						0.0	38.4 <sup>a</sup>	26.2 <sup>a</sup>									
AD2, n = 81	2.2 (0.08)	2.1 (0.08)	2.1 (0.08)							2.4 (0.06)	2.2 (0.07)					0.88–0.28					
Фактор 1, %	16.5 <sup>b</sup>	5.2 <sup>i</sup>	0.0							0.0	0.0										
AD3, n = 73	2.0 (0.08)	2.2 (0.08)	2.0 (0.10)	2.4 (0.06)	2.4 (0.07)	2.1 (0.09)	2.2 (0.09)	2.1 (0.09)		2.5 (0.07)	2.4 (0.08)	2.2 (0.07)	2.4 (0.07)	2.3 (0.09)	2.26 (0.07)	0.99–0.78					
Фактор 1, %	20.1 <sup>a</sup>	54.3 <sup>a</sup>	0.0	4.3 <sup>i</sup>	0.0	2.8 <sup>i</sup>	8.5 <sup>i</sup>	1.2 <sup>i</sup>		0.0	29.1 <sup>a</sup>	26.5 <sup>a</sup>	1.5 <sup>i</sup>	13.5 <sup>b</sup>	13.7 <sup>b</sup>						
AD4, n = 73	2.3 (0.08)	2.2 (0.09)	2.3 (0.08)							2.4 (0.07)	2.6 (0.06)	2.6 (0.06)	2.3 (0.08)	2.30 (0.08)		0.93–0.61					
Фактор 1, %	44.7 <sup>a</sup>	0.0	45.3 <sup>a</sup>							27.5 <sup>a</sup>	30.9 <sup>a</sup>	32.0 <sup>a</sup>	0.0	6.3 <sup>i</sup>							

a – влияние фактора статистически значимо по критерию Краскела–Уоллиса,  $p < 0.01$ , b – влияние фактора статистически значимо по критерию Краскела–Уоллиса,  $p < 0.05$ , c – влияние фактора статистически не значимо по критерию Краскела–Уоллиса, d – влияние фактора статистически значимо по критерию Манна–Уитни,  $p < 0.05$ , i – влияние фактора статистически не значимо по критерию Манна–Уитни.

**Таблица 4.** Характеристика параметров морфологического разнообразия размеров и пропорций черепа обыкновенного слепыша и евразийского бобра

Параметр разнообразия	Среднее	Медиана	Минимум	Максимум	Коэффициент вариации, %
Обыкновенный слепыш					
Разнообразие размеров черепа					
<i>H</i>	9.64 ± 1.1	9.64	5.82	15.2	32.3
<i>MO</i>	0.17 ± 0.011	0.17	0.12	0.20	17.9
<i>J</i>	0.16 ± 0.04	0.12	0.05	0.40	70.1
Разнообразие пропорций черепа					
<i>H</i>	7.00 ± 1.38	6.53	4.17	16.2	55.8
<i>MO</i>	0.13 ± 0.004	0.13	0.12	0.20	7.8
<i>J</i>	0.17 ± 0.021	0.15	0.07	0.30	35.6
Евразийский бобр					
Разнообразие размеров черепа					
<i>H</i>	9.35 ± 1.45	8.54	6.49	17.5	41.0
<i>MO</i>	0.21 ± 0.009	0.21	0.17	0.24	11.0
<i>J</i>	0.074 ± 0.009	0.073	0.051	0.12	30.3
Разнообразие пропорций черепа					
<i>H</i>	8.95 ± 1.24	9.12	4.55	13.9	36.7
<i>MO</i>	0.17 ± 0.011	0.17	0.13	0.20	16.9
<i>J</i>	0.10 ± 0.015	0.09	0.054	0.16	39.2

Средние значения *H* количественно близки у двух видов (табл. 4). На фоне относительно гладкого изменения размеров черепа между последовательными во времени возрастными классами, *H*, *MO* и *J* в процессе онтогенеза изменялись в широких пределах. Это определенно указывает на изменение свойств морфосистемы и возрастную перестройку отношений (структуры корреляций) между исходными промерами черепа (рис. 2, 3, 4).

В возрастной динамике *H*, *MO* и *J* проявляются специфические особенности видов. У обыкновенного слепыша обнаружена достоверная отрицательная корреляция ( $r$  (Спирмена) = -0.81) между энтропией ОМШ морфопространства разнообразия размеров черепа и соответствующей мерой организованности: в случае высокой размерности морфопространства и высокой энтропии морфосистема характеризуется низкой организацией и наоборот. Для морфопространства пропорций черепа эта же зависимость выражена только на уровне тенденции. Расхождение Кульбака–Лейблера для ОМШ морфопространств разнообразия размеров на уровне тенденции положительно коррелирует с мерой организованности ( $r$  (Спирмена) = 0.71). Это означает, что на максимуме организованности разнообразия размеров черепа морфосистема наиболее удалена от своего потенциального стационарного состояния. Отмечена тенденция к положительной корреляции ( $r$  (Спирмена) = 0.60) расхождений Кульбака–Лейблера для моделей разнообразия разме-

ров и пропорций черепа, что указывает на определенную синхронизацию отклонений от стационарного состояния по обеим компонентам морфологического разнообразия (рис. 4).

У бобра параметры морфологического разнообразия не демонстрируют значимых корреляций. На рис. 2–4 видно, что у взрослых животных синхронно изменяется энтропия моделей разнообразия размеров и пропорций черепа, мера организованности, а у неполовозрелых – расхождение Кульбака–Лейблера.

Для проверки рабочей гипотезы о росте организованности в постнатальном онтогенезе черепа и доминировании процесса самоорганизации принципиально, что у обоих видов ни один из трех параметров морфологического разнообразия не демонстрирует устойчивого временного тренда (рис. 2–4). Следовательно, результаты исследования возрастной динамики параметров морфологического разнообразия черепа не подтверждают рабочую гипотезу о последовательном росте организованности морфосистемы черепа в постнатальном онтогенезе.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Вывод данной работы об отсутствии устойчивого роста организованности морфосистемы черепа в онтогенезе соответствует результатам аналогичных исследований черепа зубра (*Bison bonasus* (Linnaeus, 1758)) и лесной куницы (*Martes martes* (Linnaeus, 1758)) (Пузаченко, 2013). Во всех



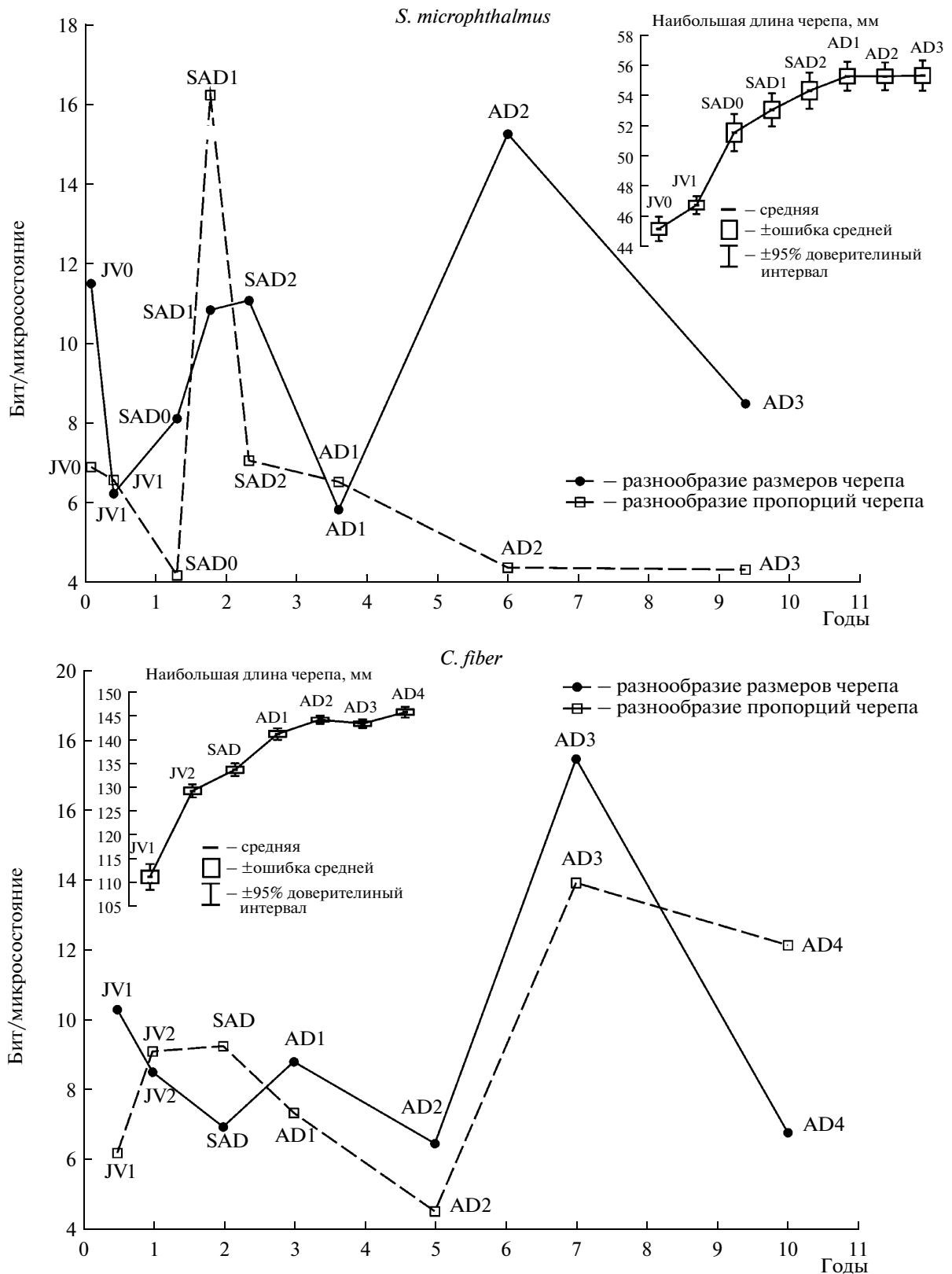
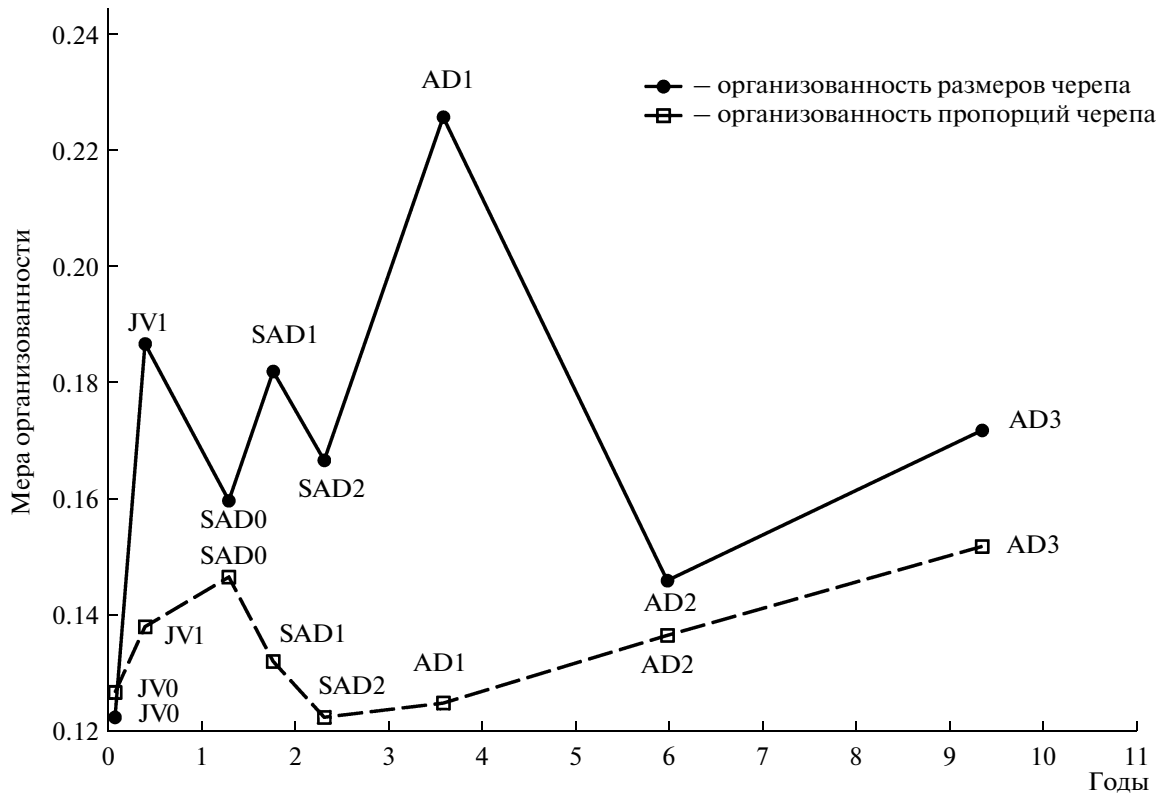


Рис. 2. Возрастная динамика энтропии моделей морфопространств разнообразия размеров и пропорций черепа обыкновенного слепыша и евразийского бобра.

*S. microphthalmus*



*C. fiber*

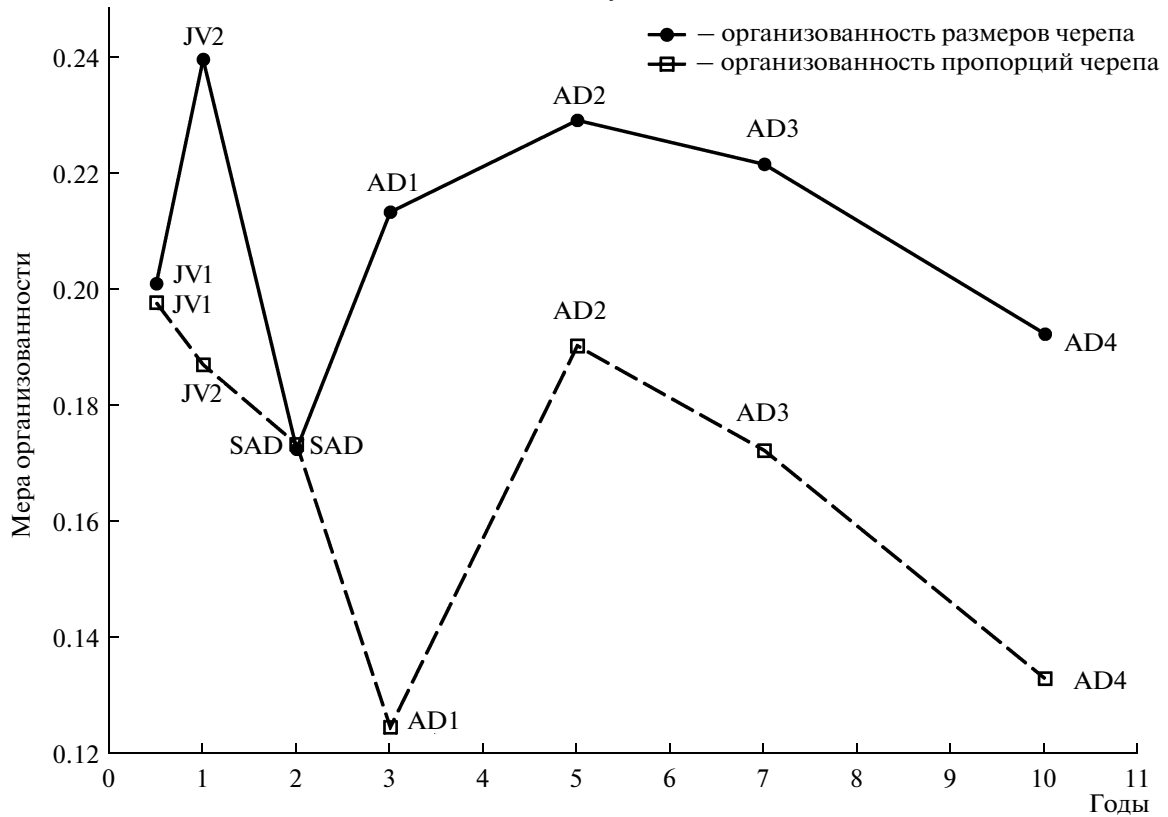
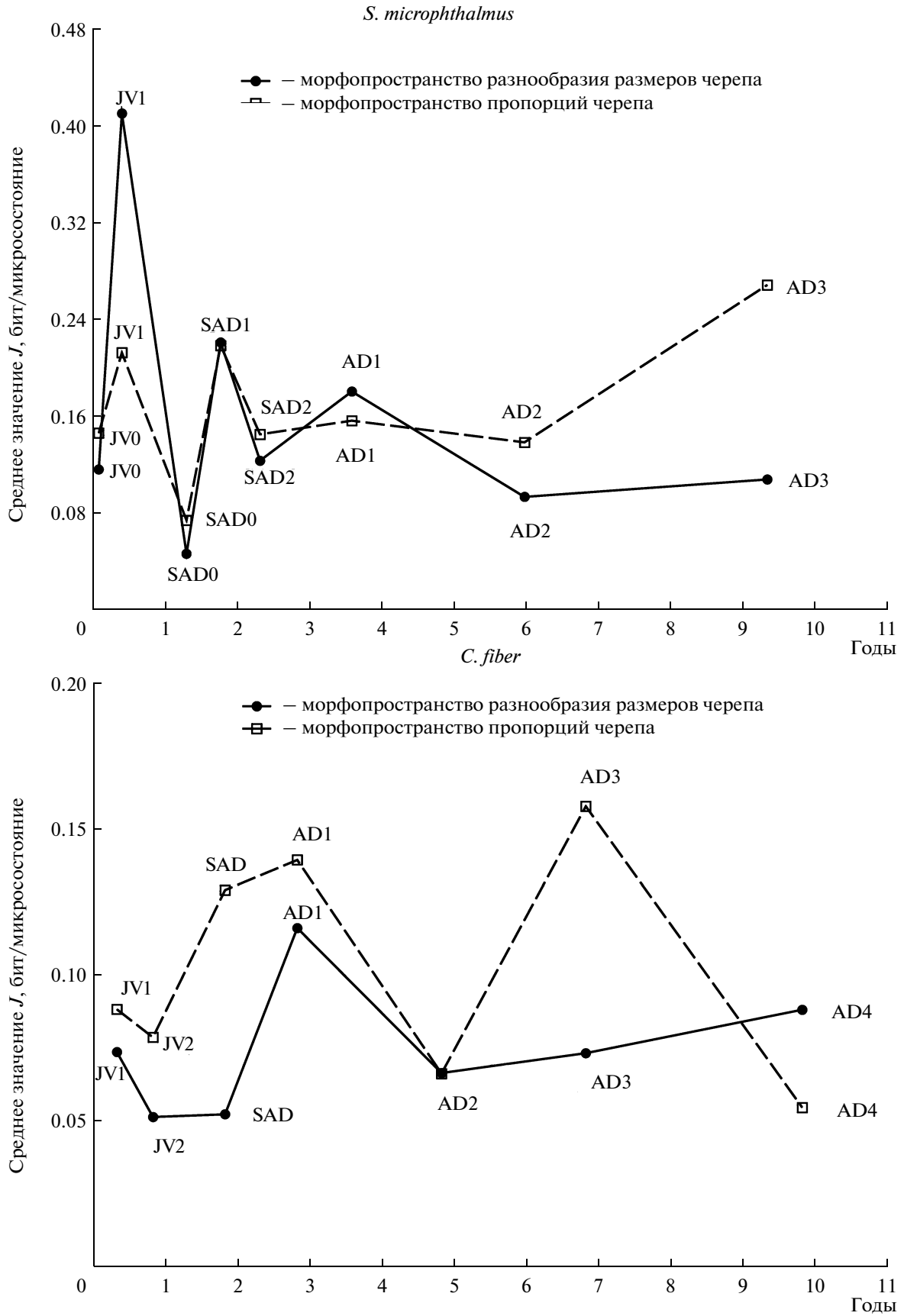


Рис. 3. Возрастная динамика меры организованности моделей морфопространств разнообразия размеров и пропорций черепа обыкновенного слепыша и евразийского бобра.



**Рис. 4.** Возрастная динамика средних значений расхождения Кульбака–Лейблера ОМШ моделей морфопространств разнообразия размеров и пропорций черепа обыкновенного слепыша и евразийского бобра.

случаях возрастная динамика параметров морфологического разнообразия отражает смену состояний с разной величиной энтропии, организованности разнообразия и отклонения от “стационарной модели”.

Отметим, что проблема выявления и объяснения закономерностей морфологического разнообразия, как обобщенного результата сложного комплекса процессов в рамках индивидуального развития с использованием набора информационных переменных, практически не ставилась до сих пор в рамках морфометрических исследований. Поэтому мы не располагаем материалом для полноценного обсуждения результатов данной работы. В рамках обсуждения целесообразно более подробно остановиться на исследованиях М.Л. Зельдич с коллегами (Zelditch et al., 2004; 2006), которые по постановке задачи наиболее близки к нашему исследованию. Авторы изучили динамику дисперсии и ковариации отдельных признаков в постнатальном онтогенезе черепа домового мыши (*Mus musculus domesticus* L. 1758) и хлопковой крысы (*Sigmodon fulviventer* J.A. Allen, 1889). Проверялась гипотеза о последовательном снижении дисперсии и усилении ковариации признаков черепа в процессе “целенаправленного” роста. В отношении формы черепа (оценивалась методами геометрической морфометрии) было обнаружено, что дисперсия резко снижается в самый ранний период постнатального онтогенеза, а в последующем до половозрелого состояния этот показатель флуктуирует, но изменяется незначительно. Динамика дисперсии изменчивости размеров оказалась независимой от соответствующей динамики формы черепа. Она имела более сложный вид квазициклических колебаний. У хлопковой крысы снижение дисперсии с возрастом оказалось статистически недостоверно. У домашних мышей такая связь была статистически значима. Выявлена существенная разница в величинах дисперсии между двумя видами грызунов. Авторы подчеркивают, что “снижение дисперсии, казалось, не является результатом общего регулирования размера черепа или этапа онтогенеза...” (Zelditch et al., 2004).

Исследование ковариационных и корреляционных матриц также не выявило доказательств гипотезы, о том что “канализация” последовательно уменьшает отклонения, возникающие на предшествующих стадиях онтогенеза (Zelditch et al., 2006). Напротив, между соседними возрастными стадиями наблюдалась существенная перестройка корреляционных и ковариационных матриц. В литературе имеются достаточно противоречивые сведения о наличии специфических “модулей” или “блоков” в черепе позвоночных и в том числе млекопитающих, костные элементы которых объединены эволюцией происхождения и/или выполняемыми функциями (Михалевич, 1990; Zelditch, Wood, 2008; Gol'din, 2007; Singh et al., 2012; Roseman et al., 2010; Marroig, Cheverud, 2001 и др.). С

одной стороны, в ряде случаев статистически подтверждается наличие относительно устойчивых подсистем, и даже их генетическая природа, с другой стороны, показана сильная изменчивость корреляционных и ковариационных матриц внутри вида или внутри таксона более высокого ранга (род, подсемейство). В нашем примере разная размерность морфопространств возрастных групп указывает на изменение корреляционной структуры исходных промеров. Снижение размерности модели соответствует усилению, в среднем, корреляции между измерениями, а рост размерности – ослаблению. Кроме этого происходят количественные изменения корреляции промеров с отдельными координатами морфопространства. Исследованию структуры отношений между промерами черепа слепышей и бобра будет посвящена отдельная работа.

Последовательность смен состояний морфосистем черепа в онтогенезе напоминает квазициклические колебания. Такой характер динамики косвенно указывает на результат работы автоколебательных процессов в морфосистеме черепа. В свою очередь это предполагает наличие механизма отрицательной обратной связи. Возможными источниками возникновения отрицательных связей могут выступать: конкуренция за метаболиты между растущими частями черепа (Klingenberg, Nijhout, 1998) и влияние на рост кости жевательной мускулатуры и мышц шейного отдела (Moore, 1967; Hering, 2007 и др.).

В целом, совокупность имеющихся в нашем распоряжении данных позволяет утверждать, что гипотеза о прогрессивном росте организованности черепа в процессе индивидуального развития в результате эпигенетической канализации не объясняет эмпирические данные по динамике параметров морфологического разнообразия. Требование модели – положительный рост организованности (снижение разнообразия) соблюдается только на локальных временных интервалах и не распространяется на весь процесс индивидуального развития. Переопределенная рабочая гипотеза для будущих исследований может быть сформулирована следующим образом: морфосистема черепа млекопитающих в период постнатального онтогенеза претерпевает закономерные переходы между более организованными и менее организованными состояниями, периодически приближаясь/удаляясь к/от “стационарному состоянию”. Подобная динамика характеризует “морфосистему черепа” как динамическую и нелинейную. При этом наблюдаемые средние величины меры организованности (табл. 4) лежат в характерном интервале значений (0.1–0.3), типичном для “вероятностно-детерминированных” сложных систем (Бир, 1963; Крамаренко, 2005; Пузаченко, 2013).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бир С. Кибернетика и управление производством. М.: Физматгиз, 1963. 275 с.
- Дэйвисон М. Многомерное шкалирование: Методы наглядного представления данных / Пер. с англ. В.С. Каменского. М.: Финансы и статистика, 1988. 254 с.
- Клевезаль Г.А. 1988. Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях. М.: Наука, 142 с.
- Кораблёв Н.П., Кораблёв П.Н. Закономерности морфологической изменчивости реинтродуцированных популяций на примере двух подвидов бобра *Castor fiber orientoeuropaeus* и *Castor fiber belorussicus* (Castoridae, Rodentia) // Ж. общ. биол. 2012. Т. 73. № 3. С. 210–224.
- Крамаренко С.С. Метод использования энтропийно-информационного анализа для количественных признаков // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2005. Т. 7. № 1. С. 242–247.
- 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.
- Лебедева Н.В., Криволицкий Д.А. Биологическое разнообразие и методы его оценки // Сохранение биоразнообразия. М.: Издательство Научного и учебно-методического центра, 2002. С. 13–142.
- Михалевич О.А. Система корреляций краниологических признаков общественной полевки // 5 Съезд Всерос. териол. о-ва АН СССР, Москва, 29 января–2 февраля, 1990. Т. 1. С. 201–202.
- Николис Дж. Динамика иерархических систем: Эволюционное представление. М.: Мир, 1989. 490 с.
- Пузаченко А.Ю. Определение возраста обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* (Rodentia, Spalacidae) // Зоол. журн. 1991. Т. 70. Вып. 12. С. 113–124.
- Пузаченко А.Ю. Применение многомерного шкалирования в анализе структуры // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. Сборник статей. М., 2000. С. 137–140.
- 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.
- 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.
- Пузаченко А.Ю. Изменчивость черепа у слепышей рода *Nannospalax* (Spalacidae, Rodentia) // Зоол. журн. 2006. Т. 85. Вып. 2. С. 235–253.
- Пузаченко А.Ю. Информационные переменные морфометрического разнообразия млекопитающих: Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 384
- Пузаченко А.Ю. Инварианты и динамика морфологического разнообразия (на примере черепа млекопитающих): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 2013. 48 с.
- 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.
- Пузаченко Ю.Г. Общие методологические вопросы информатизации // В кн. Экоинформатика: теория, практика, методы и системы. СПб: Гидрометеоздат, 1992. С. 7–78.
- Пузаченко Ю.Г., Пузаченко А.Ю. Семантические аспекты биоразнообразия // Журн. общ. биол. 1996. Т. 57. № 1. С. 5–43.
- Ромер А., Парсон Т. Анатомия позвоночных. М.: Мир, 1992. Т. 1. 358 с.
- Сафонов В.Г. Морфологические особенности и структура популяций бобра // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Вып. 4. С. 5–19.
- 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.
- Atchley W.R., Newman S. A quantitative-genetics perspective on mammalian development // Amer. Natur. 1989. V. 134. № 3. P. 486–512.
- Clarke G.M. The genetic basis of developmental stability. V. Inter- and intra-individual character variation // Heredity. 1998. V. 80. P. 562–567.
- Debat V., Alibert P., David P. et al. Independence between developmental stability and canalization in the skull of the house mouse // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. 2000. V. 267. P. 423–430.
- Dempster A.P., Laird N.M., Rubin D.B. Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm // J. of the Royal Stat. Soc. Ser. B. 1977. V. 39. № 1. P. 1–38.
- Gilbert S.F. Mechanisms for the environmental regulation of gene expression: ecological aspects of animal development // J. Biosci. 2005. V. 30. P. 65–74.
- Gol'din P.E. Growth, proportions and variation of the skull of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) from the Sea of Azov // J. Mar. Biol. Ass. U.K. 2007. V. 87. P. 271–292.
- Herring S.W. Masticatory muscles and the skull: a comparative perspective // Arch. Oral Biol. 2007. V. 52. № 4. P. 296–299.
- Kendall M.G. Rank Correlation Methods. London: Charles Griffin and Co., Ltd., 1975. 202 p.
- Klingenberg C.P. Cranial integration and modularity: insights into evolution and development from morphometric data // Hystrix. 2013. V. 24. № 1. P. 43–58.
- Klingenberg C.P., Nijhout H.F., 1998. Competition among growing organs and developmental control of morphological asymmetry // Proc. R. Soc. Lond. B. 1998. V. 265. P. 1135–1139.
- Klingenberg, C.P. Morphological integration and developmental modularity // Ann. Rev. Ecol., Evolution and Systematics. 2008. V. 39. P. 115–132.
- Kullback S., Leibler R.A. On information and sufficiency // Ann. Math. Statist. 1951. V. 22. P. 79–86.
- Marroig G.A., Cheverud J.M. Comparison of phenotypic variation and covariation patterns and the role of phylogeny, ecology, and ontogeny during cranial evolution of New World monkeys // Evol. 2001. V. 55. № 12. P. 2576–2600.
- Moore W.J. Muscular function and skull growth in the laboratory rat (*Rattus norvegicus*) // J. Zool. 1967. V. 152. № 3. P. 287–296.

- Nelder J., Wedderburn R. Generalized linear models // J. Royal Stat. Soc. Ser. A (General). 1972. V. 135. № 3. P. 370–384.
- Pavlinov I.Ya. Morphological Disparity: An Attempt to Widen and to Formalize the Concept/Research in Biodiversity – Models and Applications. Pavlinov I.Ya. ed., Rijeka, Croatia. InTech – Open Access Publ., 2011. P. 341–364.
- Riska B., Atchley W.R., Rutledge J.J. A genetic analysis of targeted growth in mice // Genetics. 1984. V. 107. P. 79–101.
- Roseman Ch.C., Willmore K.E., Rogers J. et al. Genetic and environmental contributions to variation in baboon cranial morphology // Am. J. Phys. Anthropol. 2010. V. 143. P. 1–12.
- Searle S.R., Casella G., McCulloch C.E. Variance Components. N.Y.: Wiley & Sons, 1992. P. 489.
- Shannon C.E. A Mathematical theory of communication // Bell System Technical Journal. 1948. V. 27. P. 379–423, 623–656.
- Singh N., Harvati K., Hublin J.-J. et al. Morphological evolution through integration: a quantitative study of cranial integration in *Homo*, *Pan*, *Gorilla* and *Pongo* // J. Hum. Evol. 2012. V. 62. P. 155–164.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry. N.Y.: W.H. Freeman and Company, 1981. 837 p.
- Tanner J.M. Regulation of growth in size in mammals // Nature. 1963. 199. P. 845–850.
- Trainor P.A., Melton K.R., Manzanares M. Origins and plasticity of neural crest cells and their roles in jaw and craniofacial evolution // Int. J. Dev. Biol. 2003. V. 47. P. 541–553.
- Von Foerster H. On self-organizing systems and their environments // The Interdisciplinary Symposium on Self-Organizing Systems. May 5, 1959, Chicago, Illinois // Self-Organizing Systems. M.C. Yovits and S. Cameron (eds.) // London: Pergamon Press, 1960. P. 31–50.
- Waddington C.H. Canalization of development and the inheritance of acquired characters // Nature. 1942. 150. P. 563–565.
- Willmore K.E., Young N.M., Richtsmeier J.T. Phenotypic variability: its components, measurement and underlying developmental processes // Evolution Biology. 2007. V. 34. P. 99–120.
- Young R.L., Badyaev A.V. Evolutionary persistence of phenotypic integration: influence of developmental and functional relationships on complex on trait evolution // Evol. 2006. V. 60. № 6. P. 1291–1299.
- Zakharov V.M., Demin D.V., Baranov A.S. et al. Developmental stability and population dynamics of shrews *Sorex* in central Siberia. [In: Developmental homeostasis in natural populations of mammals: phonetic approach. V.M. Zakharov and A.V. Yablokov, eds] // Acta Theriol. 1997. Suppl. 4. P. 41–48.
- Zakharov V.M. Population phenogenetics: analysis of developmental stability in natural populations // Acta Zool. Fenn. 1992. V. 191. P. 7–30.
- Zeiditch M.L., Carmichael A.C. Growth and intensity of integration through postnatal growth in the skull of *Sigmodon fulviventer* // J. Mammal. 1989. V. 70. № 3. P. 477–484.
- Zelditch M.L., Lundrygan B.L., Garland T.Jr. Developmental regulation of skull morphology. I. Ontogenetic dynamics of variance // Evol. Dev. 2004. V. 6. № 3. P. 194–206.
- Zelditch M.L., Mezey J., Sheets H.D. et al. Developmental regulation of skull morphology II: ontogenetic dynamics of covariance // Evol. Dev. 2006. V. 8. № 1. P. 46–60.
- Zelditch M.L., Wood A.R. Modularity of the rodent mandible: integrating bones, muscles, and teeth // Evol. & Develop. 2008. V. 10. Is. 6. P. 756–768.

## Morphological Diversity in the Postnatal Skull Development in Representatives of Two Families of Rodents (*Spalacidae*, *Castoridae*, *Rodentia*)

A. Yu. Puzachenko<sup>a</sup> and N. P. Korablev<sup>b</sup>

<sup>a</sup> Institute of Geography, RAS, Staromonetnyi per. 29, Moscow, 109017 Russia  
e-mail: puzak1@rambler.ru

<sup>b</sup> Velikie Luki State Agricultural Academy, pr. Lenina 2, Velikie Luki, Pskov oblast, 182112 Russia

Received December 11, 2013; in final form, January 14, 2014

**Abstract**—This is the first study to describe the results of measurement of three information parameters of morphological diversity (entropy, the measure of organization, and the Kullback–Leibler divergence) in the course of postnatal development of the skull in the populations of two rodent species (greater mole rat (*Spalax microphthalmus* Guld.) and Eurasian beaver (*Castor fiber* (L.)). The terms “morphosystem” and “morphological space” and its structure are introduced. Within the framework of the developed approach, “morphological diversity” is considered as a variable associated with the morphological space structure. Testing the hypothesis of the dominance of self-organization processes and an increase in the organization of the morphological diversity of the skull in the course of ontogeny showed its inconsistency. The morphosystem of the skull of the studied species undergoes transitions between more organized and less organized states, periodically approaching and departing from the “steady state.” Such dynamics characterizes the morphosystem of the skull as a dynamic and nonlinear system.

**Keywords:** morphosystem, morphological space, morphological diversity, mammalian skull, age dynamics, *Spalax microphthalmus*, *Castor fiber*