

О ПРИНЦИПАХ РЕШЕНИЯ ПРОБЛЕМЫ РОСТА И ФОРМЫ

В.П. Пасеков

Вычислительный центр им. А.А. Дородницына Российской академии наук, Москва

В работе рассматриваются принципы определения связи роста (размера) и формы организма на основе закономерностей коадаптации (координации) его признаков. Предполагается, что признаки детерминированы общими, отвечающими за координацию, и специфическими факторами. В центре внимания лежат закономерности совместного роста признаков, соотношения значений которых задают форму. Координация, порождаемая общим фактором гетерогенного роста, определяет связь между размером и формой организма. Координация проявляется на популяционном уровне в виде статистических зависимостей между признаками в данных по неконтролируемой индивидуальной изменчивости. Критически анализируется применение биометрических методов для оценивания по таким данным законов роста. Показано, что статистические характеристики линейных связей между признаками (в частности, регрессия и главные компоненты) на популяционном уровне (в генеральной совокупности) отражают закон гетерогенного роста индивидуума искаженно. То же самое справедливо в отношении статистического анализа аллометрических связей.

Коадаптация и зависимость формы от размера определяются линией согласованных изменений признаков из-за общего фактора роста или с помощью индексов. При зависимости комплекса из многих признаков от нескольких общих и специфических факторов координированность комплекса в целом предлагается рассматривать как соответствие значений признаков некоторой величине общих факторов при фиксированных специфических. Геометрически это означает, что если число общих факторов меньше количества признаков, то при фиксированных специфических факторах коадаптированные значения признаков лежат на некоторой поверхности координации в пространстве признаков, которую можно также описать с помощью индексов. Изложение фокусируется на методологии и принципах решения проблемы роста и формы, а не на рецептах обработки данных.

Ключевые слова: *рост, проблема размера и формы, аллометрия, коадаптация признаков организма, индексы, биометрический анализ*

Введение и постановка задач

Закономерности изменения формы в зависимости от общего фактора роста определяются ростовой динамикой рассматриваемых признаков, соотношения значений которых характеризуют форму. Поэтому в настоящей работе акцент лежит не на описании и сравнении форм, а на закономерности координированной динамики признаков при изменении размера организма. Вследствие этого можно получить изменения формы, каким бы способом она не была представлена. Данные закономерности проявляются как в процессе роста, так и в изменчивости индивидуумов внутри одновозрастной когорты или среди взрослых членов популяции. Соотношения частей тела (пропорции) отличаются у крупных и небольших ин-

дивидуумов. Это ставит общебиологическую задачу выяснения связи *размера и формы* – установления закономерностей изменения соотношений признаков (формы) индивидуумов в зависимости от размеров организма. Данная задача издавна привлекает к себе внимание [Thompson, 1942].

Рассматриваемая проблема связана с задачей не просто анализа изменений отдельных признаков, а с выяснением согласованности (координированности, подразумевающей коадаптированность) их совместных значений у индивидуума. Проблема согласованности важна не только для анализа связи размера и формы, но и при определении *нормы* и отклонений от нее во многих областях биологии и медицины. В физической антропологии [Пасеков, 2005] *диагностика кон-*

ституционных типов, определение *физического развития, сравнение пропорций* и др. опирается на выделение комплексов координированных значений признаков. Проблемы роста, *аллометрии* на индивидуальном и популяционном уровнях также связаны с задачами согласованности признаков и связи размера и формы.

О связи роста и формы

Исследования роста и формы имеют длительную историю. Достаточно сказать, что первое издание классической книги Д. Томпсона на эту тему [Thompson, 1942] вышло еще в 1917 г. Практически сразу же после зарождения биометрии ее методы стали применяться и для изучения соотношений размера и формы. Развитие многомерных биометрических методов и их применение к задачам размера и формы привело к созданию *морфометрии* – области науки, занимающейся описанием и исследованием изменчивости биологических форм. Проблемы морфометрии издавна привлекали внимание антропологов от времени появления ее зачатков [Cole, 1996] до нынешних дней (см., например, [Slice, 2005a]). Проблемы роста, размера и формы затрагивались также наряду с другими задачами в работах автора [Пасеков, 2005] и более подробно в [Пасеков, 2010]. Введение в основные концепции морфометрии представлено, например, в [Slice, 2005b].

На рубеже 1980-х и 1990-х гг. возникает *геометрическое* направление морфометрии (на русском языке см.: [Павлинов, Микешина, 2002]), где исследование формы объекта базируется на наборе координат (обычно на плоскости) опорных точек-меток (landmarks), выбор которых основывается на биологических, например, гомологических, анатомических и пр., а также геометрических соображениях. Сама форма определяется как такая геометрическая характеристика объекта, которая не изменяется при его сдвигах, вращениях, пропорциональных изменениях линейных размеров (и, нередко, отражениях).

Отметим, что получаемые характеристики формы по сути являются некоторыми новыми признаками, и с теоретической точки зрения задача сопоставления существующих природных закономерностей с результатами биометрического анализа признаков не меняется. Хотя для конкретности далее подразумевается, что речь ведется о данных, получаемых путем непосредственного измерения количественных морфологических признаков, в сущности, используемые признаки в рав-

ной степени могут быть получены в результате преобразования данных исходных измерений, приводящего к более эффективным характеристикам размера и формы. Если для большей простоты и обоснованности выводов предположить, что эти преобразования линейны, то уже в таких ситуациях появляются противоречия между существующими закономерностями и результатами биометрического анализа, и их невозможно снять за счет усложнения ситуаций в сторону большей близости к реальности.

В основе гетерогенности роста (см., например, [Шмальгаузен, 1984]) лежат соотношения индифферентного роста (деления и роста клеток) и дифференцировки (гистологической, цитологической), приводящей к уменьшению и прекращению делений клеток. Различия в скорости и роли этих процессов среди частей организма определяют их гетерогенный рост и форму организма в каждый момент времени. Координированность динамики признаков обеспечивается общим фактором роста, а гетерогенность, в частности, различиями в скорости дифференцировки. Изменения с возрастом частей организма приводит к изменению его общего размера, и в итоге часто можно говорить, что форма является функцией размера.

Как правило, онтогенез можно разбить на этапы, на каждом из которых закономерность изменений признаков относительно постоянна. Умозрительный эксперимент с увеличением продолжительности какого-либо из этапов роста позволяет ставить задачу о его эффектах, например, на пропорции. Так, в 2003 г. на международном конкурсе красоты в Южной Африке «Королевой Вселенной» стала жительница Саратова, рост которой равен 180 см, а длина ноги 109 см. Эти данные явно превышают средние значения для саратовской популяции, в том числе по относительной длине ноги. Здесь возникает следующий вопрос. Что если было бы возможно увеличить продолжительность этапа роста средней жительницы Саратова до момента достижения ею такой же длины тела, то стала бы она столь же длинноногой? Знание закономерностей гетерогенного роста позволило бы получить ответ. Отрицательное заключение говорило бы не только о различиях из-за общего фактора роста, но и за счет специфического (частного) фактора для длины ноги у «Королевы Вселенной».

Ту же самую проблему можно рассматривать на межпопуляционном уровне при сравнении антропологических типов. Например, можно исследовать различаются ли антропологические типы по самим закономерностям роста или раз-

личия касаются только величины фактора роста. Когда значениями общего фактора роста нельзя объяснить наблюдаемые различия, дальнейший анализ можно ориентировать на выделение специфического фактора, ответственного за них, и углублять исследование далее.

Мысленное сокращение или продление этапа роста за существующие в настоящее время пределы может дать любопытные параллели и с изменениями форм организмов в филогенезе, например, с переразвитием (сверхростом) определенных морфологических структур, либо наоборот, их недоразвитием. Наиболее ярко это иллюстрируется интерпретацией Дж. Гексли [Huxley, 1932] и И.И. Шмальгаузена (см., например, [Шмальгаузен, 1969]) феномена *гиперморфоза* (переразвития организма), когда «*Переразвитие ... представляет случай очень быстрой эволюции, идущей по пути одностороннего преобразования, ... диктуемого условиями борьбы за существование*»). Примерами гиперморфоза являются переразвитие клыков у саблезубой кошки *Smilodon* или рогов у гигантского ископаемого оленя *Megaceros*, которые кажутся мешающими и, скорее всего, отрицательно влияют на приспособленность.

Встречается и противоположная ситуация, когда при определенных соотношениях между скоростями роста отдельных частей форма организма может в какой-то степени консервироваться в индивидуальном развитии. Например, мы можем отозваться о какой-либо девушке: «Какое у неё детское кукольное лицо!» В филогенезе консервация формы иной раз может зайти очень далеко. Так, под явлением *фетализации* понимаются эволюционные изменения организмов, которые характеризуются замедлением темпов онтогенеза отдельных органов или их систем. В антропологии гипотеза фетализации разрабатывалась Л. Больком, отметившим глубокие параллели между взрослым человеком и зародышем и плодом антропоморфной обезьяны (см. обзор и критику некоторых положений Л. Болька у Я.Я. Рогинского [Рогинский, 1969]).

Подобные эволюционные преобразования определяются действием естественного отбора на механизмы роста в онтогенезе. Если селекция идет на определенной стадии, скажем, основной в формировании рассматриваемых пропорций, то отбор благоприятствует на ней нужным для оптимальных пропорций скоростям роста и дифференцировки. Простое удлинение фазы роста и/или усиление его интенсивности под влиянием одностороннего жесткого отбора на увеличение общего размера организма, если оно не успевает ком-

пенсироваться эволюционной нейтрализацией возникающих отрицательных побочных следствий, может привести к гиперморфозу. Когда естественный отбор определяет такие скорости роста и дифференцировки, что форма консервируется на ранних стадиях онтогенеза, то наблюдается фетализация.

Итак, проблема соотношения размера и формы, в сущности, состоит в выяснении закономерностей роста организма. Последние являются следствием физических законов и адаптации к характеру жизнедеятельности, типичному для рассматриваемого биологического вида, которые уже сами по себе могут не допускать сохранения формы при изменении размера. Например, при увеличении линейного размера организма L его вес P при сохранении линейных пропорций изменяется быстрее, чем площадь поперечного сечения S (как L^3 и L^2 соответственно). Поэтому при одной и той же форме неограниченный рост невозможен, хотя бы из-за того, что нагрузка на единицу площади (P/S) играющих опорную роль костей растет с размером (L) как $L^3/L^2 = L$. Это приведет, в конце концов, к разрушению кости под действием собственной тяжести организма (см. подробнее [Шмидт-Ниельсен, 1987]).

Связь размера и формы обусловлена и характером жизнедеятельности (также подчиняющейся физическим законам). Так, минимальная скорость, необходимая для полета в воздухе, зависит от размера организма, что определяет специфические особенности формы. Как пишет Дж.Б.С. Холдейн [1976]: «*У ангела ... грудь должна выдаваться вперед на четыре фута, чтобы на ней могли разместиться мышцы, обеспечивающие работу крыльев; в то же время для экономии веса ноги его должны были бы быть редуцированы до тончайших "ходуль"*».

Таким образом, в силу физических законов, характера жизнедеятельности и пр. форма не остаётся постоянной при увеличении общего размера организма. Соответствующие изменения признаков должны быть коадаптированы, чтобы при этом не снижалась приспособленность индивидуума. Координация роста признаков, свидетельствующая о целостности организма, определяется общими (влияющими на весь комплекс признаков) факторами, возникшими в процессе эволюции в качестве надежного механизма регулирования совместных изменений морфологических особенностей. Например, относительно простое регулирование согласованности изменений множества признаков в онтогенезе человека достигается за счет такого общего фактора, как гормон роста в крови. Существование общих факторов коорди-

нации изменений ряда признаков имеет эволюционные преимущества. При действии отбора на единый механизм роста рассматриваемых признаков селекция, в сущности, идет по одному свойству (но даже *единичная* мутация определяет координированные значения *многих* признаков, для которых единый механизм согласованных изменений является общим фактором).

Если же новый адаптивный комплекс значений признаков не соответствует исходной закономерности, то приближение к нему требует тонкой совместной перестройки свойств организма, нередко невозможной путем *поочередного* изменения признаков по отдельности. Для этого требуются *одновременные* мутации, действующие в нужном направлении сразу на ряд признаков, поскольку маловероятно появление полезной единичной мутации с нужным плейотропным влиянием. Чем больше количество рассматриваемых признаков, тем меньше вероятность того, что затрагивающая все признаки случайная мутация фиксированного размера повысит адаптацию – см.: R. Fisher [Fisher, 1930], М. Кимура [Кимура, 1985]. Мутация является редким событием, а появление одновременно более одной полезной мутации будет еще менее вероятным. Уже поэтому эволюция путем адаптации в результате отбора одновременно по более, чем одной полезной мутации, будет существенно медленней, чем при их поочередном накоплении.

Отражение закономерностей роста в неопределенной индивидуальной изменчивости

Изучение природных закономерностей в точных науках обычно основывается на экспериментальном подходе. Под *причинно-следственной закономерностью (законом)* будем понимать *функциональную связь*, когда каждое значение причины определяет соответствующее значение признака-следствия единственным образом. В биологии воспроизведение точных условий экспериментов для получения однозначных результатов при изучении зависимостей, как правило, невозможно. Иногда эксперименты недопустимы по этическим соображениям (скажем, в антропологии на человеке) или из-за технических и экономических причин.

Вышесказанное вынуждает при наличии случайной изменчивости искать косвенные методы изучения существующих функциональных зако-

номерностей, которые предпочтительно было бы определить экспериментальным путем. Случайная изменчивость биологических феноменов заставляет обращаться к массовому (популяционному) статистическому материалу. В данных популяционного уровня функциональные связи проявляются как статистические.

При *статистической связи* каждому значению причины соответствует распределение вероятности значений признака (и наоборот). Здесь кажется само собой разумеющимся рассматривать различия между индивидами как результаты экспериментов, поставленных самой природой: одних она наделила большими значениями причинных факторов, других малыми, что и привело к наблюдаемым различиям. При таком взгляде *изучение природной изменчивости важно не само по себе, а как способ познания отражаемых ею причинных влияний*.

В биологическом контексте возникновение статистической связи наблюдаемых признаков интерпретируется как результат их детерминации на индивидуальном уровне случайными общими и специфическими причинными факторами. Сочетания разных значений этих факторов в организмах и их вероятностный характер порождают индивидуальную изменчивость в популяции. Так как общий фактор обеспечивает координацию признаков и их согласованную изменчивость, а специфические нарушают её случайным образом, то связь признаков будет статистической. Для анализа случайной изменчивости естественно использовать биометрический подход. Здесь возникает вопрос о соотношении выявляемых при биометрическом анализе результатов с природными закономерностями, которые и представляют предмет научных исследований. При изучении индивидуальной изменчивости интересно оценить характер влияния на признаки (и форму организма) общего фактора роста и проанализировать, какая часть вариабельности обусловлена изменчивостью размера, а какая формы и т.д.

Для этого рассмотрим простые схемы статистических данных в целях понимания соотношений между статистическими (популяционными) и удовлетворяющими тем же самым схемам причинными (в организме) функциональными биологическими зависимостями применительно к анализу связи размера и формы. Полученные далее результаты в отношении статистических связей характеризуют генеральную совокупность, т.е. являются точными (выборочные ошибки отсутствуют).

О проблеме координации признаков и регрессионном анализе

Форма объекта, описываемого заданным набором количественных признаков, определяется соотношениями между их значениями. Характеризовать эти соотношения можно различными способами. В морфологических антропологических исследованиях обычно признаки тщательно определены с использованием четко распознаваемых точек и фиксированием нужного положения объекта при измерении. Это позволяет минимизировать субъективность результатов. Что касается формы, то однозначно охарактеризовать ее количественно затруднительно. Но при любом определении формы она полностью зависит от значений изначально используемых признаков. Именно эти признаки составляют исходный фундаментальный базис, по которому находится форма, какое бы ее определение не использовалось. Поэтому далее мы целиком сосредоточимся на закономерностях совместных изменений признаков, оставив за рамками статьи интересную тему выбора характеристик формы.

В настоящей работе используется предположение о детерминации признаков скрытыми общими и специфическими факторами, что благоприятно не только в эволюции, но и, прежде всего, в индивидуальном развитии. Координация роста признаков индивидуума с помощью общего фактора обеспечивает должный уровень коадаптированности в онтогенезе и наше восприятие формы организма как гармоничной.

Статистические связи между признаками позволяют предсказывать значения одних из них по величине других. Значения, удовлетворяющие таким прогнозам, можно назвать согласованными. В биометрии подобные задачи предсказания обычно решаются с помощью регрессионного анализа. Линия регрессии представляет собой график изменений средних значений зависимого признака при изменении ведущего (играющего роль влияющего фактора).

С помощью регрессии можно попытаться установить ожидаемые изменения в комплексе признаков при увеличении одного из них, признака-масштаба (обычно массы или длины тела), более всего соответствующего общей величине организма, и затем решить проблему связи размера и формы. Подобные соображения в антропологии развивал еще в 1926 г. А.И. Ярхо [Ярхо, 1926], который писал: «...сравнивая формы, ... мы всегда должны спросить себя: не объясняется ли различие в форме различиями в величине?». При изучении физического развития он использовал в

качестве ведущего признака длину тела как более всего отражающую развитие организма в длину [Ярхо, 1924]. Аналогичные соображения широко используются в исследованиях аллометрии. Например, К. Шмидт-Ниельсен [Шмидт-Ниельсен, 1987] задаётся вопросом «Какой размер наиболее показателен для оценки величины организма?» – и приводит аргументы в пользу применения массы тела, хотя пишет, что иногда более подходящими могут быть линейные размеры.

Рассмотрим эту аргументацию более подробно. Как в нашем случае изучения роста интерпретировать регрессию от признака-масштаба в терминах причинных факторов? Прежде всего заметим, что каким бы не был выбран этот признак, он не тождественен фактору роста из-за существования дополнительно влияющих на признак специфических факторов. Когда мы возьмем некоторое отклонение признака-масштаба (скажем, массы тела) от среднего значения, то ожидаем соответствующих отклонений всех влияющих на него факторов. В нашем случае это общий фактор роста и специфические факторы признака-масштаба (для массы тела одним из них будет, например, время от последнего принятия пищи и/или питья). По определению специфических факторов их отклонения не могут оказать воздействия на зависимый признак, который изменится только за счет общего фактора роста. Следовательно, при линейной регрессии ведущий признак изменяется за счет всех влияющих на него факторов с соответствующими коэффициентами регрессии, а ведущий только из-за общего (общих).

Если изменить роли признаков и рассматривать ведущий (допустим, первый) как зависимый, то получим регрессию уже первого признака от второго. Теперь второй признак изменяется из-за всех факторов, а первый лишь за счет общего. В результате *геометрически линии регрессии не совпадают*, если корреляция признаков не равна ± 1 .

При наличии специфических факторов ни одна из линий регрессии не дает искомую зависимость между признаками из-за общего фактора роста, которая всегда лежит между ними. Таким образом, наклон линии регрессии к оси ведущего признака меньше, чем у линии зависимости признаков из-за общего фактора. Значит, использование регрессии не позволяет оценить в общем случае закономерность связи признаков, индуцируемой общим фактом. При одной и той же природной закономерности каждая из линий регрессии может независимо занимать бесконечно много положений от параллельного оси координат для ведущего признака (когда среднее значение зависимого признака одно и то же при любом значении

ведущего) до совпадения с искомой линией связи признаков из-за общего фактора. Соответственно оба коэффициенты регрессии могут независимо принимать бесконечно много значений от нуля до углового коэффициента линии зависимости из-за общего фактора, сохраняя знак.

Замечание 1. Отметим, что проведенный анализ полностью переносится на случай распространенной аллометрической зависимости признаков. Формула простой аллометрии для двух признаков y_1 и y_2 имеет вид $y_2 = ay_1^b$. Простую аллометрию связывают с гетерогенным ростом, она возникает при постоянном отношении удельных скоростей роста признаков y_1 и y_2 . Например, аллометрия является следствием параболического роста [Шмальгаузен, 1984]. После логарифмирования обеих частей формулы простой аллометрии получается линейная зависимость $\log y_2 = \log a + b \log y_1$ между логарифмами значений признаков, которую изучают на популяционном уровне стандартными методами линейной регрессии. Регрессионную зависимость интерпретируют как закономерность связи признаков (из-за общего размера, когда ведущий признак выбран как признак масштаба). Неадекватность такой интерпретации показана выше.

Замечание 2. Напомним, что коэффициенты регрессии для нормированных признаков совпадают с коэффициентом корреляции между ними. Поэтому при одной и той же зависимости признаков от общей причины коэффициент корреляции может принимать бесконечно много значений от нуля до единицы по абсолютной величине (стремится к нулю при увеличении изменчивости специфических факторов и/или при уменьшении вариабельности общего фактора). Однако он, как и коэффициент регрессии, правильно отражает качественный характер зависимости – в среднем однонаправленные или противоположные совместные изменения признаков (знак связи).

Так как пропорции и прочие соотношения признаков индивидуума меняются с ростом, то при выяснении нетривиальных (не из-за размера) различий форм организмов требуется как-то устранить влияние размера. Может быть, применение частной регрессии (регрессии при исключении признака-масштаба) позволяет решить эту задачу? Здесь ответ также отрицателен. Такой прием не даёт возможности достичь желаемой цели хотя бы потому, что частные показатели связи выражаются через обычные (безусловные), которые опять-таки могут принимать различные значения при постоянной реальной зависимости формы от размера (см., например, [Пасеков, 2010]).

Использование многомерного биометрического анализа в проблеме размера и формы

В регрессионном анализе ведущий признак как бы выступает в роли *явного* влияющего фактора, доступного наблюдению и измерению. Кроме регрессионного анализа при изучении проблемы размера и формы используются также методы многомерной биометрии, в которых предполагается существование *скрытых* ненаблюдаемых статистических факторов, детерминирующих наблюдаемую изменчивость признаков. Данное предположение привлекательно своим сходством с взглядами на популяционные данные как на результаты влияния реальных скрытых причин.

Рассмотрим применение метода главных компонент – одного из распространенных многомерных подходов (см., например, [Дерябин, 2009]) в качестве примера использования многомерного статистического анализа в проблеме размера и формы. Для оперирования измеряемыми в разных шкалах признаками обычно в методе главных компонент переходят к их безразмерным величинам путем нормировки (деления на соответствующие дисперсии). Кроме того, если отказаться от нормировки, то главные компоненты даже для однородных признаков (например, измеряемых в терминах мер длины) *зависят от единицы измерения* и будут отличаться для одних и тех же данных, если для какого-либо признака (скажем, наименьшего) перейти от выражения в сантиметрах к миллиметрам. Поэтому далее мы подразумеваем нормированность признаков. Главные компоненты определяются виде взвешенных сумм нормированных признаков (будем называть их просто признаками) и находятся путём максимизации дисперсии очередной компоненты при условии ее некоррелированности с предыдущими. Обычно справедливо и обратное представление: признаки можно выразить как взвешенные суммы главных компонент и получить аналог детерминации признаков латентными причинными факторами, роль которых играют главные компоненты. Однако эта привлекательная аналогия целиком формальна, и главные компоненты далеки от причинных факторов.

Фактически главные компоненты будут просто новыми признаками, полученными линейным преобразованием исходных. Поэтому они выражаются через те же самые причины и ничем принципиально не отличаются от изначальных признаков. Первая главная компонента (с максимальной по сравнению с другими компонентами дисперсией) объясняет наибольшую часть совместной

изменчивости. Известно, что при положительных корреляциях между признаками ее корреляция с каждым из них всегда будет положительна. Это как бы подталкивает интерпретировать данную компоненту как статистический аналог общего фактора роста. Вторая и следующие главные компоненты связаны с одними признаками положительными, а с другими отрицательными корреляциями и интерпретируются в терминах закономерностей модификации формы. Изменения подобных статистических факторов («роста» и «формы») сопровождаются соответствующими изменениями признаков, которые часто рассматривают как выражение природных закономерностей роста и формы.

В этом русле, например, В.Е. Дерябин [Дерябин, 2009] приводит известную интерпретацию первой главной компоненты в случае двух признаков x_1 и x_2 следующим образом: «Если ... x_1 описывает продольное развитие скелета, а x_2 поперечное, то большим значениям первой главной компоненты ... будет соответствовать индивидуальный вариант с большими величинами x_1 и x_2 и значительным габаритным развитием скелета. Напротив, малые её величины опишут вариант с небольшой величиной скелета... Таким образом, первая главная компонента является новым признаком, измеряющим общую величину скелета». Подобными рассуждениями можно придать причинный смысл общего биологического фактора любой главной компоненте, рассматривая каким значениям признаков соответствуют ее большая и малая величины. Находить «общую величину скелета» для произвольного индивидуума можно как соответствующую взвешенную сумму значений его признаков. Ясно, что подобная интерпретация служит не более чем удобным способом запоминания особенностей главных компонент и для их наглядности, т.е. является некоторой фигурой речи, а никак не доказательством оценивания реального общего фактора.

Статистические факторы многомерного биометрического анализа можно рассматривать просто как новые признаки, выражаемые через исходные, т.е. в конечном итоге через фундаментальные причины подобно первоначальным наблюдениям. Значит, регрессионные зависимости от статистических факторов оценивают реальные биологические закономерности (элементарные влияния отдельных причин на признаки) искаженно, не отличаясь в этом отношении от регрессии для исходных признаков. Неадекватность многомерных методов биометрии для решения проблемы размера и формы ясна также из следующих

рассуждений. Многомерные модели обычно используют информацию о совместной изменчивости, отражаемую коэффициентами корреляции. Однако, как было указано в замечании 2, коэффициенты корреляции между признаками могут варьировать при одних и тех же причинных связях в зависимости от случайного фона наблюдений. Отсюда *выводы многомерного статистического анализа, основанного на (зависимых от фона) коэффициентах корреляции, могут различаться при одних и тех же (постоянных) причинных связях.*

В целом, можно сказать, что информации, содержащейся в случайной выборке, недостаточно для состоятельного оценивания биометрическими методами причинных закономерностей, лежащих в основе неконтролируемой внутриспопуляционной изменчивости.

Об определениях координированности (коадаптации, согласованности, нормы) признаков и проблеме роста и формы

В свете детерминации признаков общими и специфическими факторами согласованность величины признаков и размера организма обусловлена общим фактором роста, а нарушение координированности – специфическими. Обычно согласованность (координированность) признаков рассматривается как норма, а отклонения от неё как снижающие приспособленность нарушения коадаптированности. Как же определять координированность значений признаков тем самым их соответствие гармоничной и коадаптированной форме организма?

Пусть существует *единственный общий фактор* (в нашем контексте это фактор роста) совместных изменений признаков. Каждой величине этого фактора при фиксированных специфических отвечают определенные значения признаков организма. Эти значения полагаем согласованными, поскольку они координируются величиной общего фактора в отличие от факторов специфических, способных порождать множество дискордантных и аномальных сочетаний значений. Если известна зависимость признаков от общего фактора, то таким образом можно найти все их координированные значения, отвечающие различной величине общего фактора. Данному подходу соответствует следующее определение координированности [Пасеков, 2005].

Будем при фиксированных специфических факторах называть значения комплекса признаков организма с единственным общим причинным фактором координированными, если их величина соответствует некоторому допустимому значению данного фактора.

Отметим, что когда существует фактор, общий только для определенного подмножества рассматриваемых признаков, то имеет смысл ставить вопрос о коадаптированности данного (под-) комплекса признаков.

Коадаптированности значений признаков соответствует следующая геометрическая картина. Если рассматривать пространство признаков, где по осям координат откладываются их величины, то геометрическим образом индивидуума (результатов его измерений) будет точка в рассматриваемом пространстве с координатами, равными значениям признаков. При фиксированных специфических факторах каждой величине общего фактора роста соответствует определенная величина признаков индивидуума – точка с координированными значениями признаков. Если при фиксированных значениях специфических факторов рассматривать не единственное значение общего фактора, а он изменяется от некоторой начальной величины до окончательной (т. е. принимает целый промежуток значений), то все такие точки образуют траекторию в рассматриваемом пространстве – *линию согласованных изменений (координации)*. Про полученную таким образом линию говорят, что она задана параметрически.

Когда признаков только два, пространством признаков будет плоскость, и при варьировании общего фактора получаем на плоскости кривую координированных значений признаков (см. рис. 1). При трех признаках имеем кривую в трехмерном пространстве, а когда признаков больше, пространство будет многомерным и абстрактным (в смысле отсутствия возможности его визуальной иллюстрации в нашем мире). На этой линии признаки зависят друг от друга и поэтому воспринимаются как целостный гармоничный комплекс. Изменение фактора роста влечет их динамику вдоль данной линии и соответствующее изменение формы. Построение траектории согласованных изменений позволяет решить проблему соотношения размера и формы, заданной как функция значений признаков.

Замечание 3. Обратим внимание, что линия согласованных изменений (координации) признаков из-за некоторого общего фактора не изменится, если рассматривать зависимость признаков от какой-либо иной переменной, фун-

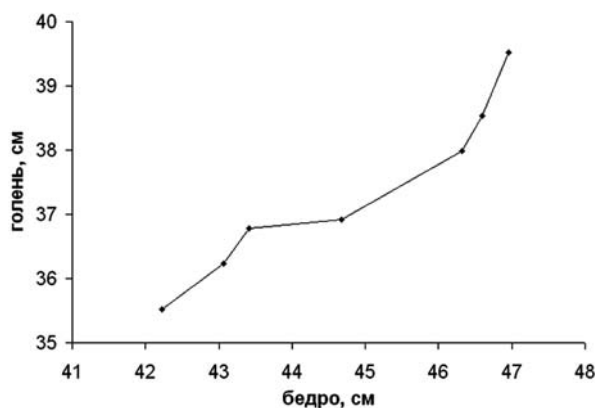


Рис. 1. Линия координации размеров бедра и голени по данным выборки методом поперечного сечения [Зенкевич и др., 1976]. В качестве переменной, связанной с общим фактором роста, взят возраст (12 лет 9 мес. – 15 лет 9 мес., мальчики, г. Дубна, 1971–1972 гг.)

ционально связанной с общим фактором, при условии соответствия их крайних значений. Когда дефинитивные размеры еще не достигнуты, нередко разумно в качестве такой переменной рассматривать возраст (см. рис. 1).

Если у множества признаков существует несколько общих факторов, то уже нельзя однозначно говорить о координированности организма – для каждого фактора будет своя элементарная закономерность коадаптации. В этом смысле можно рассматривать *частные законы* координированности (быть может, для отдельных подкомплексов). Одним из таких частных законов будет зависимость формы от размера. Определение координированности значений признаков организма в целом можно предложить как развитие концепции согласованности при единственном общем факторе следующим образом.

Будем считать значения комплекса признаков организма с несколькими общими причинными факторами координированными, если величина признаков соответствует некоторым допустимым значениям общих факторов при фиксированных изначально специфических.

Данное определение подкупает естественностью обобщения случая с единственным общим фактором, но не сохраняет одномерность гармоничных форм. Пусть, например, рассматриваются такие гипотетические факторы координации, как общий фактор роста (и в длину, и в ширину и т.д.) и фактор роста, не затрагивающий развития в длину. Первый из них приводит к согласован-

ным изменениям по всем измерениям. Второй обеспечивает координацию роста признаков, не затрагивая изменений в длину. В итоге получаем двумерную картину гармоничных форм. По одному из направлений полярными формами будут, условно говоря, «баскетболистки» и «спортивные гимнастки» (у мужчин «жokeи») с крайними значениями, прежде всего, общего развития скелета и соответствующими значениями признаков. Эта ось соответствует конституционной координате гетерогенного роста А.А. Малиновского [Малиновский, 1948]. По другому направлению полярными будут, скажем, «штангисты» и «стайеры». Такие крайние формы можно рассматривать как наиболее яркие каноны гармоничности. Свой собственный канон характеризует «геркулеса» и «гермеса», борца и бегуна. Крайние формы непрерывно соединены переходными вариантами с гармоничным развитием признаков, определяемых величиной рассматриваемых факторов роста.

Когда количество признаков больше числа причинных факторов, координированности признаков соответствует следующая геометрическая картина. Согласованные значения признаков образуют некоторую *поверхность координации* в пространстве признаков, а не линию, как при единственной общей причине. Отклонения от этой поверхности (дискордантность) вызываются специфическими факторами. Здесь возникает задача диагностики индивидуумов – определения значений у них скрытых общих факторов и отыскание значений специфических, ответственных за выявляемые дискордантности.

Замечание 4. *Скорее всего, при исследовании обширного множества признаков наряду с существованием глобальных общих факторов для всего множества найдутся некоторые факторы, которые будут общими только для отдельных подкомплексов признаков. Тогда диагностика становится многоуровневой и разномасштабной. На высшем уровне рассматривается организм в целом, обобщенными «признаками» которого являются отдельные подкомплексы, зависящие, скажем, от такого (рассматриваемого как глобальный) общего фактора, как уровень гормона роста в крови. Общие факторы внутри подкомплексов (например, степень чувствительности их составляющих к гормону роста) играют роль специфических, но вызывающих коадаптированные изменения всех признаков подкомплекса, факторов для подобных обобщенных признаков. Например, в зрелом возрасте существует индивидуальная изменчивость по величине стопы, объясняемая, в определен-*

ной мере вариабельностью гипотетического фактора размера стопы. При этом у людей с непропорционально большой стопой ее признаки изменились целостно и коадаптировано с достижением согласованной величины костями, мышцами, связками и пр., благодаря регулированию этим фактором. В то же время данный фактор рассматривается как специфический на более высоком уровне. Анализ коадаптированности можно углублять еще и выделять в отдельных подкомплексах свои подмножества признаков со своими факторами координированных изменений и т. д.

Описанная картина может осложняться существованием индивидуальной изменчивости самого закона гетерогенного роста. Данную работу можно рассматривать как начальный этап, где предполагается отсутствие вариабельности ростовой закономерности.

При нескольких признаках $y_1, y_2, \dots$ причина x индуцирует зависимость между ними. Поскольку общий фактор x предполагается скрытым и недоступным наблюдению, желательно представить эту зависимость между признаками без явного присутствия x . Для нас представляет интерес известное в математике задание кривой неявным образом с помощью в случае двух признаков некоторой функции двух аргументов f в виде $f(y_1, y_2) = 0$ или как

$$f(y_1, y_2) = c, \quad c - \text{константа.}$$

Функцию $f(y_1, y_2)$ на левой стороне этого уравнения можно интерпретировать в привычных для антропологов терминах как индекс, принимающий постоянное (нормальное) значение c при различных, но координированных величинах признаков (т. е. когда точка (y_1, y_2) скользит вдоль линии координации).

В случае многих признаков задать поверхность согласованных изменений можно неявным образом как

$$F(y_1, y_2, \dots, y_n) = c.$$

И здесь функцию F допустимо интерпретировать как некоторый индекс $F(y_1, y_2, \dots, y_n)$, который сохраняет постоянное значение c при различных, но согласованных значениях признаков (т. е. когда точка $(y_1, y_2, \dots, y_n)$ скользит по поверхности координации).

Замечание 5. *Все рассуждения данного раздела подразумевали функциональные зависимости между признаками и факторами. Хотя сами причинные факторы могут варьировать случайно, вызванные ими изменения признаков строго следуют за ними. В действительности такой однозначности нет из-за влияний на признаки*

случайных специфических факторов. Это, казалось бы, разрушает описанную картину координации. Однако она полностью сохраняется при фиксировании значений специфических факторов на произвольных допустимых значениях. В качестве этих значений при детерминации признаков факторами в виде взвешенных сумм бывает удобно взять средние значения факторов. Тогда индивидуума со средними значениями признаков относят к норме.

Правомерность использования индексов неоднократно подвергалась сомнению. Обсудим [Пасеков, 2006] биометрическую критику метода индексов, лаконично изложенную, например, В.Е. Дерябиным [Дерябин, 2009].

1. Кажется, что независимость на индивидуальном уровне индекса от изменяющихся в процессе роста значений признаков должна приводить к статистической независимости индекса от входящих в него признаков-компонентов на уровне популяции (скажем, в когорте индивидуумов одного и того же возраста или среди взрослых). Поскольку при статистической независимости не должно быть корреляции, то коррелированность признаков-компонентов индекса с ним самим может рассматриваться как довод против использования данного индекса [Бунак, 1937, Дерябин, 2009]. Например, В.В. Бунак [Бунак, 1937] показал, что среднее значение относительной длины ноги (индекс, обратный к трохантерному) принимает разное значение при разной длине тела (компонент индекса) у взрослых членов популяции. Оказалось, что высокие люди являются абсолютно и относительно более длинноногими, чем низкорослые, что означает положительную коррелированность длины тела и относительной длины ноги. Но независимость индекса в процессе динамики признаков из-за общего фактора роста подразумевает его *независимость только при изменениях признаков вдоль траектории (поверхности) согласованных изменений*. Именно это свойство индекса позволяет диагностировать нарушения координированности признаков. На уровне популяции (у отдельных индивидуумов) существуют отклонения от данной траектории или поверхности с соответствующими изменениями индекса. Для каждого индекса и структуры статистических связей роль отклонений для соответствующих корреляций следует изучать отдельно. А priori нет оснований ожидать отсутствия коррелированности индекса с его ком-

понентами в такой ситуации. Значит, будет неверно ориентироваться на коррелированность индекса со своими компонентами как на причину отказа от его использования.

2. Метод индексов также подвергался критике из-за того, что получаемые с его помощью результаты не учитывают корреляций между его компонентами в отличие от регрессионного анализа [Бунак, 1937, Дерябин, 2009]. Однако регрессионный подход дает соответствие признаков, при котором один признак (масштаба) изменяется *за счет всех* воздействующих на него факторов, а второй *только за счет общих*. Такие условия согласованности нельзя назвать приемлемыми, а определение с помощью регрессии координированности признаков как их соответствия общему фактору роста не отвечает смыслу поставленной задачи.
3. Результаты метода индексов не согласуются с применением метода главных компонент – см., например, [Дерябин, 2009] для решения задач о координации признаков. Но использование последнего метода является сомнительным для отыскания лежащей в основе статистической связи индивидуальной закономерности. Главные компоненты определяются корреляциями признаков единственным образом, а при *постоянной* индивидуальной закономерности коэффициенты корреляции *могут широко варьировать*, приводя к разным главным компонентам. В результате главные компоненты отражают не столько лежащую в основе статистической связи индивидуальную закономерность, сколько соотношение изменчивости общих и специфических факторов.

Вообще говоря, статистические свойства индексов (которые мы здесь не обсуждаем и которые требуют отдельного исследования в каждом конкретном случае) не зависят от того, насколько он хорош как показатель координированности. Закономерности индивидуального уровня и свойства изменчивости на популяционном находятся как бы в разных плоскостях, и между ними нет прямого согласия.

Заключение

Зависимость формы от роста (размера) организма определяется соотношением дифференцировки и индифферентного роста, приводящими к

гетерогенным изменениям признаков и определяемой ими динамике формы индивидуума в онтогенезе. На уровне популяции эта зависимость проявляется в статистических связях между признаками в данных по неконтролируемой индивидуальной изменчивости. Зависимости признаков от общего фактора роста на уровне организма искаженно отражаются в статистических связях на популяционном уровне. В линейном и аллометрическом анализе регрессионные зависимости наблюдаемых признаков от признака-масштаба, не совпадают с зависимостями от фактора роста. Закономерности, выявляемые статистическими факторами многомерных биометрических моделей (например, первой главной компонентой) также не соответствуют влиянию фактора роста. Использование биометрических подходов не позволяет решить проблемы роста и формы на основе информации, содержащейся в случайной выборке из популяции с неконтролируемой индивидуальной изменчивостью.

Когда зависимости признаков от общего фактора роста известны, коадаптацию (координацию) признаков организма можно проверять с помощью построения линии (поверхности) согласованных изменений и индексов. Биометрическая критика метода индексов не является аргументированной.

Библиография

- Бунак В.В. Опыт типологии пропорций тела и стандартизации главных антропометрических размеров // Уч. зап. МГУ. 1937. Вып. 10. С. 7–102.
- Дерябин В.Е. Антропология. М.: МГУ, 2009.
- Зенкевич П.И., Урысон А.М., Алмазова Н.Я., Пасекова Т.М., Лушник Л.Н. Морфологическая характеристика детей дошкольного и школьного возраста // Вопросы антропологии, 1977. Вып. 54. 1977. С. 54–83.
- Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир, 1985.
- Малиновский А.А. Элементарные корреляции и изменчивость человеческого организма // Труды института цитологии, гистологии и эмбриологии, 1948. Т. 2. Вып.

1. С. 136–198.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биол., 2002. Т. 63. № 6. С. 473–493.
- Пасеков В.П. О теоретических проблемах биометрического и причинного подходов в популяционных исследованиях. I. Конспективное изложение. Москва: ВЦ РАН, 2005.
- Пасеков В.П. О принципах качественного анализа согласованности изменений количественных признаков // Вестник антропологии, 2006. Вып. 14. С. 244–251.
- Пасеков В.П. Проблемы размера и формы в свете соотношения причинных и статистических зависимостей // Общая и прикладная ценология. Вып. 43. М.: Технетика, 2010. С. 124–139.
- Рогинский Я.Я. Проблемы антропогенеза. М.: Высшая школа, 1969.
- Холдейн Дж.Б.С. О целесообразности размера // Фельдман Г.Э. Джон Бэрдон Сандерсон Холдейн. М.: Наука, 1976. С. 191–195.
- Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969.
- Шмальгаузен И.И. Закон роста как закон прогрессивного дифференцирования // Рост и дифференцировка. Киев: Наукова думка, 1984. Т. 2. С. 67–82.
- Шмидт-Нильсен К. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987.
- Ярхо А.И. О взаимоотношении роста, веса и окружности грудной клетки и их значение для оценки физического развития человека // Русск. антроп. журн., 1924. Т. 13. Вып. 3–4. С. 83–102.
- Ярхо А.И. О некоторых морфологических свойствах человеческой кисти. // Русск. антроп. журн., 1926. Т. 15. Вып. 1–2. С. 50–74.
- Cole T.M. Historical note: early anthropological contributions to "geometric morphometrics." Am. J. Phys. Anthropol., 1996. Vol. 101. N 2. P. 291–296.
- Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon press, 1930.
- Huxley J.S. Problems of relative growth. L.: Methuen, 1932.
- Slice D. E. (Ed.) Modern morphometrics in physical anthropology. NY e.a.: Kluwer, 2005a.
- Slice D.E. Modern Morphometrics. In: Modern morphometrics in physical anthropology. Ed. Slice D.E. NY e.a.- Kluwer. 2005b. P. 1–45.
- Thompson L.A. On growth and form, a new edition. Cambridge: Cambridge University Press, 1942.

Контактная информация:

Пасеков Владимир Петрович: e-mail: pass40@mail.ru.

ON THE PRINCIPLES OF THE SOLUTION TO A PROBLEM OF GROWTH AND FORM

V.P. Passekov

Institution of Russian Academy of Sciences Dorodnicyn Computing Centre RAS, Moscow

In this paper, the principles of definition for the relation of the growth (size) and the form of an organism on the basis of the regularities of its trait coadaptation (coordination) are considered. It is supposed that traits are determined by the general (responsible for the coordination) factors and the specific ones. The regularities of simultaneous trait growth are in the focus of interest since a form is determined by trait values. The trait coordination is induced by the general factor of heterogeneous growth and generates the dependency between organism size and form. In uncontrolled individual variability on population level, this relation is manifested as statistical dependencies between traits. Applications of biometric methods for estimation the growth laws on the basis of such data are critically analyzed. The law of heterogeneous growth of an individual is shown to be wrongly reflected by statistical characteristics of linear dependencies between traits on population level (in the universe), in particular, by regression and the principal components. The same is true with respect to the statistical analysis of allometry relations.

The coadaptation and the dependence of a form on size are determined by the line of coordinated trait changes induced by the general factor of growth or through indices. Under the dependence of a trait complex on several general and specific factors, the coordination of the complex as a whole is suggested to be considered as matching of trait values to some values of the general factors under the fixed specific ones. Geometrically, it means that if the number of the general factors is less than the number of traits then under the fixed specific factors the coadapted trait values lie on some surface of coordination in the trait space. This surface can be described by means of indices. The presentation is focused on methodology and principles of the solution of the problem of growth and form, not on the recipes of data processing.

Keywords: *growth, a problem of size and form, allometry, coadaptation of organism traits, indices, biometric analysis*