

## СОПРЯЖЕННАЯ БИОТОПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ СИМПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ ГРЫЗУНОВ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

© 2015 г. В. Н. Большаков, А. Г. Васильев, И. А. Васильева,  
Ю. В. Городилова, М. В. Чибиряк

Институт экологии растений и животных УрО РАН  
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202  
e-mail: vag@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 22.12.2014 г.

Методами геометрической морфометрии выявлена сопряженная биотопическая изменчивость формы нижней челюсти у ценопопуляций двух симпатрических видов грызунов: малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pall.) и рыжей полевки (*Miodes glareolus* Pall.) – на Южном Урале. Синтопные и синхронно взятые выборки из ценопопуляций этих видов, обитающих в контрастных локальных биотопах, как правило, проявляют сходные, параллельные и однонаправленные морфологические изменения при сравнении видовых пар. Однако в засушливый нетипичный год у сеголеток из ценопопуляций сравниваемых видов в широколиственном лесном колке, окруженном степной растительностью на вершине холмов Губерлинского мелкосопочника, выявлены разнонаправленные морфогенетические реакции. Локальное нарушение сопряженности биотопической изменчивости ценопопуляций мыши и полевки в условиях обитания, резко уклонившихся от оптимальных, может указывать на исчерпание их коэволюционного адаптивного потенциала, оценивающегося размахом экологических условий, при которых наблюдается параллелизм изменчивости симпатрических видов.

*Ключевые слова:* эволюционная экология, геометрическая морфометрия, биотопическая изменчивость, грызуны, симпатрические виды, ценопопуляции, коэволюционный потенциал

DOI: 10.7868/S0367059715040034

Эволюционно-экологические закономерности сопряженной изменчивости одних и тех же гомологичных морфологических структур у разных симпатрических видов, формирующих ценозы, изучены пока еще недостаточно (Пианка, 1981; Джиллер, 1988; Васильев и др., 2010; Mouillot et al., 2013). Данный аспект крайне важен при решении ряда проблем эволюционной экологии, поскольку позволяет подняться с популяционного уровня изучения на ценопопуляционный уровень, т.е. рассматривать популяционно-ценопопуляционные проявления изменчивости (Васильев и др., 2010; Violle et al., 2012; Букварева, Алещенко, 2013; Большаков и др., 2013). Ранее мы показали, что сопряженная морфологическая изменчивость симпатрических видов в разных условиях обитания позволяет оценить их коэволюционный потенциал: чем в более широком диапазоне экологических условий наблюдается параллелизм изменчивости видов, тем выше их коэволюционный потенциал (Большаков и др., 2013; Васильев и др., 2013). В большинстве рассмотренных нами ситуаций сопряженной

географической, хронографической и техногенной форм морфологической изменчивости у сравниваемых пар модельных видов грызунов, являющихся в сообществе кодоминантами, при их совместном обитании в разных экологических условиях, действительно наблюдался параллелизм в межгрупповой изменчивости. Представляло интерес обнаружить ситуацию, когда в измененных условиях среды коэволюционный потенциал сравниваемых видов будет исчерпан, т.е. параллелизм их морфогенетических реакций при этом не проявится.

Согласно нашей гипотезе такая возможность могла появиться при сравнении биотопической изменчивости симпатрических видов грызунов, населяющих экологически контрастные биотопы в год, который климатически существенно отклоняется от нормы. Напомним, что под биотопической изменчивостью обычно понимают определенную изменчивость, обусловленную влиянием специфических абиотических и биотических условий обитания на развитие однородных по

возрасту особей одного и того же вида, обитающих в разных биотопах (Яблоков, 1966; Шварц, 1969, 1980; Большаков, Васильев, 1975).

Оценка сопряженной биотопической изменчивости симпатрических видов предполагает использовать коллекционный материал, собранный в одних и тех же локальных биотопах за короткое время (обязательно в один и тот же год и сезон). Степень сопряженности морфологической изменчивости двух и более видов сообщества максимально строго можно оценить, опираясь не на общепринятые линейные промеры, а на сопоставление гомологичных элементов формы сравниваемых объектов.

В последние десятилетия появились новые цифровые методы геометрической морфометрии (ГМ), позволяющие изучать изменчивость формы объектов, исключая влияние их размеров (Rohlf, Slice, 1990; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011). Особое преимущество ГМ заключается в возможности с помощью этого подхода по конфигурации меток-ландмарков (гомологичных элементов формы) оценивать сопряженную изменчивость таксономически близких симпатрических видов локального сообщества (таксоцена). Наряду с этим ГМ позволяет осуществить визуализацию преобразования формы объектов, что допускает возможность прямой морфогенетической интерпретации проявлений изменчивости (Zelditch et al., 2004; Drake, Klingenberg, 2010; Klingenberg, 2011).

Цель работы заключалась в изучении методами геометрической морфометрии (ГМ) степени сопряженной биотопической изменчивости ценопопуляций двух симпатрических видов грызунов — малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pall.) и рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreb.) на Южном Урале в условиях нетипичного засушливого года для оценки их коэволюционного потенциала. Особое внимание уделено сравнению размаха и направлений морфогенетических реакций обоих симпатрических видов, проявляющихся в биотопической изменчивости формы нижней челюсти у сопоставляемых пар ценопопуляций из контрастных биотопов.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучение сопряженной биотопической изменчивости у симпатрических видов возможно только при параллельном сравнении синтопных и синхронных выборок, которые должны быть взяты из контрастных по условиям обитания биотопов. В качестве природной модели, которая хорошо соответствует поставленной задаче, были выбраны три локальных поселения (ценопопуляции) двух симпатрических видов — малой лесной мыши и рыжей полевки из окрестностей г. Куван-

дык Оренбургской области (материал был собран во второй половине июля 2010 г.). В работе использовали только материалы по группе однородных в возрастном отношении сеголеток: 75 экз. малой лесной мыши (30 — пойма, 30 — лесополоса и 15 — колки) и 69 экз. рыжей полевки (30 — пойма, 5 — лесополоса и 34 — колки). При этом относительную численность видов и локальных таксоценов оценивали по всем возрастным группам в пересчете на 100 ловушко-суток.

Биотопы, к которым приурочены сравниваемые локальные поселения обоих видов, являются контрастными в экологическом отношении территориальными участками с разными орографическими характеристиками: пойменный лес р. Сакмары (GPS координаты: 51°28.939' с.ш., 57°17.122' в.д.); ветрозащитная лесополоса вдоль железной дороги (51°28.547' с.ш., 57°17.167' в.д.); широколиственные колки на вершинах холмов (сопок), представляющих собой западные отроги Губерлинского мелкосопочника (51°28.082' с.ш., 57°17.044' в.д.). Расстояние между ловчими линиями колебалось 0.7–1.0 км. Отлов зверьков проводили параллельно.

В данном сообществе грызунов оба вида часто являются кодоминантами. В пойменном лесу преобладала рыжая полевка, а вдоль защитной лесополосы, состоящей в основном из карагача, акации и американского клена, доминировала малая лесная мышь. В широколиственных колках оба вида представлены почти в равной пропорции. Размеры колков в целом невелики — от 1.5 до 3 га.

Для сравниваемых участков выражен отчетливый градиент по высоте местности над уровнем моря: низинные участки поймы реки (202 м), лесополоса (221 м), колки на холмах (372 м). В этом же направлении проявляется градиент снижения влажности биотопов: наиболее влажный биотоп — пойменный лес вдоль реки Сакмары, а наименее влажный (биотоп с элементами аридизации) — колки на вершинах холмов, окруженные степью. В том же направлении проявился и градиент по величине положительных температур. В 2010 г. при аномально высоких температурах в течение всего весенне-летнего сезона (до 42–44°C) в колках утром и днем температура в среднем была на 2–4°C выше, чем в пойме реки Сакмары и на 1–2°C выше, чем в лесополосе. Жаркая погода способствовала усилению контрастности биотопических условий в трех изученных локалитетах.

Термин “ценопопуляция” традиционно используется в ботанических и геоботанических исследованиях (Работнов, 1969; Уранов, 1975; Любарский, 1976). Зоологи применяют термины: “популяция”, “микрпопуляция”, “поселение”, “население”, “дем”, или нейтральные — “локалитет” и “группировка”. В нашем случае при сравнении локальных поселений симпатрических видов грызунов можно было бы использовать для

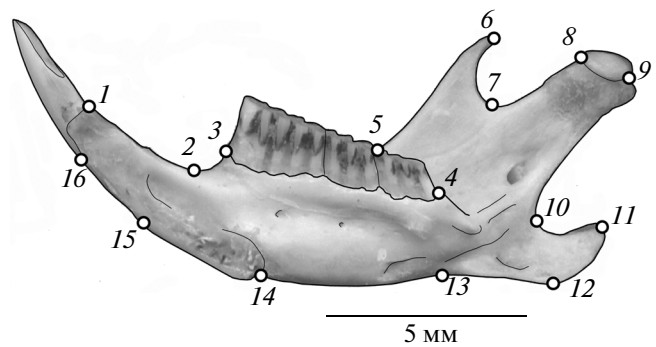
каждого из них понятие “микрораспределение” (Шварц, 1969, 1980), поскольку все территориальные группировки, приуроченные к разным смежным биотопам, потенциально взаимосвязаны, а их население за счет мигрантов постоянно перемешивается. В то же время из-за существования некоторой относительной территориальной и ландшафтной изоляции, население грызунов этих смежных локальных биотопов в основном пространственно разделено.

Мы предлагаем по отношению к микрораспределениям симпатрических видов животных, территориально приуроченным к одному и тому же биотопу (в широком смысле – биоценозу), применять термин “ценопопуляция”, подчеркивая их ценопопуляционное единство. Ценопопуляция не только отражает принадлежность данного поселения вида к локальному сообществу, но и потенциально указывает на появление у ее представителей общих свойств (определенной изменчивости), которые отличны от некоторых свойств, характерных для других локальных ценопопуляций, приуроченных к другим биотопам.

Все виды, входящие в состав сообщества, изучать сложно, поэтому часто исследователи рассматривают фрагменты сообществ, представленные таксономически близкими симпатрическими видами, или таксоценозами, выполняющими в сообществе определенную функцию (Hutchinson, 1957; Чернов, 2008; Васильев и др., 2010). Локальный таксоценоз грызунов обычно приурочен к конкретному биотопу (от ландшафтной фации до урочища) и представлен ценопопуляциями симпатрических видов, что позволяет использовать такие группировки для решения поставленной в работе задачи.

В качестве объекта сравнения взяли правые ветви нижней челюсти рыжей полевки и малой лесной мыши, фотографии которых (лингвальная сторона) получены с помощью планшетного сканера при увеличении (1200 dpi). Изменчивость формы нижней челюсти, характеризовали на основе конфигурации 16 меток-ландмарок (landmarks) (рис. 1). Выбор объекта обусловлен тем, что ранее нами и другими авторами была показана связь формы нижней челюсти с условиями обитания грызунов. Оцифровку меток-ландмарок провели в программе tpsDig2 (Rohlf, 2013a). Все изображения объектов оцифровывали повторно. Предварительный анализ показал, что смещения оценок формы при повторной оцифровке объектов крайне малы (не более 1.5% дисперсии), как правило, статистически недостоверны, что позволяет ими пренебречь и использовать в данном случае однократные оцифровки.

Прокрустова суперимпозиция выполнена методом обобщенных наименьших квадратов (Generalized least squares Procrustes superimposition).

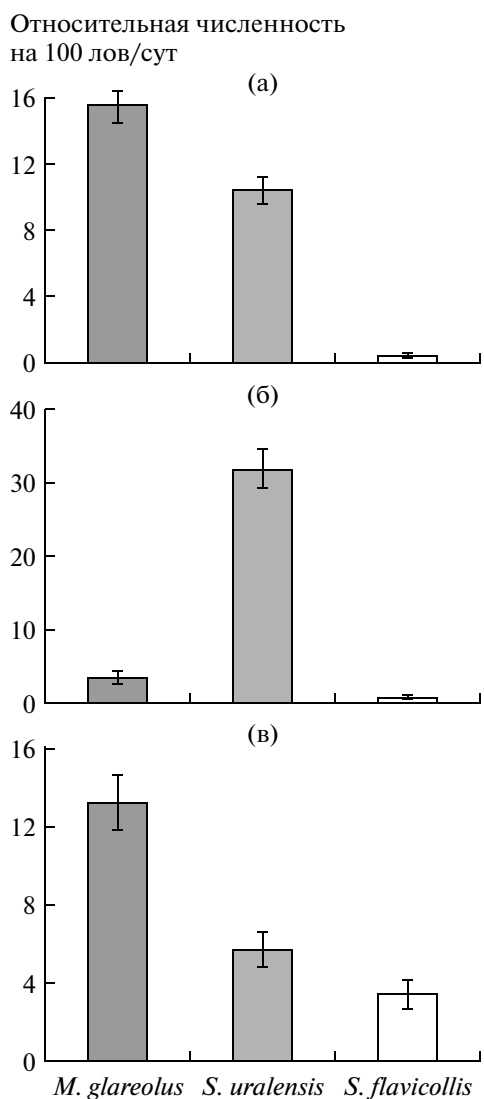


**Рис. 1.** Расположение и наименования гомологичных меток-ландмарок на лингвальной стороне правой нижнечелюстной ветви сравниваемых грызунов: 1 – задний дорзальный край альвеолы резца мандибулы; 2 – область наибольшего прогиба дорзального края мандибулы в области диастемы; 3 – передний край альвеолы m1; 4 – задний край альвеолы m3; 5 – точка пересечения проекции края коронки m3 с передним краем основания венечного отростка; 6 – вершина венечного отростка; 7 – точка наибольшей глубины венечно-сочленовной вырезки; 8 – передний край мышелка сочленовного отростка; 9 – задний край мышелка сочленовного отростка; 10 – точка наибольшей глубины сочленовно-угловой вырезки; 11 – задний край углового отростка; 12 – нижний край углового отростка; 13 – точка наибольшей глубины симфизально-угловой вырезки; 14 – задний край симфизального бугорка; 15 – передний край симфизального бугорка; 16 – задний вентральный край альвеолы резца мандибулы.

Размер центроида (centroid size – CS), характеризующий размеры оцифрованных объектов, вычисляли как квадратный корень из суммы квадратов расстояний от центра изображения до каждой метки (Rohlf, Slice, 1990). Канонический анализ формы нижней челюсти провели по прокрустовым координатам. Статистические расчеты, включая двухфакторный дисперсионный анализ, выполняли с использованием пакетов прикладных программ TPS (Rohlf, 2010a, 2010b), MorphoJ (Klingenberg, 2011) и PAST (Hammer et al., 2001).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Относительная численность животных в засушливом 2010 году во всех трех локальных таксоценозах грызунов была сравнительно высокой. Наибольшая относительная численность (на 100 ловушко-суток) проявилась в лесополосе и составила  $35.3 \pm 2.8$ , средняя – в пойменном лесу р. Сакмары –  $27.1 \pm 0.8$ , а наименьшая – в колках –  $22.3 \pm 1.7$ . Относительная численность двух доминирующих видов – малой лесной мыши и рыжей полевки, а также вида-субдоминанта – желтогорлой мыши (*Sylvaemus flavicollis*) в трех биотопах существенно различалась (рис. 2). Если в пойменном лесу и в колках рыжая полевка доминирует, а малая лесная мышь является субдоминантом, то в лесополосе



**Рис. 2.** Сравнение относительной численности (с учетом стандартных ошибок) трех наиболее часто отлавливаемых видов грызунов в трех контрастных биотопах (I – пойменный лес р. Сакмары, II – лесополоса, III – лесные колки) в окрестностях г. Кувандык (2010 г.).

лосе – она выступает в роли вида-доминанта. Желтогорлая мышь лишь изредка встречается в пойменном лесу и в лесополосе, но относительно высокой численности достигает в колках, немного уступая по численности малой лесной мыши.

Специальное сравнение не выявило отчетливых половых различий в форме нижней челюсти в биотопических выборках сеголеток разных ценопопуляций как у малой лесной мыши, так и у рыжей полевки. Поскольку эти различия оказались невелики и, как правило, статистически недостоверны, в каждой выборке материалы по самцам и самкам рассматривали в единой совокупности. Ранее также было показано, что половые различия у сеголеток этих двух видов крайне невелики

и в подавляющем большинстве случаев статистически недостоверны (Городилова, 2011; Зыков, 2011; Фоминых, 2011).

Напомним, что размер центроида (centroid size) пропорционален размеру объекта. Двухфакторный анализ размера центроида нижней челюсти по видовой и биотопической принадлежности подтвердил значимость не только видовых различий в размерах, но и биотопических, а также выявил значимое взаимодействие факторов “вид × биотоп”, т.е. то, что рост зверьков разных видов в разных биотопах происходит по-разному (табл. 1).

Поскольку ростовые процессы косвенно отражают благоприятность условий обитания (Мина, Клевезаль, 1976), можно полагать, что наиболее благоприятным биотопом для рыжей полевки является пойменный лес р. Сакмары (зверьки здесь крупнее), а для малой лесной мыши – биотопы с низкой влажностью и более выраженной аридностью – лесополоса и колки.

По вычисленным прокрустовым координатам провели канонический анализ формы нижней челюсти и оценили различия между тремя парами синтопных и синхронно взятых выборок малой лесной мыши и рыжей полевки, населяющих пойменный лес р. Сакмары, лесополосу и колки. Результаты канонического анализа сопряженной биотопической изменчивости формы нижней челюсти двух симпатрических видов грызунов представлены на рисунке 3 с учетом ценопопуляционной принадлежности выборок. Поскольку вдоль первой канонической переменной проявились очевидные межвидовые различия, связанные с таксономическими особенностями и трофической специализацией рыжей полевки и малой лесной мыши, мы их исключили из рассмотрения. Биотопическая изменчивость у обоих видов наблюдается вдоль второй и третьей канонических осей (см. рис. 3). Средние значения канонических переменных в пойменном лесу и лесополосе у обоих видов проявляют параллельные изменения, т.е. центроиды первых двух упомянутых синтопных выборок разных видов близки в морфопространстве, образованном второй и третьей каноническими переменными. Однако параллельные изменения формы нижней челюсти у двух видов не наблюдаются для выборок, взятых из колков. Центроид выборки мыши из колков (*S.ur.3*) резко смещается в правый верхний край графика, а соответствующий центроид рыжей полевки (*M.gl.3*) близок к таковому для выборки из лесополосы (*M.gl.2*).

Таким образом, если у малой лесной мыши проявилась особенная морфогенетическая реакция на условия развития в колках, то у рыжей полевки она почти не выражена. Разнонаправленные изменения указывают на эффект взаимодействия факторов “вид × биотоп”. Двухфакторный анализ изменчивости формы нижней челюсти

**Таблица 1.** Результаты двухфакторного дисперсионного анализа изменчивости размера центраида (CS) нижней челюсти сегментов рыжей полевки и малой лесной мыши из трех контрастных биотопов Оренбургской области

Источник изменчивости (фактор)	Сумма квадратов	d.f.	Средний квадрат	F	Уровень значимости ( $p$ )
Вид ( $S$ )	118000	1	118000	158.2	$\ll 0.0001$
Биотоп ( $B$ )	16700	2	8348	11.19	$\ll 0.0001$
Взаимодействие ( $S \times B$ )	22420	2	11210	15.03	$\ll 0.0001$
Внутригрупповая	98450	132	745.9		
Общая	221100	137			

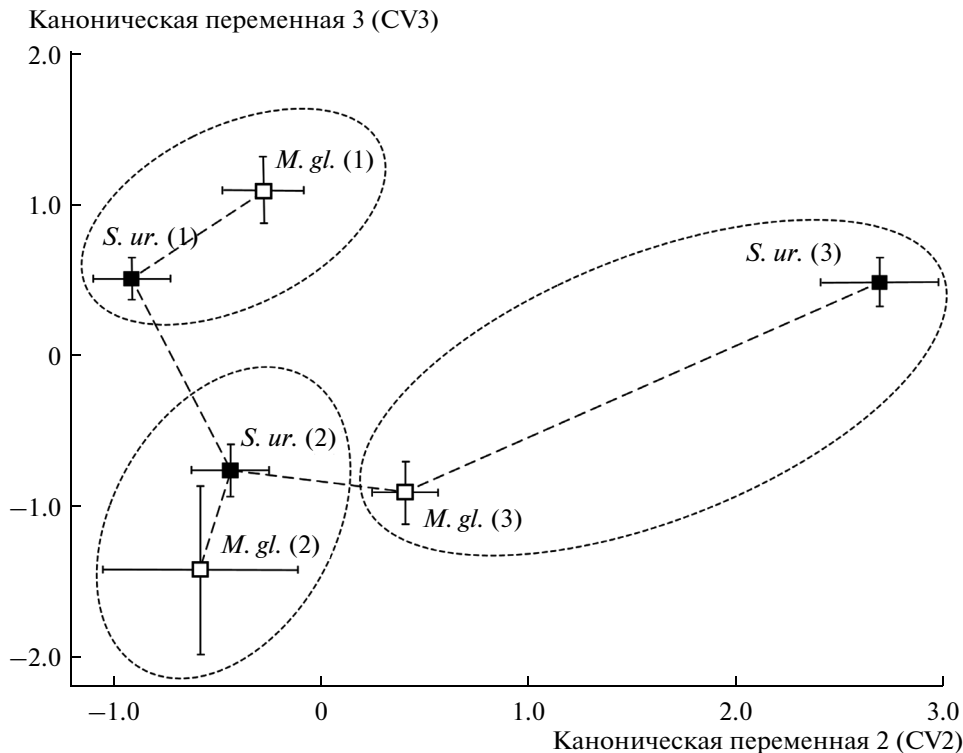
*S. uralensis* и *M. glareolus* вдоль второй и третьей канонических переменных подтвердил значимые взаимодействия факторов “вид  $\times$  биотоп” в обоих случаях ( $p < 0.001$ ). Установлено также, что индивидуальные значения вдоль второй и третьей канонических переменных не коррелируют с размерами центраида (CS) мандибулы особей ( $p < 0.05$ ), т.е. межгрупповая биотопическая изменчивость формы нижней челюсти не связана с аллометрическим эффектом.

Результаты классификации и разделения особей по принадлежности к собственным выборкам по форме нижней челюсти, полученные с помо-

щью канонического анализа, подтверждают реальность биотопической изменчивости и возможность по проявлениям характерной определенной изменчивости формы нижней челюсти относить особей к собственной ценопопуляции с вероятностью около 85% (табл. 2).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, для ценопопуляций обоих видов из двух относительно более влажных биотопов параллельная биотопическая изменчивость проявилась, а в колках подобный параллелизм



**Рис. 3.** Результаты сопряженного канонического анализа биотопической изменчивости формы нижней челюсти у двух симпатрических видов: *S. ur.* — малой лесной мыши и *M. gl.* — рыжей полевки в трех контрастных биотопах: 1 — пойменный лес; 2 — лесополоса; 3 — колки. Штриховыми линиями построен дендрит наименьших связей (minimum spanning tree) между центроидами выборок с учетом их стандартных ошибок вдоль канонических переменных. Эллипсы объединяют центроиды ценопопуляций локальных таксоценов.

**Таблица 2.** Оценка корректности классификации объектов в результате проведенного канонического анализа формы нижней челюсти при сравнении синтопных ценопопуляций *S. uralensis* (1–3) и *M. glareolus* (4–6) из трех контрастных биотопов Оренбургской области

Вид		<i>S. uralensis</i>			<i>M. glareolus</i>			Итого	Корректность, %
	Биотоп/ценопопуляция	1	2	3	4	5	6		
<i>S. uralensis</i>	1 – пойма реки	23	7	0	0	0	0	30	76.67
	2 – лесополоса	3	25	2	0	0	0	30	83.33
	3 – колки	0	0	15	0	0	0	15	100.00
	Итого по столбцу	26	32	17	29	8	27	139	84.89
<i>M. glareolus</i>	1 – пойма реки	0	0	0	26	1	3	30	86.67
	2 – лесополоса	0	0	0	0	5	0	5	100.00
	3 – колки	0	0	0	3	2	24	29	82.76
	Итого по столбцу	26	32	17	29	8	27	139	84.89

морфогенетических изменений, обычно приводящих к сходным перестройкам формы нижней челюсти у рыжей полевки и малой лесной мыши, нарушился. В качестве рабочей гипотезы, объясняющей данное явление, можно принять то, что большая морфогенетическая пластичность мыши и ее специфичная резкая морфогенетическая реакция на развитие в наиболее аридном биотопе – колках – обусловлены ее исторической преадаптированностью к обитанию в более аридных условиях, чем у рыжей полевки.

Рыжая полевка, ареал которой в настоящее время в основном лежит в полосе умеренного климата, по-видимому, исторически не может сформировать подобные модификации морфогенеза в ответ на аридизацию условий обитания, как малая лесная мышь, чей ареал охватывает и южные аридные территории Средней Азии. Сопоставление ареалов малой лесной мыши и рыжей полевки позволяет заключить, что наибольшая степень симпатрии наблюдается в полосе умеренного климата. Ареал мыши в целом смещен к югу по сравнению с рыжей полевкой, причем его наиболее южная часть расположена намного южнее самых южных форпостных группировок полевки. Поэтому можно полагать, что экологический преферендум малой лесной мыши допускает более высокий уровень положительных температур по сравнению с рыжей полевкой. Вероятно, при воздействии высоких температур на морфогенез мышей в колках наблюдался пороговый эффект запуска особой подпрограммы развития, исторически сложившейся во времена более засушливых условий обитания. На это косвенно указывает и то, что форма нижней челюсти мышей из колков наиболее близка к таковой у зверьков каркаралинской популяции из Центрального Казахстана (Городилова, 2011).

Вероятно, такая морфогенетическая реакция у *S. uralensis* в колках могла реализоваться только в

засушливом 2010 году. В нормальный по климатическим характеристикам год она не проявляется, т.е. этот случай является исключением (в наших исследованиях 1 случай из 9) из ранее обнаруженного нами правила параллельной географической и хронографической изменчивости этих симпатрических видов, указывающего на их высокий коэволюционный потенциал (Большаков и др., 2013). Поэтому данный случай действительно можно считать примером нарушения этого правила и, следовательно, признаком исчерпания в засушливом году в колках коэволюционного потенциала у изученной пары видов-кодминантов.

Таким образом, в условиях повышенной засушливости в весенне-летний период и длительного поддержания аномально высоких температур в колках в 2010 г. у сеголеток малой лесной мыши проявилась модификация морфогенеза, сопровождающаяся изменением формы нижней челюсти – типичным для популяций малой лесной мыши, населяющих аридные районы Средней Азии. Можно предполагать, что именно высокая пластичность развития и способность малой лесной мыши к резким модификационным адаптивным изменениям, обусловленным воздействием высоких температур, могли способствовать выживанию вида в аридных районах Средней и Передней Азии.

Исследования выполнены при финансовой поддержке гранта Президента РФ (НШ-2840.2014.4) и гранта РФФИ (№ 14-04-31952).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Большаков В.Н., Васильев А.Г. Пространственная структура и изменчивость популяций рыжей полевки на южной границе ареала // Популяционная изменчивость животных. Свердловск, 1975. С. 3–31.
- Большаков В.Н., Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В. Эволюционно-экологический анализ сопряженной морфологической изменчивости двух сим-

- патрических видов грызунов на Южном Урале // Экология. 2013. № 6. С. 446–453.
- Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. Принцип оптимального разнообразия биосистем. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 522 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Чибиряк М.В. Соотношение морфологического и таксономического разнообразия сообществ грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа на Южном Урале // Экология. 2010. № 2. С. 119–125.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Чибиряк М.В. Сопряженная техногенная морфологическая изменчивость двух симпатрических видов грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Вопросы радиационной безопасности. 2013. № 4. С. 4–13.
- Городилова Ю.В. Эколого-морфологический анализ изменчивости малой лесной мыши и симпатрических грызунов на Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2011. 22 с.
- Зыков С.В. Внутривидовая изменчивость и межвидовая дифференциация мышей родов *Apodemus*, *Mus*, *Sylvaeemus* Уральского региона по краниальным признакам: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2011. 22 с.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
- Любарский Е.Л. Ценопопуляция и фитоценоз. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1976. 157 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 292 с.
- Работнов Т.А. Некоторые вопросы изучения ценологических популяций // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1969. Т. 74. Вып. 1. С. 141–149.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Фоминых М.А. Изменчивость краниальных и одонтологических признаков лесных полевков (род *Clethrionomys*) Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2011. 22 с.
- Чернов Ю.И. Экология и биогеография: избр. работы. М.: КМК, 2008. 580 с.
- Шварц С.С. Эволюционная экология животных: экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск: УФАН СССР, 1969. 199 с.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Drake A.G., Klingenberg C.P. Large-Scale Diversification of Skull Shape in Domestic Dogs: Disparity and Modularity // *The Am. Naturalist*. 2010. Vol. 175, № 3. P. 289–301.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*. 2001. V. 4. № 1. 9 p.
- Hutchinson G.E. A treatise on Limnology. New York; J. Wiley, 1967. Vol. 2. Introduction to lake biology and the limnoplankton. 1115 p.
- Klingenberg C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Mol. Ecology Res.* 2011. Vol. 11. P. 353–357.
- Mouillot D., Graham N.A.J., Villéger S. et al. A functional approach reveals community responses to disturbance // *Trends in Ecology & Evolution*. 2013. V. 28. № 3. P. 167–177.
- Rohlf F.J. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.16. – Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013a (program).
- Rohlf F.J. TpsUtil, file utility program, version 2.15. – Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013b (program).
- Rohlf F.J., Slice D. Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *Syst. Zool.* 1990. Vol. 39, № 1. P. 40–59.
- Violle C., Enquist B.J., McGill B.J., Jiang L. et al. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology // *Trends in Ecology and Evolution*. 2012. Vol. 27. № 4. P. 244–252.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D. et al. Geometric morphometrics for biologists: a primer. New York: Elsevier Acad. Press, 2004. 443 p.