ВИСИМСКИЙ ЗАПОВЕДНИК

Материалы научной конференции,
посвященной 35-летию Висимского заповедника;
Екатеринбург, 2–3.10.2006 г.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ВИСИМСКОМ БИОСФЕРНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Екатеринбург, 2006

МИНИСТЕРСТВО ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ РФ
ФЕДЕРАЛЬНАЯ СЛУЖБА ПО НАДЗОРУ В СФЕРЕ ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ
ГУ «ВИСИМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПРИРОДНЫЙ ЗАПОВЕДНИК»

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ФГУ «ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ»

ИЗДАНИЕ НАСТОЯЩЕГО СБОРНИКА ПОСВЯЩАЕТСЯ
90-ЛЕТИЮ ЗАПОВЕДНОЙ СИСТЕМЫ РОССИИ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ВИСИМСКОМ БИОСФЕРНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Материалы научной конференции,
посвященной 35-летию Висимского заповедника
(Екатеринбург, 2–3.10.2006 г.)

ЕКАТЕРИНБУРГ

2006

ББК
Э XX
УДК 502.4:577

Ответственный редактор: Ю. Ф. Марин

Редколлегия: А. С. Мишин (председетель), Ю. Ф. Марин, Л. В. Марина,
Р. З. Сибгатуллин, Н. Л. Ухова, Н. В. Беляева

Э XX **ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ВИСИМСКОМ БИОСФЕРНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ. Материалы научной конференции, посвященной 35-летию Висимского заповедника (Екатеринбург, 2–3.10.2006 г.).** Отв. редактор.Ю. Ф. Марин. — Екатеринбург: Сред.-Урал. кн. изд-во. Новое время, 2006. — 336 с.: 77 ил.

ISBN 5–7450–0473–8

Сборник включает материалы авторов, как правило, много лет работавших на территории Висимского заповедника и, выполненных сотрудниками заповедника, специалистами института экологии растений и животных УрО РАН, а также учеными из других учреждений.

Обсуждаются общие проблемы организации и функционирования заповедника: охрана природного комплекса, научная работа и экомониторинг, экопросвещение. Блок результатов исследований включает такие области, как лесоведение, почвеведение, динамические процессы всех ярусов леса после катастрофических явлений, сукцессионные процессы, биологическое разнообразие (беспозвоночные животные, миксомицеты, базидиальные грибы и сосудистые растения), морфофизиология, фенетика, экология ряда групп растений и животных.

Широкий спектр научных статей отражает разностороннее и комплексное изучение эталонной природной территории Висимского биосферного заповедника, а также ведущегося здесь многие годы локального экологического мониторинга. Эти материалы наглядно показывают высокую флористическую и фаунистическую изученность Висимского заповедника, выполнение на его территории широкого фронта комплексных (в том числе междисциплинарных) экологических исследований.

Публикации в настоящем сборнике могут быть полезны как ученым самых различных специальностей, так и организациям, занимающимся контролем состояния природной среды. Интересен он будет также преподавателям и студентам различных ВУЗов.

ISBN 5–7450–0473–8

© Коллектив авторов, 2006
© Висимский заповедник, 2006
© Лаборатория издательских технологий, 2006 (оформление)

УДК 574.3: 575.2: 591.431.4

Анализ изменчивости формы M^3 красно-серой полевки Висимского заповедника методами геометрической морфометрии

А.Г. Васильев [1], А.В. Лунев [2]

[1] — *Институт экологии растений и животных УрО РАН, vag@ipae.uran.ru*

[2] — *Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия*

Геометрическая морфометрия позволила многомерно оценить и количественно соотнести проявления географической, хронографической и половой изменчивости формы третьего верхнего коренного зуба M^3 у красно-серой полевки на Приполярном (гора Красный Камень), Среднем (Висимский заповедник) и Южном (гора Иремель) Урале. В соответствии с гипотезой Р. Гатри (Guthrie, 1965, 1971), чем более насыщены конкурентами биотопы, в которых обитают грызуны, тем менее изменчивы их зубы, что может быть связано с вынужденной специализацией форм. В Висимском заповеднике в условиях низкогорья, где биотопическое разнообразие у вида выражено больше, чем в горах на северной и южной границах ареала вида на Урале следовало ожидать повышения изменчивости и разнообразия зубов. Установлено, что здесь действительно проявляется достоверно большее морфотипическое разнообразие М3, но существенного повышения общей изменчивости формы зубов при этом не обнаружено. Полевки Висимского заповедника по многим компонентам изменчивости формы (48,31 % дисперсии) занимают промежуточное положение между северной и южной популяциями, но по некоторым из них (36,61 %) проявляют специфику. Они имеют достоверно большие размеры зубов независимо от фазы численности. Обнаружено усиление полового диморфизма по форме и размерам M^3 на фазе депрессии численности (1977 г.). Показано, однако, что половой диморфизм M^3 наиболее отчетливо проявляется в северной популяции на Приполярном Урале, меньше выражен в Висимском заповеднике, а в иремельской популяции на Южном Урале не был обнаружен.

ВВЕДЕНИЕ

Форма жевательной поверхности зубов полевок является важным таксономическим признаком и традиционно позволяет проводить видовую диагностику (Агаджанян, 2003; Маркова и др., 2003). При этом часто опираются на изучение проявлений морфотипической изменчивости зубов (Ангерманн, 1973; Большаков и др., 1980; и др.), но в последние годы для этих целей все шире используются методы геометрической морфометрии (Павлинов, 1999; Васильева, 2004; Войта, 2005). Геометрическая морфометрия позволяет исключать размерную компоненту изменчивости и многомерно анализировать изменения формы биологических объектов (Rohlf, 1998, 1999; Павлинов, 2000; Павлинов, Микешина, 2002).

Изменчивость рисунка жевательной поверхности третьего верхнего коренного зуба (M^3) традиционно используется в качестве основной модели в таких исследованиях, поскольку у этого зуба часто изменяется число входящих и выступающих углов, а также число и конфигурация замкнутых дентиновых полей. Особая диагностическая роль зубов при проведении таксономических и палеонтологических исследований предполагает необходимость специально оценить устойчивость формы зубов к средовым воздействиям разной природы. Ранее Р. Гатри (Guthrie, 1965, 1971) высказал гипотезу, согласно которой, чем более насыщены конкурентами биотопы, в которых обитают грызуны, тем менее изменчивы их зубы, что может быть связано с вынужденной специализацией форм. На островах, где конкурентов мало или они отсутствуют, изменчивость зубов грызунов была выше, чем в многокомпонентных сообществах на материке.

Изменчивость третьего коренного зуба у красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*) по сравнению с другими близкими представителями рода *Clethrionomys* выражена в меньшей степени (Смирнов и др., 1986). Вид широко распространен и на востоке ареала встречается в самых разнообразных биотопах, но на Урале от Приполярного до Южного Урала является петрофилом и обычно встречается в горных биотопах, предпочитая зону каменистых россыпей (курумов) на границе леса (Большаков, Бердюгин, 2002). В свете гипотезы Гатри можно предполагать, что у красно-серой полевки на Урале изменчивость M^3 может снизиться из-за специализации вида и его узкой биотопической приуроченности. На Среднем Урале в Висимском заповеднике, где перепад высот невелик, красно-серая полевка проникает в лесные биотопы и встречается в более разнообразных стациях, чем на Приполярном (гора Красный Камень) и на Южном Урале (гора Иремель). Исходя из этого, можно ожидать, что в Висимском заповеднике разнообразие морфотипов зубов и их изменчивость должны быть выше по сравнению с северными и южными форпостными популяциями.

В этой связи целью работы было изучение изменчивости строения M^3 красно-серой полевки на Урале в свете гипотезы Гатри с использованием методов многомерной геометрической морфомет-

рии. При этом важно было соотнести между собой проявления разных составляющих компонент изменчивости зуба: географической, хронографической (межгодовой), половой, размерной. Поскольку в Висимском заповеднике ожидалось большее разнообразие зубов, чем на северной и южной границах ареала вида на Урале, предполагалось соотнести размах внутрипопуляционной изменчивости формы зуба красно-серой полевки с учетом хронографических и половых различий на территории заповедника и межпопуляционной, т.е. собственно географической изменчивости. Данное исследование позволяло также оценить связь размеров и формы зубов и степень устойчивости этих характеристик к изменениям среды и, наконец, соотнести данные, полученные методами геометрической морфометрии, с традиционным изучением морфотипической изменчивости M^3, что важно для таксономических и палеонтологических исследований.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили серии правых зубов из коллекций черепов красно-серой полевки, хранящихся в Зоологическом музее ИЭРиЖ УрО РАН и коллекциях лаборатории экологических основ изменчивости и биоразнообразия животных. Сравнивали выборки разных лет, собранные в летние месяцы, на Приполярном Урале — гора Красный Камень (сборы В. С. Балахонова — 1975–1976 гг., а также К. И. Бердюгина и А. В. Судьбина — 1977 г.), на Южном Урале — гора Иремель (сборы О. Ф. Садыкова — 1978, 1979 гг.) и из Висимского государственного природного биосферного заповедника (сборы К. И. Бердюгина — 1975, 1977 г.). Всего изучено 249 правых изображений рисунка жевательной поверхности M^3, оцифровку которых проводили фотоаппаратом Nicon CoolPix-4500 через бинокулярный микроскоп МБС-2. Для описания изменчивости формы зубов использовали 30 меток (landmarks), расставленных в узлах гомологичных структур зуба с помощью программы экранного дигитайзера TpsDig (Rohlf, 2004). Для выравнивания размеров объектов по первому изображению и процедуры суперимпозиции (наложения объектов) применили метод Прокрустова анализа (Rohlf, 1999). Для оценки общего размера объекта использовали размер его центроида — квадратного корня из суммы квадратов расстояний от центра тяжести объекта до меток. Относительно меток среднего для группы — консенсусного изображения произведено жесткое вращение всех последующих объектов таким образом, что путем деформации изображения все метки объекта совмещались с эталонными метками. Чем больше деформируется объект, чтобы произошло совмещение его гомологичных меток с метками эталонного объекта, тем больше изображения различаются друг от друга. При проецировании многомерных частных ординат объектов на касательную (тангенциальную) плоскость к сфере так называемого Кендаллова пространства (при $\alpha = 0$), вычисляли новые проекции ординат (относительные деформации — relative warps) вдоль главных компонент формы (PCS — principal component shapes). Все расчеты проведены с помощью программ TpsRelw (Rohlf, 2005) и APS 2.41 (Penin, 2001). Предварительно оценивали связь относительных деформаций с размерами, возрастом и полом с использованием коэффициентов ранговой корреляции Спирмена. При многомерном сравнении объектов разных групп по вычисленным значениям относительных деформаций применяли метод дискриминантного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По 30 меткам вычислили 56 главных компонент формы (PCS) зуба. Среди них выявили 20 главных компонент, объясняющих 84,4 % общей дисперсии, которые согласно критерию Джолиффа (Jolliffe, 1986) могут рассматриваться как значимые и интерпретируемые. Предварительный анализ выявил для первой относительной деформации по компоненте формы RW1: X связь с размерами и возрастом животных (на нее приходится 23,75 % общей дисперсии), а для второй относительной деформации по компоненте RW2: X связь с полом (8,12 %). Крайние (экстремумные) изображения M^3 для этих двух компонент приведены на рис. 1. Из рисунка видно, что возрастные изменения проявляются в общем упрощении строения талонуса от конфигурации forma typica до f. simplex по классификации Рерига и Бернера, удлинении зуба и сужении передней непарной петли, что сопровождается усилением округлости выступающих углов (см. рис. 1, левое верхнее изображение). Видно также, что половые различия проявляются в некотором упрощении талонуса и сужении перемычек между дентиновыми полями у самок (см. рис. 1, правое верхнее изображение). С полом были также связаны и некоторые другие компоненты изменчивости формы зуба. Общий вклад компонент, связанных с полом, составил 12,63 % от общей дисперсии. Связь с полом при этом выражена слабо, и значения коэффициентов корреляции Спирмена колеблются от $r_s = 0{,}13$ при $p < 0{,}040$ до $r_s = 0{,}16$ при $p < 0{,}011$. Тем не менее мы исключили возрастно-размерную и связанные с полом компоненты из дальнейшего анализа. Поэтому оставшиеся 15 главных компонент формы M^3 (48,02 % дисперсии) могут интерпретироваться как изменчивость, не связанная с размерами, возрастом и полом. Из оставшихся компонент наибольший вклад в межгрупповую изменчивость вносят RW1: Y и RW2: Y (см. рис. 1, нижний ряд изображений).

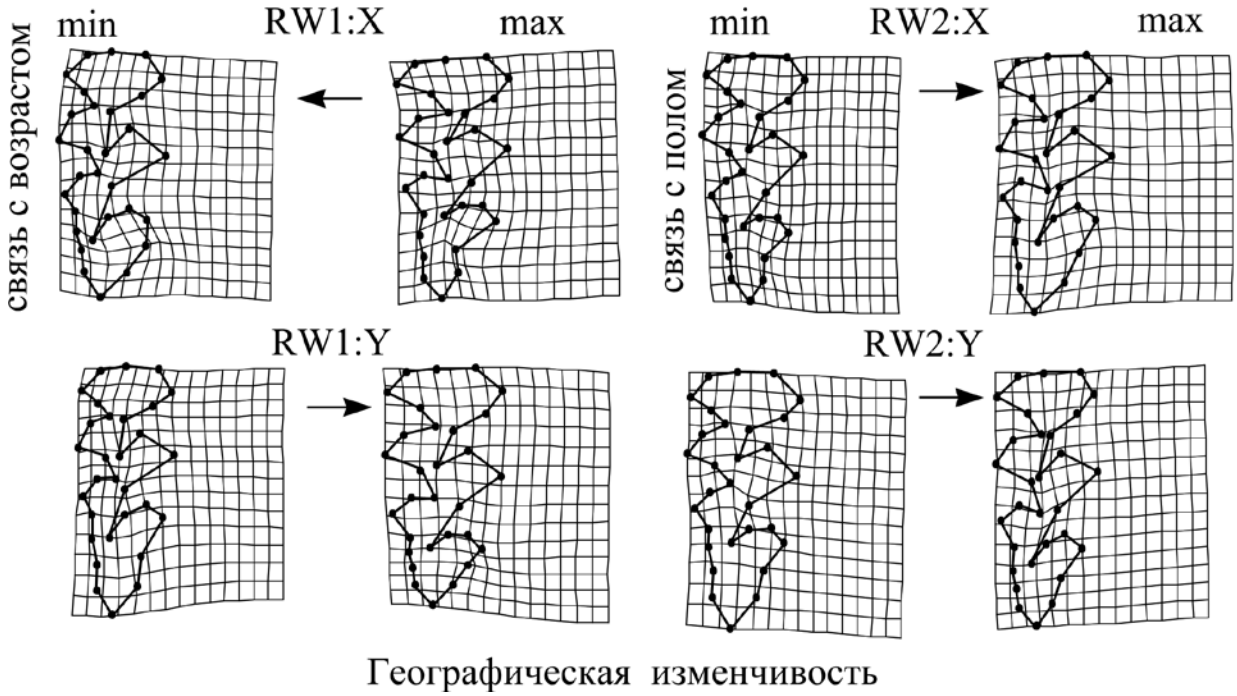

Рис. 1. *Сравнение крайних (экстремумных) пар конфигураций M^3 для четырех главных компонент формы (RW1: X, RW1: Y, RW2: X, RW2: Y)*

Вдоль оси RW1: Y наблюдается вытягивание зуба в длину, сужение передней непарной петли, намечается третий лингвальный входящий угол и наблюдается некоторое заострение талонуса в нижней его части. Такие зубы характерны для северной популяции красно-серой полевки Приполярного Урала (см. рис. 1, левое нижнее изображение). У южных полевок, обитающих на горе Иремель, наблюдаются противоположные черты строения зуба: он имеет укороченный и округлый снизу талонус, расширенную и несколько уплощенную сверху переднюю непарную петлю. Вдоль оси RW2: Y проявляются различия в форме M^3 между северной и более южными — висимской и иремельской популяциями. Если у северных зверьков входящие углы выражены меньше и просветы между треугольниками относительно широки, за счет чего дентиновые поля часто сливаются в общее пространство, то у южных, напротив, входящие углы с лингвальной и буккальной сторон зуба углублены и их вершины сильно смещены вниз, а противолежащие края эмали в области перемычек между треугольниками сближаются, образуя несколько замкнутых дентиновых полей (см. рис. 1, правое нижнее изображение). Сочетание обеих тенденций изменения формы M^3 обеспечивает проявление отчетливой географической изменчивости (рис. 2). При этом наиболее своеобразной по форме жевательной поверхности зуба является северная популяция с горы Красный Камень, а висимская и иремельская относительно близки.

Представляло интерес сравнить изменчивость формы зубов не только по двум главным компонентам формы (RW1: Y и RW2: Y), но и по всем оставшимся компонентам. С этой целью по оставшимся 15 первым главным компонентам формы провели дискриминантный анализ самцов и самок трех географически удаленных популяций: северной (гора Красный Камень), центральной (Висимский заповедник) и южной (гора Иремель). Результаты сравнения приведены в табл.1. Сравнивая значения центроидов выборок и учитывая их знаки, легко заметить, что вдоль первой дискриминантной канонической переменной отчетливо проявляются географические различия: северные выборки имеют положительный знак, а центральные и южные — отрицательный, причем выборки из Висимского заповедника занимают промежуточное положение между северными и южными. Интересно заметить, что размах половых различий в форме M^3 – половой диморфизм, несмотря на удаление четырех компонент, связанных с полом, проявился вдоль DCF1 в северной популяции; слабее различия между самцами и самками выражены в Висимском заповеднике и не выявлены в южной популяции.

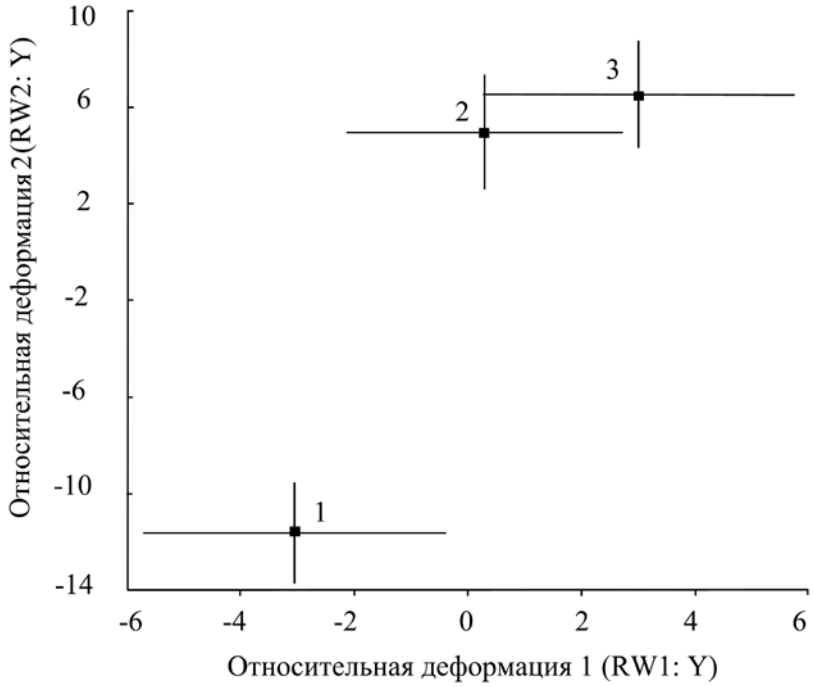

Рис. 2. *Географическая изменчивость конфигурации M^3 по главным компонентам формы первых двух относительных деформаций (RW1: Y и RW2: Y) в популяциях красно-серой полевки с горы Красный Камень на Приполярном Урале (1), из Висимского заповедника на Среднем Урале (2) и горы Иремель на Южном Урале (3). Приведены центроиды выборок и стандартные отклонения вдоль указанных главных компонент.*

Вдоль второй дискриминантной функции (DCF2) резко уклоняются выборки из Висимского заповедника, центроиды которых имеют отрицательный знак. Интерпретировать смысл третьей оси нам не удалось. Можно лишь предположить, что это некоторая специфика проявления полового диморфизма в строении M^3 в Висимской популяции по сравнению с обеими форпостными группировками. Наконец, вдоль четвертой дискриминантной канонической переменной межгрупповые различия оказались статистически недостоверными, но, судя по чередованию знаков центроидов, по DCF4 проявляются различия в строении M^3 между полами, которые, по-видимому, следует трактовать лишь как некую общую тенденцию. Возможно, некоторая специфика формы M^3 красно-серой полевки Висимского заповедника обусловлена более ранним началом размножения в условиях низкогорий Среднего Урала и, как следствие, большей продолжительностью роста и развития соответствующих генераций зверьков по сравнению с горными северной и южной популяциями вида на Урале.

Таблица 1

Центроиды выборок самцов и самок из северной, центральной и южной популяций красно-серой полевки, вычисленные при дискриминантном анализе значений относительных деформаций (relative warps) M3 по 15 главным компонентам формы

Выборка	Дискриминантная функция			
	DCF1	DCF2	DCF3	DCF4
Красный Камень, самки	0,798	0,234	-0,497	-0,347
Красный Камень, самцы	1,544	0,425	0,361	0,217
Висимский заповедник, самки	-0,378	-0,807	0,371	-0,365
Висимский заповедник, самцы	-0,176	-1,045	-0,246	0,390
Иремель, самки	-0,930	0,768	-0,111	-0,001
Иремель, самцы	-0,914	0,922	0,137	0,151
Дисперсия	0,7826	0,5931	0,1072	0,0874
Доля дисперсии, %	48,31	36,61	6,62	5,4
Число степеней свободы	75	56	39	24
Уровень значимости	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p = 0,041$	$p = 0,142$

Установлено, что размер центроида M^3 в популяции красно-серой полевки Висимского заповедника оказался достоверно больше (H = 20,13; n = 249; p < 0,001), чем в северной и южной популяциях, которые по этому параметру были сходными. Другими словами, в Висимском заповеднике M^3 достоверно крупнее, чем на юге и севере.

Таким образом, и по размерам, и по некоторым особенностям формы третий верхний коренной зуб зверьков из Висимского заповедника отличается от северной и южной группировок. Поскольку специфика строения M^3 в популяции Висимского заповедника велика, мы специально отдельно проанализировали соотношение межгрупповых различий, связанных с полом и годом в серии выборок из Висимского заповедника. Выборки 1975 и 1977 гг. из Висимского заповедника были подразделены по полу, а дискриминантный анализ формы зуба провели по 42 первым главным компонентам формы из 56. Это позволило описать практически все основные черты изменчивости формы M^3. Сравнивали четыре элементарные группы зверьков: 1 – самки, 1975 г., 2 – самцы, 1975 г., 3 – самки — 1977 г., 4 – самцы, 1977 г. Все три дискриминантные функции оказались значимыми (табл. 2). Установлено, что наибольшие различия проявились вдоль первой дискриминантной оси (DCF1) между выборками разных лет (61,40 % дисперсии), а половые различия (20,43 % дисперсии) — вдоль второй (DCF2). Важно заметить, что в 1976 году в Висимском заповеднике численность красно-серой полевки была близка к норме, а в 1977 году наблюдалась депрессия численности. Вдоль второй дискриминантной функции все центроиды выборок самцов имеют положительные знаки, а у самок — отрицательные (см. табл. 2).

Таблица 2

Центроиды выборок самцов и самок в выборках разных лет из популяции красно-серой полевки Висимского заповедника, вычисленные при дискриминантном анализе значений относительных деформаций M3 (RW) по 42 главным компонентам формы (PCS)

Выборка	Дискриминантная функция		
	DCF1	DCF2	DCF3
Самки, 1975 г.	0,5334	-0,9782	-2,2019
Самцы, 1975 г.	3,4834	0,1883	0,7479
Самки, 1977 г.	-1,6878	-1,1098	0,8901
Самцы, 1977 г.	-1,3489	1,7608	-0,2202
Дисперсия	4,4456	1,4792	1,3160
Доля дисперсии, %	61,4	20,43	18,17
Число степеней свободы	126	82	40
Уровень значимости	p < 0,001	p = 0,002	p = 0,024

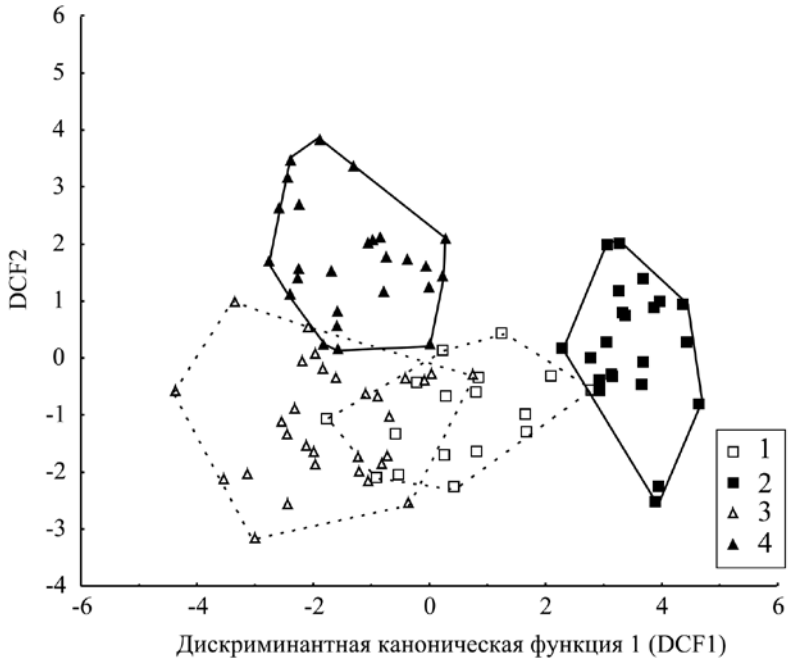

Рис. 3. *Дискриминантный анализ 42 первых главных компонент относительных деформаций M^3 в выборках разных лет в популяции красно-серой полевки Висимского заповедника. Выборки: 1 – самки, 1975 г., 2 – самцы, 1975 г., 3 – самки, 1977 г., 4 – самцы, 1977 г.*

На рис. 3 видно, что в эти годы наибольшие различия проявились между выборками самцов (их полигоны не перекрываются). Можно предполагать, что выявленные межгодовые различия отражают специфику развития зубов полевок на разных фазах динамики численности в популяции Висимского заповедника. Поскольку форма зубов у самок на разных фазах численности отличается меньше, чем у самцов, есть основания считать, что и морфогенез зубов самцов существенно различается в годы депрессии и нормальной численности, отражая переключение программы развития. Половой диморфизм на разных фазах численности имеет разную фенотипическую выраженность, что видно из различий между центроидами самцов и самок в разные годы (см. табл. 2). Если в 1975 году, при нормальной численности, половые различия проявляются и вдоль первой главной компоненты, совпадая с направлением различий в форме M^3 между годами, то в 1977 году при депрессии численности половые различия наиболее четко выражены вдоль второй оси. При этом установлено, что в Висимском заповеднике средний размер зубов M^3 у самок значимо больше, чем у самцов и больше это выражено в год депрессии численности.

Мы суммировали дисперсии значений относительных деформаций по 20 первым главным компонентам формы для каждой из географически удаленных популяций. Оказалось, что величины дисперсий во всех географических точках близки, а в выборке из Висимского заповедника, вопреки нашим ожиданиям, общая изменчивость формы контура M^3 оказалась даже несколько ниже, чем в обеих форпостных популяциях. В то же время мы провели подсчет числа и частот морфотипов M^3, используя традиционные подходы (Большаков и др., 1980). Оказалось, что число морфотипов и их разнообразие действительно выше в Висимском заповеднике, что согласуется с гипотезой Гатри. В Висимском заповеднике встречено 16 морфотипов, а в северной и южной популяциях соответственно 9 и 8. В Висимском заповеднике обнаружено 6 специфичных мофотипов, в иремельской популяции — 1, а на Приполярном Урале специфичных морфотипов не было найдено. Индекс разнообразия Шеннона по проявлениям морфотипической изменчивости для Висимского заповедника составил $H = 2{,}222$ и значимо ($p < 0{,}001$) был выше, чем в северной (1,579) и южной (1,624) популяциях, различия между которыми не проявились ($p = 0{,}655$). Аналогичные значимые различия получены при сравнении морфотипической изменчивости и по коэффициентам разнообразия Маргалефа (северная популяция — 1,82, центральная — 3,49, южная — 1,54).

В итоге проведенного сравнения можно заключить, что геометрическая морфометрия позволила оценить и количественно соотнести проявления географической, хронографической и половой изменчивости формы M^3 у красно-серой полевки на Урале. Выявлена специфика популяции из Висимского заповедника, которая проявилась в больших размерах зубов независимо от фазы численности. В этой популяции было также обнаружено усиление полового диморфизма по форме и размерам M^3 на фазе депрессии численности (1977 г.). Показано, однако, что половой диморфизм M^3 наиболее отчетливо проявляется в северной популяции на Приполярном Урале, меньше выражен в Висимском заповеднике, а в иремельской популяции на Южном Урале не был обнаружен. Изменчивость формы контура M^3 в низкогорье Висимского заповедника, а также в северной и южной форпостных популяциях сопоставима по величине, что на первый взгляд противоречит гипотезе Гатри. Однако число морфотипов зубов и их разнообразие оказались в низкогорье Висимского заповедника значимо выше, чем в других горных группировках. Следовательно, можно заключить, что наши данные в целом не противоречат гипотезе Гатри. Поэтому методы геометрической морфометрии существенно дополняют, но не заменяют методов классического изучения морфотипической изменчивости зубов полевок.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (04–04–48352, 04–04–96100_урал) и Проекта №87 целевой программы поддержки междисциплинарных проектов, выполняемых в содружестве с учеными СО и ДВО РАН.

ЛИТЕРАТУРА

Агаджанян А. К. Направления и уровни специализации полевковых Arvicolidae//Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. – СПб., 2003. С. 21–23.

Ангерманн Р. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (Microtinae)//Проблемы эволюции. Новосибирск, 1973. Т.3. С. 104-118.

Большаков В. Н., Бердюгин К. И. Современные процессы в зоокомпоненте горных экосистем на примере Урала//Экологические проблемы горных территорий: Матер. междунар. науч. конф./ИЭРиЖ УрОРАН. – Екатеринбург: «Академкнига», 2002. С. 114-116.

Большаков В. Н., Васильева И. А., Малеева А. Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. – М.: Наука, 1980. 140 с.

Маркова Е. А., Бородин А. В., Гилева Э. А. Одонтологические признаки обыкновенной (*Microtus arvalis*) и восточноевропейской (*M. rossiaemeridionalis*) полевок Уральского региона и их диагностическое значение//Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 9. С. 1086–1094.

Павлинов И. Я. Анализ изменчивости формы третьего верхнего коренного зуба у скальных полевок рода *Alticola* (Cricetidae) методами геометрической морфометрии//Зоол. журн. 1999. Т. 78, № 1. С. 78–83.

Павлинов И. Я. Геометрическая морфометрия черепа мышевидных грызунов (Mammalia, Rodentia): связь формы

черепа с пищевой специализацией//Журн. общ. биол. 2000. Т. 61. № 6. С. 583-600.

Павлинов И. Я., Микешина Н. Г. Принципы и методы геометрической морфометрии//Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 6. С. 473-493.

Смирнов Н. Г. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. — Екатеринбург: УИФ Наука, 1993. 64 с.

Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Бородин А. В. Плейстоценовые грызуны Севера Западной Сибири. — М.: Наука, 1986. 144 с.

Guthrie R. D. Variability in characters undergoing rapid evolution, an analysis of *Microtus* molars//Evolution. 1965. Vol. 19, № 2. P. 214-233.

Guthrie R. D. Factors regulating the evolution of microtine tooth complexity//Z Saugetierk. 1971. Bd. 36. № 1. S. 37–54.

Jolliffe I. T. Principal Component Analysis. — New York; Berlin: Springer-Verlag, 1986. 271 p.

Penin X APS, version 2.41. 2001 (program).

Rohlf F. J. On application of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny//Syst. Biol., 1998. V.47. № l. P.147-158.

Rohlf F. J. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces//J Classif., 1999. V.16. P.197-223.

Rohlf F. J. TpsDig. Version 1.40. — N. Y.: State Univ. at Stony Brook. 2004 (program).

Rohlf F. J. Relative warps. Version 1.42. — N. Y.: State Univ. at Stony Brook. 2005. (program).