

ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет»
(филиал в г. Нижний Тагил), Россия
ФГБОУ ВО «Марийский государственный университет», Россия
ФГБОУ ВО «Уфимский университет науки и технологий», Россия
ФГБУН «Институт экологии растений и животных» Уральского отделения Российской
академии наук, Россия
ФГБУН «Ботанический сад» Уральского отделения Российской академии наук, Россия
Институт ботаники Министерства науки и образования Азербайджанской Республики,
Азербайджан
Самаркандский государственный университет имени Шарафа Рашидова, Узбекистан
Таджикский национальный университет, Таджикистан

СБОРНИК МАТЕРИАЛОВ

**ХIII ВСЕРОССИЙСКОГО ПОПУЛЯЦИОННОГО СЕМИНАРА
С МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ
ПАМЯТИ Н.В. ГЛОВОА
(К 85-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)**

ПРОБЛЕМЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

Часть I

Уфа
Аэтерна
2024

УДК 574.3
ББК Е0Я431
П 781

П 781 Проблемы популяционной биологии : материалы XIII Всерос. Популяционного семинара с междунар. участием памяти Н. В. Глотова (к 85-летию со дня рождения). Нижний Тагил, 9–11 апреля 2024 г. В 2ч. Ч. I / отв. ред. О. В. Полявина, Т. В. Жуйкова. – Уфа : Аэтерна, 2024. – 276 с.

ISBN 978-5-00249-130-8 ч.1
ISBN 978-5-00249-132-2

Редколлегия:

Полявина О. В., зав. кафедрой естественных наук НТГСПИ (ф) ФГАОУ ВО РГППУ, кандидат биологических наук (отв. ред.);

Жуйкова Т. В., директор НТГСПИ (ф) ФГАОУ ВО РГППУ, доктор биологических наук (отв. ред.).

Рецензент:

Безель В. С., доктор биологических наук, профессор, Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург.

В сборнике представлены материалы XIII Всероссийского Популяционного семинара с международным участием памяти Н. В. Глотова (к 85-летию со дня рождения) : Проблемы популяционной биологии, проходившего на базе Нижнетагильского государственного социально-педагогического института (филиала) ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет» 9–11 апреля 2024 г. Работы посвящены исследованию современных проблем популяционной биологии: структуре и динамике популяций, устойчивости популяций и сообществ в гетерогенной среде, популяционно-биологической оценке состояния среды, сохранению и рациональному использованию биологических ресурсов, современным методам изучения структуры популяций, а также популяционным исследованиям в образовательном процессе.

Предназначен для биологов, экологов, географов и химиков широкого профиля, аспирантов, магистрантов и студентов естественнонаучных факультетов высших учебных заведений, учителей школ, педагогов дополнительного образования.

УДК 574.3
ББК Е0Я431

ISBN 978-5-00249-130-8 ч.1
ISBN 978-5-00249-132-2

© Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт (филиал) ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет, 2024;

© Коллектив авторов, 2024.

© Аэтерна, 2024.

УДК 574.3:575.2:576.3

*Васильев А. Г., Васильева И. А.
Институт экологии растений и животных УрО РАН
г. Екатеринбург, Россия*

ГЕОМЕТРИЧЕСКАЯ МОРФОМЕТРИЯ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ

Рассмотрена роль многомерного морфометрического подхода – геометрической морфометрии в решении популяционных проблем в русле основных направлений популяционной биологии. Намечены перспективы применения нового метода – геометрической фенетики (фенограмметрии).

Ключевые слова: популяция, изменчивость, морфогенез, геометрическая морфометрия, фенетика, экология, эволюция, развитие.

GEOMETRIC MORPHOMETRICS AND POPULATION BIOLOGY

The role of a multivariate morphometric approach – geometric morphometrics in solving population problems in line with the main directions of population biology is considered. The prospects for the application of a new method – geometric phenetics (phenogrammetry) are outlined.

Key words: population, variability, morphogenesis, geometric morphometrics, phenetics, ecology, evolution, development.

Один из основателей популяционной биологии как особой области биологических исследований – Николай Васильевич Глотов (Тимофеев-Ресовский и др., 1973) в своих работах много внимания посвятил популяционному анализу изменений морфогенеза растений и животных в контрастных условиях среды. В частности, одно из основных его научных достижений касалось обнаружения возможности оценки веера скрытой изменчивости у популяций в неблагоприятных условиях развития – как реакции морфогенеза на воздействие «провокационного фона» (Глотов, 1983). В свете современных мировых экологических вызовов, связанных с вероятностью наступления биотических кризисов (Accelerated modern..., 2015) из-за сочетанного изменения условий обитания, вызванного усилением воздействия на биоту погодно-климатических, антропогенных и биотических (инвазионных) факторов (Parmesan, 2006; The Anthropocene..., 2011), изучение морфогенетических изменений в природных условиях становится крайне актуальной и даже социально значимой задачей. Во многом решению этих научно-прикладных задач на наш взгляд может способствовать геометрическая морфометрия, используемая в рамках популяционной и эволюционной биологии.

Геометрическая морфометрия (ГМ) как направление морфометрических исследований возникла в конце 80-х годов XX в. и опиралась на идеи математика Д. Кендалла (Kendall, 1977, 1984) об особом сферическом пространстве (впоследствии названном Кендалловым пространством), оказавшемся чрезвычайно удобным для характеристики изменчивости формы самых разных объектов. Д. Кендалл впервые осознал, что собственно форма объекта при последовательных процедурах трансляции (смещения), масштабирования (выравнивания) и ротации (вращения) конфигураций объектов остается неизменной, а все атрибуты, не являющиеся формой, при этом отпадают. Поэтому можно отдельно оценивать изменчивость формы и размеров объектов, что было невозможно или затруднительно при использовании традиционной многомерной морфометрии. Метрику Д. Кендалла и его математическую теорию впервые при оценке изменчивости

формы применили биометрики Л. Маркус, Ф. Букштейн и Ф. Дж. Рольф. После их работ ГМ в конце 80-х годов XX в. начала свое дальнейшее бурное развитие. Название области исследований – *геометрическая морфометрия* (geometric morphometrics) было предложено позднее М. Корти в 1993 г. (Corti, 1993). В тот же год и в том же номере журнала вышла статья Ф.Дж. Рольфа и Л. Маркуса (Rohlf, Marcus, 1993), где также были параллельно изложены революционные принципы новой морфометрии. Новую морфометрию, названную геометрической, Ф. Букштейн определил как статистический анализ изменения формы и ее ковариацию с другими переменными (Bookstein, 1991).

За три прошедших десятилетия ГМ прошла большой путь (Adams et al., 2013), сформировала новые методы и подходы и широко применяется при решении разных биологических задач. Наряду с двухмерными (2D) методами анализа изменчивости формы объектов активно развиваются трехмерные (3D) подходы. В последнее время применение меток-ландмарков (landmarks) для характеристики изменчивости формы существенно дополнено использованием полуландмарков (semilandmarks) как в виде кривых с большой плотностью размещения меток, так и поверхностей равномерно и с высокой плотностью покрытых полуметками, что позволяет точнее описывать изменчивость формы объектов. Появилось большое число прикладных компьютерных программ TPS (Rohlf, 2017), MorphoJ (Klingenberg, 2011), PAST (Hammer et al., 2001), IMP (Geometric Morphometrics..., 2004), Landmark (Wiley, 2006), Geomorph (Adams et al., 2014), Morpho (Shlager, 2015), позволяющих проводить исследования методами ГМ. Дальнейшие этапы развития геометрической морфометрии в мире были связаны не только с совершенствованием компьютерных технологий, но и технологий получения изображений (рентгенография, электронная томография, цифровые фотоаппараты, 3D-стереометрия, лазерные и световые 3D-сканеры).

Развитие современных направлений популяционной биологии в последние годы связано с широким применением новых молекулярно-генетических методов (Абрамсон, 2007; Семериков и др., 2021), но все больше они сочетаются с традиционной многомерной морфометрией и анализом полученных с помощью космических аппаратов геоинформационных и погодно-климатических данных. Поскольку технологические возможности таких исследований возрастают, перед специалистами в области популяционной биологии возникают новые перспективы и актуальные задачи.

Цель настоящего сообщения – краткое описание наиболее перспективных направлений использования геометрической морфометрии при решении проблем популяционной биологии для ее основных направлений.

Методологические аспекты применения геометрической морфометрии.

Сначала следует подчеркнуть общий методологический аспект геометрической морфометрии: ГМ не только позволяет независимо сравнивать изменчивость размеров и формы, но также дает возможность морфогенетической интерпретации выявляемых морфологических различий (Zelditch et al., 2012; Sheets, Zelditch, 2013; Васильев и др., 2018). Различия в протекании

постнатального морфогенеза, приводящие к морфологическим изменениям, являются ключевой частью той информации, которая традиционно важна при изучении популяций и внутривидовых группировок. Фактически, как подчеркивал ранее В. В. Корона (Корона, Васильев, 2007), изменчивость морфогенеза можно характеризовать по вариации ростовых процессов – «размерогенеза», варьирования формы – «формогенеза» и структуры – «структурогенеза».

Структурогенез, т. е. закладка и формирование дискретных морфоструктур в процессе пре- и постнатального развития на первый взгляд не может быть описан методами ГМ. Однако это не так, и структурные различия по комплексу дискретных вариаций (фенов) неметрических признаков также возможно описывать методами геометрической морфометрии как изменчивость формы объектов. Ранее мы предложили метод фенограмметрии – геометрической фенетики, который использует радиальные фенограммы – полигоны звездчатой формы (астероны), образованные при соединении вершин радиусов-векторов, характеризующих наличие отдельных фенов или групповые частоты их встречаемости (Васильев и др., 2018). Групповой астерон представляет собой хорошо известный графический способ визуализации популяционных частот генов в виде «полигона», предложенный ранее А. С. Серебровским (1970) для популяционной генетики. Конфигурации индивидуальных и групповых астеронов можно сравнивать методами ГМ так же, как и форму объектов (при этом обязательна нормировка на логарифм «центроидных размеров», косвенно характеризующий число фенов неметрических признаков). Используя предложенный метод геометрической фенограмметрии по комплексу фенов неметрических признаков и собственно геометрической морфометрии по форме фенограмм-астеронов, можно, таким образом, на одних и тех же особях сравнить проявление индивидуальной и групповой изменчивости с учетом всех трех аспектов морфогенеза: размерогенеза, формогенеза и структурогенеза (по В. В. Короне). Добавим также, что при использовании не только 2D-, но главным образом 3D-методов ГМ в сравнении разных внутривидовых групп, сходных по возрасту и времени сбора материала, а также разных близких видов (в частности, симпатрических), наряду с оценкой морфологических различий, как уже отмечалось выше, можно выявить различия в протекании их постнатального морфогенеза.

Популяционная экология. Итак, что может дать ГМ для исследований в области популяционной экологии? Наибольший интерес, на наш взгляд, представляет возможность оценки вероятного влияния динамики численности и ее уровня (обилия) на протекание морфогенеза в разных популяциях в один и тот же год сравнения или в одной и той же популяции в разные годы. Например, на пике численности и/или при депрессии было выявлено изменение морфогенеза, связанное с плотностью вида конкурента (Оценка эффектов..., 2016; Принцип компенсации..., 2017). Другой аспект касается оценки вероятных различий в протекании морфогенеза биотопических группировок – ценопопуляций, что позволяет установить степень чувствительности данного

вида к развитию в разных биотопах. Третий аспект затрагивает функциональные особенности популяций и внутрипопуляционных групп. Например, по конфигурациям кормодобывающих морфоструктур полевок: нижней челюсти, верхних и нижних зубов на основе предварительной процедуры суперимпозиции (Rohlf, Slice, 1990) можно выровнять объекты. Затем по специально созданным протоколам, где указаны пары ландмарков для снятия промеров, можно получить измерения для оценки морфофункциональных индексов (см. Anderson et al., 2014; Последствия интродукции..., 2016; Васильев и др., 2020). Изменение доминирующей диеты, как правило, отражается в изменении мандибулярных индексов и конфигураций жевательной поверхности зубов. Поэтому данный аспект может служить дополнительной информацией о трофической специфике внутрипопуляционных групп и популяций, что важно для популяционной экологии.

Популяционная морфология. Для целей популяционной морфологии широкое применение методов ГМ вполне очевидно, так как эта область исследований тесно связана с морфогенетическими изменениями при развитии животных или растений в разных условиях: например, при сравнении географически удаленных популяций. Сопоставление географических и хронографических (межгодовых) различий позволяет оценить устойчивость протекания морфогенеза в разных условиях среды и степень наследственной обусловленности выявленных межпопуляционных географических различий на фоне внутрипопуляционных – хронографических или биотопических. Такие сравнения позволяют с помощью методов ГМ осуществлять эколого-морфологический мониторинг популяций одного или нескольких близких видов (Васильев и др., 2023), оценивать направления перестроек морфогенеза, характеризовать популяционную структуру и дифференциацию популяционных группировок, выявлять последствия техногенных воздействий на морфогенез, устанавливать наиболее вероятные родственные связи между внутривидовыми формами. Особое значение имеет использование показателей морфологического морфоразнообразия (morphological disparity) близких внутригрупповых форм и видов, выявляющих центры разнообразия и формообразования в общем морфопространстве. Наконец, в перспективе ГМ может способствовать выявлению признаков проявления регионального биотического кризиса по разной морфогенетической реакции ценопопуляций наиболее уязвимых видов на изменение условий среды.

Популяционная феногенетика. Исследования в области популяционной феногенетики в основном связаны с изучением степени стабильности развития популяционных групп по проявлениям флуктуирующей асимметрии (ФА) билатеральных морфологических структур (Захаров, 1987; Zakharov, 1992; Кряжева и др., 1996; Биоиндикация..., 2003; Статистический анализ..., 2004; Васильев и др., 2007; Зорина, 2012). Изучение флуктуирующей асимметрии возможно и с помощью методов геометрической асимметрии (Marques, 2008; Klingenberg, 2011; Adams et al., 2014). Поскольку методы геометрической

морфометрии обеспечивают выравнивание объектов по центроидным размерам, т.е. обеспечивают независимость варьирования формы от изменчивости размеров, при оценке ФА для формы объекта не требуется нормировать индивидуальные оценки разности между значениями левой и правой сторон (см. Ялковская и др., 2014). Существуют специализированные компьютерные программы (SAGE, MorphoJ и др.) для вычисления флуктуирующей асимметрии методами ГМ. Однако, все они используют только метод смешанного двухфакторного дисперсионного анализа, при котором мера ФА вычисляется как средний квадрат взаимодействия факторов «индивидуум» и «сторона тела», а стандартной ошибкой служит удвоенный средний квадрат остаточной дисперсии (Palmer, Strobeck, 1986; Palmer, 1994). Особый интерес представляет анализ стабильности развития, в частности, в интактных и импактных популяциях, на основе сравнения степени рассеивания внутригрупповых ординат в морфопространстве. Ранее нами был предложен альтернативный способ такой оценки уровня дестабилизации развития (Васильев и др., 2018; Васильев, 2021). Согласно этому подходу, после расчетов, выполненных методами геометрической морфометрии, вычисляют прокрустовы координаты особей в выборках, а затем для случайно выровненных по объему наблюдений выборок (процедура случайной «рарефакции») в общем морфопространстве оценивают по значениям крайних ординат внутригрупповые объемы морфопространств – V_m .

Вычислить V_m возможно в пакете R-программ `geometry`: <http://cran.r-project.org/web/packages/geometry/>. Для показателя V_m с помощью бутстреп анализа методом случайной повторной выбраковки рядов значений вычисляется стандартная ошибка. Ранее нами неоднократно было показано, что в неблагоприятных условиях среды, в том числе при низкой численности, возрастает внутригрупповое морфоразнообразие (V_m), что косвенно указывает на усиление стресса развития.

Популяционная генетика и эволюционные аспекты популяционной биологии. Использование методов ГМ позволяет шире интерпретировать предварительно полученные молекулярно-генетические оценки внутри популяции и при сравнении разных популяций. Особенно интересно проведение морфокартирования филогенетических связей, оцененных в виде кластерных филограмм, при проецировании этих деревьев на морфопространство, включающее сравниваемые выборки. Возможность таких процедур вполне успешно реализована в программах MorphoJ и Geomorph. Можно провести такое сравнение параллельно для разных морфологических структур. При выявлении высокого филогенетического сигнала для той или иной морфоструктуры (например, конфигурации определенного зуба) можно установить ее пригодность для суждения о филогении таксона и/или оценить ее адаптивную значимость в филогении определенных внутривидовых таксономических групп. На внутрипопуляционном уровне могут быть выявлены генетически дифференцированные группы (например, окрасочные морфы, разные кариотипы, в том числе маркированные определенными

генными мутациями и др.), которые также можно сравнить методами ГМ. Это позволит выявить возможные генетически обусловленные адаптивные или инадаптивные перестройки морфогенеза у сравниваемых фенотипов и фенотипов – групп сходных и единых по происхождению фенотипов. Морфогенетическая интерпретация выявляемых различий допускает в ряде случаев и их эволюционно-экологическую трактовку (Последствия интродукции..., 2016).

Заключение. Таким образом, применение методов ГМ в решении проблем разных направлений популяционной биологии будет способствовать большему пониманию происходящих быстрых морфогенетических изменений в популяциях как при оценке их реакции на изменение погодно-климатических и антропогенных условий, так и смену биотического окружения, включая внедрение инвазионных видов. Особый интерес представляет анализ методами ГМ изменчивости постнатального морфогенеза самих инвазионных видов в новой для них среде обитания при разной полноте состава автохтонных сообществ. Таким образом, можно предполагать, что методы ГМ в комплексе с другими современными популяционными подходами эффективно послужат решению многих задач, возникающих в русле проблем популяционной биологии в самом широком понимании ее основных направлений.

Работа выполнена в рамках государственного задания № 122021000091-2 Института экологии растений и животных УрО РАН.

ПРИМЕЧАНИЯ

Абрамсон Н. И. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы // Вестник ВОГИС. 2007. Т. 11. № 2. С. 307–331.

Биоиндикация воздействия горнодобывающей промышленности на наземные экосистемы Севера: Морфогенетический подход / Е. Г. Шадрина, Я. Л. Вольперт, В. А. Данилов, Д. Я. Шадрин. Новосибирск: Наука. 2003. 110 с.

Васильев А. Г., Васильева И. А., Большаков В. Н. Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та. 2007. 279 с.

Васильев А. Г., Васильева И. А., Шкурихин А. О. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2018. 471 с.

Васильев А. Г., Большаков В. Н., Васильева И. А. Внутри- и межпопуляционная одонтологическая изменчивость красно-серой полёвки (*Craneotomys rufocanus*) и «принцип компенсации» Ю. И. Чернова // Экология. 2020. № 1. С. 5–15.

Васильев А. Г. Концепция морфониши в эволюционной экологии // Экология. 2021. № 3. С. 163–178.

Васильев А. Г., Лукьянова Л. Е., Городилова Ю. В. Сопряженная изменчивость видов лесных полевок в нарушенных ветровалом и пожаром биотопах на примере Висимского заповедника (Средний Урал) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2023. Т. 8. № 3. С. 24–46.

Глотов Н. В. Генетическая гетерогенность природных популяций по количественным признакам: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: АН СССР, ЛГУ, 1983. 33 с.

Захаров В. М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука. 1987. 213 с.

Зорина А. А. Методы статистического анализа флуктуирующей асимметрии // Принципы экологии. 2012. № 3. С. 24–47.

Корона В. В., Васильев А. Г. Строение и изменчивость листьев растений: основы модульной теории. 2-е изд., испр. и доп. Екатеринбург: УрО РАН. 2007. 280 с.

Кряжева Н. Г., Чистякова Е. К., Захаров В. М. Анализ стабильности развития березы повислой в условиях химического загрязнения // Экология. 1996. № 6. С. 441–444.

Оценка эффектов неизбирательной элиминации в сообществе грызунов методами геометрической морфометрии / А. Г. Васильев, В. Н. Большаков, И. А. Васильева, Н. Г. Евдокимов, Н. В. Синева // Экология. 2016. № 4. С. 290–299.

Последствия интродукции ондатры в Западной Сибири: морфофункциональный аспект / А. Г. Васильев, В. Н. Большаков, И. А. Васильева, Н. В. Синева // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 4. С. 2–13.

Принцип компенсации Ю. И. Чернова и влияние полноты состава сообщества грызунов на изменчивость популяции рыжей полёвки (*Clethrionomys glareolus*) на Среднем Урале / А. Г. Васильев, И. А. Васильева, Ю. В. Городилова, Н. Л. Добринский // Экология. 2017. № 2. С. 116–125.

Семерилов В. Л., Семерикова С. А., Путинцева Ю. А. Изменчивость митохондриальной ДНК указывает на американское происхождение современных пихт // Генетика. 2021. Т. 57. № 11. С. 1246–1251.

Серебровский А. С. Генетический анализ. М.: Наука, 1970. 338 с.

Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* / Д. Б. Гелашвили, В. Н. Якимов, В. В. Логинов, Г. В. Епланова // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. трудов. Тольятти. Вып. 7. 2004. С. 45–59.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.

Ялковская Л. Э., Бородин А. В., Фоминых М. А. Модульный подход к изучению флуктуирующей асимметрии комплексных морфологических структур у грызунов на примере нижней челюсти рыжей полёвки (*Clethrionomys glareolus*, Arvicolinae, Rodentia) // Журн. общей биол. 2014. Т. 75. № 5. С. 385–393.

Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction / G. Ceballos, P. R. Ehrlich, A. D. Barnosky et al. // Science Adv. 2015. Vol. 1. № 5. 1. P. 1–5.

Adams D. C., Rohlf F. J., Slice D. E. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century // *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. 2013. Vol. 24. № 1. P. 7–14.

Adams D. C., Otárola-Castillo E. Geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data // *Methods in Ecol. and Evol.* 2013. Vol. 4. P. 393–399.

Anderson Ph. S. L., Renaud S., Rayfield E. J. Adaptive plasticity in the mouse mandible // *BMC Evolutionary Biology*. 2014. Vol. 14. P. 85-93.

Bookstein F. L. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge Univ. Press, New York. 1991. 435 p.

Corti M. Geometric morphometrics: An extension of the revolution // *Trends in Ecology & Evolution*. 1993. Vol. 8. P. 302–303.

Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer / M. L. Zelditch, D. L. Swiderski, H. D. Sheets, W. L. Fink. New York: Elsevier Academic Press, 2004. 437 p.

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4. № 1. P. 9.

Kendall D. G. The diffusion of shape // *Advances in Applied Probability*. 1977. Vol. 9. P. 428–430.

Kendall D. G. Shape manifolds, procrustean metrics and complex projective spaces // *Bulletin of the London Mathematical Society*. 1984. Vol. 16. P. 81–121.

Klingenberg C. P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Molecular Ecology Resources*. 2011. Vol. 11. P. 353–357.

Marques E. J. SAGE – Symmetry and Asymmetry in Geometric Data. Ver. 1.05. 2008. (program)

Palmer A. R. Fluctuating asymmetry analyses: a primer // *Developmental Instability: Its Origins and Implications / T.A. Markow (ed.)*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer, 1994. P. 335–364.

Palmer A. R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1986. Vol. 17. P. 391–421.

Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change // *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2006. Vol. 37. P. 637–669.

Rohlf F. J. 2017.TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.30. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook (program)

Rohlf F. J., Marcus L. F. A revolution in morphometrics // *Trends in Ecology and Evolution*. 1993. Vol. 8. P. 129–132.

Rohlf F. J., Slice D. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *Syst. Biol.* 1990. Vol. 39. № 1. P. 40–59.

Sheets H. D., Zelditch M. L. Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data // *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. 2013. Vol. 24. № 1. P. 67–73.

Schlager S. Package Morpho, version 2.9, 2021. (program)

The Anthropocene: conceptual and historical perspectives / W. Steffen, J. Grinevald, P. Crutzen, J. McNeil // *Philosophical Transactions of the R. Soc. A.* 2011. Vol. 369. P. 842–867.

Wiley D. F. Landmark, version 3.0. Institute for Data Analysis and Visualisation (IDAV). 2006. (program)

Zakharov V. M. Population phenogenetics: Analysis of developmental stability in natural populations // *Acta Zool. Fenn.* 1992. Vol. 191. P. 7–30.

Zelditch M. L., Swiderski D. L., Sheets H. D. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Amsterdam: Elsevier Academic Press, 2012. 478 p.