

УДК 575.21:574.472:599.323.4

СООТНОШЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО И ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ СООБЩЕСТВ ГРЫЗУНОВ В ЗОНЕ ВЛИЯНИЯ ВОСТОЧНО-УРАЛЬСКОГО РАДИОАКТИВНОГО СЛЕДА НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

© 2010 г. 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 06.05.2009 г.

Для проверки гипотезы о возрастании морфологического разнообразия (disparity) при снижении таксономического (diversity) в радиационной среде изучали их соотношение на примере сообществ (таксоценов) грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС) на Южном Урале за период 2003–2008 гг. Изучены 98 выборок сеголеток 6 видов грызунов на фоновой (контроль, 0.2 Ки/км²) и радиационно-загрязненной (импакт, 750 Ки/км²) территориях в зоне ВУРСа. Сравнили динамику морфологического разнообразия (*MD*) контрольного и импактного таксоценов по средним значениям пяти экстерналильных признаков. Таксономическое (таксоценотическое) разнообразие оценили по индексу Шеннона (*H*). При низкой численности (условно неблагоприятные годы) морфологическое разнообразие достоверно возрастает, а при высокой – снижается, причем величина *MD* импактного таксоценоза значительно выше. Выявлена отрицательная корреляция между *MD* и *H* ($r = -0.70$), что не противоречит гипотезе. Дискордантность (разнонаправленность) годовых изменений показателей, когда снижается *H* и возрастает *MD*, наблюдается в неблагоприятные годы и может использоваться как индикатор неблагоприятности таксоценоза.

Ключевые слова: морфологическое разнообразие, таксоценоз, техногенная среда, грызуны.

В последнее десятилетие широко обсуждается проблема соотношения таксономического (diversity) и морфологического (disparity) проявлений биологического разнообразия (Foote, 1993, 1997; Cimpaglio et al., 2001; Navarro, 2003; Moyné, Neige, 2007). Палеонтологи и палеоэкологи убедительно продемонстрировали, что в период глобальных биоценологических кризисов, неоднократно наблюдавшихся в истории Земли, происходит резкое снижение таксономического разнообразия сообществ (*TD* – taxonomic diversity) при вымирании таксонов, но при этом у оставшихся таксонов (в основном за счет формообразования) возрастает морфологическое (*MD* – morphological disparity) разнообразие (Moyné, Neige, 2007). В неонтологической экологии таких работ почти нет (Neige, 2003; Шварц, 2004), хотя очевидна актуальность их проведения в свете высказанного В.В. Жерихиным (2003) предостережения о том, что отчетливые признаки наступления глобального биоценологического кризиса видны и в наши дни на фоне усиления техногенного воздействия на биоту. В этой связи крайне перспективным нам представляется использование концепции мор-

фопространства (McGhee, 1999) для изучения частей сообществ в форме таксоценов – групп таксономически близких видов, входящих в сообщество, которые выполняют в нем сходные экологические функции (например, таксоценоз грызунов).

Таксоценологический подход к изучению эмерджентности и функционирования сообществ необходим потому, что общий анализ сообщества, включая виды и формы микроорганизмов, грибов, растений и животных, крайне затруднен, тогда как рассмотрение его по отдельным фрагментам – таксоценозам – представляется вполне реальным. Некоторый первоначальный скепсис, высказанный по отношению к термину “таксоценоз” (Арнольди К., Арнольди Л., 1963; Жерихин, 1994), отчасти оправдан. Он был вызван тем, что таксоценозом первоначально назывались формальные списки видов, относящихся к определенным отрядам, семействам или подсемействам беспозвоночных, которым без дополнительного анализа придавали неоправданное ценологическое толкование. Однако поскольку экологическая гильдия обычно включает таксономически неродствен-

ные виды, потребляющие один и тот же биотический ресурс в сообществе, то требуется ввести обозначение для особого рода гильдий, которые представлены исключительно близкородственными видами того или иного таксона, выполняющими в сообществе сходную роль по утилизации определенного спектра ресурсов. В качестве такого понятия вполне пригоден “таксоцен”, интерес к которому, как к единой функциональной группе сообщества, постепенно растет (Нестеренко, 2000; Сергеев, 2003). При такой трактовке термина “таксоцен” он становится операциональным и может быть использован для описания структурно-функциональной части сообщества как объекта для изучения морфологического разнообразия.

Дж. Макги (McGhee, 1999) было введено понятие морфопространства (morphospace) – многомерного пространства, оси которого соответствуют морфологическим признакам. Каждый организм при этом представлен точкой в данном пространстве. Различия между разными группами организмов – формы межгрупповой изменчивости. Каждая группа, занимая какую-то часть общего морфопространства, “берет на себя некоторую долю общего разнообразия, которая может быть оценена количественно”. Для оценки объема и структуры морфопространства и способов измерения морфоразнообразия в настоящее время предложено много разных методов, включая дистантные и дисперсионные (Zelditch et al., 2004; Navarro, 2003; Павлинов, 2008; Лисовский, Павлинов, 2008).

По аналогии с феноменами неоднократного изменения соотношения таксономического и морфологического разнообразия, проявившимися при наступлении глобальных и региональных биоценологических кризисов в геологической истории (см. Моупе, Neige, 2007), можно полагать, что и в наши дни при длительных неблагоприятных трендах изменения сообществ, обусловленных усилением техногенного воздействия на биоту, следует ожидать возникновения региональных биоценологических кризисов, приводящих к ускорению микроэволюционных явлений (Жерихин, 2003; Васильев, Васильева, 2005).

В этой связи основную проблему можно сформулировать таким образом: возрастает ли морфологическое разнообразие (disparity) сообществ (таксоценов) при неблагоприятных экологических условиях в техногенно измененной среде, сопровождающихся снижением таксономического разнообразия (diversity)?

Следует заметить, что при оценке морфологического разнообразия можно опираться на развитый академиком С.С. Шварцем и его коллегами (1968) метод морфофизиологических индикато-

ров, которые рассматривали размеры тела и его органов как основные морфофизиологические индикаторы и считали, что размеры животного в значительной степени определяют многие его физиологические и экологические свойства. Имеются все основания оценить изменение морфологического разнообразия в первую очередь по экстернальным (габитуальным) признакам: размерам и массе биологических объектов. Исходя из этого, в качестве рабочей гипотезы в данном исследовании было принято, что морфологическое разнообразие таксоцена по экстернальным признакам при развитии животных в неблагоприятной среде должно возрастать (как при действии природно-климатических, так и техногенных факторов, включая радиационное загрязнение).

Цель данной работы заключалась в изучении динамики морфопространства и морфологического разнообразия таксоценов грызунов на фоновой и загрязненной радионуклидами территориях в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа) на Южном Урале в разные по природно-климатическим условиям годы.

Мы попытались решить следующие задачи: оценить влияние пола на характеристики морфологического разнообразия (*MD*) видов, входящих в состав изучаемого таксоцена; проследить динамику морфопространства и морфологического разнообразия таксоцена грызунов во времени при разных уровнях численности населения и фазах динамики численности; сравнить уровни морфологического разнообразия на фоновой (контрольной) и радиационно загрязненной (импактной) территориях в зоне влияния ВУРСа; изучить зависимость морфологического разнообразия таксоцена от его видового состава и оценить степень сопряженности между уровнями морфологического и таксоценологического разнообразия; оценить принципиальную возможность применения показателей морфоразнообразия в эколого-индикационных целях при выявлении дестабилизации сообществ (таксоценов) грызунов в техногенной (радиационной) среде.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследовали 1194 экз. шести видов грызунов (*Sylvaemus uralensis*, *Apodemus agrarius*, *Clethrionomys rutilus*, *Microtus agrestis*, *M. oeconomus*, *M. arvalis*), отловленных в августе–начале сентября 2003–2008 гг. на фоновой (контрольной) и радиационно загрязненной (импактной) территориях в зоне влияния ВУРСа, возникшего в 1957 г. после аварии на НПО “МАЯК”. Импактный участок – старая лежневая дорога с исходной плотностью радиоактивного загрязнения 750–1000 Ки/км²

(Ильенко, Крапивко, 1993; Тарасов, 2000), контроль — окрестности д. Метлино за пределами ВУРСа, где фоновый уровень загрязнения составил 0.2 Ки/км² (Григоркина, Оленев, 2006). Оба участка удалены друг от друга на расстояние 10–12 км. Элементарные выборки представлены зверьками определенного вида, пола, года и локалитета. Всего таких выборок с учетом пола — 98, а без учета — 53.

Относительный возраст мышей определяли по стертости жевательной поверхности щечных зубов (Колчева, 1992), красной полевки — по степени развития корней (Тупикова и др., 1970), серых полевок — по проявлению общей скульптурированности черепа (Ларина, Лапшов, 1974). Для сравнения по каждому виду использовали относительно однородную в возрастном отношении группу сеголеток (ювенильных зверьков в выборки не включали).

Для характеристики морфопространства и морфологического разнообразия (*MD*) таксоценов использовали 5 экстернатальных признаков общего габитуса зверьков для всех видов: длину тела (*L*), хвоста (*C*) и ступни (*Pl*), массу тела (*P*) и индекс упитанности животных (*F*) — корень кубический из массы (*P*), деленный на длину тела (*L*). Все промеры логарифмировали и стандартизовали на общее среднее значение по каждому признаку. Многомерная ординация морфопространства таксоцена и отдельных видов проведена методом главных координат (PCO). Для оценки объема морфопространства использовали среднее геометрическое размаха (max — min) значений первых пяти главных координат (Navarro, 2003). Показатель *MD*, характеризующий уровень морфологического разнообразия, вычисляли по М. Футу как средний квадрат евклидовых дистанций соответствующей группы выборок от общего центроида (Foote, 1993, 1997). При оценке однородности дисперсий использовали тест Левене. Для множественных сравнений применяли непараметрический тест Краскела-Уоллиса, а также критерий *F* Уэлша и перестановочный (permutation) тест при 10000 повторных реплик. Величины ошибок *MD* также оценивали с помощью ресемплинга методом бутстрепа.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительно оценили влияние пола на изменение профилей морфологического разнообразия (*MD*) на фоновой (контрольной) и импактной территориях в разные годы. На контрольном участке профили выборок самцов и самок практически не различались, а на импактном различия были выражены несколько резче и в отдельные годы достигали уровня значимых. Мы объ-

единили данные разных лет наблюдений отдельно по самцам и самкам как для контроля, так и импактной территории, и провели множественное сравнение по четырем выборкам. Тест Левене показал, что дисперсии *MD* во всех выборках однородны ($p = 0.200$), а критерий Уэлша ($F = 1.07$; d.f. = 51; $p = 0.369$) не выявил значимых межгрупповых различий. Множественное сравнение, проведенное *S*-методом Шеффе, при попарном сопоставлении также не выявило значимых контрастов ни в одном случае (величины *S*-отношений колеблются от 0.21 до 1.51, не превышая стандартного значения 2.84). Следовательно, влиянием пола на оценки морфоразнообразия сравниваемых таксоценов грызунов можно пренебречь. Поэтому в дальнейшем мы не разделяли видовые выборки по полу, за исключением ординации объема видового морфопространства.

На рис. 1 показано размещение видовых подпространств в морфологическом пространстве обобщенного таксоцена грызунов в разные годы без подразделения на контрольные и импактные субвыборки. Ординация элементарных выборок проведена методом главных координат (PCO). На первые три главные координаты приходится 97% общей дисперсии. Вдоль первой оси отчетливо выражено различие между полевыми и мышами. Подпространство полевок имеет плотную упаковку, а морфологические подпространства двух видов мышей различаются вдоль второй и третьей осей, причем у полевой мыши (*A. agrarius*) разброс ординат выражен значительно больше, чем у малой лесной мыши (*S. uralensis*) и всех других видов.

Сравнение объемов видовых подпространств как среднего геометрического размаха вдоль первых 5 главных координат позволяет отметить следующее. У полевой мыши объем морфопространства наибольший среди других видов, а у вида-доминанта — малой лесной мыши — наименьший (рис. 2). Интересно, что у видов-доминантов (малой лесной мыши, красной и пашенной полевок) объем морфопространства меньше, чем у субдоминантов. Можно с осторожностью предположить, что это косвенно указывает на разную степень приспособленности видов к изученным местообитаниям. В данном случае мы исходим из результатов экспериментов Н.В. Глотова (1983) на линиях дрозofil и сортах пшеницы. В этих экспериментах ухудшение условий развития — провокационный фон — приводило к возрастанию веера изменчивости у экспериментальных групп. Поскольку некоторые виды-субдоминанты не являются постоянными членами таксоцена (в частности, полевая мышь, полевка-экономка и обыкновенная полевка) и их численность в отдельные годы настолько снижается, что они отсутствуют в отловах, то относительно больший объем их мор-

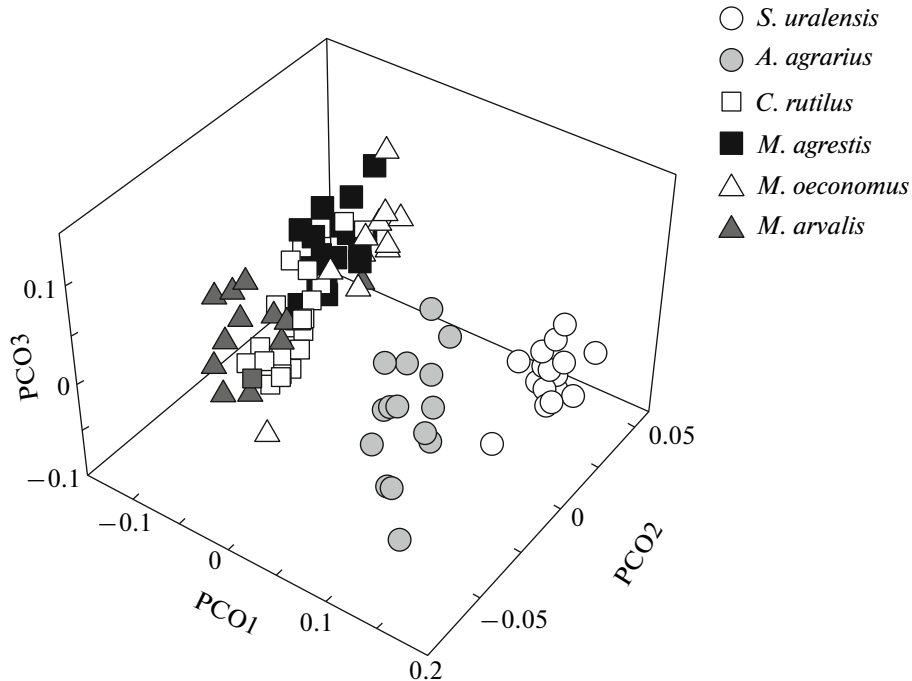


Рис. 1. Размещение шести видовых подпространств в морфопространстве таксоценоза грызунов в разные годы (2003–2008) без подразделения на контрольные и импактные субвыборки (элементарные группы представлены выборками самцов и самок разных локалитетов) в пространстве первых трех главных координат (PCO1–PCO3).

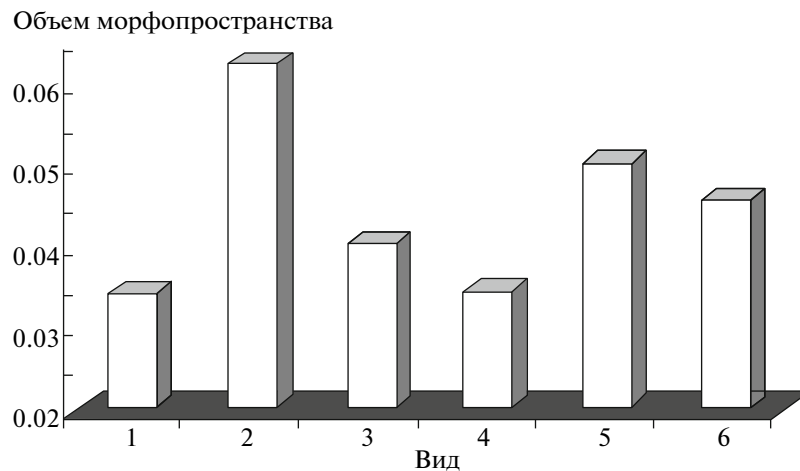


Рис. 2. Объемы частных морфопространств (MS) отдельных видов (1 – *Sylvaeus uralensis*, 2 – *Apodemus agrarius*, 3 – *Clethrionomys rutilus*, 4 – *Microtus agrestis*, 5 – *M. oeconomus*, 6 – *M. arvalis*), формирующих таксоценоз грызунов в зоне влияния ВУРСа.

фопространств отражает и более высокий уровень фенотипической пластичности (модификационной изменчивости). Напротив, у видов-доминантов, особенно у малой лесной мыши, объем морфопространства невелик, что отражает общую морфогенетическую устойчивость данного вида при развитии особей в меняющихся условиях среды в разные годы.

В разные годы морфопространство таксоценозов заметно изменяется как на контрольной, так и на

импактной территориях. В годы подъема и пика численности морфопространство таксоценоза отличается по сравнению с фазами спада и депрессии. В целом уровень численности импактного таксоценоза ниже, чем контрольного, однако кривая динамики численности в обеих группировках изменяется относительно синхронно (Крашанинина, Чибиряк, 2007). Поэтому мы разделили наш материал на годы с высокой (2003, 2005, 2006, 2008) и низкой (2004, 2007) численностью и

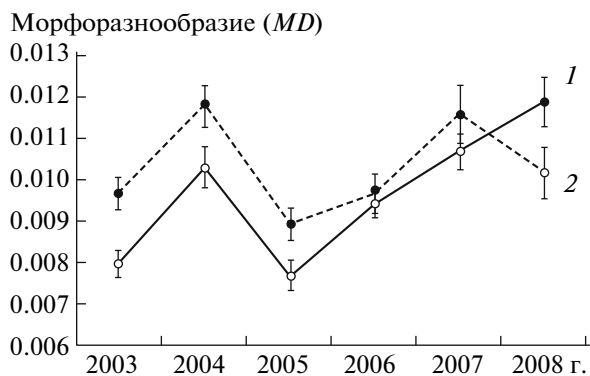


Рис. 3. Межгодовая динамика значений показателя морфоразнообразия (*MD*) в контрольном (1) и импактном (2) таксоценозах грызунов (в узлах отложены стандартные ошибки).

оценили различия между ними по величине и дисперсии показателя морфоразнообразия (*MD*). Установлено, что дисперсия *MD* в годы низкой численности в соответствии с тестом Левене достоверно выше ($p = 0.0002$). В то же время в годы низкой численности величина *MD* значимо выше, как подтвердили критерий Уэлша ($F = 38.68$; d.f. = 1182; $p \ll 0.0001$) и перестановочный (permutation) тест ($N = 10\ 000$ реплик: $p \ll 0.0001$), чем при высокой численности. Иными словами, при низкой численности (условно неблагоприятные годы) морфоразнообразие достоверно возрастает, а при высокой — снижается. Необходимо отметить, что морфоразнообразие на импактной территории в целом выше как на разных фазах динамики численности, так и при сравнении выборок разных лет, за исключением 2008 г., когда кон-

трольная и импактная группы поменялись местами (рис. 3).

Обобщенное сравнение морфологического разнообразия таксоценов контрольного и импактного участков выявило более высокий уровень как самого показателя *MD* (критерий Уэлша $F = 9.456$; d.f. = 2656; $p = 0.0021$ и перестановочный (permutation) тест при $N = 10\ 000$ реплик: $p = 0.0025$), так и его дисперсии (тест Левене: $p = 0.0006$) на импактной территории. Можно полагать, что хроническое радиационное воздействие достоверно приводит к повышению общего морфоразнообразия импактного таксоценоза и может косвенно указывать на неблагоприятный характер условий обитания на радиационной территории для таксоценоза грызунов в целом.

Выявлена достоверная отрицательная корреляция между показателями морфоразнообразия (*MD*) и индекса таксоценозического разнообразия (*TD*), которое оценивали по Шеннону (индекс информационного разнообразия *H*). Коэффициент корреляции Пирсона равен $r = -0.70$, а *t*-критерий, *Z*-статистика и перестановочный тест выявили значимость данной связи (рис. 4). При высоком таксоценозическом разнообразии показатель морфологического разнообразия снижается, и наоборот, при низком таксоценозическом морфологическое разнообразие возрастает.

Представляло интерес проследить динамику соотношения показателей морфологического (*MD*) и таксоценозического (*TD*) разнообразия на контрольном и импактном участках в разные годы (см. рис. 4). В этом случае стандартные ошибки *MD* и *H* вычислены на основе ресэмплинга методом бутстрепа. “Положительная” дискордантность, т.е. разнонаправленность изменения значений этих по-

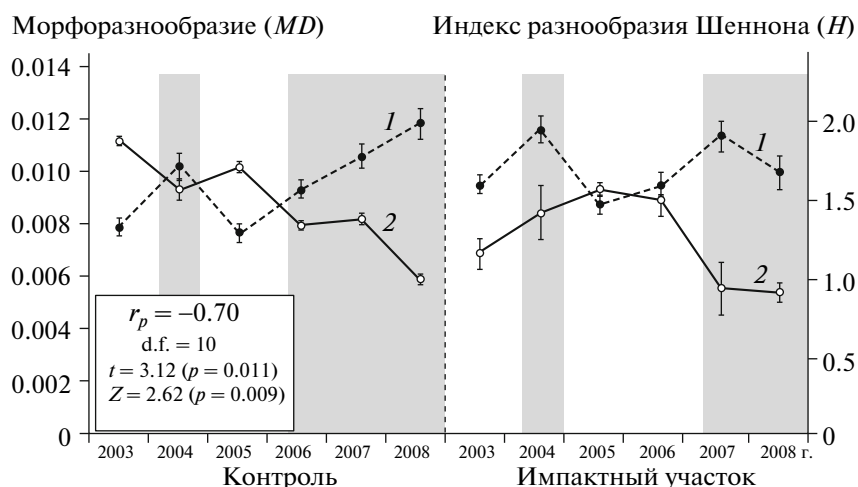


Рис. 4. Динамика соотношения показателей морфологического (1, *MD*) и таксоценозического (2, *TD* = *H*) разнообразия на контрольном и импактном участках в разные годы (указаны величины стандартных ошибок). Теневые зоны указывают области “отрицательной” дискордантности (разнонаправленности) изменений *MD* и *TD*.

казателей, наблюдается в “благоприятных” условиях, когда *TD* возрастает, а *MD* снижается. Теневые зоны на рисунке представляют области “отрицательной” дискордантности, когда при снижении таксоценотического разнообразия в “неблагоприятные” годы нарастает морфологическое разнообразие.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В итоге проведенной работы выявлены феномен межгодовой динамики морфопространства таксоценов грызунов по экстермальным признакам, характеризующим габитус зверьков, и ее связь с общей численностью населения. Относительно большой объем морфопространства для отдельных видов может косвенно указывать на их меньшую морфогенетическую устойчивость и приспособленность к условиям среды, а также, возможно, отражать степень их фенотипической пластичности. Обнаружены статистически значимые различия по величине *MD* в таксоценотических выборках в годы с высокой (2003, 2005, 2006, 2008) и низкой (2004, 2007) численностью. При низкой численности (в условно неблагоприятные годы) показатель морфоразнообразия (*MD*) и его дисперсия оказались достоверно выше, чем при высокой численности. В зоне ВУРСа на импактном участке *MD* достоверно выше, чем на фоновой (контрольной) территории, что проявляется на разных фазах динамики численности, а также в целом по объединенным данным и в отдельные годы сравнения (исключение составляет 2008 г.). Выявленная отрицательная корреляция между уровнями морфологического (*MD*) и таксоценотического (*H*) разнообразия хорошо согласуется с высказанной выше гипотезой, а также с тем, что “отрицательная” дискордантность (разнонаправленность) годовых изменений этих показателей (когда снижается *TD* и возрастает *MD*) наблюдается в неблагоприятные годы с низкой численностью. Последнее обстоятельство косвенно свидетельствует о проявлении в эти годы “морфогенетического стресса” в целом для всех видовых компонентов таксоценов.

Таким образом, полученные результаты не противоречат предложенной нами гипотезе, а также согласуются с обнаруженными палеоэкологами феноменами проявления дискордантности изменений таксономического (*TD*) и морфологического (*MD*) разнообразия у таксоценов во время наступления глобальных и региональных биоценотических кризисов в геологической истории Земли, т.е. процессов с совершенно иными, большими характерными временами (Moupe, Neige, 2007). Поэтому можно полагать, что при использовании данного подхода в экологии современных сообществ животных возникает потенциальная возможность выявления признаков

наступления регионального биоценотического кризиса, вызванного усилением техногенного воздействия на биоту, о возможности возникновения которого предостерегал в своих работах В.В. Жерихин (2003). Предлагаемый способ оценки состояния таксоценов как части сообщества не является трудоемким и дорогостоящим и может быть использован в синэкологии для индикации неблагополучия таксоценов.

Авторы признательны д.б.н. И.Я. Павлинову за обсуждение общих подходов к решению проблемы. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (07-04-96096-р_урал), Президиума РАН (программа “Биологическое разнообразие”), программы развития ведущих научных школ (НШ-1022.2008.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279), а также программы Президиума УрО РАН по интеграционным и междисциплинарным проектам УрО, СО и ДВО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольди К.В., Арнольди Л.В.* О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме // Зоол. журн. 1963. Т. 42. Вып. 2. С. 161–183.
- Васильев А.Г., Васильева И.А.* Эпигенетические перестройки популяций как вероятный механизм наступления биоценотического кризиса // Вестн. Нижегород. гос. ун-та им. Н.М. Лобачевского. Сер. Биол. 2005. № 1(9). С. 27–38.
- Глотов Н.В.* Генетическая гетерогенность природных популяций по количественным признакам: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. АН СССР; ЛГУ. Л., 1983. 33 с.
- Григоркина Е.Б., Оленев Г.В., Пашнина И. А.* и др. Репродуктивная стратегия мышевидных грызунов в радиоактивно загрязненном биогеоценозе // Изв. Челябинского научного центра. 2006. Вып. 4 (34). С. 101–105.
- Жерихин В.В.* Эволюционная биоценология: проблема выбора моделей // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра, 1994. С. 13–20.
- Жерихин В.В.* Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2003. 542 с.
- Ильенко А.И., Крапивко Т.П.* Экологические последствия радиоактивного загрязнения для популяций мелких млекопитающих – стронциефоров // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале / Под ред. Соколова В.Е., Кривошукко Д.А. М.: Наука, 1993. С. 171–180.
- Колчева Н.Е.* Динамика экологической структуры лесной мыши на Южном Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ин-т экологии растений и животных УрО РАН. Екатеринбург, 1992. 24 с.
- Крашанинина Ю.В., Чибиряк М.В.* Анализ структуры и динамики населения грызунов в условиях радиоактивно-загрязненной среды // Экология от Арктики до Антарктики: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2007. С. 149–154.

- Ларина Н.И., Лапинов В.А.* К методике выделения возрастных групп у некорнезубых полевок // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1974. Вып. 2 (4). С. 92–97.
- Лисовский А.А., Павлинов И.Я.* К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 2. Скалярные и векторные характеристики форм групповой изменчивости // Журн. общ. биол. 2008. Т. 69. № 6. С. 428–433.
- Нестеренко В.А.* Землеройки юга Дальнего Востока России и организация их таксонов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Биолого-почвенный ин-т ДВО РАН Владивосток, 2000. 46 с.
- Павлинов И.Я.* Морфологическое разнообразие: общие представления и основные характеристики // Зоологические исследования. М.: Изд-во МГУ, 2008. С. 343–388 (Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 49).
- Сергеев В.Е.* Эколого-эволюционные факторы организации сообществ бурозубок Северной Евразии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ин-т систематики и экологии животных СО РАН. Новосибирск, 2003. 33 с.
- Тарасов О.В.* Радиоэкология наземных позвоночных головной части Восточно-Уральского радиоактивного следа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. ИЭРиЖ УрО РАН. Озерск–Екатеринбург, 2000. 16 с.
- Тупикова Н.В., Сидорова Г.А., Коновалова Э.А.* Определитель возраста лесных полевок // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. М., 1970. Вып. 45 (60). С. 160–167.
- Шварц Е.А.* Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2004. 112 с.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н.* Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: УФАН СССР, 1968. 387 с.
- Ciampaglio C.N., Kemp M., McShea D.W.* Detecting changes in morphospace occupation patterns in the fossil record: characterization and analysis of measures of disparity // Paleobiology. 2001. V. 27. № 4. P. 695–715.
- Foote M.* Contributions of individual taxa to overall morphological disparity // Paleobiology. 1993. V. 19. P. 403–419.
- Foote M.* The evolution of morphological diversity // Ann. Rev. of Ecology and Systematics. 1997. V. 28. P. 129–152.
- McGhee G.R.* Theoretical Morphology. The concept and its applications. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1999. 316 p.
- Moyné S., Neige P.* The space-time relationship of taxonomic diversity and morphological disparity in the Middle Jurassic ammonite radiation // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2007. V. 248. P. 82–95.
- Navarro N.* MDA: a MATLAB-based program for morphospace-disparity analysis // Computers, Geosciences. 2003. V. 29. P. 655–664.
- Neige P.* Spatial patterns of disparity and diversity of the recent cuttlefishes (Cephalopoda) across the Old World // J. Biogeogr. 2003. V. 30. P. 1125–1137.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D.* et al. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier: Acad. Press, 2004. 443 p.