

УДК 574.3:575.2:599.323.4

## ТЕХНОГЕННАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МАЛОЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ (*SYLVAEMUS URALENSIS* PALL.) НА УРАЛЕ

© 2012 г. В. Н. Большаков, А. Г. Васильев, И. А. Васильева, Ю. В. Городилова, Н. Е. Колчева, Н. М. Любашевский, 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 16.05.2012 г.

На основе применения методов геометрической морфометрии соотнесены размах и направление географической и техногенной форм морфологической изменчивости нижней челюсти в популяциях малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pall.) на Урале, вызванной отдаленными последствиями загрязнения среды различными типами поллютантов: радионуклидами, фторидами и токсичными продуктами нефтехимического производства. Размах изменчивости формы нижней челюсти, связанный с последствиями хронического облучения в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа, сопоставим с проявлением географической изменчивости вида на Среднем и Южном Урале. Обнаружены неспецифические направления изменчивости, обусловленные влиянием техногенных поллютантов разной природы. Обсуждается вероятная роль техногенной изменчивости в процессах быстрых морфогенетических перестроек популяций.

*Ключевые слова:* эволюционная экология, изменчивость, геометрическая морфометрия, техногенные поллютанты, малая лесная мышь.

Ведущая роль экологических факторов в эволюционных перестройках морфогенетических процессов (Шварц, 1980) все больше осознается в мировой науке (Debat, David, 2001; Gilbert, 2003; Schlichting, 2003; Klingenberg, Gidaszewski, 2010; и др.). Эволюционно-экологические изменения наиболее вероятны при длительном обитании популяций в новой, антропогенно измененной среде как эффект отдаленных последствий ее хронического загрязнения теми или иными техногенными поллютантами (Васильев, Васильева, 2005; Безель, 2006). Направленное техногенное изменение среды обитания должно приводить не только к перестройке биоты и отдельных сообществ (Жерихин, 2003; Чернов, 2008), но и в первую очередь к адаптивным изменениям входящих в них видовых популяций, т.е. сопровождаться их микроэволюционными перестройками (Васильев, Большаков, 1994; Васильев, Васильева, 2005). Поскольку масштабы антропогенного воздействия на биоту из-за крупных техногенных аварий, вызванных техническими или природными факторами катастрофического характера, с каждым годом возрастают, эволюционно-экологический анализ размаха и направленности морфогенетических изменений в импактных популяциях уже в ближайшие годы может стать крайне актуальной задачей.

Одним из наиболее реальных путей проведения таких эволюционно-экологических исследований является сопоставление масштабов внутривидовой изменчивости естественной и техногенной природы. Поскольку техногенно измененные условия обитания обычно не имеют полных природных аналогов, они становятся своеобразными полигонами, на которых можно ожидать быстрые и, возможно, инадаптивные (в понимании А.П. Расницына) морфогенетические перестройки популяций (Васильев, Васильева, 2005). Подбирая в форме серии выборок из контрольных и импактных популяций соответствующие природно-техногенные ситуативные аналоги, встречающиеся в пределах ареала модельного вида, можно попытаться соотнести масштабы естественной внутривидовой изменчивости (географической и хронографической) и антропогенно обусловленных морфогенетических популяционных изменений, являющихся отдаленными последствиями техногенного загрязнения среды, т.е. проявлений особой формы групповой изменчивости — *техногенной изменчивости*. Решению этой задачи может способствовать применение методов геометрической морфометрии, с помощью которых можно по гомологичным меткам-ландмаркам на оцифрованных изображениях объектов изучать изменчивость их формы, исключая влияние размеров

(Rohlf, Slice, 1990; Zelditch et al., 2004). Заметим, что геометрическая морфометрия позволяет визуализировать морфологические изменения, допускающая их морфогенетическую интерпретацию (Klingenberg, 2011).

Цель данной работы состояла в том, чтобы, опираясь на методы геометрической морфометрии, провести сравнительный анализ размаха географической и техногенной изменчивости формы нижней челюсти малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pall.) на Урале и в Приуралье при выявлении отдаленных морфогенетических последствий техногенного загрязнения среды радионуклидами, фторидами и токсичными продуктами нефтехимического производства.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Морфологическую изменчивость сеголеток малой лесной мыши обоих полов изучали на основе краниологической коллекции лабораторий эволюционной экологии и популяционной экологии ИЭРиЖ УрО РАН. Возрастную калибровку выборок провели по методике Н.Е. Колчевой (2009) с небольшими модификациями. Ювенильных зверьков исключили из анализа. Для анализа морфологической изменчивости выбрали нижнюю челюсть животных, поскольку ее форма связана с добыванием и первичной переработкой пищи и характеризует экологические особенности вида. С другой стороны, она является плоским объектом, что важно для корректной оцифровки изображений при использовании методов геометрической морфометрии (Zelditch et al., 2004). Проявление техногенной изменчивости *S. uralensis* изучали на выборках из популяционных группировок, длительно обитающих на территориях с интенсивным техногенным загрязнением разной природы (мы будем называть их импактными): Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС) в его головной части с относительно высоким уровнем загрязнения радионуклидами; окрестности г. Кувандык в зоне влияния Южно-Уральского криолитового завода (ЮУКЗ), где загрязнение среды обусловлено аварийными выбросами фторидов; окрестности пос. Большой Куганак вблизи г. Стерлитамака (Республика Башкортостан), где эксперты наблюдали поступление токсических нефтепродуктов в поймы рек Белая и Куганак. Все изученные выборки принадлежат восточно-европейской хромосомной форме европейской расы вида (Карамышева и др., 2010).

Материалом для работы послужили 242 экз. правых ветвей нижней челюсти малой лесной мыши из 11 выборок (см. таблицу), три из которых (аллохронные) были взяты из одной и той же кувандыкской популяции в Оренбургской обла-

сти в разные годы как в относительно чистой среде (окрестности пос. Кашкук Кувандыкского района, пойма р. Сакмары, 1986 г.), так и при высоком содержании фторидов (вблизи г. Кувандык, 2001 и 2007 гг.) вследствие аварийных выбросов криолитового завода (ЮУКЗа). Содержание фтора в бедренной кости животных контрольного участка (по оценке 2001 г.) в среднем составило  $174.3 \pm 16.2$  мг/кг, а для импактного было достоверно выше —  $1074.3 \pm 116.1$  мг/кг. В 2007 г. среднее содержание фтора в кости импактных животных несколько снизилось, но в целом по-прежнему было высоким ( $946.3 \pm 132.5$  мг/кг).

Напомним, что ВУРС возник 29 сентября 1957 г. в результате аварийного выброса на производственном объединении “Маяк”, при котором в окружающую среду поступило свыше 740 ПБк радиоактивных веществ, из них более 10% были рассеяны по мере прохождения радиоактивного облака (Восточно-Уральский радиоактивный след..., 1996). По прошествии более полувека со дня аварии в зоне ВУРСа основным загрязнителем остается  $^{90}\text{Sr}$ . Плотность радиоактивного загрязнения почвы на исследуемой импактной территории в головной части ВУРСа по  $^{90}\text{Sr}$  составляет 23.9–39.8 МБк/м<sup>2</sup>, тогда как на контрольном участке (дер. Метлино) — 43.7 кБк/м<sup>2</sup> (Тарасов, 2000; Позолотина и др., 2008).

Поступление токсичных нефтепродуктов в организм зверьков в пойменном лесу рек Белая и Куганак вблизи пос. Б. Куганак специально не изучали, поэтому авторы опирались только на данные экспертной оценки, полученные при отлове зверьков. Таким образом, если при хроническом воздействии техногенных поллютантов в зонах ВУРСа и ЮУКЗа прямое влияние техногенных факторов на морфогенез мышей следовало ожидать, то при загрязнении среды токсичными нефтепродуктами влияние можно было только предполагать.

Фотографии правых ветвей нижней челюсти (лингвальная сторона) малой лесной мыши получали планшетным сканером при стандартном увеличении (1200 dpi) и оцифровывали с помощью программы TpsDig2 (Rohlf, 2010b). Для характеристики изменчивости формы использовали конфигурации 16 меток-ландмарков (landmarks) (рис. 1). Для каждого объекта получали по два изображения, которые повторно оцифровывали, т.е. по четыре конфигурации меток. Анализ возможных смещений оценок формы нижней челюсти при повторном фотографировании и повторной оцифровке объектов показал, что эти смещения малы (не более 2% общей дисперсии), как правило, статистически незначимы и ими можно пренебречь. В работе, однако, использова-

Структура, объем и географические координаты изученных выборок, и состав коллекторов

Выборка, год сбора (географические координаты места отлова: в.д., с.ш.)	Объем выборки, экз.	Коллекторы материала
с. Егинсай, Соль-Илецкий р-н, Оренбургская обл., 1978 (55°07', 50°57')	28	А.Г. Васильев
пос. Черный Отрог, Оренбургская обл., 1986 (56°02', 51°53')	16	А.Г. Васильев, О.А. Лукьянов
пос. Кашук, окрестности г. Кувандык, Оренбургская обл., 1986 (57°17', 51°28')	30	В.Н. Большаков, А.Г. Васильев, И.А. Васильева, О.А. Лукьянов
г. Кувандык (ЮУКЗ), Оренбургская обл., 2001 (57°25', 51°25')	17	А.Г. Васильев, И.А. Васильева, Н.М. Любашевский, М.В. Чибиряк
г. Кувандык (ЮУКЗ), Оренбургская обл., 2007 (57°25', 51°25')	20	А.Г. Васильев, И.А. Васильева, Ю.В. Городилова, М.В. Чибиряк
с. Ира, Башкортостан, 1986 (55°56', 52°52')	31	А.Г. Васильев, О.А. Лукьянов
пос. Большой Куганак, Башкортостан, 1986 (56°09', 53°48')	31	А.Г. Васильев, О.А. Лукьянов
г. Уфа, Башкортостан, 1986 (55°97', 54°40')	12	А.Г. Васильев, О.А. Лукьянов
Головная часть Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа), Челябинская обл., 2005 (60°50', 55°45')	13	Ю.В. Городилова, М.В. Чибиряк
пос. Метлино, Челябинская обл., 2005 (61°01', 55°49')	29	Ю.В. Городилова, М.В. Чибиряк
дер. Шигаево, Шалинский р-н, Свердловская обл., 2006–2008, 2010 (58°43', 57°16')	27	Н.Е. Колчева

ли усредненные данные для конфигураций меток всех четырех повторных оцифровок.

Прокрустова суперимпозиция конфигураций меток была выполнена на основе обобщенных наименьших квадратов (generalized least squares Procrustes superimposition) с помощью программы MorphoJ (Klingenberg, 2011). Прокрустовы дистанции вычисляли как квадратный корень из суммы квадратированных дистанций между гомологичными лан্ডмарками (Rohlf, Slice, 1990). Канонический и дискриминантный анализы формы нижней челюсти провели по прокрустовым координатам. Было принято, что размер центроида (centroid size – CS) – корень квадратный из суммы квадратов расстояний от центра изображения до каждой метки – пропорционален размерам оцифрованных объектов (Rohlf, Slice, 1990).

Статистические расчеты выполнены при использовании пакетов прикладных программ TPS (Rohlf, 2010a–в), MorphoJ (Klingenberg, 2011) и PAST (Hammer et al., 2001).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительный анализ не выявил половых различий в форме нижней челюсти сеголеток в разных географических популяциях малой лесной мыши на Урале: в абсолютном выражении различия малы и, как правило, статистически незначимы, что позволило в каждой выборке объ-

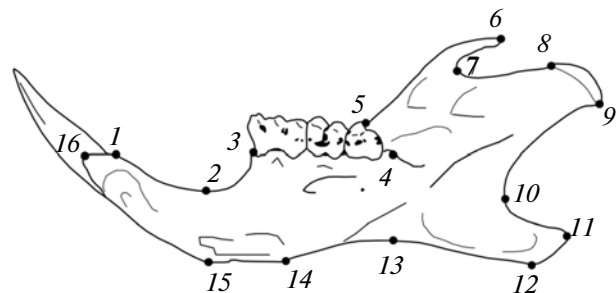


Рис. 1. Размещение 16 меток-лан্ডмарок на лингвальной стороне нижней челюсти малой лесной мыши.



**Рис. 2.** Результаты канонического анализа формы нижней челюсти малой лесной мыши в 11 контрольных и импактных выборках из популяционных группировок Урала и Приуралья.

Выборки: 1 – Шигаево; 2 – Уфа; 3 – Б. Куганак; 4 – ВУРС; 5 – Метлино; 6 – Ира; 7 – Егинсай; 8 – Черный Отрог; 9 – Кашук (1986); 10 – Кувандык (2001); 11 – Кувандык (2007). Приведены центры и стандартные ошибки вдоль соответствующих канонических переменных; сплошная линия объединяет контрольные выборки, штриховая – импактные.

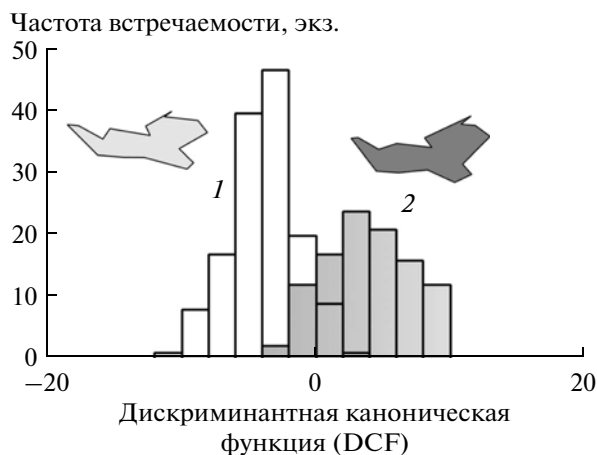
единить материалы по самцам и самкам и рассматривать их в единой совокупности.

На основе канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти в 11 контрольных и импактных популяционных группировках мыши на Урале и в Приуралье, оценили соотношение проявлений географической и техногенной форм изменчивости. Заметим, что сравнение проводили по выборкам из 9 популяционных группировок, поскольку в одной из оренбургских популяций – кувандыкской, как уже отмечалось, были взяты три аллохронные пробы (1986, 2001, 2007 гг.). В целом статистически достоверные межгрупповые различия проявились вдоль 9 канонических осей, что характеризовало 98.97% дисперсии. Рассмотрим проявление межгрупповой изменчивости для первых двух канонических переменных, вдоль которых проявилась основная изменчивость (64.6%).

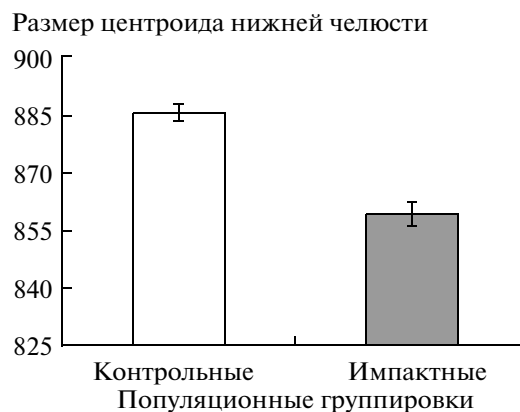
Предполагалось, что вдоль первой канонической переменной должна проявиться широтная географическая изменчивость, поскольку сравнивали серии выборок, взятых из популяций *S. uralensis* в направлении от наиболее южных локалитетов Южного Урала (Оренбургская обл.) до северной границы ареала вида на Среднем Урале (Свердловская обл.). Однако отчетливая широтная географическая изменчивость наблюдалась лишь вдоль второй канонической оси (17.1% от общей межгрупповой дисперсии), а вдоль первой оси (47.5% дисперсии) выявились однонаправленные, причем, по-видимому, неспецифические, изменения формы нижней челюсти, связанные с хроническим влиянием техногенного загрязнения раз-

ной природы (рис. 2). Географическая изменчивость вдоль CV2 проявилась в последовательном размещении центроидов оренбургских, башкирских, челябинских и свердловской географических выборок в направлении от отрицательных к положительным значениям ординат.

На рис. 2 контрольные и импактные выборки формируют два подпространства в общем морфопространстве, оконтуренные соответствующими линиями. Хорошо видно, что слева на графике расположены центроиды контрольных выборок, а справа – импактных. Наибольшее уклонение вызвано, по-видимому, отдаленными последствиями хронического радиационного облучения в зоне ВУРСа, возникшими в течение более 100 поколений зверьков с момента возникновения радиоактивного следа. При этом следует обратить внимание на то, что одна из контрольных выборок – из окрестностей пос. Метлино (Челябинская обл.) – расположена на графике в правой его половине вблизи от импактной выборки из южной части ВУРСа. Метлинская выборка лишь условно может быть признана контрольной, причем только в отношении выборки из зоны ВУРСа, поскольку эта популяционная группировка расположена от импактной лишь в 10–12 км и непосредственно примыкает к узкой полосе ВУРСа. Известно, что длительное время (более чем 100 поколений грызунов, прошедших после аварии на НПО “МАЯК”) осуществляется постоянный обмен между населением грызунов этих участков (Ильенко, Крапивко, 1989; Григоркина, Оленев, 2006) и за счет скрещиваний у зверьков возможна нивелировка протекания морфогенеза.



**Рис. 3.** Результаты обобщенного дискриминантного анализа формы нижней челюсти контрольных (1) и импактных (2) выборок малой лесной мыши Южного и Среднего Урала.



**Рис. 4.** Сравнение размера центроида ( $CS \pm SE_{CS}$ ) нижней челюсти в объединенных контрольных и импактных выборках малой лесной мыши Южного Урала и Приуралья.

По этой причине метлинская выборка может рассматриваться как условно импактная в отношении других контрольных группировок вида.

Аналогичное смещение вправо можно отметить и для центроидов двух выборок грызунов из окрестностей г. Кувандык (2001 и 2007 г.), которые были добыты вблизи криолитового завода ЮУКЗа. Контрольная выборка из этого района была взята в 5 км от завода в пойме р. Сакмары в 1986 г. Мы уже отмечали, что содержание фтора в костной ткани импактных зверьков, добытых вблизи завода, почти на порядок величин больше, чем в пойме р. Сакмары (последняя выборка расположена на графике в группе других контрольных выборок). Импактная выборка из окрестностей пос. Б. Куганак, ордината которой также смещена на графике вправо и расположена в подпространстве других импактных выборок, была добыта в 1986 г. в пойменном лесу р. Белой, который, как уже отмечалось, длительное время подвергался загрязнению токсичными нефтепродуктами. Таким образом, смещение центроидов всех импактных выборок вправо вдоль первой канонической переменной можно рассматривать как неспецифическое однонаправленное изменение формы нижней челюсти малой лесной мыши в ответ на хроническое техногенное воздействие разной природы. Следует заметить, что все обобщенные расстояния Махаланобиса и Прокрустовы дистанции между сравниваемыми парами выборок оказались статистически достоверными ( $p < 0.001$ ).

Интересно было выяснить, проявляются ли общие неспецифические особенности конфигурации у импактных животных независимо от типа техногенного воздействия. Для проверки этой гипотезы провели дискриминантный анализ формы нижней челюсти между двумя обобщенными се-

риями контрольных и импактных выборок. Дискриминантный анализ (рис. 3) выявил устойчивые различия между ними по форме нижней челюсти ( $D^2 = 7.72$ ;  $T^2 = 464.84$ ;  $p < 0.0001$ ), что подтвердил и перекрестный проверочный тест (cross-validation test), основанный на 10000 повторных процедур расчета ( $p < 0.0001$ ). Корректность классификации особей при дискриминации контрольных и импактных особей составила 90.3%, а после перекрестного проверочного теста — 87%.

Из рис. 3 видно, что форма нижней челюсти в импактных выборках мыши заметно отличается от контрольных более вытянутым в дорзальном направлении венечно-сочленовным отделом и относительно укороченным угловым отростком. Поэтому можно полагать, что именно эти фенотипические черты связаны с неспецифической морфогенетической реакцией на хроническое техногенное загрязнение разной природы. Общая морфогенетическая реакция на обитание в техногенно загрязненной среде, следовательно, проявляется в нарушении нормальных аллометрических зависимостей при росте разных морфогенетических модулей нижней челюсти сеголеток: угнетается рост модуля углового отростка, но усиливается в дорзальном направлении рост модуля венечного отростка.

Наряду с анализом формы нижней челюсти по тем же двум объединенным выборкам изучили изменчивость ее размеров по размеру центроида (CS). У животных импактных популяционных группировок CS достоверно меньше, чем у контрольных (рис. 4), поэтому можно предполагать угнетение роста нижней челюсти при обитании в техногенно загрязненной среде. Значение коэффициента вариации размера центроида при этом

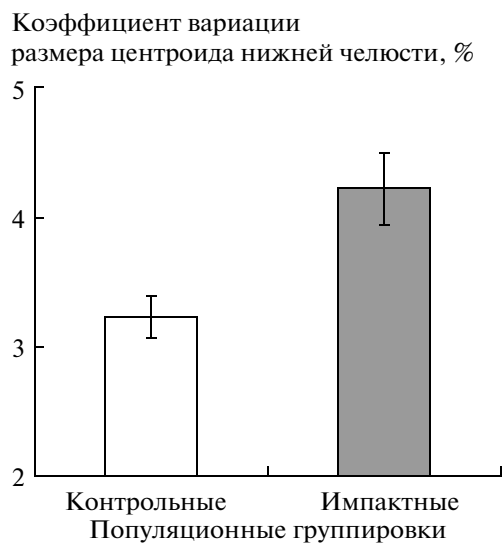


Рис. 5. Коэффициенты вариации ( $CV \pm SE_{CV}$ ) размеров центра нижней челюсти в объединенных контрольных и импактных выборках малой лесной мыши.

достоверно выше ( $p < 0.001$ ) в объединенной выборке импактных животных (рис. 5), что в свою очередь косвенно указывает на большую нестабильность морфогенеза челюсти у животных в техногенно загрязненной среде.

В итоге можно заключить, что малая лесная мышь проявляет высокую морфогенетическую реактивность на хроническое воздействие различных техногенных поллютантов и более чувствительна к ним, чем к градиенту изменения естественных природных факторов в широтном направлении. Географическая изменчивость у нее проявляется на Урале только при смене природных зон.

Таким образом, техногенная изменчивость формы нижней челюсти *S. uralensis*, вызванная отдаленными последствиями загрязнения среды радионуклидами, фторидами и токсичными отходами нефтехимической промышленности, может быть сопоставима или превосходит по уровню естественную широтную географическую изменчивость малой лесной мыши на Урале и в Приуралье. Другими словами, размах морфогенетических перестроек при хроническом воздействии разных техногенных поллютантов, в том числе при полувековом влиянии ВУРСа, может достигать размаха естественной географической внутривидовой дифференциации, которая длительно формируется как эволюционно-экологический феномен. Тем не менее обнаруженные морфологические перестройки не могут, по-видимому, рассматриваться как микроэволюционные, поскольку импактные популяции не достигают подвидового уровня обособления (Городилова, 2011).

Можно, однако, полагать, что техногенная изменчивость потенциально должна играть ведущую роль при формировании быстрых микроэволюционных перестроек морфогенеза, связанных с нарушением или изменением аллометрических зависимостей в индивидуальном развитии особей импактных группировок.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 11-04-00720) и гранта поддержки научных школ НШ-5325.2012.4, а также проектов 12-С-4-1031 и 11-4-НП-443 Программы фундаментальных исследований Президиума УрО РАН.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Безель В.С. Экологическая токсикология: популяционный и биоценотический аспекты. Екатеринбург: "Гощицкий", 2006. 280 с.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н. Взгляд на эволюционную экологию вчера и сегодня // Экология. 1994. № 3. С. 4–15.
- 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.
- Восточно-Уральский радиоактивный след (Свердловская область) / Под ред. проф. В.Н. Чуканова. Екатеринбург: УрО РАН, 1996. 167 с.
- Городилова Ю.В. Морфологическая изменчивость хромосомных рас малой лесной мыши: геометрическая морфометрия нижней челюсти / Экология: сквозь время и расстояние: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург: "Гощицкий", 2011. С. 34–42.
- Григоркина Е.Б., Оленев Г.В. Репродуктивная стратегия мышевидных грызунов в радиоактивно загрязненном биоценозе // Изв. Челябин. науч. центра. 2006. Вып. 4(34). С. 101–105.
- Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Изд-во КМК, 2003. 542 с.
- Ильенко А.И., Крапивко Т.П. Экология животных в радиационном биогеоценозе. М.: Наука, 1989. 224 с.
- Карамышева Т.В., Богданов А.С., Картавецова И.В., Лихошвай Т.В., Бочкарев М.Н., Колчева Н.Е., Марочкина В.В., Рубцов Н.Б. Сравнительный FISH-анализ С-позитивных блоков прицентромерных районов хромосом малых лесных мышей *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) // Генетика. 2010. Т. 46. № 6. С. 805–816.
- Колчева Н.Е. Стертость зубов как критерий возраста малой лесной мыши при анализе возрастной структуры популяций // Вестн. Оренб. гос. ун-та. Спец. вып. 2009. Ч. I. С. 77–80.
- Позолотина В.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Михайловская Л.Н., Антонова Е.В. Современное состояние наземных экосистем зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа: уровни загрязнения, биологические эффекты. Екатеринбург: "Гощицкий", 2008. 204 с.

- Тарасов О.В.* Радиоэкология наземных позвоночных головной части Восточно-Уральского радиоактивного следа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Озерск, 2000. 16 с.
- Чернов Ю.И.* Экология и биогеография: избранные работы. М.: Изд-во КМК, 2008. 580 с.
- Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
- Debat V., David P.* Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability // *Trends Ecol. Evol.* 2001. V. 16. P. 555–561.
- Gilbert S.F.* Evo-Devo, Devo-Evo, and Devgen-Popgen // *Biology and Philosophy.* 2003. V. 18. P. 347–352.
- 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.
- Klingenberg C.P.* MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Molecular Ecology Resources.* 2011. V. 11. P. 353–357.
- Klingenberg C.P., Gidaszewski N.A.* Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data // *Systematic Biology.* 2010. V. 59 (3). P. 245–261.
- Rohlf F.J.* TpsRelw, relative warps analysis, version 1.49. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2010a (program).
- Rohlf F.J.* TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.16. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2010b (program).
- Rohlf F.J.* TpsUtil, file utility program, version 1.47. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2010в (program).
- Rohlf F.J., Slice D.* Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *Syst. Zool.* 1990. V. 39. № 1. P. 40–59.
- Schlichting C.D.* Origins of differentiation via phenotypic plasticity // *Evolution & Development.* 2003. V. 5. № 1. P. 98–105.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D.* et al. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier: Acad. Press, 2004. 443 p.