

УДК 574.3:575.2:599.323.4

## ЭВОЛЮЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СОПРЯЖЕННОЙ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ДВУХ СИМПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ ГЫЗУНОВ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

© 2013 г. В. Н. Большаков, А. Г. Васильев, И. А. Васильева, Ю. В. Городилова

*Институт экологии растений и животных УрО РАН*

*620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202*

*e-mail: vag@ipae.uran.ru*

Поступила в редакцию 24.05.2013 г.

Методами геометрической морфометрии выявлена сопряженная географическая изменчивость формы нижней челюсти у двух симпатрических видов грызунов: малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pall.) и рыжей полевки (*Myodes glareolus* Pall.) – на Южном Урале. Установлено, что синтопные и синхронно взятые выборки из локальных группировок этих видов, как правило, проявляют сходные, параллельные и однонаправленные морфологические изменения при сравнении видовых пар из разных локалитетов. Степень сопряженности географической изменчивости видов позволяет оценить их коэволюционный потенциал в составе локальных сообществ: чем шире диапазон экологических условий, при которых наблюдается параллелизм изменчивости симпатрических видов, тем выше их коэволюционный потенциал.

*Ключевые слова:* эволюционная экология, географическая изменчивость, геометрическая морфометрия, симпатрические виды, коэволюционный потенциал.

DOI: 10.7868/S0367059713060048

Традиционно сопряженная изменчивость рассматривается как согласованная изменчивость разных признаков или даже разных систем признаков у одного и того же вида (Майр, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1977). В то же время принята и иная трактовка сопряженной изменчивости, в частности широко известен анализ закономерностей согласованного географического варьирования признаков у разных видов при оценке эколого-географических правил Бергмана и Аллена (Майр, 1968; Одум, 1986). Исходя из этого следует полагать, что должны проявляться и закономерности сопряженной изменчивости одних и тех же гомологичных морфологических структур у разных симпатрических видов, формирующих ценозы (Пианка, 1981; Джиллер, 1988; Васильев и др., 2010; Mouillot et al., 2013).

Процесс филогенеза неизбежно сопряжен с коэволюционными перестройками морфогенеза видов, входящих в ценозы. Существуют веские основания ожидать общего ускорения микроэволюционных перестроек популяций и сообществ в условиях длительных негативных климатических трендов и/или усиления антропогенного давления на биомы (Жерихин, 2003; Чернов, 2008; Васильев и др., 2010). Поэтому естественно полагать, что климатические и техноген-

ные факторы не только деформируют или разрушают существующие биотические сообщества, но и могут повлиять на коэволюционные изменения вновь возникающих ценозов, а также обусловить техногенную изменчивость популяций симпатрических видов (Большаков и др., 2012).

Теоретический анализ проблемы позволяет заключить, что изучение сопряженной морфологической изменчивости симпатрических видов грызунов, формирующих стабильные таксоцены (по Хатчинсону), может приблизить нас к пониманию эволюционно-экологических механизмов быстрых коэволюционных перестроек биотических сообществ в антропогенно измененной среде. Подчеркнем, что под таксоценом понимается реальный фрагмент биотического сообщества, представленного близкими в таксономическом отношении видами, выполняющими сходные эволюционные функции.

На примере сообществ грызунов можно предполагать, что виды-доминанты, образующие ядро таксоцены и регулярно поддерживающие достаточно высокую численность в разные годы, исторически преадаптированы к тому разнообразию локальных условий и их колебаний, при которых

существует сообщество. Регулярно высокий уровень численности косвенно свидетельствует о том, что их экологические ниши не перекрываются, хотя и должны быть близкими. С другой стороны, виды-субдоминанты, которые имеют обычно относительно низкую численность, только в редкие, особенно экологически благоприятные годы могут приближаться по ее уровню к видам-доминантам. Высокая зависимость встречаемости таких видов от абиотических и биотических условий может указывать на их меньшую приспособленность к локальной среде и, вероятно, низкую востребованность вида сообществом. Возможно также формирование конкурентных биотических взаимодействий между доминантами и субдоминантами. Поэтому, изучая морфогенетическую реакцию симпатрических видов на сходные климатические, биотические и техногенные изменения среды и определяя пределы толерантности каждого вида, можно оценить их взаимный коэволюционный потенциал. Гипотетически, чем в большем диапазоне флуктуаций среды у таких видов наблюдается сходная морфогенетическая реакция на одни и те же ее изменения, тем выше должен быть их коэволюционный потенциал. Если предположить, что длительное воздействие сходных локальных экологических факторов ведет к общим коэволюционным перестройкам индивидуального развития у симпатрических видов, то у них заведомо следует ожидать сходство и в проявлении сопряженной морфологической межгрупповой изменчивости.

При оценке сопряженной изменчивости симпатрических видов необходимо использовать коллекционный материал по разным географическим локалитетам, собранный в синтопных популяциях за короткое время (в один и тот же год и сезон). Степень сопряженности морфологической изменчивости двух и более видов сообщества максимально строго можно оценить, опираясь не на общепринятые линейные промеры, а на сопоставление гомологичных элементов формы сравниваемых объектов.

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

Цель данной работы заключалась в изучении методами геометрической морфометрии проявлений сопряженной географической изменчивости формы и размеров нижней челюсти у двух симпатрических видов – рыжей полевки (*Myodes glareolus*) и малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis*), доминирующих в сообществах (таксоценах) грызунов Южного Урала, для оценки их коэволюционного потенциала.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование сопряженной географической изменчивости формы нижней челюсти провели на примере синтопных и синхронных выборок из популяций симпатрических видов: малой лесной мыши и рыжей полевки. Материалом для изучения географической изменчивости (в двух вариантах анализа) послужили музейные краниологические коллекции, собранные в разные годы на Южном Урале: в Оренбургской области – в долготном направлении (с востока на запад), в Республике Башкортостан – в широтном направлении (с юга на север). Одновременность проведения сборов материала по обоим видам для каждого из вариантов сравнений позволяет полностью “совместить” точки в пространственном и временном отношениях.

Коллекционный музейный материал для изучения географической изменчивости из Оренбургской области был собран в июле 1978 г. в трех географически удаленных локалитетах в пойменных лесных массивах рек Урал и Малая Хобда: 1 – оренбургский (окрестности с. Каменноозерное), 2 – илекский (окр. пос. Илек) и 3 – егинсайский (окр. с. Егинсай, Первомайский район). Точки отлова географически образуют вершины равнобедренного треугольника со сторонами длиной от 150 до 200 км. Коллекционный материал из Башкортостана представлен также парами выборок, собранных в июле 1986 г. вдоль пойменных лесов р. Белой в трех удаленных локалитетах: 1 – южно-башкирский (окрестности пос. Ира), 2 – куганакский (вблизи железнодорожной станции пос. Б. Куганак) и 3 – уфимский (пригород г. Уфы). Последовательное расстояние между каждой парой точек в направлении с юга на север составило около 100 км. Все отловы проводили в одних и тех же биотопах – пойменных широколиственных лесах, за исключением выборки из окрестностей пос. Большой Куганак, которая собрана в пойменном лесу р. Белой, где местообитания обоих видов во время весенних паводков в середине 80-х годов XX в. подвергались техногенному загрязнению отходами промышленных предприятий органической химии в отличие от других аналогичных поселений из других географических точек.

Изучали выборки сопоставимых по возрасту сеголеток из популяций симпатрических видов.

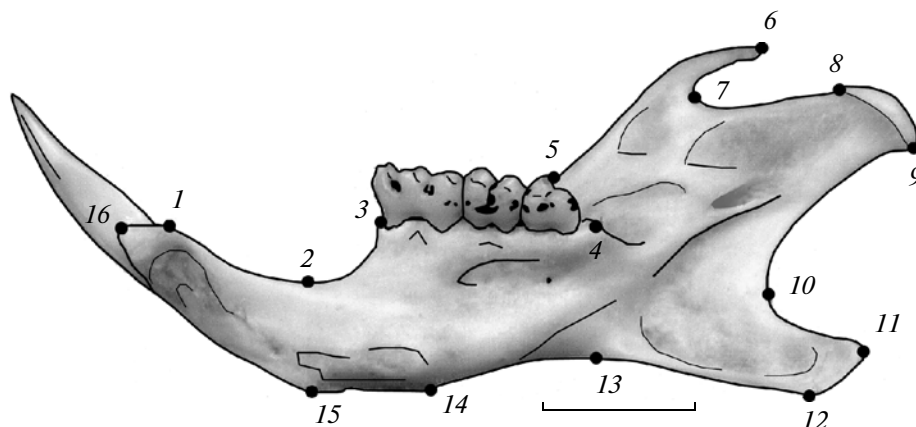


Рис. 1. Размещение 16 меток-ландмарков на лингвальной стороне нижней челюсти малой лесной мыши.

Моделью для изучения изменчивости послужила нижняя челюсть грызунов как наиболее пригодная для целей геометрической морфометрии функционально значимая морфологическая структура. Фотографии лингвальной стороны правых ветвей нижней челюсти малой лесной мыши и рыжей полевки получили с помощью планшетного сканера при 1200 dpi и дважды оцифровали с помощью программы экранного дигитайзера Рольфа tpsDig2. Использовали 16 гомологичных меток-ландмарков, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти (рис. 1). Расстановка ландмарков была одинаковой для обоих видов и всех вариантов сравнения материала. Оцифровали изображения нижних челюстей только взрослых сеголеток обоих видов: малой лесной мыши (69 и 74 экз.) и рыжей полевки (60 и 78 экз.) в Оренбургской области и Башкортостане соответственно. При дальнейшем многомерном межгрупповом сравнении в качестве основы использовали прокрустовы координаты, характеризующие изменчивость формы. Межгрупповые различия оценивали с помощью канонического анализа и главных компонент. Все расчеты провели с помощью программ TPS (Rohlf, 2010a,б), PAST (Hammer et al., 2001) и MorphoJ (Klingenberg, 2011).

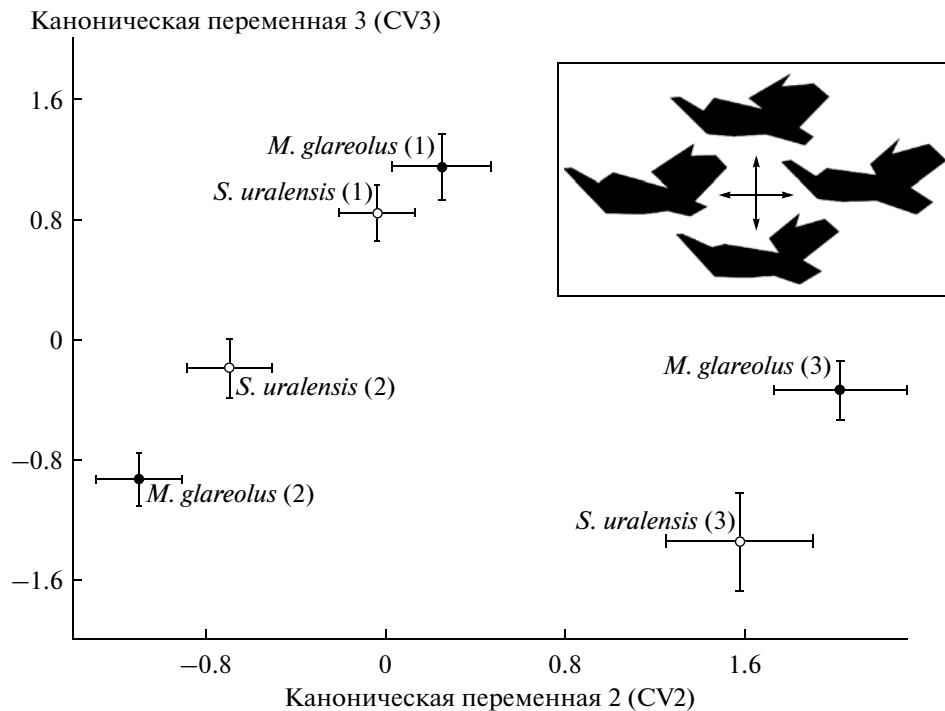
Предварительный анализ не выявил смещений оценок формы нижней челюсти из-за повторной оцифровки объектов. Показано, что смещения при работе одного и того же оператора крайне малы (не более 2% общей дисперсии) и обычно статистически незначимы, поэтому в дальнейшем проводили однократную оцифровку изображений. У сеголеток не были выявлены значимые половые различия, что позволило анализировать выборки самцов и самок в единой совокупности.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотрим сначала результаты первого варианта сравнения географической изменчивости рыжей полевки и малой лесной мыши в долготном направлении в Оренбургской области (крайние пробы при этом взяты в направлении с востока на запад). Большое удаление проб друг от друга (150–200 км) позволяет говорить о том, что сравнивали выборки, принадлежащие разным популяционным группировкам.

В результате канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих форму нижней челюсти рыжей полевки и малой лесной мыши, вдоль всех пяти канонических осей обнаружены статистически значимые межгрупповые различия. Вдоль первой канонической переменной, как и ожидалось, были выявлены межвидовые различия. Очевидно, что видовая специфика формы нижней челюсти как “пищедобывающего” органа (по терминологии Джиллера) у симпатрических видов – рыжей полевки и малой лесной мыши – четко отражает их трофические особенности, связанные с преобладанием зерноядности и зерноядности соответственно.

Заметим, что корреляционный анализ значений индивидуальных ординат всех пяти канонических переменных с переменной, характеризующей видовую принадлежность, выявил значимый коэффициент корреляции только с первой осью. Поэтому, исключив из рассмотрения первую каноническую переменную, мы тем самым исключаем и основные межвидовые особенности формы нижней челюсти, несущие строго таксономическую нагрузку. Вдоль второй и третьей канонических переменных для синтопных популяций обоих симпатрических видов отчетливо проявилась сопряженная географическая изменчивость формы нижней челюсти. Из рис. 2 видно, что центроиды выборок одноименных популяций обоих видов расположены в плоскости второй и



**Рис. 2.** Результаты канонического анализа изменчивости формы нижней челюсти вдоль второй и третьей канонических переменных (CV2, CV3): сопоставление центроидов выборок (с учетом стандартных ошибок) из трех пар синтопных популяций симпатрических видов — малой лесной мыши (*S. uralensis*) и рыжей полевки (*M. glareolus*) — в Оренбургской области.

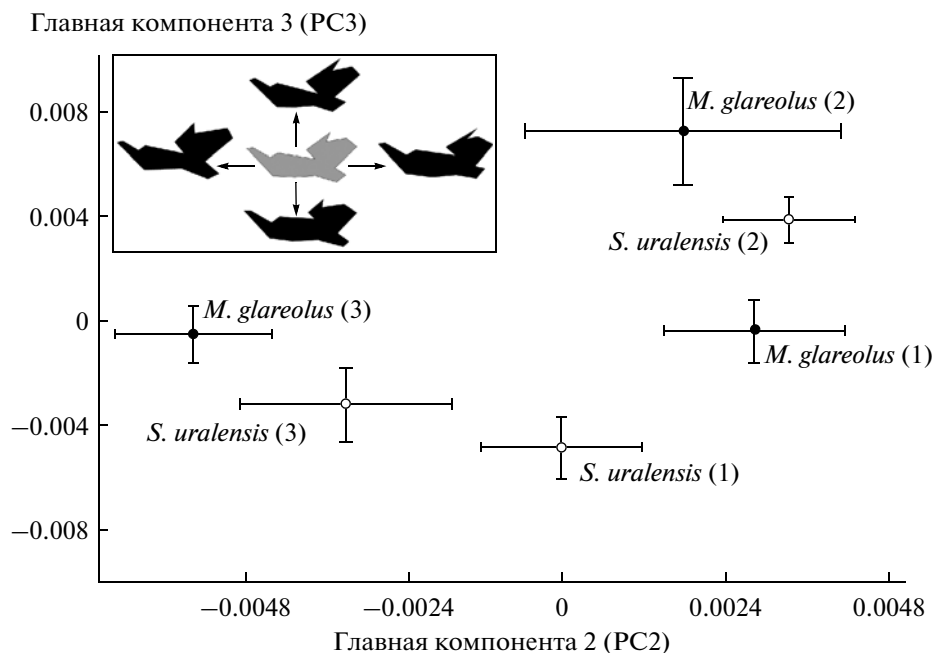
Локалитеты: 1 — оренбургский; 2 — илекский; 3 — егинсайский. Теневые конфигурации в рамке характеризуют направления изменения формы нижней челюсти обоих видов вдоль соответствующих канонических осей.

третьей канонических осей вблизи друг от друга (их стандартные ошибки в большинстве случаев перекрываются), но они значимо удалены от соответствующих пар выборок из других географических точек. Параллелизм смещения популяционных центроидов обоих видов прямо указывает на сходство их морфогенетической реакции на одни и те же локальные условия, а также не только на морфогенетическую, но и на экологическую природу согласованной изменчивости формы нижней челюсти вдоль второй и третьей канонических переменных. Интересно, что ординаты центроидов синтопных пар видов формируют в морфопространстве треугольник и отражают взаимное географическое положение выборок. Примечательно также, что выборки наиболее южного и обитающего в более засушливых условиях егинсайского таксоцена наиболее удалены от прочих выборок и в общем морфопространстве.

Второй вариант анализа географической изменчивости сравниваемых видов в широтном направлении выполнен на синтопных и синхронно собранных выборках из популяций Башкортостана. В данном случае представлены результаты анализа главных компонент формы по прокрустовым координатам (рис. 3, 4). На первые четыре главные компоненты приходится 92% от общей

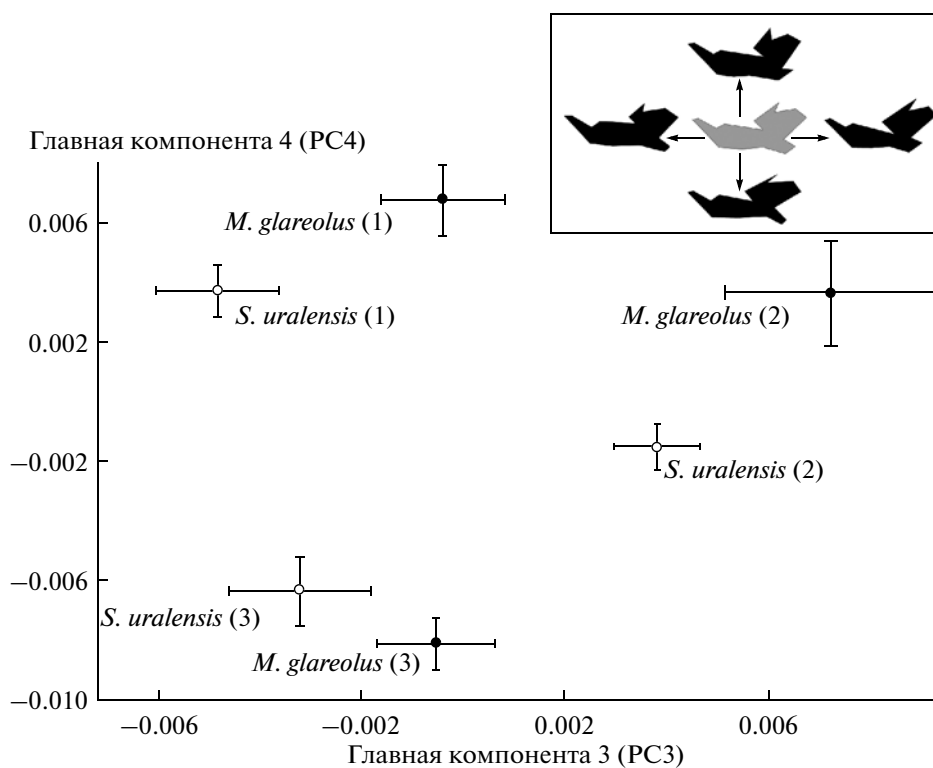
дисперсии, причем доля дисперсии вдоль первой главной компоненты составляет более 80%. Наряду с таксономическими различиями вдоль первой главной компоненты проявляются и морфофункциональные особенности каждого вида, связанные со спецификой их экологии, а также ролью в сообществе. Поэтому на первую компоненту (PC1) и приходится наибольшая доля общей дисперсии. Резкое расхождение сравниваемых видов по форме нижней челюсти вдоль первой главной компоненты прямо указывает на специфику использования данных пищедобывающих структур симпатрическими видами, что и позволяет им успешно сосуществовать в одних и тех же биотопах. Мы исключили первую главную компоненту из дальнейшего анализа, что позволило избавиться от таксономически и функционально обусловленных видовых различий в форме нижней челюсти у мышей и полевок.

Степень сопряженности географической изменчивости вдоль второй, третьей и четвертой компонент при исключении первой главной компоненты (PC1) оказалась тоже высокой. В данном случае также наблюдается сходная картина взаимного сближения центроидов одноименных выборок обоих модельных видов в пространствах



**Рис. 3.** Размещение центроидов выборок (с учетом стандартных ошибок) из синтопных популяций симпатрических видов – малой лесной мыши (*S. uralensis*) и рыжей полевки (*M. glareolus*) – в Башкортостане в плоскости второй и третьей главных компонент формы нижней челюсти.

Локалитеты: 1 – южно-башкирский; 2 – кутанакский; 3 – уфимский. Теневые изображения отражают направления изменений в конфигурации мандибулы вдоль осей; центральная конфигурация серого цвета соответствует консенсусу.



**Рис. 4.** Сравнение расположения центроидов выборок из синтопных популяций (с учетом стандартных ошибок) малой лесной мыши (*S. uralensis*) и рыжей полевки (*M. glareolus*) в Башкортостане в плоскости третьей и четвертой главных компонент (PC3, PC4), характеризующих изменчивость формы нижней челюсти (все обозначения как на рис. 3).

второй и третьей, а также третьей и четвертой главных компонент (см. рис. 3, 4).

На рис. 3 показано размещение центроидов выборок из популяций обоих видов. Хорошо видно, что центроиды каждой пары синтопных выборок сравниваемых видов, взятых из одного и того же локалитета, во всех случаях расположены вблизи друг от друга. Центроиды локальных выборок рыжей полевки вдоль второй главной компоненты расположены в соответствии с последовательностью географического размещения этих локалитетов в направлении с севера на юг (Уфа → Б. Куганак → Ира), что указывает на проявление широтной географической изменчивости формы челюсти у этого вида. Однако в комплементарных выборках малой лесной мыши данная последовательность искажается из-за уклонения куганакской выборки (Уфа → Ира → Б. Куганак).

Напомним, что куганакская выборка мыши, как и соответствующая ей выборка рыжей полевки, взяты в зоне техногенного загрязнения токсическими нефтепродуктами участков прибрежного лесного массива в пойме р. Белой. Поэтому морфогенетическое уклонение куганакской выборки мыши (как, впрочем, и рыжей полевки) можно с некоторой осторожностью связать с влиянием техногенного фактора. При этом можно заключить, что малая лесная мышь проявила несколько большую морфогенетическую реактивность и фенотипическую пластичность при хроническом воздействии данного техногенного загрязнения, чем рыжая полевка. Ранее это нами было показано и для пары видов красная полевка (*M. rutilus*) — малая лесная мышь (Большаков и др., 2012).

В то же время можно заметить, что вдоль второй оси размах межвыборочных различий между самой южной (Ира) и самой северной (Уфа) выборками у рыжей полевки больше, чем у малой лесной мыши. Это обстоятельство косвенно указывает на несколько меньший размах собственно географической изменчивости у малой лесной мыши по сравнению с рыжей полевкой. Следовательно, можно предполагать, что широтная географическая изменчивость у мыши выражена несколько слабее, а “техногенная” компонента изменчивости — сильнее, чем у полевки.

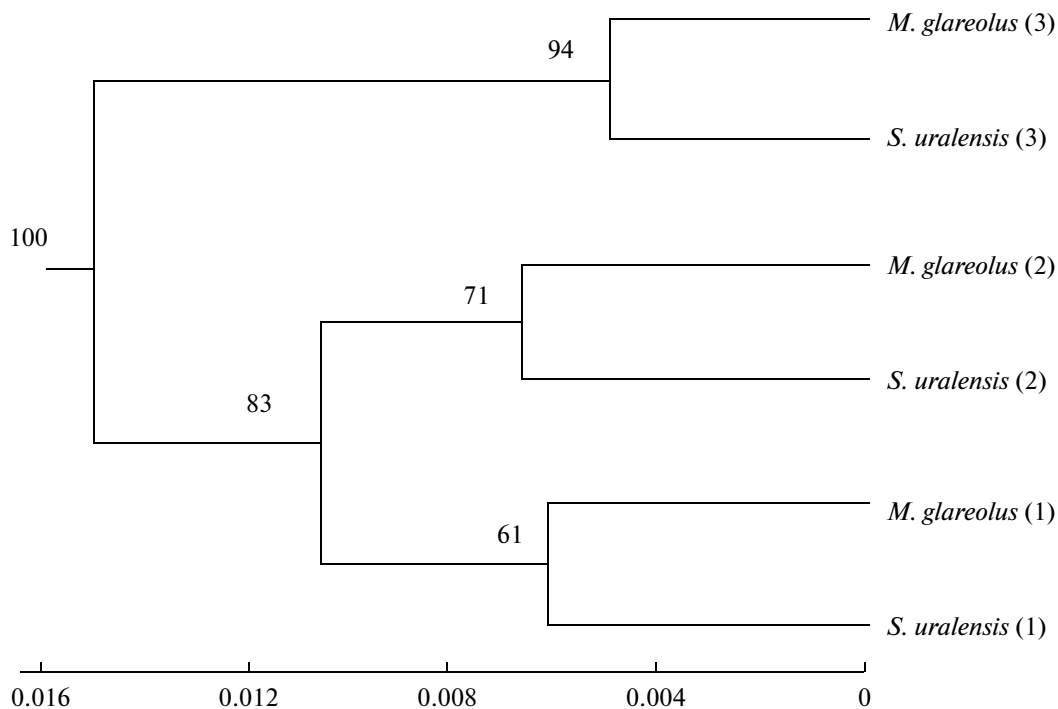
Вдоль третьей главной компоненты проявилась отчетливая “техногенная” морфогенетическая реакция, поскольку центроиды импактных куганакских выборок обоих видов сместились приблизительно с одинаковым размахом значений ординат в противоположном направлении от условно контрольных выборок (Ира, Уфа) в область положительных значений третьей главной компоненты (у мыши различия выражены все же несколько больше, чем у полевки). На теневых конфигурациях нижней челюсти видно, что в им-

пактных выборках обоих видов усиливается рост сочленовного и венечного отростков в дорзальном направлении, но при этом ингибируется рост тела челюсти как в дорзальном, так и в каудальном направлениях, причем происходит укорочение диастемы с некоторым загибанием кверху резцовой части мандибулы.

Проанализируем также сочетанную межгрупповую изменчивость вдоль третьей и четвертой главных компонент. Из рис. 4 хорошо видно, что и в этом случае наблюдается сопряженность межгрупповых различий: центроиды одноименных синтопных выборок двух видов наиболее сближаются друг с другом в плоскости третьей и четвертой осей, т.е. также наблюдается отчетливый параллелизм межгрупповой изменчивости формы нижней челюсти у сравниваемой пары видов.

Межгрупповую изменчивость вдоль третьей оси — PC3 (см. рис. 4), которую можно интерпретировать как сопряженную техногенную изменчивость, мы уже рассматривали выше (см. рис. 3). Этот аспект отражает параллельную *техногенную изменчивость* двух симпатрических видов как их неспецифическую морфогенетическую реакцию на фактор общего техногенного загрязнения местообитаний. Вдоль четвертой главной компоненты PC4 проявилась собственно сопряженная широтная географическая изменчивость: проекции значений выборочных центроидов на эту ось строго соответствуют последовательности взаимного географического расположения выборок от наиболее южного до наиболее северного таксоцена. При этом несколько больший размах географической изменчивости имеет рыжая полевка. Примечательно, что сопряженная “техногенная изменчивость” видов несколько больше по величине дисперсии, чем собственно широтная географическая изменчивость (дисперсия вдоль PC3 несколько превышает таковую вдоль PC4) или по крайней мере они сопоставимы по величине (дисперсия PC2 содержит и географическую и техногенную компоненты изменчивости). Данный вывод согласуется с аналогичным выводом, полученным нами ранее при сравнении серии локальных популяционных группировок у одного из этих видов — *S. uralensis* (Большаков и др., 2012).

Параллелизм географической изменчивости формы нижней челюсти у сравниваемых синтопных популяционных группировок рыжей полевки и малой лесной мыши в Башкирии проявился и при кластерном анализе ординат центроидов выборок (рис. 5). Расчеты проводили на основе метрики евклидовой дистанции по значениям центроидов для четырех главных компонент (PC2–PC5) с помощью алгоритма UPGMA (невзвешенного парного группирования по усредненным значениям). Полученная при расчетах величина



Евклидова дистанция по центроидам выборок (PC2–PC5)

**Рис. 5.** Кластерный анализ (UPGMA) ординат центроидов синтопных выборок рыжей полевки (*M. glareolus*) и малой лесной мыши (*S. uralensis*) из южно-башкирского (1), куганакского (2) и уфимского (3) таксоценов в Башкортостане (1986 г.) на основе четырех главных компонент (PC2–PC5).

на кофенетической корреляции  $\text{Coph} = 0.91$  отражает хорошую сопряженность исходной матрицы и финальной, полученной в процессе кластеризации. Из рис. 5 видно, что все пары синтопных выборок обоих симпатрических видов группируются друг с другом в общие субкластеры при достаточно высокой статистической бутстреп-поддержке (от 61 до 94%) на основе 100 повторных реплик. Заметим, что кластерный анализ, формально подтвердивший сопряженность географической изменчивости симпатрических видов, также выявил иерархию на уровне локальных “таксоценов”, объединяющих эти виды по сходству формы нижней челюсти. Из общей структуры кластера следует, что южно-башкирский (пос. Ира) и куганакский (ст. Б. Куганак) комплексы видов ближе друг к другу по форме мандибулы, чем северный – уфимский (окр. г. Уфа) таксоцен. Этот результат несколько неожидан, поскольку из рассмотренных выше данных можно было бы, скорее, ожидать, что общее уклонение центроидов куганакских синтопных выборок обоих видов вдоль третьей главной компоненты должно привести к тому, что и куганакский таксоцен будет наиболее своеобразен. Поэтому, учитывая совокупность значений ординат центроидов выборок вдоль четырех главных компонент

(PC2–PC5), характеризующих изменчивость формы нижней челюсти симпатрических видов, по которым и был проведен кластерный анализ, можно заключить, что сопряженная широтная географическая изменчивость (т.е. “географическая” изменчивость на уровне “таксоцена”) оказалась больше, чем сопряженная “техногенная” изменчивость.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В итоге проведенного исследования установлен отчетливый параллелизм географической изменчивости в синхронно собранных синтопных выборках двух симпатрических видов – малой лесной мыши и рыжей полевки. Согласованность географической изменчивости формы нижней челюсти как в долготном, так и широтном направлениях свидетельствует о высоком коэволюционном потенциале сравниваемых видов. Одновременно обнаружено проявление сопряженной техногенной изменчивости как одного из аспектов географической изменчивости этих симпатрических видов, связанного с отдаленными морфогенетическими последствиями хронического влияния техногенного загрязнения на индивидуальное развитие грызунов импактной террито-

рии. И в этом случае у видов выявился коэволюционный потенциал, поскольку они проявили сходную, хотя и не равную по величине размаха морфогенетическую реакцию. Несмотря на то, что собственно географическая изменчивость превышает техногенную, последняя может приближаться к ней по размаху и, следовательно, тоже должна учитываться как эволюционно-экологический фактор.

Работа выполнена при поддержке гранта Президента РФ (проект № НШ-5325.2012.4), Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 11-04-00720) и Программы фундаментальных исследований УрО РАН (проект № 12-С-4-1031).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Большаков В.Н., Васильев А.Г., Васильева И.А.* и др. Техногенная морфологическая изменчивость малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pall.) на Урале // Экология. 2012. № 6. С. 427–433.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В.* и др. Соотношение морфологического и таксономического разнообразия сообществ грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа на Южном Урале // Экология. 2010. № 2. С. 119–125.
- Джиллер П.* Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
- Жерихин В.В.* Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Изд-во КМК, 2003. 542 с.
- Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Одум Ю.* Экология. М.: Мир, 1986б. Т. 2. 376 с.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В.* Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 297 с.
- Чернов Ю.И.* Экология и биогеография: избранные работы. М.: Изд-во КМК, 2008. 580 с.
- 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.
- Mouillot D., Graham N.A.J., Villéger S.* et al. A functional approach reveals community responses to disturbance // Trends in Ecology & Evolution. 2013. V. 28. № 3. P. 167–177.
- Rohlf F.J.* TpsUtil, file utility program, version 1.47. — 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., Slice D.* Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // Syst. Zoology. 1990. V. 39. № 1. P. 40–59.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D.* et al. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier: Acad. Press, 2004. 443 p.