

## КОНЦЕПЦИЯ МОРФОНИШИ В ЭВОЛЮЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ

© 2021 г. А. Г. Васильев\*

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202*

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

Поступила в редакцию 01.04.2020 г.

После доработки 26.11.2020 г.

Принята к публикации 09.12.2020 г.

Представлена эволюционно-экологическая концепция морфониши (morphoniche) как части многомерной экологической ниши, характеризующая пределы фенотипической пластичности особей, ценопопуляций и таксоценов в морфопространстве. Феном — морфофункциональная оболочка особи — базовая часть ее индивидуальной экологической ниши и многофункциональный “биоинструмент”, выполняющий в популяции и сообществе генеративные, трофические и средообразующие функции. Он характеризует морфологический облик особи и служит ее индивидуальной морфонишей. Геометрическая морфометрия позволяет соотнести морфониши в общем морфопространстве, оценить сопряженные морфогенетические реакции особей на изменения аут- и синэкологических факторов. Эпигенетическая система популяции параметризует потенциальное морфопространство, ограничивая веер допустимых инвариантов морфогенеза. Объем морфопространства популяции, отражая морфогенетические реакции на диапазон локальных экофакторов, позволяет оценить ее реализованную морфонишу. При многолетнем анализе реализованных морфониш оценивается потенциальная популяционная морфониша. Часть сообщества (таксоцен) — ценопопуляции близких симпатрических видов — формирует модель ценоотической морфониши. Соотношения объемов реализованных и потенциальных морфониш позволяют оценить адаптивный модификационный потенциал, индекс оптимальности реализованных морфониш особей, ценопопуляций и таксоценов, выявить границы их фенотипической пластичности и риск эволюционно-экологического кризиса.

*Ключевые слова:* эволюционная экология, экологическая ниша, феном, популяция, изменчивость, морфопространство, геометрическая морфометрия

**DOI:** 10.31857/S0367059721030094

Эволюционная экология к середине XXI в. может занять одно из центральных мест в биологии в связи с необходимостью прогнозирования быстрых перестроек биоты, вызванных антропогенными, климатогенными и биотическими изменениями среды [1, 2]. Высока вероятность возникновения к концу XXI в. глобального и региональных биоценологических кризисов на фоне общего снижения биоразнообразия [3–5]. Поэтому обсуждается необходимость пересмотра эволюционно-экологических представлений на основе возникшей в начале XXI в. концепции расширенного эволюционного синтеза — РЭС (Extended Evolutionary Synthesis — EES) [6–8]. Концепция РЭС основана на новом понимании роли эпигенетической изменчивости и наследственности — трансгенерационного наследования стресс-индуцированных эпигенетических изменений, связанных с процессом развития, в быстрых перестройках морфогенеза [9, 10]. РЭС дополнен теорией конструирования ниши — ТКН (Niche Construction Theory — NCT) [11], согласно кото-

рой организмы способны активно изменять условия индивидуальной и групповой среды, в том числе путем постройки гнезд, ловчих сетей, нор, коконов, а также изменять морфогенез, поведение особей и процессы средообразования. Это влияет на условия жизни и развитие особей последующих поколений и на другие виды, изменяя вектор и степень давления отбора, превращая “конструирование ниши” в особый эволюционно-экологический фактор [11].

Поскольку новая эпигенетическая трактовка механизмов эволюции в русле РЭС допускает быстрые эволюционно-экологические перестройки за относительно короткие исторические времена [8–10, 12], то появляется возможность выявлять и прогнозировать микроэволюционные и другие быстрые морфогенетические изменения компонентов биоты. Ключевой аспект прогнозирования ожидаемых ценоотических кризисных явлений — разработка новых подходов к количественной оценке и методологии мониторинга экологических ниш. Такой мониторинг должен

быть основан на выявлении пределов фенотипической пластичности [13, 14] и устойчивости иерархических биосистем в измененных условиях.

Применение методов геометрической морфометрии [15–18] дает возможность отдельно анализировать изменчивость размеров и формы объектов, а также допускает морфогенетическую трактовку выявляемых различий [17, 19, 20]. Данный подход позволяет изучать в общем морфопространстве сопряженную морфогенетическую изменчивость разных по размерам видов, оценивая их сопряженную реакцию на изменение факторов среды [20]. Один из таких вероятных подходов, с моей точки зрения, должен быть связан с концепцией морфологической ниши – морфониши (МН) (*morphoniche* – MN).

Цель настоящего исследования – попытка построения эволюционно-экологической концепции морфониши, характеризующей пределы фенотипической пластичности особей, ценопопуляций и сообществ (таксоценов) на основе методов геометрической морфометрии. Особое внимание посвящено разработке общей методологии и конкретных способов оценки соотношений морфопространств, занятых морфонишами особей, ценопопуляций и таксоценов, а также их изменений в разных условиях.

### ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША И ЕЕ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Хорошо известны классические представления Дж. Гринелла, предложившего понятие экологической ниши (ЭН) как местообитания [21], а также Ч. Элтона [22], рассматривавшего ЭН как функциональный потенциал вида. Дж. Хатчинсон [23] сформулировал представление о многомерной нише вида, характеризующей пределы толерантности вида к факторам (условиям и ресурсам) среды. С этих позиций комплекс требований вида к условиям среды представляет собой сочетание всех условий и ресурсов, которые необходимы для его существования и выживания, а результаты многомерной ординации состояний особи или популяции в пространстве всех необходимых ресурсов/условий можно представить в виде гиперобъема в гиперпространстве. Дж. Хатчинсон развил также представления о фундаментальной и реализованной нишах [24]. Под фундаментальной нишей он понимал максимально возможный гиперобъем, характеризующий весь комплекс состояний факторов, ограничивающий выживание особей вида. Реализованная ниша представляет собой меньший (или теоретически равный) гиперобъем в пределах фундаментальной, который осуществлен в конкретных условиях биотического окружения. Исходя из этого максимально возможную

реализацию ЭН иногда еще определяют как потенциальную нишу [25]. Очевидно, что при изучении сообщества необходимо рассмотрение ЭН всех его видовых компонентов в общем “нишевом пространстве” [см. 25, 26].

Традиционно ЭН является категорией, обусловленной самим видом, а не характеристикой среды его обитания [27, 28]. Свободные ниши не существуют, имеются лишь свободные ресурсы, которые могут освоить виды при формировании у них адаптаций, т.е. реализованных ниш. Исчезновение (вымирание) вида ведет и к исчезновению в сообществе его ниши. При этом биоценоз “предоставляет” ценопопуляциям синтопных видов экологические лицензии (ЭЛ) – потенциально доступные местообитания, включающие необходимые условия и ресурсы, которые могут быть свободными или частично использованы другими видами. Термин ЭЛ был предложен К. Гюнтером [29], но его более содержательная трактовка дана В.Ф. Левченко и Я.И. Старобогатовым [27, 30]. Это решило коллизию потенциально “свободной ниши” при замене ее “свободной лицензией”. В.Ф. Левченко указал, что ЭЛ – вакантная “должность” вида [27], тогда как по Ю. Одуму ФН – “профессия” вида [26]. ЭЛ служит той потенциально доступной, “свободной” частью среды обитания, которую может освоить и занять ЭН вида. Концепция ЭЛ принципиально важна для теории ЭН, но, к сожалению, почти не рассматривается экологами и эволюционистами [31].

Одна из догм экологии сообществ – принцип конкурентного исключения (*competitive exclusion*) Г.Ф. Гаузе и Т. Парка [32, 33], согласно которому два экологически близких вида-конкурента не могут продолжительно сосуществовать в одном и том же месте (биотопе, локалитете). Данный принцип определяет основной механизм дифференциации ниш, снижающий внутри- и межвидовую конкуренцию. При изучении островных сообществ были сформулированы принципы конкурентного высвобождения (*competitive release*) ниш (расширения ниш при исчезновении конкурентов) [34, 35], лимитирующего сходства (*limiting similarity*), сортировки (*species sorting*) и упаковки видов (*species packing*) [36, 37]. Понятие ЭН является ключевым в экологии сообществ, тесно связано с проблемой конкуренции и ее ролью в организации сообществ, а также механизмов (правил) их сборки (= ассемблирования – *assemblage*), включая влияние экологических фильтров (*ecological filtering*) [14, 37, 38], и продолжает быть предметом дискуссий. Известно противостояние двух школ – детерминистов [39, 40] и стохастиков [41–43]. Дискуссия привела к пересмотру методологических подходов, использованию нулевых моделей в биологически корректной форме [42, 43], коррекции ряда правил сборки сообществ [42–44] и внедрению методов многомер-

ной статистики [31, 45, 46] при тестировании гипотез о процессах ассемблирования сообществ, оценки конкурентных отношений [47], а также перекрывания и дифференцировки ниш [48, 49]. Многообразие различных представлений в конце XX в. об ЭН и роли конкуренции в организации и структурировании сообществ, а также возможности применения морфологических методов для характеристики ЭН проанализированы в обзорах [50–52].

При анализе процесса сборки (ассемблирования) сообществ и формировании ЭН видов обычно принято учитывать соотношение конкуренции и экологической или биотопической фильтрации (ecological or habitat filtering) видов [38, 53]. Проблемам внутри- и межвидовой конкуренции и их роли в сборке сообществ и формировании ЭН посвящено много работ [например, см. 35, 51, 52, 54–56].

Для нас важно обсуждение представлений о возможности использования морфологических и морфофункциональных подходов для характеристики и сравнения ЭН. Такая идея возникла еще у Дж. Гринелла [57], который рассматривал морфологические признаки как некие морфофункциональные индикаторы, позволяющие косвенно характеризовать сходство ЭН сравниваемых видов.

Р. Макартур [58] пришел к выводу о том, что термины “ниша” и “фенотип” во многом аналогичны: имеют неопределенно большое число переменных, в том числе и много общих, а также полезны при сравнении особей и видов. С этой идеей хорошо согласовался особый подход сравнения ниш по морфологическим признакам, который одним из первых применил Л. Ван Вален [34], использовавший длину и толщину клюва у птиц как функциональные признаки для измерения ширины трофической ниши (ШН). При сравнении изменчивости островных и материковых видов птиц он показал, что наблюдается прямая связь между шириной ниши и морфологической изменчивостью. Эта идея оказалась перспективной и полезной, хотя ряд выводов был статистически оспорен [см. обзоры 50–52].

Некоторые подходы к оценке ШН описаны П. Джиллером [59]. В качестве ШН обычно предлагается использовать среднеквадратичное отклонение или размах значений распределения того или иного ресурсного показателя, т.е. некую меру его изменчивости у данного вида [60]. Для оценки перекрывания ниш двух видов исходно было предложено использовать отношение разности между средними значениями их распределений к усредненной обобщенной величине внутригрупповых среднеквадратичных отклонений [см. 59]. Были предложены и другие способы оценки ШН и степени перекрывания ниш по на-

бору ресурсов [61–64]. Эти меры применимы для парного сравнения видов по отдельным ресурсным признакам, но в случае многомерных сравнений будут иными [65].

Дж. Хатчинсоном [66] для гильдий таксономически близких видов (по принятой нами терминологии – таксоценов) предложено эмпирическое правило (его часто называют правилом или отношением Хатчинсона), что соотношение средних размеров тела или кормодобывающих органов (например, клювов птиц) между ближайшими по размерам симпатрическими видами составляет приблизительно 1.28–1.30. Вероятными механизмами этого соотношения предполагались сортировка и отбор видов из их регионального пула или то, что такой сдвиг размеров тела и кормодобывающих морфоструктур симпатрических видов должен способствовать снижению межвидовой конкуренции. Однако после применения “нулевой модели” регулярность соотношения 1.3 при повторном пересчете материалов Хатчинсона статистически не подтвердилась [43]. Тем не менее реальность смещений размерных характеристик видов несомненна и продемонстрирована в ряде исследований [см. 50, 67].

Изменчивость морфологических и морфофункциональных характеристик используется при оценке структурирования сообществ и анализе соотношения факторов конкуренции и фильтрации видов местообитанием в русле нового направления экологии, основанного на признаках (trait-based ecology), – признаковой экологии (= экоморфологии) [68–70] и функциональной экологии [71, 72]. Предложено использовать соотношение дисперсий морфологических признаков для четырех иерархических уровней – индивидуального, популяционного, ценотического и регионального, что позволило оценить соотношение роли внешнего и внутреннего фильтров в организации и функционировании популяций и сообществ [14].

Другой подход связан с оценкой гиперобъема (hypervolume) видовых пространств, моделирующих ЭН и их размещение в многомерном пространстве [38, 73]. Существует также много методов и индексов оценки функционального разнообразия (functional diversity) [74, 75]. Для этих целей перспективно использование мер внутри- и межгруппового морфоразнообразия (morphological disparity), опирающихся на дисперсионные и дистанционные методы сравнения [76–78].

Еще один подход развивается на основе соотношения филогенетического и морфологического разнообразия [79, 80], что позволяет связать функциональные свойства с эволюционным становлением сообществ. Пересмотр ряда эволюционных представлений в рамках эпигенетической теории эволюции (ЭТЭ) и русле концепции рас-

ширенного эволюционного синтеза (РЭС) требует пересмотра прежних интерпретаций в признаковой экологии (экоморфологии) сообществ и новой трактовки быстрых эволюционно-экологических перестроек в свете новейших открытий в области эпигенетического “мягкого” наследования (epigenetic soft heredity) [9, 10, 12].

Дж. Хатчинсон [81] выделил два варианта сегрегации ЭН по адаптации видов к региональным абиотическим условиям: “сценотическим” (scenopoetic) переменным, которые не связаны друг с другом и не являются причиной межвидовой конкуренции, а также к локальным биотическим характеристикам — “биотическим” (biotomic) переменным, которые могут способствовать конкурентным отношениям. В рамках географического моделирования и картирования ниш [31, 82] первая группа условий может быть использована для моделирования “Гриннеллианской ниши” (Grinnellian’ niche), характеризующая региональные абиотические условия местообитаний (habitat environment). Вторую группу локальных функциональных ресурсов — трофические и другие биотические переменные — предлагается учитывать при моделировании локальной “Элтоннианской ниши” (Eltonian’ niche). На основе использования ГИС и методов географического моделирования ЭН развивается представление о разных пространственных масштабах моделей этих ниш [31]. Разработано много методов географического моделирования потенциального размещения ЭН видов в пространстве (ENFA [83], Maxent [84]), позволяющих осуществлять пространственное моделирование распределения видов — species distribution modeling (SDM) [83] и моделирование экологических ниш — ecological niche modeling (ENM) [31]. Аналогичные подходы, названные экометрикой — ecometric [85], а также функциональной биогеографией [80], разработаны для географического моделирования изменений морфопространства у определенных таксономических групп видов и метасообществ (metacommunities).

Даже краткий обзор показывает, насколько сложна и противоречива проблематика, связанная с общей теорией ЭН, оценкой соотношения конкуренции и фильтрации видов из регионального пула, правилами и механизмами ассемблирования сообществ. Сказанное выше дает основания использовать морфологическое разнообразие популяций, видов и таксоценов при косвенной характеристике ЭН [86].

#### ФЕНОМ КАК ПЕРВИЧНАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША И ИНДИВИДУАЛЬНАЯ МОРФОНИША

В предыдущем разделе было показано, что при характеристике ЭН и анализе организации сообществ

часто используют функциональные морфологические и морфофизиологические признаки [34, 46, 52, 80]. К ним можно отнести общие размеры и массу тела, промеры кормодобывающих морфоструктур, органов движения, размеры и форму листьев и других частей растений, а также абсолютную и относительную массу ряда внутренних органов — морфофизиологические индикаторы [87]. Их использование облегчает интерпретацию различий ЭН между сравниваемыми группами. Поэтому возникает необходимость выделить морфофункциональную компоненту ЭН, или морфонишу.

Термин морфониша, как и использование морфологических признаков при сравнении экологических ниш, — не новшество. Идея применения морфологического объема как части морфопространства, занятого ординатами особей или центроидами видов, известна давно [45, 46, 78]. Возможность сравнения в морфопространстве морфологических объемов выборок — морфологических аналогов ЭН на основе разных способов оценки морфоразнообразия (morphological disparity), показали М. Фут [76], Д. Эрвин [77] и И.Я. Павлинов [78]. Ю.В. Чайковский [88] рассматривал “морфониши” и “функционалиши” видов. П.В. Озерский [89] ассоциировал “морфонишу” с экологической субнишей определенной морфы в популяции. Упоминание термина морфологическая ниша есть у Ю.Г. Пузаченко и А.В. Абрамова [90].

Для обозначения полигона и/или эллипсоида изменчивости ординат (2D, 3D convex hull) локального сообщества в морфопространстве при характеристике обобщенной морфологической компоненты биоразнообразия А. Барноски [91], а вслед за ним Д. Фонтането с соавт. [92] используют термин морфоскаф/морфоскейл (morphospace). Новые подходы к многомерной характеристике ЭН в виде гиперобъемов (hypervolume) [38, 93, 94] продолжают линию Дж. Риклефса и его коллег [45, 46, 86] и развивают принципиально новые методы оценки их объемов ЭН в пределах выпуклой оболочки (convex hull) и мер их перекрывания в гиперпространстве с учетом щелей и пустот между ординатами [73]. Все это указывает на необходимость терминологически обозначить морфологический аспект ЭН в морфопространстве от индивидуума до сообщества в режиме taxon-free [14, 95].

Поэтому термин *морфониша* нельзя считать только нашим изобретением. Однако для нас важна содержательная, концептуальная сторона этого понятия, опирающегося на эпигенетические и морфогенетические представления о формировании морфологического разнообразия в индивидуальном развитии и модель Риклефсианской ниши [см. ниже]. Следует также подчеркнуть, что, поскольку теория конструирования ниш

ши – ТКН [11] – предполагает активную роль особей в формировании ЭН и среды обитания, крайне важным представляется изменение и морфогенетическое “конструирование” необходимых для выживания морфофункциональных особенностей особей за счет реализации спектра возможных адаптивных модификаций в процессе развития. Пул потенциально доступных модификаций исторически накапливается в эпигенетической системе популяции за счет трансгенерационного эпигенетического наследования и тиражирования измененных профилей ДНК, задающих определенные морфогенетические траектории как адаптивные реакции на трансформации среды [9, 12],

Как мне представляется, морфониша – часть многомерной экологической ниши, характеризующей допустимые и реализованные в индивидуальном развитии пределы фенотипической пластичности синтопных биологических объектов. С одной стороны, это многомерная характеристика морфологического облика (структуры, формы и размеров) отдельных особей, ценопопуляций или сообществ (таксоценов), а с другой – область их ординатами морфопространства (морфологический гиперобъем). В последнем случае она прямо ассоциируется с нишей [см. 45, 46, 78]. Ниша – некое пространство (вместилище), поэтому морфониша это часть многомерного морфопространства, ограниченного пределами допустимой фенотипической пластичности морфоструктур для данной особи или группы особей. Во многом я согласен с Г.И. Шенбротом, считавшим, что “...При помощи морфологических индикаторов, вероятно, можно достаточно адекватно отразить взаимное расположение центров экологических ниш в пространстве ресурсов, так как связь между экологическими особенностями животных и обеспечивающими эти особенности морфологическими структурами является общим правилом (хотя из него и возможны исключения, связанные с полифункциональностью морфологических структур)” [51, с. 14]. Высказанная Ван Валеном [34] нишевая вариационная гипотеза – НВГ (niche variation hypothesis – NVH) – предполагает, что увеличение ширины популяционной ниши связано с более высокой степенью индивидуальной специализации.

Вероятно, именно на основании этой гипотезы Г.И. Шенброт пришел к заключению, что “...Применение морфологических индикаторов для определения ширины и перекрытия ниш представляется весьма сомнительным, поскольку гипотеза связи амплитуды морфологической изменчивости с шириной ниши предполагает, что популяции состоят из наборов узкоспециализированных фенотипов, причем диапазоны этих наборов тем больше, чем шире ниша” [51, с. 14]. Однако на примере многомерного морфометрического сравнения представителей отряда воробьиных

умеренных широт и тропиков Р. Риклефс [46] обнаружил, что, вопреки необходимости соблюдения правила равномерного рассеивания центроидов видов в общем морфопространстве, обеспечивающего снижение конкуренции, ординаты видов более плотно распределены в центре 3D сферы – общего морфопространства, построенного вдоль первых трех главных компонент. Он пришел к заключению, что это явление, означающее возможность значительного перекрытия трофических ниш (особенно в тропиках), должно быть связано с мультифункциональностью морфоструктур и избытком объектов питания. Последнее не опровергает НВГ, но частично ей противоречит и указывает на то, что нельзя прямолинейно переносить диапазон морфологических различий на различия между другими компонентами экологической ниши. В то же время выявлена прямая взаимосвязь между морфологией таксономически близких цихлидовых рыб и использованием пространственных и кормовых ресурсов как на межвидовом, так и внутривидовом уровнях [70]. Напротив, это указывает на возможность оценивать структуру сообществ и особенности пространственной и трофической ниш по изменчивости морфофункциональных признаков, причем при учете внутривидовой морфологической изменчивости точность косвенных оценок ЭН возрастает [14, 70]. Таким образом, скорее всего, не следует придерживаться упрощенной трактовки прямой связи между морфологической изменчивостью и ресурсно-факториальными компонентами ЭН, но опосредованная связь между ними, несомненно, существует [см. 70, 86]. Поэтому я полагаю, что морфологический аспект сравнения ниши (морфониши) характеризует самостоятельную морфофункциональную компоненту, занимающую промежуточное положение между Гриннеллианской и Элтонианской нишами [31, 82].

В чем специфика моих представлений о морфонише? Подчеркну, что морфониша представляет собой самостоятельную часть ЭН – особую ее компоненту, которую формально можно противопоставить другим компонентам, характеризующим совокупную ресурсную ЭН: пространственную, временную, трофическую, биотическую, функциональную. Многие авторы [31, 51, 96] считают все эти компоненты ниши относительно независимыми. Формирование новейших подходов в русле экометрики [85], построение taxon-free (без учета принадлежности к таксону) CWM (community weighted means) моделей [72] и развитие новых методов функциональной биогеографии на основе геометрической морфометрии на уровне региональных метасообществ в аналогичной taxon-free модели [80] показывают, что закономерности морфофункционального отражения свойств Гриннеллианской и Элтонианской ниш во многом специфичны.

Поэтому предлагаю дополнить эти два типа ниш третьим – Риклефсианской нишей, которая многомерно характеризует по комплексу морфологических и морфофункциональных признаков особую область ЭН, соответствующую моему представлению о морфонише, и отражает адаптивную пластичность феномов в процессе индивидуального развития. Напомню, что Р. Риклефс одним из первых использовал для характеристики ЭН морфологический объем (*morphological volume*), занятый ординатами объектов (особей и/или видовых средних) в морфопространстве [45, 46, 86], причем в одной работе [46] использовал для него понятие ниша, поставив, однако, вопросительный знак (= *niche?*).

Риклефсианская ниша (= морфониша) занимает промежуточное положение между Гриннеллианской и Элтонианской нишами, обладая собственными свойствами. На ее формирование существенно влияют как региональные условия, так и локальные ресурсы, но она способна адаптивно изменять свои функциональные возможности по извлечению пространственных, временных, трофических и других биотических ресурсов и отчасти регулировать воздействие региональных условий. В этом смысле морфониша способна активно реагировать в ответ на климато-географические и трофические изменения, т.е. буквально конструируя особую нишу за счет модификаций. Последнее прямо соотносится с развиваемыми ТКН [11] представлениями, связанными в основном с возможностями поведения, изменяющими условия обитания особей, популяций и сообществ. Перестройка морфониши, связанная с морфофункциональными изменениями, неизбежно ведет и к изменению функциональных свойств (расширению экологической лицензии и сдвигу ниши), а также к модификации поведения, направленного на оптимизацию условий. Поэтому представление о морфонише существенно дополняет аргументацию ТКН. Это особенно важно в контексте концепции расширенного эволюционного синтеза (РЭС) [8], включающей и фактор ТКН. Поскольку РЭС допускает возможность быстрых стресс-индуцированных эпигенетических перестроек, способных трансгенерационно наследоваться и изменять онтогенетические траектории [7–9, 12], то анализ эпигенетических и морфогенетических изменений морфониши теоретически позволяет напрямую связать перестройку ЭН в реальном времени с длительными эволюционно-экологическими процессами на разных временных отрезках.

Следует также заключить, что морфониша – это фактически первичная, базовая часть ЭН. Все прочие компоненты ниши необходимо отнести к категории вторичной ЭН (эволюционно-экологического атрибута первичной). Полагаю, что в многомерной модели Риклефсианской ниши в

качестве особого ресурса особей конкретного вида выступает сам видовой феном, динамически изменяющийся на разных этапах онтогенеза, а также его модификационный потенциал. Совокупность свойств первичной (Риклефсианской) и вторичных (Гриннеллианской и Элтонианской) ниш формирует обобщенную ЭН. Морфониша (МН) не только не равна обобщенной эконише (ЭН), но всегда образует только часть ее гиперобъема. Другой аспект МН состоит в том, что ее фенотипическая пластичность потенциально ограничена возможностями эпигенетической и морфогенетической систем, исторически и филогенетически сформированных в единой по происхождению природной популяции/ценопопуляции. В нашем понимании, которое опирается на многолетние феногенетические исследования [97], каждая особь (феном) способна реализовать определенный инвариантный для представителей данной локальной популяции диапазон (вер) онтогенетических [98] и морфогенетических [20] траекторий.

Поэтому при характеристике понятия “морфониша” следует использовать понятие феном – совокупность свойств особи, динамически преобразующихся в онтогенезе от зиготы до сенильного состояния организма, включая все его субклеточные, клеточные, тканевые, органные, морфофизиологические и этологические черты, которые служат необходимыми ресурсами для поддержания ее жизни и участия в размножении. Можно рассматривать феном как первичную морфофункциональную оболочку, выполняющую роль базовой ЭН особи. Феном – особый “развитийный ресурс”, формирующий в процессе онтогенеза морфофункциональную оболочку, позволяющую обеспечивать автономность, целостность, обмен веществ как внутри нее, так и с окружающей средой, поддерживая ее в устойчивом неравновесном термодинамическом состоянии, присущем Жизни. В то же время феном особи – это эволюционно длительно формируемый многофункциональный “биоинструмент”, выполняющий в популяции и сообществе необходимые экологические функции, главным образом трофические, репродуктивные и средообразующие и/или средопреобразующие [см. 99]. Видовой феном является компромиссным системным решением как для самого носителя – особи данного вида, так и сообщества, к которому он относится. В этом смысле феном действительно функционирует как первичная ЭН и обеспечивает функционирование вторичной ниши ЭН, т.е. доступность всех окружающих особей необходимых физических, химических и биологических ресурсов.

Мое представление о МН основано на модели популяционного онтогенеза [97] и инвариантности потенциальных морфогенетических траекторий особей популяции/ ценопопуляции [20]. Все

особи популяции обладают инвариантным набором основных модификаций развития, обусловленных единой эпигенетической системой популяции (эпигенетическим ландшафтом популяции). Объем МН в неблагоприятных условиях возрастает за счет индуцированного стрессом увеличения веера изменчивости и минимален в благоприятных условиях [20, 100] при способности регуляции большинством особей развитий-ной нормы (в понимании И.И. Шмальгаузена).

Поскольку феном в первую очередь воспринимается как морфологический или морфофизиологический облик особи на всех этапах ее индивидуального развития, он на макроуровне может рассматриваться как индивидуальная морфологическая или морфофизиологическая ниша – индивидуальная морфониша (ИМ – *i*-морфониша). В общем виде *i*-морфониша – совокупность всех морфофизиологических, включая этологические, в том числе средообразующие проявления фенома, обеспечивающих автономность, целостность, обмен веществ как внутри нее, так и с окружающей средой.

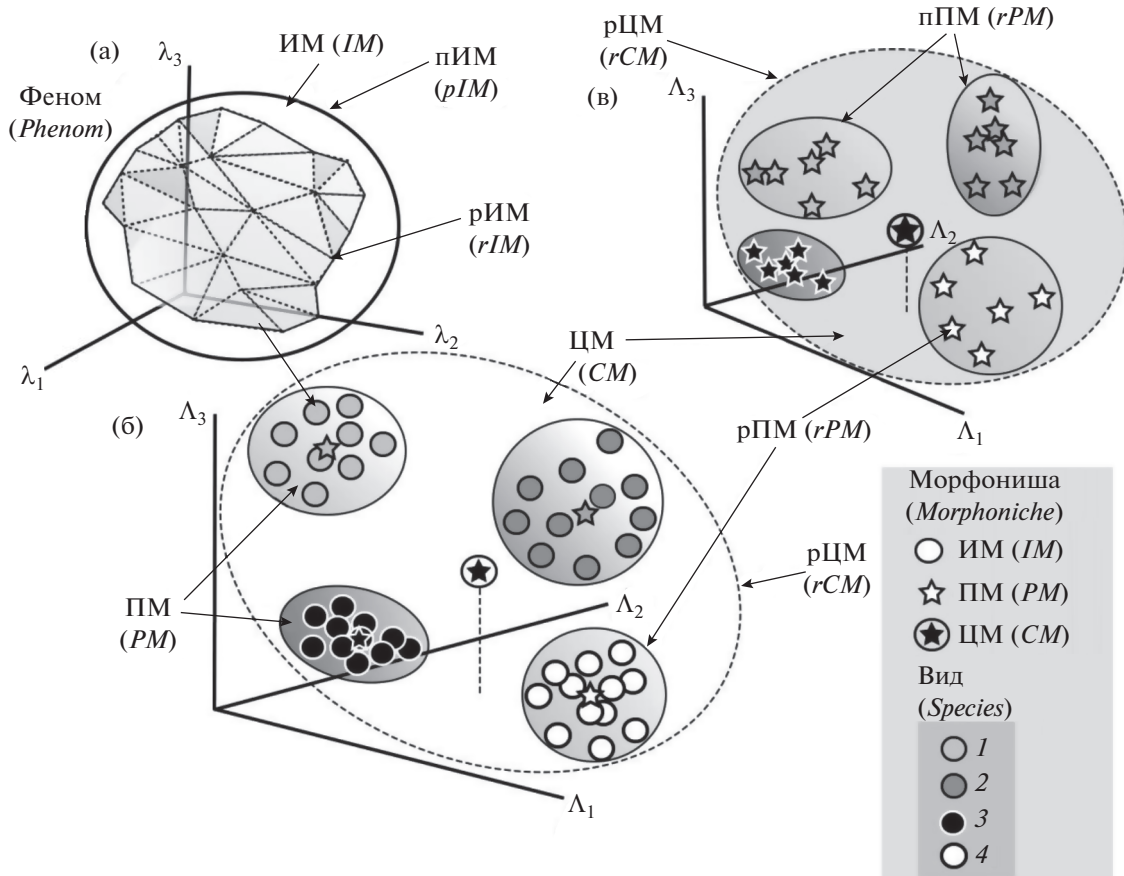
Хороший пример *i*-морфониши – разнообразие размеров, формы и структуры листьев, взятых из разных частей кроны дерева как модулярного организма. Поскольку априорно существует внутрииндивидуальная изменчивость листьев как метамеров, обусловленная разными функциями и условиями развития (например, теневые и световые листья), то их морфология отражает особенности экологической ниши конкретного дерева. При многомерном анализе по комплексу морфологических признаков (например, методом главных компонент – Principal components) ординаты отдельных листьев образуют в общем морфопространстве некий гиперобъем (в случае 3D – объем). Модель ИМ и ее связь с другими иерархически более высокими МН популяции и таксоцена можно представить в виде общей схемы (рис. 1а).

В пространстве первых трех главных компонент полученную конфигурацию ординат в морфопространстве можно представить как эллипсоид их рассеивания. Если соединить все краевые ординаты линиями, используя метод триангуляции Делоне, то эллипсоид будет оконтурен как полиэдр с поверхностью в виде фасет-треугольников (см. рис. 1а). Его границы характеризуют реализованную *i*-морфонишу (рИМ, *ri*-морфониша) на примере листьев кроны модельного дерева. В отдельные годы конфигурация рассеивания ординат и занимаемого ими объема может смещаться относительно средней многолетней. Если рассматривать конфигурацию ординат, полученную из смешанных выборок разных лет, то они приблизятся к гиперобъему/объему, соответствующему потенциальной *i*-морфонише (пИМ, *pi*-морфониша). Последняя ситуация будет ха-

рактеризовать веер основных допустимых морфогенетических траекторий особи в морфопространстве, а гиперобъем приблизится к пределам ее нормы реакции (NoR). При этом в морфопространстве будет отражена реализация максимального возможного набора модификаций морфогенеза (подпрограмм развития) листьев данной особи во взрослом состоянии, т.е. ее почти максимальная индивидуальная фенотипическая пластичность по структуре, форме и размерам взятых для анализа морфоструктур.

Рассмотрим конкретный пример изменчивости размеров и формы листьев выборок деревьев березы повислой (*Betula pendula* Roth.), взятых на участках с разной степенью загрязнения тяжелыми металлами на разном удалении от Средне-Уральского медеплавильного завода в Свердловской области. Материал представлен июльскими сборами листьев на побегах модельных деревьев, произрастающих на трех участках: импактный (0.5–1 км от завода); буферный (3–5 км); контрольный (30 км). Оценки токсической нагрузки техногенных поллютантов на участках основаны на материалах публикации [101]. Исследовали только листья укороченных побегов – брахибласты. Пробы в каждой ценопопуляции брали с 5 деревьев по 5 побегов с каждого. На каждом побеге использовали все листья (от 2 до 4) со второго от его основания укороченного элементарного побега. Листья каждого побега сканировали с помощью планшетного сканера с постоянным разрешением. На изображении листа с помощью программы экранного дигитайзера tpsDig2 Ф.Дж. Рольфа [102] разместили 18 ландмарков (рис. 2а), конфигурация которых характеризует изменчивость формы и отчасти расположения жилок. Размеры листа косвенно оценили по площади полигона, оконтуренного по наружным ландмаркам (landmarks). Наибольшая площадь листьев обнаружена у деревьев контрольного участка, наименьшая – на импактном, а промежуточная – на буферном, что подтверждено результатами однофакторного ANOVA ( $F = 66.51$ ; d.f. = 284;  $p < 0.0001$ ) и парного Q-теста Тьюки. Другими словами, на импактном участке формировались стабильно мелкие листья, т.е. ростовые процессы были угнетены.

Результаты сравнения средних значений канонических переменных для деревьев трех участков (рис. 2б) свидетельствуют о том, что разброс центроидов отдельных особей тесно связан с конкретными ценопопуляциями: ординаты деревьев каждого участка строго локализованы в своей части общего морфопространства. В контрольной ценопопуляции межиндивидуальные различия формы листьев минимальны, наибольший разброс проявляется в группе деревьев буферного участка и достаточно высокий уровень рассеивания центроидов деревьев характерен для импактной группы. Таким образом, модификационное



**Рис. 1.** Концептуальная схема иерархии морфониш на уровне: а – особи (фенома), б – ценопопуляции/популяции и в – таксоцена/сообщества с учетом взаимосвязей между ними. Обозначения морфониш: ИМ (IM) – индивидуальная, ПМ (PM) – ценопопуляционная/популяционная, ЦМ (CM) – таксоценоотическая/ценоотическая; р (r) – реализованная, п (p) – потенциальная;  $\Lambda_1$ – $\Lambda_3$  – оси 3D-морфопространства, в котором размещены ординаты и центроиды ценопопуляций, формирующих таксоцен (ценоз); штриховой линией околнурены ценоотические морфониши. Принятые символы: кружки – ординаты особей, звезды – центроиды реализованных ПМ, звезды в кружках – центроиды реализованной – рЦМ (rCM) и потенциальной – пЦМ (pCM) ценоотических морфониш; 1–4 – номера видов. Модель в виде полиэдра (а) означает реализованную индивидуальную морфонишу фенома – рИМ (rIM), которая помещена внутри сферы (convex hull), соответствующей потенциальной индивидуальной морфонише – пИМ (pIM) в морфопространстве модулярной особи, образованном осями  $\lambda_1$ – $\lambda_3$ .

переключение морфогенеза листьев на разных участках происходит на уровне локальных групп деревьев, что привело к техногенной изменчивости формы их листьев [20].

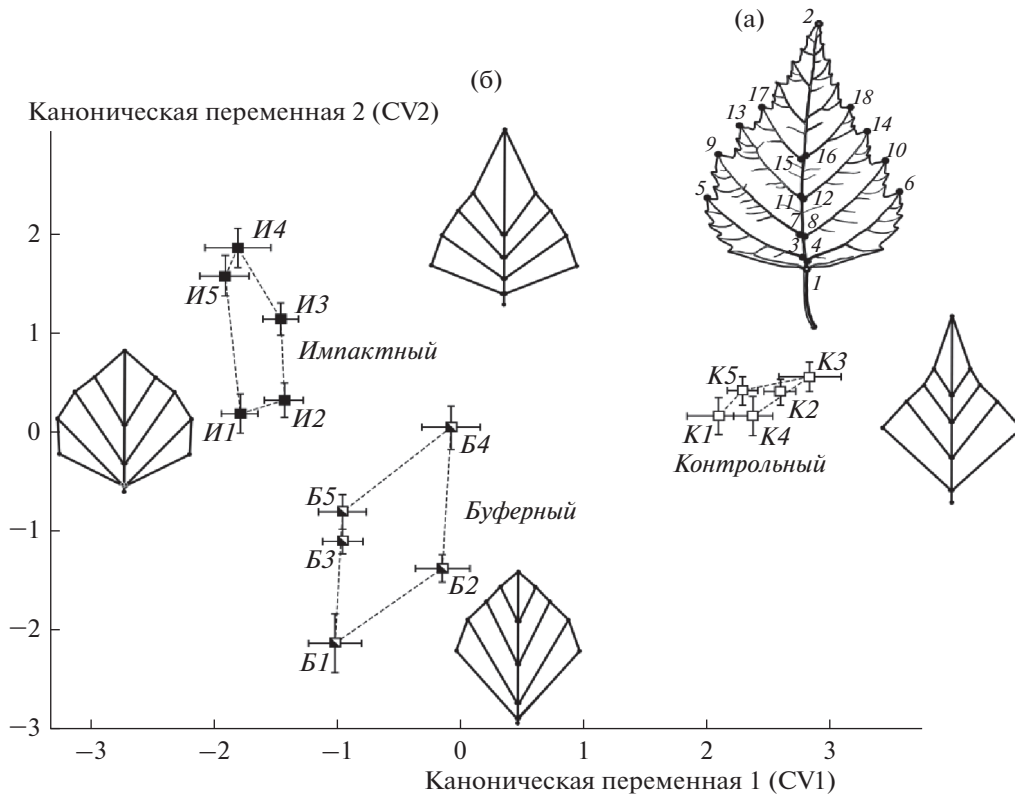
### ПОПУЛЯЦИОННАЯ, ВИДОВАЯ И ЦЕНОТИЧЕСКАЯ МОРФОНИШИ

Многомерный статистический анализ множества особей одной и той же генерации позволяет визуализировать групповую морфонишу в общем морфопространстве. Существование инвариантной для каждой особи данной популяции и в то же время поливариантной системы морфогенеза, формируемой на основе эпигенетического ландшафта популяции [97], обеспечивает образование характерного потенциального морфопространства траекторий развития в данной популяции.

Популяционное морфопространство исторически сформировано как возможность реализации типовых модификаций развития, т.е. морфогенетических реакций на широкий диапазон флуктуаций локальных аут- и синэкологических условий. Это позволяет выделить популяционную морфонишу (ПМ) – р-морфонишу. Множество *i*-морфониш, синхронно изученных в локальной группировке на определенной стадии онтогенеза вида, образуют реализованную популяционную морфонишу ПМ (рПМ) – *rp*-морфонишу (см. рис. 1б). В составе таксоценов это будут ценопопуляции симпатрических видов и их ПМ.

Реализованные объемы частных морфониш, например полученные в отдельные годы, могут усредняться и позволяют получить среднее значение объема реализованной морфониши. Многолетнее слежение за популяцией дает возможность





**Рис. 2.** Размещение (а) меток-ландмарков (1–18) на верхней стороне листа березы повислой (*Betula pendula* Roth.) и результаты ординации (б) средних значений канонических переменных с учетом их стандартных ошибок ( $\pm SE$ ) для отдельных деревьев березы (1–5), произрастающих на трех участках: К – контрольном, Б – буферном, И – импактном. Схематичные конфигурации листьев отражают направления изменчивости их формы и соответствуют экстремальным (минимальным и максимальным) значениям ординат вдоль канонических осей CV1 и CV2.

приблизиться к оценке ее потенциальной ПМ (пПМ, *pp*-морфониша) – гиперобъему, характеризующему проявление ее хронографического морфоразнообразия, которое близко к максимально возможному (см. рис. 1в).

Внутривидовой хроно-географический анализ изменчивости теоретически позволяет оценить его морфопространство – видовую морфонишу (ВМ, *s*-морфонишу). Можно, например, оценить и сравнить реализованные ниши тех или иных внутривидовых форм (рВМ, *rs*-морфониша), а также соотнести их с потенциальной нишей вида (пВМ, *ps*-морфониша). На практике в пределах ареала вида это крайне затруднительно и сегодня осуществимо лишь как грубое приближение на основе массового коллекционного материала.

Другой аспект сравнения может быть представлен в виде сопряженного анализа морфоразнообразия таксоцена в режиме taxon-free [71, 95], т.е. на уровне особей без разделения их на виды. Ценопопуляции таксономически близких симпатрических видов одного таксоцена образуют ценотическую морфонишу (ЦМ) – *s*-морфонишу (см. рис. 1б, в). Сравнение материала, включающего сходных по возрасту особей, по одновре-

менно полученным выборкам из ценопопуляций симпатрических видов позволяет оценить морфопространство, характеризующее реализованную ЦМ (рЦМ) – *rc*-морфонишу (см. рис. 1б). Получение таких данных по тому же набору видов за ряд лет позволяет выявить потенциальную ЦМ (пЦМ) – *ps*-морфонишу (см. рис. 1в). Разнообразии потенциальной ценотической ниши пЦМ длительно формируется и шлифуется естественным отбором. Новые констелляции условий, с которыми виды в своей истории еще не сталкивались (в частности, за счет антропогенного воздействия или его сочетания с изменениями климата), должны приводить к быстрому исчерпанию нормальных регуляторных возможностей морфогенеза и реализации веера aberrаций и морфозов [20].

Резкое изменение условий среды обитания вызывает стресс развития и усиливает стресс-индуцированную эпигенетическую изменчивость у импактных популяций [9, 10, 12]. Как уже отмечалось, эпигенетические изменения часто связаны с морфогенетическими эффектами и способны трансгенерационно наследоваться. В результате этих процессов область морфопространства, за-

нимаемая потенциальной ценотической морфонишей (пЦМ), тоже изменится.

### ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ МЕТОДЫ АНАЛИЗА РАЗНООБРАЗИЯ МОРФОНИШ В МОРФОПРОСТРАНСТВЕ

Понятие “морфопространство” (morphospace) было наиболее полно представлено Дж. Макги как элемент концепции теоретической морфологии [103]. В его трактовке при многомерном анализе изменчивости ордината каждой особи – точка в общем морфопространстве. В нашем понимании взаимное размещение и агрегация ординат феномов в морфопространстве характеризуют не только их морфогенетические особенности, но и отражают специфику индивидуальных и групповых морфониш. При этом условия морфогенеза особей должны быть сходными (сопоставимыми).

Групповые выборки, характеризующие реализованные частные морфониши, необходимо предварительно привести к равному числу наблюдений, используя случайное прореживание (rarefaction), затем их объединяют в общий массив. В дальнейшем при многомерном анализе массив должен иметь группирующие переменные, маркирующие принадлежность особей к той или иной группе (особи, полу, виду, ценопопуляции, году, таксоцену и др.). Вычисление объемов морфопространств, занимаемых морфонишами особи, ценопопуляции, вида и таксоцена, осуществляется сходным образом. На основе геометрической морфометрии для всех объектов вычисляются прокрустовы координаты, характеризующие изменчивость их формы и центроидный размер (CS – centroid size), отражающий размер объектов [20]. По прокрустовым координатам обычно проводится дальнейший многомерный анализ изменчивости и ординация объектов в морфопространстве. При необходимости прокрустовы координаты объектов можно умножить на соответствующие им значения натуральных логарифмов центроидных размеров [104, 105], т.е. совместить процедуры центрирования и ротации конфигураций ландмарок с возвращением им собственных размеров объектов. В результате образуется “пространство форм” (form space) [104], на основе которого можно выполнить процедуру дальнейшей ординации. Далее с использованием методов многомерного анализа (PCA, PCo, RW, CVA, MDS и др.) по прокрустовым координатам (или координатам пространства форм) осуществляют ординацию объектов в морфопространстве.

Дальнейший расчет объема (или площади) морфониш, т.е. морфопространства, заключенного внутри выпуклой оболочки – convex hull [38, 92, 93], построенной по множеству наружных краевых координат групп объектов, проводится по заранее вычисленным значениям ординат

вдоль двух (2D) или трех (3D) переменных [см. 92]. Например, можно взять первые три канонические переменные (CV1–CV3) или три первые главные компоненты (PC1–PC3). При оценке площадей и/или объемов соответствующих морфониш была использована надстройка (add-in) CalculateVolume (автор А.Г. Курсанов) для Microsoft Office Excel, написанная на основе встроенной MatLab функции convhull, позволяющей вычислить объем выпуклой оболочки конечного множества точек (3D convex hull). Для расчета R-объема convex hull можно также использовать R-программы geometry [106] или hypervolume [94].

Объем  $V_{ch}$  (convex hull volume) реализованной морфониши для группы иерархически более высокого уровня, например ценопопуляции (рПМ), будет всегда больше, чем сумма реализованных

объемов  $\sum_{i=1}^n V_{ch_i}$  в этой выборке, за счет имеющих свободных пространств. Например, в выборке деревьев по всей совокупности ординат листьев контрольной ценопопуляции березы повислой первый показатель  $V_{ch_{rp}}$  составил 76.11, а во втором варианте, вычисленном для суммы объемов ИМ деревьев, – 45.83. Доля незаполненного ординатами листьев отдельных деревьев морфопространства контрольной ценопопуляции в данном случае составила около 40%. В импактной ценопопуляции эта доля была несколько выше – 52%, косвенно указывая на небольшое увеличение взаимного расхождения частных эллипсоидов ординат деревьев в импактной среде (эффект провокационного фона по Н.В. Глотову [100]).

Показатель  $V_{ch}$  зависит от объема выборки, особенно при относительно небольшом числе наблюдений, поскольку влияние краевых точек на объем convex hull при этом велико. Другая проблема связана с тем, что значительное увеличение числа объектов в выборке может не приводить к изменению  $V_{ch}$ , поскольку краевые ординаты могут оставаться неизменными. Поэтому необходимо использовать объемы морфониш  $V_{ch}$ , вычисленные для случайно выровненных выборок с фиксированным числом объектов (при  $n$  не менее 15–20 экз.).

Напомним, что ранее С.С. Шварц [107] высказал идею “оптимального фенотипа”. Суть ее сводится к тому, что оптимален фенотип, обладающий в данных условиях избытком энергии за счет своих тканевых и морфологических конструктивных особенностей, т.е. он устроен так, что затрачивает на поддержание жизнедеятельности существенно меньшую долю от собственных возможностей бюджета времени-энергии, чем другие, и имеет селективные преимущества. При способности особи нормально регулировать развитие ее реализованная индивидуальная морфониша (рИМ) будет занимать по сравнению с дру-

гими, у которых регуляция нарушена, относительно небольшой объем морфопространства, т.е. для данных условий развития фенотип такой особи будет близок к оптимальному. Поэтому по объемам реализованных морфониш для каждого отдельного объекта (группы), входящего в объединяющую общую группу, можно рассчитать еще один показатель — индекс оптимальности реализованной морфониши (*RMO*, index of realized morphoniche optimality), который предлагается вычислить по формуле

$$RMO = 2 - (Vch_i / \bar{V}ch_i),$$

где  $Vch_i$  — объем (3D convex hull) частной реализованной морфониши, а  $\bar{V}ch_i$  — средний объем частных реализованных морфониш. При этом  $Vch_i$  не может быть равен нулю, поскольку при одинаковых значениях измерений даже только вдоль одной оси из двух или трех вычисление 2D или 3D convex hull становится невозможным. Однако чем в большей мере будет зарегулировано развитие в пределах нормы, приводящее к меньшей величине объема частной реализованной морфониши, тем ближе данный фенотип/феномы к оптимальному фенотипу. Полная морфологическая идентичность всех особей выборки с биологической точки зрения — явление невероятное даже для однояйцевых близнецов. Величина *RMO* у фенотипов, близких к оптимальным, всегда будет больше, чем 1.0. При неблагоприятных условиях среда дестабилизирует процесс развития, поэтому изменчивость и внутригрупповое морфодиверсификация существенно возрастают. Поскольку большинство особей при таком режиме не способны осуществлять нормальное регулирование развития [20, 100], это неизбежно приводит к увеличению объема морфониши в морфопространстве. При кратном превышении  $Vch_i$  значения среднего объема  $\bar{V}ch_i$ , указывающего на существенную дестабилизацию развития особи или группы, величина *RMO* может иметь отрицательное значение. Поэтому, используя характеристики групповых объемов морфониши при разных условиях существования ценопопуляции, можно по формуле *RMO* ориентировочно оценить, какие из них для нее оптимальные ( $RMO > 1.5$ ), нормальные ( $1 = RMO < 1.5$ ), пессимальные ( $0.5 < RMO < 1$ ), экстремальные ( $0 = RMO < 0.5$ ), а какие критические ( $RMO < 0$ ).

Оценивая отношения объемов реализованных и потенциальных морфопространств для каждой морфониши, можно вычислить адаптивный модификационный потенциал *AMP* (adaptive modification potential) морфониш соответствующих групп:

$$AMP = [1 - (Vch_r / (Vch_p / N))],$$

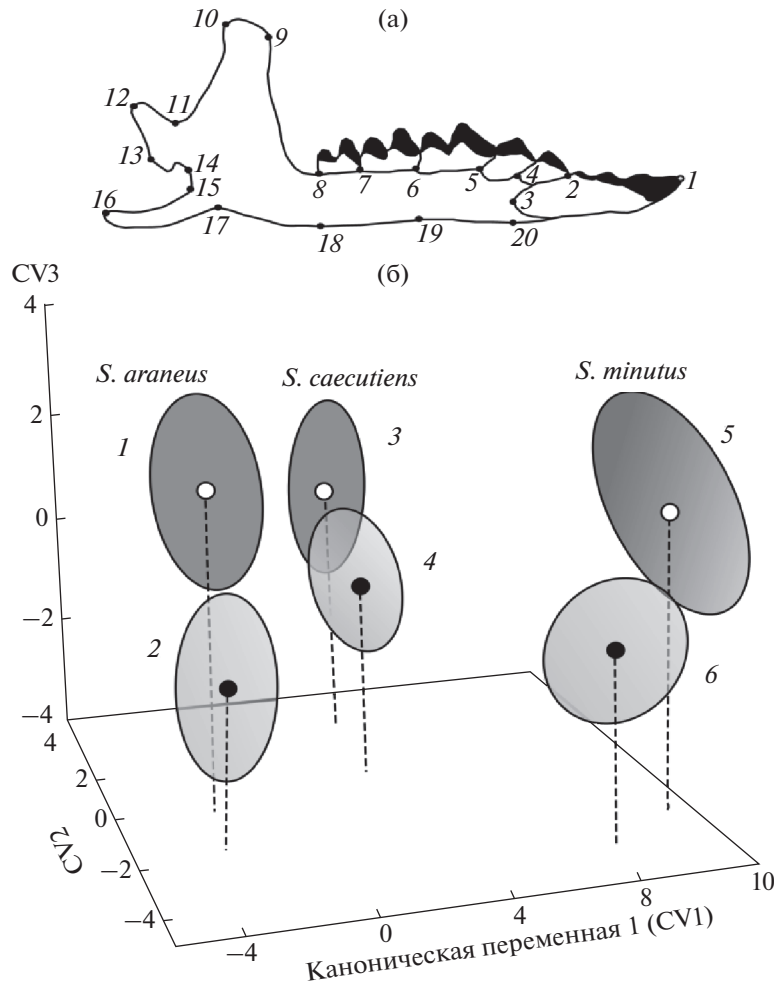
где нижние индексы *r* и *p* означают соответственно принадлежность к реализованной (или частной) и потенциальной (или обобщенной) морфонишам, а *N* — число изученных географически удаленных популяций вида или ценопопуляций симпатрических видов в сообществе (таксоцене). Подобные соотношения морфониш могут быть вычислены для биосистем разных уровней иерархии. Соответственно объемы реализованных морфониш можно оценивать как отдельно (например, у каждой элементарной выборки, а также за один или разные отдельные периоды времени), так и в среднем (например, среднее за ряд лет). Потенциальная морфониша представляет собой не сумму объемов, а полный объем морфопространства, занятого всеми реализованными морфонишами. При равном числе наблюдений в сравниваемых выборках меньший объем морфопространства, занятый одной из них, косвенно указывает на относительно большую устойчивость морфогенеза этой группы к данным условиям среды, а больший объем — на меньшую способность регуляции развития и большее рассеивание морфогенетических траекторий в морфопространстве. Поэтому при расчете индекса *AMP* наибольшая его величина будет наблюдаться у групп с наименьшим объемом морфониш в морфопространстве.

Применяя один из методов ресэмплинга, например технику бутстрепа (bootstrap) [108] со случайным замещением (bootstrap with replacement), или более устойчивый к смещению оценок перестановочный (Permutation) метод [109], можно вычислить средние объемы соответствующих морфониш (mean morphoniche volumes), а также величины стандартных ошибок и доверительных интервалов.

Для расчетов с применением методов геометрической морфометрии и других многомерных методов ординации и классификации рекомендуется использовать сочетание пакетов программ TPS [102], MorphoJ [18] и PAST [105].

### ПРИМЕР СРАВНЕНИЯ МОРФОНИШ СИМПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ НА ЦЕНОТИЧЕСКОМ УРОВНЕ

Рассмотрим ценотическую модель морфониши на примере трех видов таксоцена землероек рода *Sorex*: *araneus* — обыкновенная, *caecutiens* — средняя и *minutus* — малая. Ранее мы сравнили изменчивость формы лингвальной стороны нижней челюсти землероек у представителей двух локальных таксоценов: ильменского (Ильменский заповедник, Челябинская обл., Южный Урал) и кытлымского (окрестности пос. Кытлым, Свердловская обл., Северный Урал). Поскольку материал уже был опубликован [110], рассмотрим лишь новые данные, полученные с применением предложенного нового подхода. На основе про-



**Рис. 3.** Размещение меток-ландмарок (1–20) на лингвальной стороне нижней челюсти обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (а) и результаты канонического анализа (б) прокрустовых координат, характеризующих изменчивости формы нижней челюсти и соотношение морфониш ценопопуляций симпатрических видов землероек рода *Sorex*: *araneus* (1, 2), *caecutiens* (3, 4) и *minutus* (5, 6) двух локальных таксоценов: ильменского, Южный Урал (1, 3, 5) и кытлымского, Северный Урал (2, 4, 6).

цедуры случайного выбора объектов с выбыванием для анализа взяты фиксированные по числу наблюдений выборки оцифрованных изображений нижнечелюстных ветвей из ценопопуляций каждого вида [110]. Для описания изменчивости формы мандибул использовали 20 ландмарок (рис. 3а). По итогам канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти землероек, построены эллипсоиды рассеивания ординат ценопопуляций трех симпатрических видов южного и северного таксоценов в общем морфопространстве (рис. 3б). Эллипсоиды рассеивания ординат, характеризующие реализованные морфониши соответствующих ценопопуляций (рПМ) землероек разных видов, расположены в морфопространстве на некотором удалении друг от друга. Морфониши северных выборок каждого вида параллельно смещены в морфопространстве в од-

ном и том же направлении вдоль осей CV2 и CV3 по отношению к таковым южных выборок. Ранее мы уже отмечали проявление географической изменчивости формы мандибул как отдельных видов бурозубок, так и их таксоценов в целом [110].

Расчет объемов реализованных морфониш  $V_{ch}$  позволил их оценить как у отдельных ценопопуляций – рПМ, так и у каждого таксоцена – рЦМ. Общий объем морфопространства равен  $V_{ch_{rc}} = 324.75$ . Объем ЦМ южного таксоцена достоверно меньше ( $t = 4.41$ ;  $p = 0.0003$ ), чем северного (соответственно  $110.89 \pm 1.63$  и  $125.60 \pm 2.91$ ). Наибольший объем  $rp$ -морфониши ( $V_{ch_{rp}}$ ) выявлен у южной ценопопуляции *S. minutus* ( $7.98 \pm 0.49$ ), а наименьший также в южных ценопопуляциях *S. caecutiens* ( $1.72 \pm 0.23$ ) и *S. araneus* ( $2.13 \pm 0.18$ ). В северных ценопопуляциях этих видов показатель  $V_{ch_{rp}}$ кратно меньше у малой бурозубки, больше – у

обыкновенной, а максимума достиг у средней (соответственно  $3.86 \pm 0.33$ ,  $3.76 \pm 0.32$  и  $4.64 \pm 0.39$ ). Значение показателя *AMP* оказалось самым низким в южной ценопопуляции *S. minutus*, но в северной было максимальным среди остальных (соответственно  $0.792 \pm 0.013$  и  $0.926 \pm 0.007$ ). У *S. caecutiens* на юге показатель был наибольшим, а на севере — наименьшим (соответственно  $0.955 \pm 0.006$  и  $0.899 \pm 0.008$ ). У *S. araneus* и на юге, и на севере *AMP* имеет промежуточные значения (соответственно  $0.945 \pm 0.005$  и  $0.918 \pm 0.007$ ). Судя по величинам индекса оптимальности реализованных морфониш *RMO*, условия развития в горах Южного Урала были наиболее благоприятными ( $RMO > 1.0$ ) — нормальными у *S. caecutiens* и оптимальными у *S. araneus* ( $1.468 \pm 0.043$  и  $1.577 \pm 0.050$ ), но экстремальными ( $0 = RMO < 0.5$ ) для *S. minutus* ( $0.004 \pm 0.122$ ). Однако на Северном Урале условия были вполне пригодными для нормального развития ( $RMO \sim 1.0$ ) у *S. araneus* и *S. minutus* ( $1.070 \pm 0.059$  и  $1.040 \pm 0.073$ ), но оказались, по видимому, пессимальными ( $0.5 < RMO < 1.0$ ) для *S. caecutiens* ( $0.841 \pm 0.093$ ). К сожалению, формат данной статьи не позволяет привести многие другие примеры анализа морфониш.

Таким образом, используя концепцию морфониши применительно к разным модельным ситуациям, можно получить возможность количественно оценить и проверить как популяционно-экологические, так и эволюционно-экологические гипотезы исходя из соотношения реализованных и потенциальных пределов фенотипической пластичности особей, ценопопуляций и таксонов в морфопространстве.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Концепция морфониши лежит в русле быстро формирующихся в последние годы функциональной и “признаковой” экологии (trait-based ecology). Она может быть использована как в исследованиях, связанных с популяционной экологией и морфологией отдельных видов, так и с эволюционной экологией и синэкологией при анализе ценопопуляций симпатрических видов, входящих в состав таксонов. На основе данной концепции появляется теоретическая перспектива косвенно оценивать для тех или иных групп соотношение в общем морфопространстве их Риклефсианских ниш — морфониш, являющихся морфологическими компонентами экологических ниш. Представляется перспективным использовать оценки пределов фенотипической пластичности при анализе соотношения реализованной и потенциальной морфониш для решения различных задач экологии, связанных с выявлением уровня толерантности к изменениям среды на разных уровнях биологической организации.

Основная направленность исследований при использовании концепции морфониши — изучение устойчивости развития и адаптивного потенциала биосистем при изменении условий среды в пространстве и во времени. Наш подход может позволить выявить в составе выборки модулярных организмов тех особей, феномы которых наиболее соответствуют в данных условиях “оптимальному” фенотипическому состоянию (испытывают низкий уровень дестабилизации развития). Для групп особей, в том числе ценопопуляций, существует возможность оценить по их морфогенетической реакции (изменчивости формы объектов) степень благоприятности условий, влияющих на процесс развития. При сравнении популяций вида в ареале можно выявить регионы, где условия более благоприятны и близки к оптимальным. Наконец, при изучении таксонов можно обнаружить ценопопуляции экологически уязвимых видов, а также оценить устойчивость и толерантность самих сообществ в изменяющейся среде. Сближение по величине объемов морфопространств, занятых реализованными и потенциальными морфонишами объектов сравнения, может указывать на снижение или исчерпание их адаптивного модификационного потенциала. Такая ситуация позволяет выявить уязвимость вида и сообщества, а также обнаружить первые признаки возникновения локальных эволюционно-экологических кризисных явлений в биоценозах. Предложенный подход может быть использован как особый инструмент для мониторинга состояния и устойчивости природных популяций и сообществ и решения природоохранных задач.

Работа выполнена в рамках государственного задания АААА-А19-119031890087-7 Института экологии растений и животных УрО РАН. Автор искренне благодарит рецензента за содержательный анализ статьи, критические замечания и полезные рекомендации по ее улучшению.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Read A.F., Clark J.S. The next 20 years of ecology and evolution // Trends in Ecol. and Evolution. 2006. V. 21. № 7. P. 354–355.
2. Sutherland W.J., Freckleton R.P., Goodfray H.Ch.J. et al. Identification of 100 fundamental ecological questions // Ecology. 2013. V. 101. P. 58–67.
3. Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2003. 542 с.
4. Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change // The Ann. Rev. of Ecol., Evol., and Syst. 2006. V. 37. P. 637–669.
5. Palkovacs E.P., Hendry A.P. Eco-evolutionary dynamics: intertwining ecological and evolutionary processes in contemporary time // F1000 Biol. Reports. 2010.

- V. 2. № 1. P. 1–5.  
<https://doi.org/10.3410/B2-1>
6. *Pigliucci M.* Do we need an extended evolutionary synthesis? // *Evolution*. 2007. V. 61. № 2. P. 2743–2749.
  7. *Dickins T.E., Rahman Q.* The extended evolutionary synthesis and the role of soft inheritance in evolution // *Proc. of the Royal Soc. B*. 2012. V. 279. P. 2913–2921.
  8. *Laland K.N., Uller T., Feldman M.W.* et al. The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions // *Philos. Trans. R. Soc. B.: Biol. Sci.* 2015. V. 282. P. 1–14.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2015.10>
  9. *Jablonka E., Raz G.* Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution // *Quart. Rev. Biol.* 2009. V. 84. P. 131–176.
  10. *Duncan E.J., Gluckman P.D., Dearden P.K.* Epigenetics, plasticity and evolution: How do we link epigenetic change to phenotype? // *J. Exp. Zool. Part B. Molec. and Develop. Evol.* 2014. V. 322. P. 208–220.
  11. *Laland K., Matthews B., Feldman M.W.* An introduction to niche construction theory // *Evol. Ecol.* 2016. V. 30. P. 191–202.
  12. *Burggren W.* Epigenetic inheritance and its role in evolutionary biology: re-evaluation and new perspectives // *Biology*. 2016. V. 5. № 24. P. 2–22.
  13. *West-Eberhard M.J.* Developmental plasticity and evolution. Oxford: Oxford University Press, 2003. 816 p.
  14. *Violle C., Enquist B.J., McGill B.J.* et al. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology // *Trends in Ecol. and Evolution*. 2012. V. 27. № 4. P. 244–252.
  15. *Rohlf F.J., Slice D.* Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *Syst. Biol.* 1990. V. 39. P. 40–59.
  16. *Павлинов И.Я., Микешина Н.Г.* Принципы и методы геометрической морфометрии // *Журн. общей биол.* 2002. Т. 63. № 6. С. 473–493.
  17. *Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L.* Geometric morphometrics for biologists: a primer. New York: Elsevier Acad. Press., 2004. 437 p.
  18. *Klingenberg C.P.* MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Mol. Ecol. Resour.* 2011. V. 11. P. 353–357.
  19. *Sheets H.D., Zelditch M.L.* Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data // *Hystrix, the Ital. Journal of Mammal.* 2013. V. 24. № 1. P. 67–73.
  20. *Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихин А.О.* Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2018. 471 с.
  21. *Grinnell J.* Field tests of theories concerning distributional control // *Amer. Nat.* 1917. V. 51. P. 115–128.
  22. *Elton Ch.* Animal ecology. London: Sidwick & Jackson, 1927. 207 p.
  23. *Hutchinson G.E.* Concluding remarks // *Cold Spring Harbor Symp. Quart. Biol.* 1957. V. 22. P. 415–427.
  24. *Hutchinson G.E.* The niche. An abstractly inhabited hyper-volume // *The ecological theater and the evolutionary play*. New Haven, 1965. P. 26–78.
  25. *Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
  26. *Одум Ю.П.* Экология. Т. 2. М.: Мир, 1986. 376 с.
  27. *Левченко В.Ф.* Модели в теории биологической эволюции. СПб.: Наука, 1993. 383 с.
  28. *Озерский П.В.* О концепции экологической ниши Хатчинсона: противоречие и путь его устранения // *Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных: Научные труды кафедры зоологии*. СПб.: ТЕССА, 2006. Вып. 5. С. 137–146.
  29. *Günther K.* Über Evolutionfaktoren und die Bedeutung des egriffs “ökologische Lizenzen” für die Erklärung von Formenerscheinungen in Tierreichs // *Ornithologie als biologische Wissenschaftl. 28 Beiträgers Festschrift zum 60 Geburtstag von Erwin Stresemann* (22 November, 1949). Heidelberg: C. Winter-Universitätsverlag, 1949. S. 23–54.
  30. *Старобогатов Я.И., Левченко В.Ф.* Экоцентрическая концепция макроэволюции // *Журн. общей биол.* 1993. Т. 54. № 4. С. 389–407.
  31. *Peterson A.T., Soberón L., Pearson R.G.* et al. Ecological niches and geographic distributions / *Levin S.A., Horn H.S.* Eds. Princeton, New Jersey: Princeton University Press., 2011. 315 p.
  32. *Gause G.F.* The struggle for existence. New York, 1934. 163 p.
  33. *Park T.* Experimental studies of interspecies competition. II. Temperature, humidity, and competition in two species of *Tribolium* // *Physiol. Zool.* 1954. V. 27. № 3. P. 177–238.
  34. *Van Valen L.* Morphological variation and width of ecological niche // *Amer. Nat.* 1965. V. 99. P. 377–390.
  35. *Bolnick D., Ingram T., Stutz W.E.* et al. Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width // *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2010. V. 277. P. 1789–1797.
  36. *MacArthur R., Levins R.* The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species // *Amer. Nat.* 1967. V. 101. № 921. P. 377–385.
  37. *Mouillot D., Dumay O., Tomasini J.A.* Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities // *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 2007. V. 71. P. 443–456.
  38. *Cornwell W.K., Schwilk D.W., Ackerly D.D.* A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume // *Ecology*. 2006. V. 87. № 6. P. 1465–1471.
  39. *Diamond J.M.* Assembly of species communities // *Ecology and evolution of communities* / *Cody M.L., Diamond J.M.* Eds. Cambridge, MA: Belknap Press., 1975. P. 342–444.
  40. *Diamond J.M., May R.M.* Island biogeography and the design of natural reserves // *Theoretical Ecology: Principles and Applications* / *Ed. May R.M.* Oxford, U.K.: Blackwell, 1981. P. 228–252.
  41. *Simberloff D.S.* Colonization of islands by insects: immigration, extinction, and diversity // *Diversity of Insect Faunas. Symposium of the Royal Entomological Society, London* / *Mound L.A., Waloff N.* Eds. London. U.K.: Royal Entomological Society, 1978. № 9. P. 139–153.

42. *Connor E.F., Simberloff D.* The assembly of species communities: chance or competition? // *Ecology*. 1979. V. 60. P. 1132–1140.
43. *Simberloff D., Boecklen W.* Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition // *Evolution*. 1981. V. 35. P. 1206–1228.
44. *Schoener T.W.* Field experiments on interspecific competition // *Amer. Nat.* 1983. V. 122. P. 240–285.
45. *Ricklefs R., Travis J.* A morphological approach to the study of avian community organization // *The Auk*. 1980. V. 97. № 2. P. 321–338.
46. *Ricklefs R.E.* Species richness and morphological diversity of passerine birds // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2012. V. 109. P. 14482–14487.
47. *Moulton M.P., Pimm S.L.* The extent of competition in shaping an introduced avifauna // *Community ecology*. Ed. Diamond J. New York: Harper & Row., 1986. P. 80–97.
48. *Swanson H.K., Lysy M., Power M.* et al. A new probabilistic method for quantifying n-dimensional ecological niches and niche overlap // *Ecology*. 2015. V. 96. P. 318–324.
49. *Granot I., Belmaker J.* Niche breadth and species richness: Correlation strength, scale and mechanisms (meta-analysis) // *Global Ecol. and Biogeography*. 2020. V. 29. № 1. P. 159–170.
50. *Lewin R.* Santa Rosalia was a goat // *Science*. 1983. V. 221. P. 636–639.
51. *Шенброт Г.И.* Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // *Экологические, этологические и эволюционные аспекты организации многовидовых сообществ позвоночных: Итоги науки и техники. Сер. “Зоология позвоночных”*. Т. 14. М.: ВИНТИ, 1986. С. 5–70.
52. *Роговин К.А.* Морфологическая дивергенция и структура сообществ наземных позвоночных // *Экологические, этологические и эволюционные аспекты организации многовидовых сообществ позвоночных: Итоги науки и техники. Сер. “Зоология позвоночных”*. Т. 14. М.: ВИНТИ, 1986. С. 71–126.
53. *Michalko R., Pekár S.* Niche partitioning and niche filtering jointly mediate the coexistence of three closely related spider species (Araneae, Philodromidae) // *Ecol. Entomol.* 2015. V. 40. P. 22–33.
54. *Moreno C.E., Arita H.T., Solis L.* Morphological assembly mechanisms in Neotropical bat assemblages and ensembles within a landscape // *Oecologia*. 2006. V. 149. P. 133–140.
55. *Bolnick D.I., Svanbäck R., Araújo M.S., Persson L.* Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous // *Proc. of the Natl. Acad. of Sci.* 2007. V. 104. № 24. P. 10075–10079.
56. *Stevens R.D., Willig M.R.* Community structure, abundance, and morphology // *Oikos*. 2000. V. 88. P. 48–56.
57. *Grinnell J.* A geographical study of the kangaroo rat in California // *Zoology*. 1922. V. 24. № 1. P. 1–124.
58. *MacArthur R.H.* The theory of the niche // *Population Biology and Evolution*. Ed. Lewontin R.C. Syracuse, N.Y.: Syracuse Univ. Press., 1968. P. 159–176.
59. *Джиллер П.* Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
60. *Feinsinger P., Spears E.E., Poole R.W.* A simple measure of niche breadth // *Ecology*. 1981. V. 62. P. 27–32.
61. *Schoener T.W.* Non-synchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats // *Ecology*. 1970. V. 51. P. 408–418.
62. *Colwell R.K., Futuyma D.J.* On the measurement of niche breadth and overlap // *Ecology*. 1971. V. 52. P. 567–576.
63. *Pianka E.R.* The structure of lizard communities // *Ann. Rev. of Ecol. and Syst.* 1973. V. 4. P. 53–74.
64. *Abrams P.* Some comments on measuring niche overlap // *Ecology*. 1980. V. 61. P. 44–49.
65. *Broennimann O., Fitzpatrick M.C., Pearman P.B.* et al. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data // *Global Ecol. and Biogeography*. 2012. V. 21. P. 481–497.
66. *Hutchinson D.E.* Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? // *Amer. Nat.* 1959. V. 93. P. 145–159.
67. *Schoener T.W.* Size differences among sympatric, bird-eating hawks: a world-wide survey // *Ecological communities: conceptual issues and the evidence* / Strong D.R., Simberloff D., Abele L.G. Eds. Princeton N.J.: Princeton Univ. Press., 1984. P. 254–279.
68. *Ackerly D.D., Cornwell W.K.* A trait based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among community components // *Ecol. Lett.* 2007. V. 10. № 2. P. 135–145.
69. *Violle C., Navas M.-L., Vile D.* et al. Let the concept of trait be functional! // *Oikos*. 2007. V. 116. P. 882–892.
70. *Sampaio A.L.A., Pagotto J.P.A., Goulart E.* Relationships between morphology, diet and spatial distribution: testing the effects of intra and interspecific morphological variations on the patterns of resource use in two Neotropical Cichlids // *Neotropical Ichthyol.* 2013. V. 11. № 2. P. 351–360.
71. *McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E., Westoby M.* Rebuilding community ecology from functional traits // *Trends Ecol. and Evolution*. 2006. V. 21. P. 178–185.
72. *Ricotta C., Moretti M.* CWM and Rao’s quadratic diversity: a unified framework for functional ecology // *Oecologia*. 2011. V. 167. P. 181–188.
73. *Blonder B.* Hypervolume concepts in niche and trait-based ecology // *Ecography*. 2018. V. 41. P. 1441–1455.
74. *Pla L., Casanoves F., Di Rienzo J.* Quantifying functional biodiversity. Dordrecht, Heidelberg, London, New York: Springer, 2012. 98 p.
75. *Villéger S., Brosse S., Mouchet M.* et al. Functional ecology of fish: current approaches and future challenges // *Aquatic Sci.* 2017. P. 1–19. <https://doi.org/10.1007/s00027-017-0546-z>
76. *Foote M.* Contributions of individual taxa to overall morphological disparity // *Paleobiology*. 1993. V. 19. P. 403–419.
77. *Erwin D.H.* Disparity: morphological pattern and developmental context // *Palaeontology*. 2007. V. 50. Part 1. P. 57–73.

78. Павлинов И.Я. Морфологическое разнообразие: общие представления и основные характеристики // Зоологическое исследование: Сб. трудов Зоологического музея МГУ. Павлинов И.Я., Калыкин М.В. (ред.). М.: Изд-во МГУ, 2008. С. 343–388.
79. Webb C.O., Ackerly D.D., McPeck M.A., Donoghue M.J. Phylogenies and community ecology // *Ann. Rev. of Ecol. and Syst.* 2002. V. 33. P. 475–505.
80. Maestri R., Monteiro L.R., Fornel R. et al. Geometric morphometrics meets metacommunity ecology: environment and lineage distribution affects spatial variation in shape // *Ecography*. 2018. V. 41. P. 90–100.
81. Hutchinson G.E. An introduction to population ecology. New Haven, CT: Yale University Press., 1978. 260 p.
82. Soberón J. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species // *Ecol. Lett.* 2007. V.10. P. 1115–1123.
83. Hirzel A.H., Hausser J., Chessel D., Perrin N. Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? // *Ecology*. 2002. V. 83. № 7. P. 2027–2036.
84. Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // *Ecol. Model.* 2006. V. 190. P. 231–259.
85. Polly P.D., Lawing A.M., Eronen J.T., Schnitzler J. Processes of ecometric patterning: modelling functional traits, environments, and clade dynamics in deep time // *Biol. J. of the Linn. Soc.* 2016. V. 118. P. 39–63.
86. Ricklefs R.E., Miles D.B. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective // *Ecological morphology: integrative organismal biology* / Wainwright P.C., Reilly S.M. Eds. Chicago, IL: University of Chicago Press, 1994. P. 13–41.
87. Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 387 с.
88. Чайковский Ю.В. Активный связный мир. Опыт теории эволюции жизни. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2008. 726 с.
89. Озерский П.В. К формализации концепции экологической ниши Элтона–Одума. Ниши сложно организованных популяций // *Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных*. 2015. Т. 15. № 1. С. 4–73.
90. Пузаченко Ю.Г., Абрамов А.В. Морфологические ниши мелких куньих (Mustelidae) Барабинской лесостепи // *Териофауна России и сопредельных территорий: Мат-лы междунар. совещ.* М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2011. С. 385.
91. Barnosky A.D. Defining climate's role in ecosystem evolution: clues from late quaternary mammals // *Historical Biol.* 1994. V. 8. P. 173–190.
92. Fontaneto D., Panisi M., Mandrioli M. et al. Estimating the magnitude of morphoscapes: how to measure the morphological component of biodiversity in relation to habitats using geometric morphometrics // *Sci. Nat.* 2017. V. 104. № 55. P. 1–11. <https://doi.org/10.1007/s00114-017-1475-3>
93. Barber C.B., Dobkin D.P., Huhdanpaa H.T. The Quickhull algorithm for convex hulls // *ACM Trans. on Mathematical Software*. 1996. V. 22. № 4. P. 469–483. <http://www.qhull.org>
94. *Blonder B.* Hypervolume. R package version 1.0.1.2019. <https://cran.r-project.org/package=hypervolume>].
95. Damuth J.D., Jablonski D., Harris R.M. et al. Taxon-free characterization of animal communities // *Terrestrial ecosystems through time: Evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals* / Beherensmeyer A.K., Damuth J.D., DiMichele W.A. et al. Eds. Chicago, Illinois: University of Chicago Press, 1992. P. 183–203.
96. Hutchinson G.E. The ecological theater and the evolutionary play. New Haven, CT: Yale University Press., 1965. 139 p.
97. Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Изд-во “Академкнига”, 2005. 640 с.
98. Alberch P. Ontogenesis and morphological diversification // *Amer. Zool.* 1980. V. 20. P. 653–667.
99. Chase J.M., Leibold M.A. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. Chicago: University of Chicago Press, 2003. 221 p.
100. Глотов Н.В. Генетическая гетерогенность природных популяций по количественным признакам: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1983. 33 с.
101. Безель В.С. Экологическая токсикология: популяционный и биоценотический аспекты. Екатеринбург: Изд-во “Гошицкий”, 2006. 280 с.
102. Rohlf F.J. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.17. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2013 (program).
103. McGhee G.R. Theoretical Morphology. The concept and its applications. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1999, 316 p.
104. Mitteroecker P., Gunz P. Advances in geometric morphometrics // *Evol. Biol.* 2009. V. 36. P. 235–247.
105. 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. P. 1–9.
106. Sterratt D.C. Package ‘geometry’. Version 0.4.5. Mesh Generation and Surface Tessellation. 2019. Program. <https://davidcsterratt.github.io/geometry>
107. Шварц С.С. Принцип оптимального фенотипа // *Журн. общей биол.* 1968. Т. 29. № 1. С. 12–24.
108. Efron B., Tibshirani R.J. An introduction to the bootstrap. New York: Chapman & Hall, 1986. 436 p.
109. Anderson M.J., ter Braak C.J.F. Permutation tests for multifactorial analysis of variance // *J. Stat. Comput. Simul.* 2003. V. 73. P. 85–113.
110. Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Kourova T.P. Analysis of coupled geographic variation of three shrew species from southern and northern Ural taxocenes // *Rus. J. of Ecology*. 2015. V. 46. № 6. P. 552–558.