

УДК 575.21: 595.754

И.В. Батлущкая^{1*}, А.Г. Васильев², О.А. Маканина¹, В.В. Бондаренко¹¹ Белгородский государственный национальный исследовательский университет,
НИУ «БелГУ», Россия, г. Белгород² ФГБУН Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия, г. Екатеринбург

*E-mail: bat@bsu.edu.ru

**Оценка различных форм морфологической изменчивости
особей клопа-солдатика (*Pyrhocoris apterus* L.) из различных популяций
Белгородской области в летний период 2012 г.**

Оценено соотношение сезонной и антропогенной форм морфологической изменчивости на примере клопа-солдатика при сравнении двух пар последовательно добытых июньских и июльских синхронных выборок имаго из контрольной (заказник) и импактной (городской парк) популяций в Белгородской области. Установлено, что фактор сезона в меньшей степени проявился в размахе изменчивости формы тела самцов и самок имаго, чем антропогенный.

Ключевые слова: изменчивость, антропогенный фактор, клоп-солдатик, геометрическая морфометрия.

I. V. Batlutskaya, A. G. Vasil'ev*, O. A. Makanina, V. V. Bondarenko

**Estimation of the different forms of morphological variability of species linden bug
(*Pyrhocoris apterus* L.) in different populations of Belgorod region for summer 2012**

Study of the body shape in imago of *Pyrhocoris apterus* L. from the control (botanic reserve) and the impact (city Park in Alekseevka town) populations by the methods of geometric morphometrics had established, that the anthropogenic factors (the urbanization) affected the range of morphological variability in more extent than the season ones. At the beginning and in the middle of summer in the impact urban population an imago's growth was notably suppressed and their body sizes (as it may be estimated by centroid sizes) were significantly less, than in the control population. Males and females differed significantly only in the control group. Seasonal changes of the imago's body shape were parallel in the two comparing localities (control and impact ones) and similar in their range. Differentiation between urban and control groups was permanent through various seasons. Studied aspects of variability of body shape can be ranged in accordance with their effects (in descending order): anthropogenic, seasonal, and sexual.

Keywords: variability, anthropogenic factor, linden bug, geometric morphometrics.

И.В. Батлущкая, А.Г. Васильев, О.А. Маканина, В.В. Бондаренко

**2012 жылдың жаз мезгілінде Белгород облысының *Pyrhocoris apterus* L. түрлерінің әртүрлі
популяцияларының бірнеше морфологиялық формаларын бағалау**

Белгород облысының мысалы жасақшы-қандала импакты (қалалық бақтағы) және бақылау (тапсырыс беруші) популяцияларының тұқымқуалаушылық қос пары бойынша маусым және мамырдағы синхронды талдауының мерзімдік және антропогендік формаларының морфологиялық генді өзгергіштік қатынасын бағалау. Антропогендікке қарағанда, мезгілдік факторлардың әсерінен аталық және аналық дене формасының өзгерістері аз болатындығы байқалды.

Түйін сөздер: өзгергіштік, антропогендік факторлар, жасақшы-қандала, геометриялық морфометрия.

Введение

Проблема оценки проявления тех или иных морфогенетических нарушений у животных, развивающихся в антропогенно измененной среде обычно решается либо с привлечением

методов определения степени дестабилизации развития при измерении уровня флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков [1, 2, 3], либо путем прямого подсчета крупных и мелких aberrаций развития – морфозов и aberrантных фенотипов [4, 5]. Лишь в последние

десятилетия наметились перспективы применения для этих целей методов геометрической морфометрии, позволяющих не только отдельно анализировать изменчивость размеров и формы объектов, но и визуализировать их морфогенетические линейные (аффинные) и нелинейные трансформации [6, 7, 8]. Однако при популяционном мониторинге нарушений развития, спровоцированных антропогенными изменениями природной среды, такие исследования пока проводятся сравнительно редко [9]. Проявление сезонной морфологической изменчивости в популяциях животных, подвергающихся разной степени антропогенного воздействия, в русле данного подхода до сих пор не анализировалось.

В этой связи целью данной работы было соотнести размах и направления антропогенной и сезонной изменчивости на примере изучения прижизненно оцифрованных изображений формы тела клопа-солдатика (*Pyrrhocoris apterus* L.) из двух популяций Белгородской области, опираясь на методы геометрической морфометрии.

Материалы и методы

Методы мониторинга импактных, т.е. подвергшихся антропогенному воздействию популяций, могут быть нацелены не только на прикладные индикационные задачи, но и на решение фундаментальных теоретических проблем биологии [10]. Главным образом, они позволяют найти новые подходы к количественной оценке влияния различных, в том числе антропогенных факторов, а также направлений и масштабов морфогенетических преобразований. Заметим, что геометрическая морфометрия позволяет визуализировать морфологические изменения, допуская их морфогенетическую интерпретацию. Методы мониторинга, опирающиеся на цифровые технологии геометрической морфометрии, в данном случае могут быть наиболее приемлемыми [11]. Они позволяют получить вполне адекватные количественные оценки морфогенетической устойчивости популяций к воздействиям как естественной, так и антропогенной природы. Подбирая в форме серии выборок из контрольных и импактных популяций модельного вида соответствующие природные и антропогенные ситуативные аналоги, можно соотнести масштабы естественной внутривидовой изменчивости (например, сезонной или межгодовой форм хронографической изменчивости) и

антропогенно обусловленных морфогенетических популяционных изменений (например, вызванных хроническим интегральным воздействием фактора урбанизации среды обитания).

Со многими антропогенными воздействиями природные популяции и виды в эволюционной истории ранее не сталкивались, поэтому важно оценить на их фоне адаптивный потенциал популяций, используя данные условия как природный тестовый полигон для изучения особенностей морфогенеза и проявления фенотипической пластичности модельных животных в антропогенно измененной среде [12, 13, 14].

Теоретически можно ожидать, что в антропогенно нарушенной среде обитания должно наблюдаться угнетение роста животных, что, в свою очередь, должно приводить к нарушению характерных аллометрических зависимостей при формировании тела имаго в импактной популяции. Замедление ростовых процессов может приводить к нарушению созревания, и, как следствие, в крайних ситуациях – к нивелировке морфогенеза у имаго разного пола. Похожая ситуация нивелировки размеров у разных полов ранее была обнаружена О.А. Маканиной (2011) у имаго из наиболее подверженных антропогенному воздействию популяционных группировок клопа-солдатика [15]. Стоит оговориться, что данное утверждение распространяется для видов-доминантов климактрических сообществ, которым и является данный вид насекомых.

Сезонные изменения в популяциях разных видов клопов, в основном касающиеся фенологии, динамики численности и выхода сезонных поколений, а также участия их в размножении, ранее детально были проанализированы А.Х. Саулич и Д.Л. Мусолиным [16].

В то же время сезонная и антропогенная изменчивость размеров и формы тела изучены недостаточно. Поскольку геометрическая морфометрия обеспечивает отдельный анализ изменчивости размеров и формы, можно было полагать, что это позволит выявить специфику сезонных изменений роста и морфогенеза в контрольной (интактной) и импактной модельных популяциях клопа-солдатика при разной степени урбанизации. Особый теоретический интерес представляло изучение аспектов изменчивости формы тела имаго, связанных с заведомо адаптивными сезонными морфогенетическими перестройками (фенотипической пластичностью) представителей разных сезонных поколений, и инадаптивных измене-

ний в импактных группировках, подверженных хроническому антропогенному влиянию.

Материалом для работы послужили 218 экз. оцифрованных изображений дорзальной стороны тела клопа-солдатика из 4 выборок имаго обоих полов, синхронно собранных в двух популяциях Белгородской области в летний период 2012 года. Цифровые изображения клопа-солдатика были получены в результате прижизненного сканирования особей по авторской методике, разработанной учеными НИУ «БелГУ» [15].

В качестве контрольной популяции рассматривались поселения вида, обитающие в массиве широколиственного леса в Красногвардейском районе в окрестностях ботанического заказника «Урочище Лиман», а в качестве импактной популяции – поселения вида в парковых насаждениях в центре г. Алексеевка вблизи завода фирмы «ЭФКО». На территории заказника, где степень антропогенного воздействия заведомо ниже, чем в городских условиях, изучены имаго из контрольного локалитета (КС), в котором взяты две аллохронные выборки с интервалом в один месяц: в июне и в июле. На территории г. Алексеевка сбор проводили в импактном локалитете (ИС), относящемся к городской популяции, где также с месячным интервалом были собраны две аллохронные выборки – в июне и июле.

Для анализа морфологической изменчивости размеров и формы имаго выбрали дорзальную поверхность тела клопа-солдатика, которая является относительно плоской, что важно для корректной оцифровки изображений при использовании методов геометрической морфометрии. Изъятых, из естественной среды обитания, насекомых предварительно содержали в контейнерах, а при съемке временно обездвигивали парами сернистого эфира. Затем с помощью планшетного сканера получали цифровые фотографии при стандартном увеличении (1200 dpi), помещая имаго дорзальной частью к источнику света в специальную рамку, зафиксированную в центре стекла сканера. После завершения съемки имаго вновь помещали в контейнеры, а затем выпускали в пригодные для их обитания природные участки.

Оцифровку изображений проводили с по-

мощью экранного дигитайзера в программе TpsDig2 [17]. Для характеристики изменчивости формы использовали конфигурации 34 меток-ландмарок (рисунок 1). Изображения каждого объекта оцифровывали повторно для учета вероятного смещения оценок из-за ошибки оператора.

Прокрустова суперимпозиция конфигураций меток выполнена на основе обобщенных наименьших квадратов (generalized least squares Procrustes superimposition) с помощью программы MorphoJ [8], включая трансляцию (совмещение центров изображений), скейлинг (выравнивание по размерам) и ротацию (максимально возможное совмещение конфигураций гомологичных ландмарок). Прокрустовы дистанции вычисляли как квадратный корень из суммы квадратов расстояний между гомологичными ландмарками. Канонический анализ формы тела клопов-солдатиков провели по прокрустовым координатам.

В соответствии с рекомендациями Рольфа и Слайса [6] было принято, что размер центроида (centroid size – CS) – корень квадратный из суммы квадратов расстояний от центра изображения до каждой метки – пропорционален размерам оцифрованных объектов. Статистические расчеты выполняли с помощью пакетов прикладных программ TPS [17, 18], MorphoJ [8] и PAST [19, 20, 21].

Результаты и обсуждение

Анализ возможных смещений оценок формы нижней челюсти при повторной оцифровке объектов показал, что эти смещения малы (не более 2% общей дисперсии), как правило, статистически незначимы и ими можно пренебречь. В работе, однако, для большей надежности оценок использовали усредненные данные для конфигураций меток повторных оцифровок. Предварительный дискриминантный анализ выявил четкие различия по форме тела между самцами и самками при сравнении выборок из заказника (корректность классификации составила 100%), поэтому, несмотря на приблизительно равную долю самцов и самок в выборках, было принято решение проводить сравнение выборок имаго с учетом половой принадлежности.

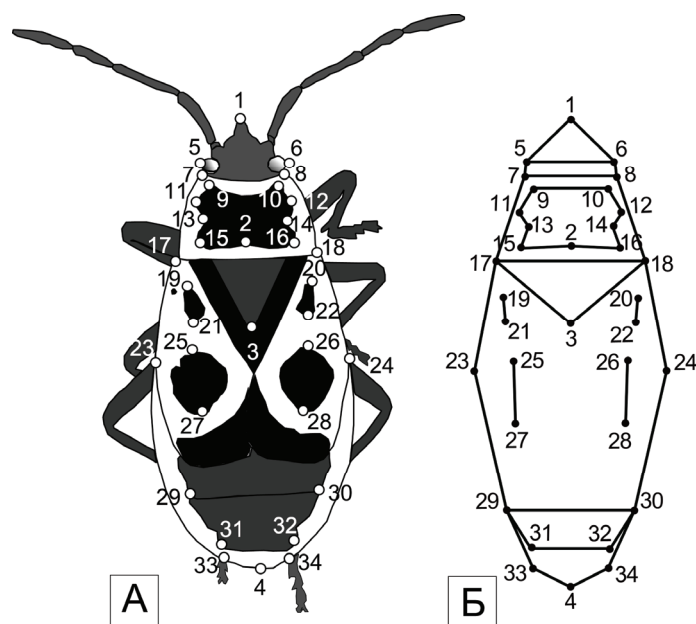


Рисунок 1 – Схема расстановки меток-ландмарок (1-34), характеризующая элементы формы тела и пигментного рисунка у имаго клопа-солдатика (А), и их контурная конфигурация (Б)

Сравнение размера центроида, характеризующего общие размеры тела имаго, провели между выборками самцов и самок контрольной и импактной популяций с учетом ландмарок, расположенных лишь вдоль контура имаго (1, 4-8, 17-18, 23-24, 29-30, 33-34), поскольку внутренние метки не характеризуют общие размеры тела. Результаты сравнения размеров центроида июньских и июльских контрольных и импактных выборок обоих полов приведены на рисунке 2.

В контрольных синхронных выборках самки во всех случаях достоверно крупнее самцов. В импактных синхронных выборках проявляется та же тенденция, которая, однако,

статистически не подтверждается. В июльских пробах как в контрольной, так и в импактной популяциях происходит значимое уменьшение размеров животных, независимо от их половой принадлежности. Исключение составила лишь выборка самцов из импактной популяции, где уменьшение размеров носит только характер тенденции, которая статистически не подтвердилась. У имаго из всех импактных выборок по сравнению с одновременно добытыми контрольными клопами-солдатиками размеры тела (CS) как в июне, так и в июле достоверно меньше, что указывает на существенное замедление роста животных в городских условиях.

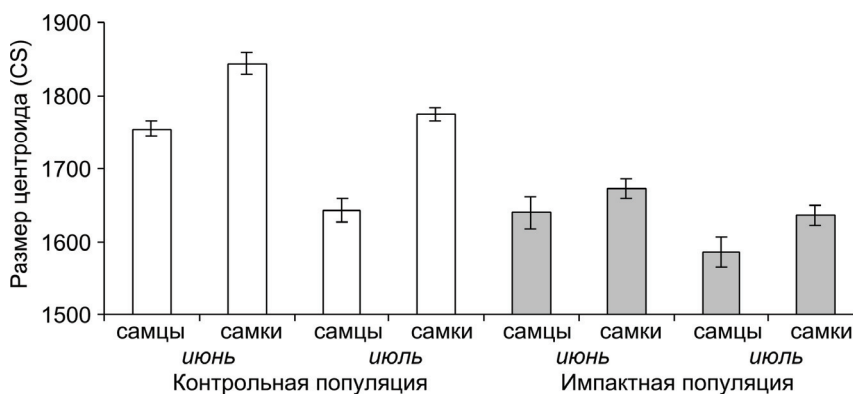


Рисунок 2 – Результаты сравнения размеров центроида (CS с учетом стандартных ошибок), характеризующих изменчивость размеров тела в июньских и июльских контрольных и импактных выборках обоих полов у клопа-солдатика в Белгородской области

Формальное сравнение влияния факторов урбанизации (У), сезона (С) и пола (S), а также эффектов их взаимодействия на размер

центроида было проведено с помощью модели трехфакторного дисперсионного анализа (таблица 1).

Таблица 1 – Трехфакторный дисперсионный анализ изменчивости размера центроида (CS) тела клопа-солдатика из контрольных и антропогенных выборок самцов и самок, добытых в разные месяцы лета (сезон)

Источник изменчивости	Сумма квадратов	Число степ. свободы	Средний квадрат	F	Уровень значимости
Фактор У (урбанизация)	672512	1	672512	101.55	$p < 0.0001$
Фактор С (сезон)	208450	1	208450	31.47	$p < 0.0001$
Фактор П (пол)	266244	1	266244	40.20	$p < 0.0001$
Взаимодействие (У x С)	23991	1	23991	3.62	$p = 0.0584$
Взаимодействие (У x П)	55024	1	55024	8.31	$p = 0.0044$
Взаимодействие (С x П)	10742	1	10742	1.62	$p = 0.2042$
Взаимодействие (У x С x П)	1905	1	1905	0.29	$p = 0.5923$
Внутригрупповая	1390780	210	6623		
Общая	2872880	217			

Из таблицы 1 видно, что влияние всех факторов на размеры тела имаго клопа-солдатика оказалось статистически достоверным. Наибольшее влияние на рост имаго оказывает фактор урбанизации среды. Существенно меньше влияет половая принадлежность и сезонный фактор (напомним, что сравниваются имаго разных генераций, отловленные в середине июня и июля). Статистически значим лишь эффект взаимодействия факторов «урбанизации» и «половой принадлежности» (У x П), хотя его доля в изменчивости относительно невелика. Он означает, что в контрольной и импактной популяциях изменения размеров тела имаго самцов и самок проявляются по-разному, о чем уже говорилось.

Канонический анализ прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы тела самцов и самок имаго в июньских и июльских выборках контрольной и импактной популяций, выявил отчетливые и статистически достоверные межгрупповые различия вдоль всех канонических переменных (рисунок 3).

Из рисунка 3 хорошо видно, что если вдоль

первой канонической переменной (CVA1) выражены различия между контрольной и импактной популяциями, то вдоль второй оси (CVA2) в обеих популяциях проявились параллельные изменения формы тела имаго от июньских к июльским выборкам.

Последние изменения, характеризующие главным образом межгенерационные различия в форме тела имаго, мы условно определили как «сезонные», так как развитие этих генераций происходит при существенно разной длине фотопериода. Поэтому соотношение величин межгрупповых дисперсий вдоль первой и второй канонических осей (доля дисперсии вдоль CVA1 составила 48.12%, а вдоль CVA2 – 24.56%) указывает соответственно на относительно большую величину антропогенной компоненты изменчивости формы тела имаго по сравнению с сезонной.

Интерес представляет взаимное размещение центроидов сравниваемых выборок вдоль второй и третьей канонических переменных (рисунок 4).

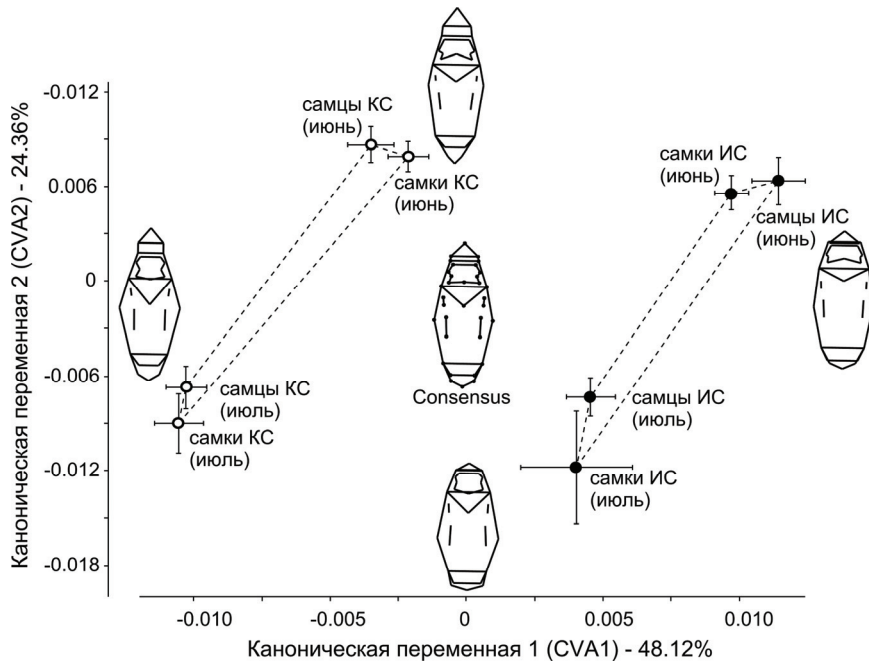


Рисунок 3 – Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы тела самцов и самок имаго клопов-солдатиков в контрольной (КС) и импактной (ИС) популяциях, представлены проекциями центроидов выборок с учетом стандартных ошибок вдоль первых двух канонических переменных – CVA1 и CVA2 (в центре консенсусная модель)

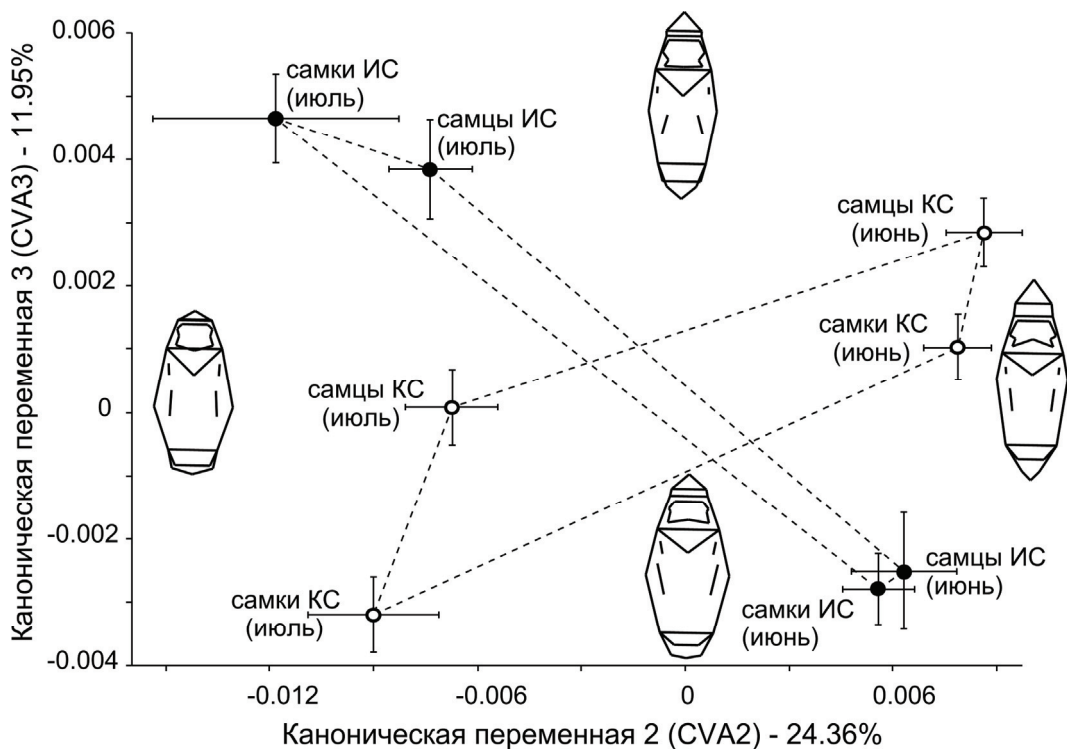


Рисунок 4 – Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы тела имаго клопов-солдатиков в контрольной и импактной популяциях, представлены проекциями центроидов выборок с учетом стандартных ошибок вдоль второй и третьей канонических переменных – CVA2 и CVA3 (модельные конфигурации соответствуют крайним значениям вдоль канонических осей)

Из рисунка 4 хорошо видно, что половые различия по форме тела имаго между контрольными выборками из заказника выражены лишь вдоль третьей канонической оси, а в импактной (городской) популяции, хотя и проявляются, но статистически незначимы, поскольку значения ошибок перекрываются.

Вдоль третьей канонической переменной (CVA3) доля межгрупповой дисперсии составила 11.95%. Интересно заметить, что вдоль второй и третьей канонической осей проявилось взаимодействие межгрупповой изменчивости по форме тела имаго в разные месяцы: как у самцов, так и у самок в контрольной и импактной популяциях наблюдаются разнонаправленные изменения. Если в июльских выборках из контрольной популяции значения CVA3 уменьшаются, то в импактной, напротив, возрастают. Поскольку вдоль этой переменной в контрольных выборках проявляются различия между самцами и самками, то в июльских пробах у импактных животных при отсутствии у них резких половых различий в большей степени проявляются морфологические черты, в целом характерные для самцов из контрольной популяции. Отсутствие четких половых различий по форме тела имаго в импактной популяции и сохранение этого свойства по сезонам в отличие от животных из контрольной популяции, скорее всего, обусловлено дестабилизацией морфогенеза имаго в городских условиях, вызванной интегральным влиянием антропогенного фактора урбанизации среды.

Таким образом, исходя из соотношения величин дисперсий, иерархия разных аспектов межгрупповой изменчивости по мере уменьшения своего размаха проявилась следующим образом: в наибольшей степени выражена антропогенная изменчивость формы тела, связанная с фактором урбанизации, а размах сезонной (межгенерационной) изменчивости оказался приблизительно в два раза меньшим. Изменчивость формы тела имаго, связанная с полом, по своему размаху в два раза меньше, чем сезонная.

Особенности изменения формы тела и его гомологичных элементов вдоль канонических осей хорошо видны из приведенных схематических конфигураций, соответствующих крайним значениям переменных. Антропогенная изменчивость, которая наиболее выражена вдоль CVA1 (см. рис. 3), проявилась в том, что у представителей импактной (городской) популяции оказались относительно больше

укорочены области переднеспинки и головы, а также каудальная часть тела. Сезонные сдвиги вдоль CVA2 заключаются главным образом в том, что от июня к июлю тело имаго в целом становится менее продолговатым (укорачивается каудальная часть), а свойство относительно большей укороченности переднеспинки и головы отчетливо проявляется уже в обеих популяциях, хотя в импактной популяции выражено значительно сильнее. Наконец, половые различия по форме тела четко проявились в синхронных пробах, взятых лишь из контрольной популяции, и слабо выражены в импактной популяции. У самок тело более расширено в центральной части, имеет более округлую форму и менее продолговато по сравнению с самцами. Интересно, что наряду с характерными различиями по общей форме тела самцы и самки отличаются пропорциями меланиновых пятен на надкрыльях и величиной угла их продольной оси к общей оси тела имаго: у самцов пятна меньше, а их продольные оси расходятся в каудальном направлении, тогда как у самок наблюдается противоположная тенденция.

Особый интерес представляло сравнение внутригруппового морфологического разнообразия по форме тела имаго. Для этого использовали метод Хартмана [19] по оценке среднего расстояния между ближайшими соседними ординатами (mean nearest neighbor distance – MNND) в пределах полигона изменчивости, алгоритм вычисления которого реализован в программе PAST 2.17. Чем больше средняя удаленность между ближайшими соседними ординатами в пределах полигона изменчивости, тем больше будет выражено морфоразнообразие группы, которая при этом может иметь больший объем, занятый ординатами особей в общем морфопространстве. Результаты оценок показателя MNND и среднеквадратичного отклонения SD ближайших дистанций по значениям первых двух канонических переменных для всех сравниваемых групп имаго приведены в таблице 2.

Из таблицы 2 видно, что в обеих сравниваемых популяциях представители более поздней июльской генерации имаго, развивающиеся при меньшей длине фотопериода (в менее благоприятных условиях развития), достоверно отличаются от июньских большей величиной морфоразнообразия. В то же время и в синхронных июньских, и в июльских

выборках оба показателя морфоразнообразия достоверно выше в импактной популяции, причем в июле в этой популяции они достигают максимальных значений. Это косвенно указывает, с одной стороны, на увеличение веера

онтогенетических траекторий в июльских выборках, а с другой, на дестабилизацию морфогенеза имаго в импактной популяции, усиливающуюся к июлю.

Таблица 2 – Сравнение показателей внутригруппового (MNND и SD) морфологического разнообразия формы тела имаго клопа-солдатика (с учетом величин *стандартных ошибок*) в июньских и июльских пробах из контрольной и импактной популяций Белгородской области

Показатель	Сравниваемые популяции			
	контрольная		Импактная	
	Июнь	июль	июнь	июль
Число особей	58	60	60	40
MNND ± <i>ст. ошибка</i>	0.0202 ± 0.0008	0.0257 ± 0.0012	0.0214 ± 0.0012	0.0274 ± 0.0023
SD ± <i>ст. ошибка</i>	0.0008 ± 0.0007	0.0053 ± 0.0007	0.0048 ± 0.0006	0.0168 ± 0.0012

Примечание: MNND – (mean nearest neighbor distance) – средняя дистанция между ближайшими соседними ординатами; SD – среднеквадратичное отклонение значений дистанций между ближайшими соседними ординатами.

Заключение

Проведенное сравнение двух пар последовательно изъятых июньских и июльских синхронных выборок имаго клопа-солдатика (*Pyrhocoris apterus* L.) из контрольной (заповедник) и импактной (городской парк) популяций в Белгородской области позволило оценить соотношение половой, сезонной и антропогенной форм морфологической изменчивости. Показано, что половые различия по размерным характеристикам имаго выражены больше, чем по форме тела. Выявлено угнетение роста *P. apterus*, но отсутствие отчетливых половых различий в общей форме тела имаго для аллохронных выборок из импактной популяции, что косвенно свидетельствует о негативном влиянии на ростовые процессы комплекса антропогенных факторов, а не только отражает случайные межпопуляционные различия.

Методами геометрической морфометрии установлено, что антропогенный фактор в большей степени проявился в размахе измен-

чивости формы тела самцов и самок имаго, чем сезонный. Размах половых различий по форме тела по сравнению с эффектами, вызванными факторами «урбанизации» и «сезона», выражен в наименьшей степени. Сезонные изменения формы тела имаго в контрольной и импактной популяциях направлены параллельно и совпадают по размаху, но межпопуляционные различия при этом устойчиво сохраняются в разные месяцы. В июльских пробах, где условия развития в связи с сокращением продолжительности фотопериода менее благоприятны, у особей обеих популяций проявляются черты, которые характерны для представителей импактной популяции, обитающей в заведомо более неблагоприятных условиях, а также для июльской генерации. Возрастание значений показателей морфоразнообразия в импактной популяции в июльских пробах в обеих популяциях отражает усиление общей дестабилизации морфогенеза имаго, а сами показатели могут рассматриваться в качестве индикаторов неблагоприятного протекания развития в локальной популяции.

Литература

- 1 Захаров В.М., Кларк Д.М. Биотест. Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. – М.: Московское отд. Международного фонда "Биотест", 1993. – 68 с.
- 2 Palmer A.R. Fluctuating asymmetry analyses: a primer // *Developmental Instability: Its Origins and Implications* / T.A. Markow (ed.). Dordrecht, The Netherlands: Kluwer, 1994. – P. 335–364.
- 3 Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Логинов В.В., Епланова Г.В. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. трудов. – Вып. 7. – Тольятти, 2004. – С. 45–59.

- 4 Васильева И.А., Васильев А.Г., Любашевский Н.М. и др. Феногенетический анализ популяций малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pall.) в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. 2003. – № 6. – С. 325-332.
- 5 Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. – Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2005. – 640 с.
- 6 Rohlf F.J., Slice D. Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // Syst. Zool. 1990. – V. 39. № 1. – P. 40-59.
- 7 Klingenberg C.P. Developmental instability as a research tool: using patterns of fluctuating asymmetry to infer the developmental origins of morphological integration // Developmental Instability: Causes and Consequences. – New York: Oxford University Press, 2003. – P. 427-442.
- 8 Klingenberg, C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. // Molecular Ecology Resources. 2011. V.11. – P. 353-357.
- 9 Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. et al. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier: Acad. Press, 2004. 443 p.
- 10 Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения: Учебн. пособие. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2007. – 279 с.
- 11 Breuker C.J., Debat V., Klingenberg C.P. Functional Evo-devo // Trends in Ecology and Evolution. 2006. V. 21. № 9. – P. 488-492.
- 12 West-Eberhard M.J. Developmental plasticity and evolution. – Oxford: Oxford University Press, 2003. – 816 p.
- 13 Большаков В.Н., Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Колчева Н.Е., Любашевский Н.М., Чибирик М.В. Техногенная морфологическая изменчивость малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pall.) на Урале // Экология. 2012. – № 6. – С. 427-433.
- 14 Klingenberg, C.P. Morphological integration and developmental modularity // Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. 2008. V.39. – P. 115-132.
- 15 Маканина О.А. Особенности половой структуры популяций клопа-солдатика (*Pyrrhocoris apterus* L.) из различных биотопов Белгородской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Саратов, 2011. – 18 с.
- 16 Саулич А.Х., Мусолин Д.Л. Времена года: Разнообразие сезонных адаптаций и экологических механизмов сезонного контроля развития полужесткокрылых (Heteroptera) в умеренном климате // Стратегии адаптаций наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды: Сб. статей, посвященных памяти профессора Виктора Петровича Тыщенко / Под ред. А.А. Стекольников. – СПб: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2007. – С. 25-106.
- 17 Rohlf F.J. TpsDig2 version 2.15. Ecology & Evolution. N.Y.: SUNY at Stony Brook, 2010a (program).
- 18 Rohlf F.J. TpsRelw version 1.49. Ecology & Evolution. N.Y.: SUNY at Stony Brook, 2010b (program).
- 19 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.9. http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01.html (program).
- 20 Hammer Ø. New methods for the statistical analysis of point alignments // Computers and Geosciences. V. 35. 2009: 659-666. P.
- 21 Foote M. Contributions of individual taxa to overall morphological disparity // Paleobiology. V. 19. 1993. P. 403-419.

References

- 1 Zaharov V.M., Klark D.M. Biotest. Integral'naâ oценка zdorov'â êkosistem i otdel'nyh vidov. M.: Moskovskoe otdel. Meždunarodnogo fonda "Biotest", 1993. 68 s.
- 2 Palmer A.R. Fluctuating asymmetry analyses: a primer // Developmental Instability: Its Origins and Implications / T.A. Markow (ed.). Dordrecht, The Netherlands: Kluwer, 1994. P. 335-364.
- 3 Gelašvili D.B., Âkimov V.N., Loginov V.V., Eplanova G.V. Statičeskij analiz fluktuirujušej asimmetrii bilateral'nyh priznakov raznocvetnoj âšurki *Eremias arguta* // Aktual'nye problemy gerpetologii i toksikologii: Sb. nauč. trudov. Tol'âtî. 2004. Vyp. 7.S. 45-59.
- 4 Vasil'eva I.A., Vasil'ev A.G., Lûbaševskij N.M. i dr. Fenogenetičeskij analiz populâcij maloj lesnoj myši (*Apodemus uralensis* Pall.) v zone vliâniâ Vostočno-Ural'skogo radioaktivnogo sleда // Èkologiâ. 2003. № 6. S. 325-332.
- 5 Vasil'ev A.G. Èpigenetičeskie osnovy fenetiki: na puti k populâcionnoj meronomii. Ekaterinburg: Izd-vo «Akademkniga», 2005. 640 s.
- 6 Rohlf F.J., Slice D. Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // Syst. Zool. 1990. V. 39. № 1. P. 40-59.
- 7 Klingenberg C.P. Developmental instability as a research tool: using patterns of fluctuating asymmetry to infer the developmental origins of morphological integration // Developmental Instability: Causes and Consequences. New York: Oxford University Press, 2003. P. 427-442.
- 8 Klingenberg, C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. // Molecular Ecology Resources. 2011. V.11. P. 353-357.
- 9 Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. et al. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier: Acad. Press, 2004. 443 p.

- 10 Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Bol'shakov V.N. Fenogenetičeskaâ izmenčivost' i metody ee izučeniâ: Učebn. posobie. Ekaterinburg: Izd-vo Ural. un-ta, 2007. 279 s.
- 11 Breuker C.J., Debat V., Klingenberg C.P. Functional Evo-devo // Trends in Ecology and Evolution. 2006. V. 21. № 9. P. 488-492.
- 12 West-Eberhard M.J. Developmental plasticity and evolution. Oxford: Oxford University Press, 2003. 816 p.
- 13 Bol'shakov V.N., Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Gorodilova Ū.V., Kolčeva N.E., Lûbaševskij N.M., Čibirâk M.V. Tehnogennaâ morfologičeskaâ izmenčivost' maloj lesnoj myši (*Sylvaemus uralensis* Pall.) na Urale // Èkologiâ. 2012. № 6. S. 427-433.
- 14 Klingenberg, C.P. Morphological integration and developmental modularity // Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. 2008. V.39. P. 115-132.
- 15 Makanina O.A. Osobennosti polovoj struktury populâcij klopa-soldatika (*Pyrrhocoris apterus* L.) iz različnyh biotopov Belgorodskoj oblasti: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Saratov, 2011. 18 s.
- 16 Saulič A.H., Musolin D.L. Vremena goda: Raznoobrazie sezonnyh adaptacij i èkologičeskih mehanizmov sezonogo kontrolâ razvitiâ polužestkokrylyh (Heteroptera) v umerennom klimate // Strategii adaptacij nazemnyh členistonogih k neblagopriâtnym usloviâm sedy: Sb. statej, posvâšennyh pamâti professora Viktora Petroviča Tyšenko / Pod red. A.A. Stekol'nikova. SPb: Izd-vo S.-Peterb. un-ta, 2007. S. 25-106.
- 17 Rohlf F.J. TpsDig2 version 2.15. Ecology & Evolution. N.Y.: SUNY at Stony Brook, 2010a (program).
- 18 Rohlf F.J. TpsRelw version 1.49. Ecology & Evolution. N.Y.: SUNY at Stony Brook, 2010b (program).
- 19 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.9. http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01.html (program).
- 20 Hammer Ø. New methods for the statistical analysis of point alignments // Computers and Geosciences. V. 35. 2009: 659-666. P.
- 21 Foote M. Contributions of individual taxa to overall morphological disparity // Paleobiology. V. 19. 1993. P. 403-419.