

# СОПРЯЖЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВИДОВ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК В НАРУШЕННЫХ ВЕТРОВАЛОМ И ПОЖАРОМ БИОТОПАХ НА ПРИМЕРЕ ВИСИМСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (СРЕДНИЙ УРАЛ)

А. Г. Васильев\*<sup>ID</sup>, Л. Е. Лукьянова<sup>ID</sup>, Ю. В. Городилова<sup>ID</sup>

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия

\*e-mail: [vag@ipae.uran.ru](mailto:vag@ipae.uran.ru)

Поступила: 07.02.2023. Исправлена: 12.04.2023. Принята к опубликованию: 19.04.2023.

Использование при мониторинге природных популяций и сообществ морфогенетических характеристик и функционально важных морфологических структур – одно из актуальных направлений развивающихся подходов экоморфологии и функциональной синэкологии. Впервые методами геометрической морфометрии для оценки устойчивости сообщества грызунов к двум природным катастрофическим явлениям, ветровалу и лесному пожару, изучена сопряженная изменчивость размеров и формы нижней челюсти на примере трех симпатрических видов лесных полевок в Висимском государственном природном заповеднике (Средний Урал). Новые подходы позволили проверить гипотезу о сходном спектре модификаций морфогенеза у таксономически и экологически близких симпатрических видов при их развитии в нарушенных биотопах. В двух измененных ветровалом и пожаром биотопах в разные по погодным условиям годы (2003–2004 гг.) изучили выборки сеголеток видов *Clethrionomys glareolus*, *C. rutilus* и *Craseomys rufocanus*. Установлено, что *C. glareolus* предпочла зарастающую гать, *C. rufocanus* – зону ветровала, а у *C. rutilus* предпочтения не были выражены. У всех видов выявлены межгодовые и биотопические различия по изменчивости размеров и формы нижней челюсти. Погодные условия повлияли на изменчивость видов больше, чем биотопические. На основе функциональных мандибулярных индексов установлено, что форма нижней челюсти лесных полевок, как биоинструмент для добывания корма и его первичной обработки, в большей степени зависит от погодных факторов, чем от особенностей биотопов. Выражена сходная морфофункциональная реакция популяций симпатрических видов на сходные биотопы. Последнее отражает параллелизм модификаций морфогенеза мандибул у видов в нарушенной среде, подтверждая высказанную гипотезу. В частности на гари у изученных видов усилились тенденции к продольному перетиранию кормов, а в зоне ветровала – к грызению кормовых объектов (возможно семян хвойных растений). Предполагается, что погодные факторы опосредованно влияют на морфогенез особей видов через смену растительных сообществ, что изменяет их диету и механику нагрузки на костно-мышечный аппарат мандибул. Внутригрупповое разнообразие MNND (средняя дистанция между ближайшими соседними ординатами), отражающее меру дестабилизации развития, невелико у *C. glareolus*, указывая на устойчивость ее морфогенеза в обоих биотопах. У *C. rufocanus* показано стабильное развитие в зоне ветровала, а у *C. rutilus* оно нестабильно в обоих биотопах. Оценки стабильности развития по MNND согласуются с обилием видов и могут быть рекомендованы для целей мониторинга состояния популяций симпатрических видов лесных полевок и других грызунов на особо охраняемых природных территориях.

**Ключевые слова:** геометрическая морфометрия, грызуны, изменчивость, нижняя челюсть, особо охраняемая природная территория, природная катастрофа, стабильность развития

## Введение

В связи с усилением сочетанных климатических и антропогенных изменений природных условий и связанных с ними ожидаемых в XXI в. региональных биотических кризисов (Жерихин, 2003; Read & Clark, 2006; Barnosky et al., 2011; Ceballos et al., 2015; Bond & Grasby, 2017) возникла необходимость разработки новых методологий, позволяющих их заранее предсказывать. Использование в последние годы при мониторинге экологического состояния природных популяций и сообществ морфогенетических характеристик и функционально значимых морфологических

структур – наиболее актуальное направление в русле развития новых подходов в экоморфологии (trait-based ecology) (Cornwell et al., 2006; Violle et al., 2012; Mo & Polly, 2022) и функциональной синэкологии (Ackerly & Cornwell, 2007; Schleuning et al., 2020). Представляется перспективным применить эти подходы к разработке методологии выявления биотических кризисных явлений. Поэтому дальнейшая разработка методов морфогенетического мониторинга, включая возможность получения оценок экологического состояния как отдельных популяций, так и фрагментов сообществ таксономически близких

видов со сходными экологическими нишами и функциями в сообществе (Hutchinson, 1967; Николаев, 1977; Чернов, 2008), представляет не только академический, но, главным образом, прикладной интерес, который может иметь большое социально-экономическое значение при получении своевременного экологического прогноза за регионального биотического кризиса.

Природные катастрофические явления, вызванные погодно-климатическими факторами (например, лесные ветровалы и пожары), вызывают резкие изменения естественных экосистем, нарушая структуру и состав лесной растительности и сообществ животных (Parmesan, 2006; Lukuanova, 2013; Арцыбашев, 2014; Гонгальский, 2014; Харитонов, Харитонов, 2021) и могут в некотором отношении служить природными моделями-аналогами для оценки вероятных локальных биотических кризисов. Однако при этом следует подчеркнуть, что подобные явления представляют собой типичные природные процессы, с которыми виды за историю своего обитания на данных территориях периодически сталкиваются в течение многих тысячелетий. Поэтому они по своему характеру существенно отличаются от прогнозируемого биотического кризиса (Жерихин, 2003; Read & Clark, 2006; Barnosky et al., 2011; Ceballos et al., 2015) и **должны рассматриваться** лишь как его отдаленные аналоги.

Биотопические поселения таксономически близких симпатрических видов в конкретном биотопе формируют локальные фрагменты сообществ. Согласно Shvarts (1977), взаимодействие микропопуляций (в нашем случае – биотопических поселений) обеспечивает целостность популяции. К сходным представлениям позднее при рассмотрении метапопуляций пришел и Hanski (1998). В биотопических поселениях симпатрических видов, подвергшихся воздействию природных катастрофических явлений, теоретически следует ожидать проявления преадаптивных морфогенетических, физиологических и, возможно, поведенческих реакций на подобные природные события. Такие потенциальные адаптивные реакции исторически длительно формируются и вырабатываются как каждым видом, так и сообществом близких видов, обеспечивая адекватные изменения поведения, физиологии и морфогенеза и, как следствие, устойчивость популяций симпатрических видов сообщества в изменяющихся условиях среды. У видов исторически должен сложиться типичный набор потенциально доступных в процессе морфогенеза адекватных мо-

дификаций развития, которые при определенных природных катастрофических явлениях смогут быть быстро реализованы. При этом морфогенетические и функциональные аспекты изменений популяций и сообществ животных при протекании демулационных сукцессионных процессов практически не изучены, хотя их понимание носит ключевой характер в прогнозировании биотических кризисных явлений (Chevin et al., 2010).

Основными факторами, влияющими на процессы лесовосстановительных сукцессий, как известно, являются погодно-климатические и биотические. Погодные флуктуации и длительные климатические тренды потенциально могут влиять на скорость демулационных сукцессионных процессов, происходящих в лесных сообществах (Badyaev et al., 2005; Parmesan, 2006; Pausas & Verdú, 2008; Lukuanova, 2013). Установлено, что нарушение исходных биотопов, в том числе структуры сообществ и трофической базы видов, может оказывать стресс-индуцированные воздействия на процесс индивидуального развития животных и снижать репродуктивный потенциал популяций (Badyaev et al., 2005; Badyaev, 2014; Vasil'ev et al., 2016). **Тем не менее, подобные явления** в природных условиях до сих пор крайне слабо изучены, и только их дальнейший анализ сможет прояснить потенциальные пределы экологической толерантности конкретных видов и сообществ и механизмы их устойчивости к различным природным катастрофическим явлениям.

Применение методов геометрической морфометрии (Rohlf & Slice, 1990; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011; Васильев и др., 2018) позволяет отдельно изучать вариацию размеров и формы объектов, а также допускает прямую морфогенетическую трактовку выявляемых различий (Zelditch et al., 2004; Sheets & Zelditch, 2013). Поскольку данный подход дает возможность в чистом виде анализировать изменчивость формы объектов без влияния размеров, становится возможным изучать в общем морфопространстве сопряженную морфогенетическую изменчивость разных по размерам видов, оценивая, главным образом, их морфогенетическую реакцию на изменение общих факторов среды (Vasil'ev et al., 2015). Поэтому геометрическая морфометрия может быть эффективно использована при оценке закономерностей сопряженной морфогенетической изменчивости у симпатрических видов в нарушенных биотопах (Васильев и др., 2018).

Ранее мы провели анализ изменчивости формы и размеров нижней челюсти на приме-

ре одного вида грызунов, *Clethrionomys glareolus*, Schreber, 1780, в Висимском заповеднике на Среднем Урале в нарушенных ветровалом и лесным пожаром биотопах (Vasil'ev et al., 2022). На этих территориях были выявлены биотопические и межгодовые различия по размерам и форме мандибул между локальными поселениями вида. Однако наряду с *C. glareolus* на участках также обитают два других экологически близких вида лесных полевок (*Clethrionomys rutilus*, Pallas, 1779 и *Craseomys rufocanus*, Sundevall, 1846), у которых видовые морфогенетические и функциональные реакции на ветровал и пожар остались не изученными. Представляло интерес продолжить и существенно расширить исследование и на большем материале изучить вероятные сопряженные морфогенетические реакции не одного вида, а всего сообщества лесных полевок в ответ на определенные погодные и биотические факторы. Это позволяет обоснованно включить в анализ и ранее использованный материал по *C. glareolus*. Все три симпатрических вида формируют сообщество лесных полевок, поскольку филогенетически близки (род *Craseomys* – ближайшая базальная группа для рода *Clethrionomys* (Lebedev et al., 2007; Abramson et al., 2012)), а их функции в сообществе и экологические ниши во многом сходны. Напомним также, что представителей рода *Craseomys* по причине большого сходства ранее рассматривали в составе *Clethrionomys*. Можно предполагать, что долгое синтопное сосуществование симпатрических видов в одних и тех же биотопах может привести к формированию у них сходных сопряженных морфогенетических реакций в ответ на влияние определенных погодных и биотических факторов или их сочетание. В этой связи ключевой частью данного исследования являлась проверка гипотезы о высокой вероятности проявления сходного спектра модификаций морфогенеза у представителей таксономически и экологически близких видов лесных полевок, в том числе в условиях нарушенных природными катастрофическими явлениями лесных биотопов.

Целью работы была оценка морфогенетической и морфофункциональной устойчивости сообщества грызунов к последствиям двух природных катастрофических явлений: ветровала и лесного пожара в контрастные по погодным условиям годы на примере изучения сопряженной изменчивости размеров и формы нижней челюсти трех симпатрических видов лесных полевок в Висимском заповеднике (Средний Урал)

методами геометрической морфометрии. Предложенные подходы позволяют не только оценить морфогенетические и морфофункциональные особенности видов, но также проверить высказанную авторами гипотезу о сходном спектре типичных модификаций морфогенеза у представителей лесных полевок, позволяющем им быстро изменять развитие и адаптироваться к трансформированным биотопическим условиям.

### Материал и методы

Основной путь анализа материала заключается в оценке параллелизма и сопряженности внутривидовой изменчивости в морфопространстве у близких симпатрических видов. Особое внимание посвящено косвенному сравнению трофической активности биотопических поселений видов на основе анализа изменчивости морфофункциональных мандибулярных индексов, а также сопоставлению уровней стабильности их развития в локальных нарушенных ветровалом и пожаром лесных биотопах в разные годы.

Краниологические материалы для исследований предоставлены Музеем Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург, Россия). Изучены выборки сеголеток полевок *Clethrionomys glareolus*, *Clethrionomys rutilus* и *Craseomys rufocanus*, добытые в контрастные по погодным условиям годы (август, 2003–2004 гг.) в двух измененных после ветровала и лесного пожара биотопах (зоны ветровала и гари). Подчеркнем, что некоторые зоологи используют родовое название *Myodes* для лесных полевок (Pavlinov, 2006; Carleton et al., 2014), но мы, опираясь на работы Tesakov et al. (2010) и Kryštufek et al. (2020), осознанно предпочитаем применять прежнее название рода, *Clethrionomys*. Ранее *Craseomys rufocanus* тоже относили к роду *Clethrionomys*. Однако, учитывая молекулярно-генетические исследования (Lebedev et al., 2007; Abramson et al., 2012), мы приняли в качестве родового названия вида *Craseomys*.

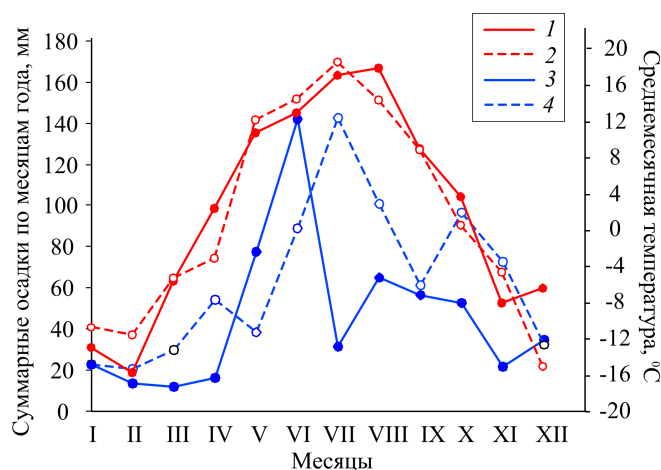
Структура выборок позволяет оценить морфогенетические и функциональные отклики трех видов на погодно-климатические (межгодовые) и биотопические (главным образом трофические и биотические) факторы. Напомним, что после ветровала (июнь, 1995 г.) лесной пожар (июнь, 1998 г.) уничтожил в Висимском заповеднике часть поваленных деревьев и в результате сформировались два биотопа – зона ветровала (W – windfall) и участок гари (F – fire-site). Поэтому выборки 2003 и 2004 гг. были параллельно

добыты во вновь сформировавшихся поселениях трех видов на участках ветровала через 8–9 лет после вывала леса и зарастающей гари через 5–6 лет после пожара. Описания биотопов, возникших после ветровала и пожара, на разных этапах их демутиационной сукцессии сделаны в предыдущих публикациях (Lukyanova, 2013, 2017). Сравнение погодных условий с учетом данных метеостанции «Висим» также представлено в предыдущей публикации (Vasil'ev et al., 2022). Основные погодные различия заключались в разной динамике выпадения осадков весной и летом в 2003 г. и 2004 г. при общем сходстве динамики среднемесячной температуры (рис. 1). Так в 2003 г. наибольшее количество осадков выпало в мае и июне, а июль и август были засушливыми. На следующий год осадков в мае было в два раза меньше, но летние месяцы стали дождливыми. Погодные режимы в первую очередь проявились в особенностях вегетации растительности изучаемых нарушенных биотопов.

Отлов лесных полевок ранее был проведен Л.Е. Лукьяновой методом стандартных ловушко-линий с использованием в трансекте 100 проволочных ловушек, расставленных в каждом биотопе на расстоянии 10 м в течение 5 суток. Всего изучили 198 экземпляров (экз.) сеголеток трех видов обоих полов (самцы/самки): *Clethrionomys glareolus* (70 экз., в т.ч. в 2003 г.: ветровал – 11 экз. (4/7), гарь – 33 экз. (14/19); в 2004 г.: ветровал – 16 экз. (6/10), гарь – 10 экз. (6/4)), *Clethrionomys rutilus* (51 экз., в т.ч. в 2003 г.: ветровал – 21 экз. (7/14), гарь – 6 экз. (3/3); в 2004 г.: ветровал – 14 экз. (6/8), гарь – 10 экз. (7/3)), *Craseomys rufocanus* (77 экз., в т.ч. в 2003 г.: ветровал – 20 экз. (6/14), гарь – 5 экз. (3/2); в 2004 г.: ветровал – 41 экз. (19/22), гарь – 11 экз. (8/3)). Возрастные группы лесных полевок, отловленных на измененных ветровалом и пожаром территориях Висимского заповедника, оценивали по степени развития корней зубов, конфигурации черепа и стертости жевательной поверхности верхнего третьего щечного зуба МЗ. В работе использовали представителей одной и той же возрастной группы сеголеток (ювенильных и старых зимовавших особей исключили).

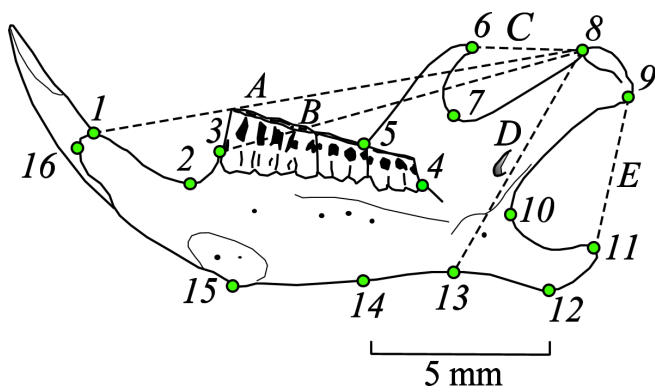
При анализе изменчивости формы нижней челюсти лесных полевок (*Clethrionomys glareolus*, *Clethrionomys rutilus* и *Craseomys rufocanus*) применили методы геометрической морфометрии (Rohlf & Slice, 1990; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011; Васильев и др., 2018). Выбор в качестве объекта исследований нижней

челюсти полевок обусловлен необходимостью изучения морфофункциональных трофических особенностей видов в разные годы и тем, что мандибула является относительно плоским объектом, который можно эффективно сравнивать методами геометрической морфометрии по цифровым фотографиям. Фотографии получили на планшетном сканере с разрешением 1200 dpi. Изучили 198 оцифрованных фотографий правых нижнечелюстных ветвей трех видов с лингвальной стороны. На изображениях нижних челюстей с помощью программ tpsUtil (Rohlf, 2013a) и tpsDig2 (Rohlf, 2013b) разместили конфигурации 16 меток-ландмарков, позволяющих характеризовать изменчивость ее формы (рис. 2). В перечне ландмарков указаны их типы по классификации Ф. Букштейна (см. Васильев и др., 2018). Позиционирование ландмарков строго соответствует таковому в предыдущем исследовании (Vasil'ev et al., 2022), но отличается от расстановки меток в других работах (Vasil'ev et al., 2017, 2020). Центроидный размер (centroid size – CS), косвенно отражающий размеры объектов, вычисляли как корень квадратный из суммы квадратов расстояний от центра общей конфигурации до каждой метки (Rohlf & Slice, 1990). Процедуру прокрустовой суперимпозиции выполнили методом генерализованного прокрустова анализа, GPA (Rohlf & Slice, 1990) с использованием метода наименьших квадратов и расчетом прокрустовых координат.



**Рис. 1.** Динамика изменений среднемесячных значений температуры (красные линии, 1, 2) и суммарных осадков по месяцам (синие линии, 3, 4) в Висимском заповеднике (Средний Урал) в 2003 г. (сплошные линии) и 2004 г. (штриховые линии).

**Fig. 1.** Dynamics of changes in average monthly temperature values (red lines, 1, 2) and the total precipitation by month (blue lines, 3, 4) in the Visim State Nature Reserve (the Middle Urals) in 2003 (solid lines) and 2004 (dashed lines).



**Рис. 2.** Конфигурация 16 меток-ландмарков на лингвальной стороне нижней челюсти (на примере *Clethrionomys glareolus*). Обозначения: 1 – передний край мандибулы в области диастемального промежутка на пересечении с резцом (I тип); 2 – точка наибольшего прогиба в области диастемального промежутка (II тип); 3 – точка пересечения с передней частью альвеолы m1 (I тип); 4 – точка пересечения с задним краем альвеолы m3 (I тип); 5 – точка пересечения верхнего края зубного ряда с передним основанием венечного отростка (II тип); 6 – апикальная точка венечного отростка (I тип); 7 – точка наибольшего нижнего прогиба венечно-сочленовной впадины (II–III тип); 8 – передний верхний край сочленовного отростка (I тип); 9 – задний верхний край сочленовного отростка (I тип); 10 – точка наибольшего прогиба сочленовно-угловой впадины (II–III тип); 11 – апикальная точка углового отростка (I тип); 12 – точка наибольшего нижнего выступа углового отростка (III тип); 13 – точка наибольшего прогиба нижнего края мандибулы в основании углового отростка (III тип); 14 – точка на нижнем крае мандибулы при его пересечении с перпендикуляром, опущенным от ландмарки №5 (III тип); 15 – нижний выступающий край симфизального бугорка (I тип); 16 – передний нижний край резцовой части мандибулы на самом нижнем перегибе кости (II тип). Штриховые линии – промеры (A, B, C, D, E), необходимые для вычисления морфофункциональных мандибулярных индексов.

**Fig. 2.** The configuration of 16 landmarks on the lingual side of the mandible (based on *Clethrionomys glareolus* example). Designations: 1 – the anterior edge of the mandible in the area of the diastema gap at the intersection with the incisor (type I); 2 – the point of greatest deflection in the area of the diastema gap (type II); 3 – the intersection point with the anterior part of the m1 alveolus (type I); 4 – the point of intersection with the posterior edge of the m3 alveolus (type I); 5 – the point of intersection of the upper edge of the dentition with the anterior base of the coronal process (type II); 6 – the apical point of the coronal process (type I); 7 – the point of the greatest lower deflection of the coronal-articular depression (type II–III); 8 – the anterior upper edge of the articular process (type I); 9 – the posterior upper edge of the articular process (type I); 10 – the point of the greatest deflection of the articular-angular depression (type II–III); 11 – apical point of the angular process (type I); 12 – the point of the largest lower projection of the angular process (type III); 13 – the point of the greatest deflection of the lower edge of the mandible at the base of the angular process (type III); 14 – the point on the lower edge of the mandible at its intersection with the perpendicular omitted from the landmark №5 (type III); 15 – the lower protruding edge of the symphyseal tubercle (type I); 16 – the anterior lower edge of the incisor part of the mandible at the largest lower bend of the bone (type II). Dashed lines are measurements (A, B, C, D, E) necessary to calculate morphofunctional mandibular indices.

Межгрупповые различия конфигурации нижней челюсти оценили с помощью методов канонического анализа CVA прокрустовых координат. Выполнили два варианта канонического анализа: 1 – по объединенным выборкам из синтопных поселений трех видов лесных полевок из двух нарушенных биотопов в сравниваемые годы; 2 – отдельно внутри каждого вида по тем же выборкам, разделенным по биотопам и годам наблюдений. Во втором случае затем провели ординацию центроидов внутривидовых групп в общем морфопространстве, образованном объединенными внутривидовыми матрицами обобщенных расстояний Махаланобиса D. Ординацию выполнили методом главных координат PCoA (Дэвис, 1990), а также с помощью неметрического многомерного шкалирования NMDS (Kruskal, 1964a,b). Затем по комплементарным значениям главных координат PCo, а также и по неметрическим измерениям – Dimensions (далее – Dim) – осями неметрического шкалирования в случае NMDS, соответствующим конкретным видам, между ними вычислили коэффициенты корреляции Пирсона. Оценку полученных переменных на соответствие распределения нормальному закону заранее провели на основе W-теста Шапиро-Уилка. Процедура неметрического многомерного шкалирования NMDS, так же, как и PCo, основана на матрицах дистанций между центроидами выборок, а его алгоритм итеративно пытается размещать ординаты в 2D или 3D системе координат так, чтобы сохранить накопленные ранги различий между объектами с минимальным выявленным уровнем расхождения («стресса», по Kruskal, 1964a). При этом учитываются только ранги уровней различий и не учитываются конкретные абсолютные значения дистанций. В использованной нами программе PAST 4.11 (Hammer et al., 2001) процедура NMDS повторяется 11 раз и зависит от начальных случайно взятых условий (Taguchi & Oono, 2005), что приводит к несколько отличающимся решениям при ресэмплинге (в отличие от анализа PCo, который останавливается на первом решении). Поэтому использование метода NMDS, наряду с PCo, обеспечивает итеративный выбор наилучших возможных решений, дополняя оценки, полученные методом главных координат.

Для оценки иерархии групповых различий между выборками по итогам канонических анализов провели кластерный анализ матриц обобщенных расстояний Махаланобиса D методом парного группового связывания по средним

значениям (UPGMA). Адекватную метрику дистанций для кластерного анализа определяли по наибольшему значению коэффициента кофенетической корреляции (CCC – coefficient of cophenetic correlation). Для оценки морфофункциональных особенностей конфигураций нижней челюсти использовали пять промеров: А – сочленовно-резцовый, В – сочленовно-молярный, С – темпорально-сочленовный, D – сочленовно-массетерный и E – сочленовно-угловой (рис. 2). По данным промеров вычислили морфофункциональные мандибулярные индексы (см. Anderson et al., 2014): TI – темпорально-резцовый, TM – темпорально-молярный, MI – массетерно-резцовый, MM – массетерно-молярный, AM – ангулярно-массетерный. Расчет индексов провели по следующим формулам (см. Anderson et al., 2014; Vasil'ev et al., 2022):  $TI = C/A$ ;  $TM = C/B$ ;  $MI = D/A$ ;  $MM = D/B$ ;  $AM = E/D$ . Индексы TI и TM характеризуют, главным образом, интенсивность продольных режуще-жевательных движений, а индексы MI и MM – интенсивность движений, связанных с грызением и дроблением пищевых объектов (Воронцов, 1982; Потапова, 2019). Предложенный индекс AM косвенно характеризует интенсивность поперечных жевательных движений, связанных в основном с перетираньем корма (Воронцов, 1982; Vasil'ev et al., 2022).

Показатель внутригруппового морфоразнообразия (morphological disparity), MNND (mean nearest neighbor distance) средней дистанции между ближайшими соседними ординатами, позволяющий косвенно оценить уровень дестабилизации развития, рассчитывали методом анализа паттерна ближайших соседних ординат (nearest neighbour point pattern analysis) в пределах выборочных полигонов изменчивости (convex hulls) (Дэвис, 1990; Hammer, 2009). Расчет MNND провели по первым двум каноническим переменным (CV1–CV2). Вариант возрастания значения MNND интерпретировали, как увеличение внутригруппового морфоразнообразия (Hammer, 2009), а в случае геометрической морфометрии – как расширение веера траекторий морфогенеза в морфопространстве (Васильев и др., 2018). Вероятные краевые эффекты рассеивания ординат внутри полигонов изменчивости (convex hull) нивелировали методом Donnelly (1978). При выполнении процедур геометрической морфометрии и связанных с ними методов статистического анализа использовали пакеты программ TPS (Rohlf, 2013a,b),

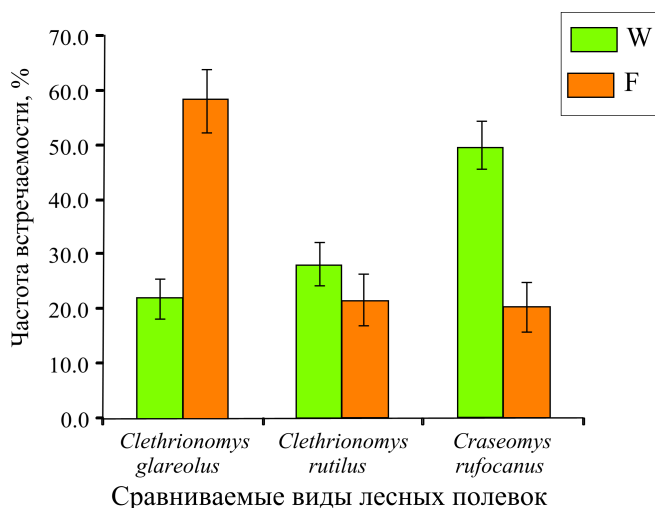
PAST 4.11 (Hammer et al., 2001), IMP (Zelditch et al., 2004), MorphoJ 1.7a (Klingenberg, 2011) и Statistica 10.0 (StatSoft, Inc., 2011).

## Результаты

Исходя из соотношения долей видов лесных полевок в зонах ветровала (W) и гари (F) можно заключить, что в годы сравнения (2003–2004 гг.) они различались по встречаемости в контрастных нарушенных биотопах (рис. 3). Если *Clethrionomys glareolus* предпочитала участок зарастающей гари, то *Craseomys rufocanus*, напротив, доминировала в зоне ветровала. У *Clethrionomys rutilus*, судя по встречаемости, предпочтение к тому или иному биотопу не было строго выражено. Поэтому, в качестве дополнительной рабочей гипотезы мы приняли, что уровень морфогенетического разнообразия теоретически должен быть выше на участке с меньшей долей встречаемости вида, отражая степень локальной нестабильности развития.

С целью изучения возможных морфогенетических и морфофункциональных откликов поселений модельных видов лесных полевок сначала сравнили объединенные по видам (taxon-free), но подразделенные по годам и биотопам выборки. Этот вариант позволял оценить общие аспекты изменчивости для сообщества лесных полевок. Данный способ оценки изменчивости и разнообразия без учета таксономической принадлежности выборок (taxon-free) был предложен в конце XX в. (Damuth et al., 1992) и широко применяется в экологически ориентированных исследованиях в последние годы (Ricotta & Moretti, 2011; Violle et al., 2012; Andrews & Hixson, 2014; Fontaneto et al., 2017; Maestri et al., 2018). Во втором случае мы сопоставили подразделенные по годам и биотопам выборки отдельно для каждого вида лесных полевок.

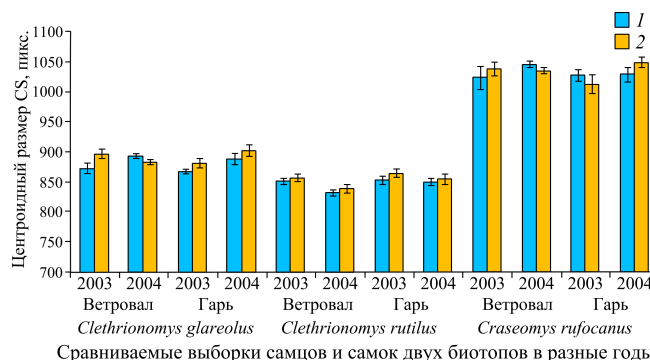
Межвидовые различия по значениям центроидного размера CS оказались велики и высоко значимы в соответствии с тестом Уэлча ( $F = 193$ ;  $d.f. = 37,65$ ;  $p < 0.0001$ ), что и предполагалось, т.к. виды заведомо различаются по размерам (рис. 4). Предварительная оценка корреляции центроидных размеров CS не выявила для отдельно взятых видовых выборок значимых коэффициентов ранговой корреляции Спирмена с полом ( $p > 0.05$ ). Дополнительно для оценки значимости влияния факторов «биотоп», «год» и «пол» и их возможных взаимодействий провели трехфакторный дисперсионный анализ изменчивости CS (табл. 1).



**Рис. 3.** Соотношение долей встречаемости (%) в контрастных биотопах, возникших после ветровала (W) и последующего пожара (F), трех видов лесных полевок на территории Висимского заповедника (Средний Урал).

**Fig. 3.** The ratio of proportions of the frequency of occurrence (%) of three red-backed vole species in contrasting biotopes, appeared after the windfall (W) and the subsequent wildfire (F), in the Visim State Nature Reserve (the Middle Urals).

В этой модели вклад фактора «пол» в данном случае также был статистически недостоверным. Выявлены значимые, но небольшие по величине вклады в изменчивость CS между выборками разных лет и биотопов; причем на долю фактора «год» (Y) пришлось около 5.8% общей дисперсии, а на долю фактора «биотоп» (B) – около 4%. Размер эффекта вклада данных факторов (см. табл. 1) крайне мал и приближается к допустимому минимальному уровню значений по классификации Коэна (Hedges & Olkin, 1985; Cohen, 1992). Поэтому абсолютные усредненные межгрупповые различия по величине CS, связанные с биотопом и годом сравнения, в целом, невелики, указывая на небольшие различия в росте сеголеток. Отсутствие выраженных половых различий по-



**Рис. 4.** Сравнение центроидных размеров CS (с учетом стандартной ошибки, ± SE) нижней челюсти между выборками самцов (1) и самок (2) трех видов лесных полевок двух нарушенных биотопов (ветровал, гарь) Висимского заповедника в разные годы (2003, 2004 гг.).

**Fig. 4.** Comparison of centroid sizes (taking into account the standard error, ± SE) of the mandible between samples of males (1) and females (2) of three red-backed vole species in two disturbed biotopes (windfall, fire-site) in the Visim State Nature Reserve in 2003 and 2004.

зволяет объединять особей в выборках по их половой принадлежности.

Для оценки межгрупповых различий в изменчивости формы нижней челюсти видов лесных полевок Висимского заповедника в разных биотопах и в разные годы выполнили канонический анализ прокрустовых координат. Затем провели трехфакторный дисперсионный анализ канонических переменных по тем же факторам, что и при анализе центроидного размера (табл. 2). Из табл. 2 видно, что значимые вклады в межгрупповую изменчивость вдоль канонических осей внесли факторы «год» (Y), «биотоп» (B) и их взаимодействие (Y × B). Другие факторы и их взаимодействия оказались незначимыми. Вклад половых различий также был незначим.

**Таблица 1.** Трехфакторный дисперсионный анализ центроидного размера CS нижней челюсти трех видов лесных полевок без учета видовой принадлежности (taxon-free) из нарушенных ветровалом и пожаром биотопов Висимского заповедника в смежные годы сравнения (2003, 2004)

**Table 1.** Three-way analysis of the variance of the mandible centroid size of three red-backed vole species without taking into account the species relation (taxon-free) from biotopes in the Visim State Nature Reserve disturbed by windfall and fire in 2003 and 2004

Источник изменчивости (фактор)	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (d.f.)	Средний квадрат (MS)	F	Уровень значимости (p)
Год (Y)	85 705	1	<b>85 705</b>	12.64	0.0005
Пол (G)	348	1	348	0.05	0.8211
Биотоп (B)	59 818	1	<b>59 818</b>	8.82	0.0034
Y × G	215	1	215	0.03	0.8588
Y × L	1164	1	1164	0.17	0.6791
G × L	3	1	3	0.001	0.9822
Y × G × L	10 112	1	10 112	1.49	0.2236
Остаточная	1 288 741	190	6783	–	–
Общая	1 478 936	197	–	–	–

Примечание: Полужирным шрифтом выделены значимые (p < 0.05) средние квадраты (MS).

**Таблица 2.** Результаты трехфакторного многомерного дисперсионного анализа (MANOVA) канонических переменных (CV1–CV3) по факторам «год», «пол», «биотоп» и их взаимодействиям между объединенными по видам выборками (taxon-free) лесных полевок двух нарушенных биотопов (ветровал, гарь) Висимского заповедника смежных лет (2003 и 2004 гг.)

**Table 2.** Results of three-way multivariate analysis of variance (MANOVA) of canonical variables (CV1–CV3) for the factors of «year», «sex», «biotope», and their interactions between samples combined by species (taxon-free) of red-backed voles in two biotopes (windfall, fire-site) disturbed in the Visim State Nature Reserve in 2003 and 2004

Источник изменчивости (фактор)	Λ-тест Уилкса	Степени свободы эффекта	Степени свободы остатка	F	Значимость (p)
Год (Y)	0.5301	3	188	55.55	< 0.0001
Пол (G)	0.9761	3	188	1.54	0.2064
Биотоп (B)	0.6734	3	188	30.40	< 0.0001
Y × G	0.9883	3	188	0.74	0.5294
Y × B	0.6879	3	188	28.44	< 0.0001
G × B	0.9860	3	188	0.89	0.4467
Y × G × B	0.9949	3	188	0.32	0.8098

Теперь рассмотрим собственно результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти представителей лесных полевок в разных биотопах и в разные годы (табл. 3, рис. 5) в выборках, объединенных по полу. Действительно, вдоль первой канонической оси CV1 выражены межгодовые (в основном, связанные с погодно-климатическими факторами) различия, а вдоль второй CV2 – биотопические различия (рис. 5, табл. 3). Поэтому вдоль первой переменной проявилась, главным образом, межгодовая (хронографическая) изменчивость, а вдоль второй – биотопическая. Следует отметить, что в биотопе зарастающей гари у особей проявляются специфические черты конфигурации нижней челюсти (венечный отросток смещается в переднем направлении). В 2003 г. наибольшие межгрупповые биотопические различия формы нижней челюсти проявились вдоль второй канонической переменной, а в 2004 г. – вдоль третьей оси CV3 (рис. 5, табл. 3).

Следует также заключить, что вдоль третьей канонической оси (18% межгрупповой дисперсии) проявилось взаимодействие факторов «биотоп × год»: в разные годы и в разных биотопах

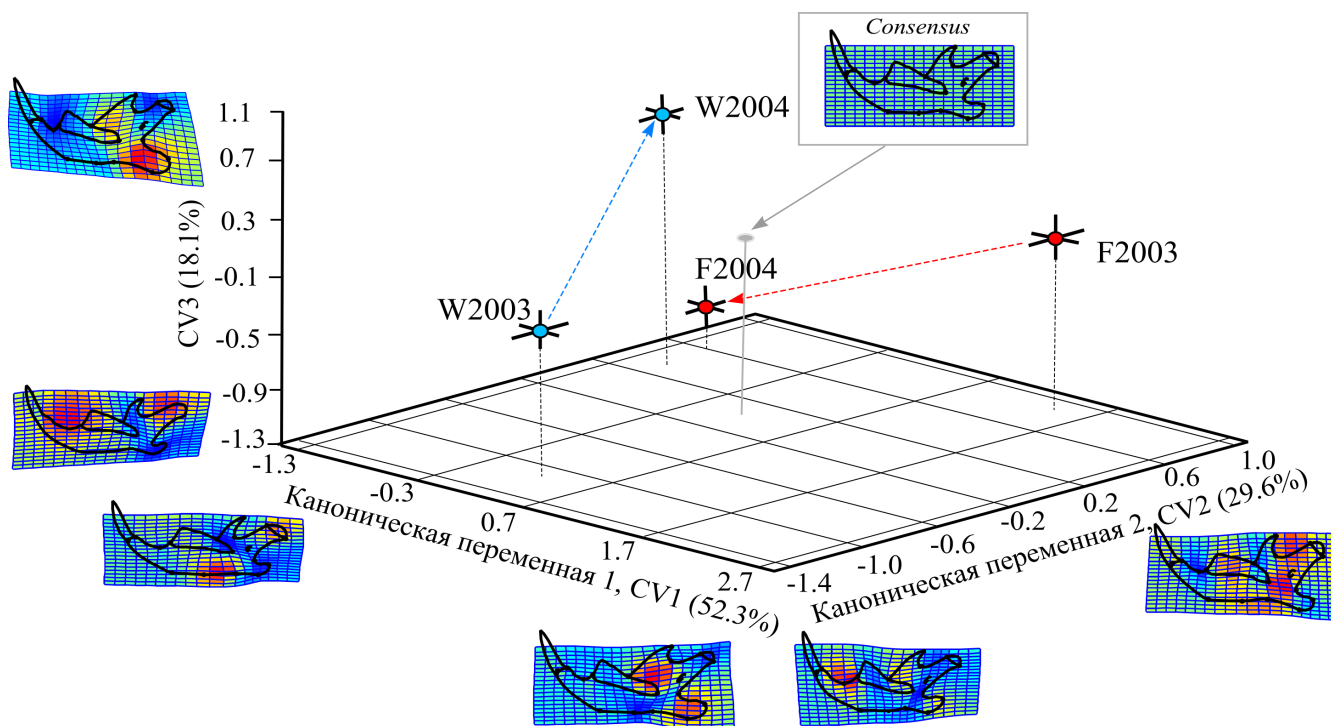
морфогенез мандибул изменяется в разных направлениях (см. на рис. 5 направление стрелок между центроидами выборок одного и того же биотопа). Поскольку вдоль первой канонической переменной проявилось 52%, а вдоль второй – около 30% межгрупповой дисперсии (табл. 3), можно заключить, что в целом для сообщества лесных полевок хронографическая изменчивость больше, чем в 1.5 раза превышает по величине биотопическую.

Еще один вариант канонического анализа был проведен отдельно по выборкам каждого вида лесных полевок, добытых в разные годы и в разных биотопах. Смысл такого предварительного независимого сравнения выборок разных видов в том, что при этом появляется возможность исключить заведомо большие межвидовые различия в конфигурации мандибул и в дальнейшем сравнивать в общем морфопространстве только внутривидовые дистанции всех видов одновременно. Тем самым можно оценить сопряженную внутригрупповую изменчивость всех сравниваемых видов без учета межвидовой изменчивости, отражающей, главным образом, заведомо большие морфологические различия, имеющие, в основном, таксономическое и ценотическое значения.

**Таблица 3.** Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы мандибулы в объединенных выборках видов лесных полевок ветрвала и гари разных лет (2003–2004) в Висимском заповеднике

Биотоп, год	Каноническая переменная		
	CV1	CV2	CV3
Центроиды выборок (± SE)			
Ветровал, 2003	0.391 ± 0.117	-1.214 ± 0.158	-0.193 ± 0.124
Гарь, 2003	1.652 ± 0.176	0.772 ± 0.148	0.020 ± 0.161
Ветровал, 2004	-0.779 ± 0.124	0.171 ± 0.114	0.623 ± 0.124
Гарь, 2004	-1.051 ± 0.163	0.575 ± 0.155	-1.115 ± 0.175
Итоги канонического анализа			
Собственные числа	1.039	0.589	0.359
Доля дисперсии, %	52.29	29.64	18.07
Уровень значимости	p < 0.0001	p < 0.0001	p < 0.0001





**Рис. 5.** Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти в объединенных выборках трех видов лесных полевок разных биотопов (W – ветровал, F – гарь) Висимского заповедника в 2003–2004 гг. в пространстве трех первых канонических переменных CV1–CV3. Контурные модели (outlines) нижней челюсти в виде термокарт (красный цвет – расширение области, синий – сжатие области), размещенных на деформационных решетках, соответствуют минимальным и максимальным значениям канонических осей (коэффициент увеличения: 5.0). Для центроидов приведены значения стандартных ошибок ( $\pm$  SE). Стрелки обозначают направления межгодовых различий в морфопространстве.

**Fig. 5.** Results of the canonical analysis of Procrustes co-ordinates characterising the variability of the mandible shape in combined samples of red-backed vole species from biotopes (W – windfall site, F – fire-site) in the Visim State Nature Reserve in 2003–2004 in the space of the first three canonical variables CV1–CV3. Outlines of the mandible in the form of thermal maps (red – expansion of the area, blue – compression of the area), located on deformation grids, correspond to the minimum and maximum values of the canonical axes (exaggeration factor: 5.0). Values of the standard error ( $\pm$  SE) are given for each centroid. Arrows show the directions of inter-annual differences in the morphospace.

В результате независимо проведенных канонических анализов прокрустовых координат каждого вида между выборками были вычислены обобщенные расстояния Махаланобиса  $D$ , представленные в табл. 4 в виде симметричных треугольных матриц. По этим матрицам дистанций провели анализ главных координат РСоА. Он позволил в общем морфопространстве сопоставить направления внутривидовой изменчивости формы нижней челюсти всех видов, исключив влияние межвидовых различий из-за заведомо разной видовой конфигурации мандибул. Полученные значения главных координат по первым четырем переменным, которые полностью исчерпали внутривидовую межгрупповую изменчивость, приведены в табл. 5.

На следующем этапе анализа мы переформатировали данные табл. 5 таким образом, что ординаты вдоль каждой переменной разделяли в виде последовательных коротких колонок на фрагменты, соответствующие определенному

виду. Затем располагали их слева направо в параллельно расположенные новые колонки, принадлежащие конкретным видам. Это позволило сопоставить между видами ординаты одноименных внутривидовых групп последовательно для каждой из осей главных координат. Итоговая сформатированная прямоугольная матрица ординат видов по значениям главных координат представлена в табл. 6. Фактически она отчасти дублирует данные табл. 5, но специально приведена нами для лучшего понимания процесса конвертации данных. Такая же итоговая прямоугольная матрица ординат видов по значениям главных измерений Dim представлена и в табл. 7 (промежуточные этапы конвертирования матриц идентичны таковым для РСо и поэтому здесь не приведены). Из табл. 6 и табл. 7 следует, что распределения новых переменных по главным координатам для РСоА и неметрическим измерениям Dim для NMDS распределены по нормальному закону в соответствии с  $W$ -тестом Шапиро-Уилка.

**Таблица 4.** Матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса D между выборками видов лесных полевок из двух биотопов (ветровал, гарь) Висимского заповедника в разные годы (2003, 2004 гг.)

**Table 4.** Matrices of generalised distances of Mahalanobis D between samples of red-backed vole species from two biotopes (windfall site, fire-site) in the Visim State Nature Reserve in various years (2003, 2004)

Биотоп, год	2003 г.		2004 г.	
	Ветровал	Гарь	Ветровал	Гарь
<i>Clethrionomys glareolus</i>				
Ветровал, 2003	0	4.4023	3.2499	3.7556
Гарь, 2003	4.4023	0	4.1994	4.1412
Ветровал, 2004	3.2499	4.1994	0	3.0929
Гарь, 2004	3.7556	4.1412	3.0929	0
<i>Clethrionomys rutilus</i>				
Ветровал, 2003	0	3.9878	5.5367	7.6234
Гарь, 2003	3.9878	0	6.008	7.447
Ветровал, 2004	5.5367	6.008	0	4.4996
Гарь, 2004	7.6234	7.447	4.4996	0
<i>Craseomys rufocanus</i>				
Ветровал, 2003	0	4.7148	2.7891	3.7635
Гарь, 2003	4.7148	0	4.2785	5.149
Ветровал, 2004	2.7891	4.2785	0	3.3566
Гарь, 2004	3.7635	5.149	3.3566	0

Примечание: все величины D значимы (p < 0.001).

**Таблица 5.** Результаты анализа главных координат матриц обобщенных расстояний Махаланобиса D, рассчитанных отдельно для каждого вида лесных полевок, между их выборками из двух биотопов (ветровал, гарь) Висимского заповедника, добытыми в разные годы (2003, 2004 гг.)

**Table 5.** Results of the analysis of the Principal co-ordinates matrices of generalised distances of Mahalanobis D, calculated separately for each red-backed vole species, between their samples from two biotopes (windfall site, fire-site) in the Visim State Nature Reserve in various years (2003, 2004)

Биотоп, год	Главные координаты (доля дисперсии, %)			
	PCo1 (51.11)	PCo2 (25.64)	PCo3 (14.14)	PCo4 (9.11)
<i>Clethrionomys glareolus</i>				
Ветровал, 2003	0.7838	-2.9694	1.3483	-0.5723
Гарь, 2003	2.5593	2.7385	-0.4670	-1.4573
Ветровал, 2004	-1.6071	-1.3204	-2.2785	-0.6940
Гарь, 2004	-2.8255	0.7632	1.2566	-1.7274
<i>Clethrionomys rutilus</i>				
Ветровал, 2003	4.4137	-2.5968	1.7696	2.0484
Гарь, 2003	5.5356	2.5179	-0.0102	0.8351
Ветровал, 2004	-2.3878	-0.4442	-3.1533	2.1934
Гарь, 2004	-5.4519	3.0523	1.8770	2.1898
<i>Craseomys rufocanus</i>				
Ветровал, 2003	0.4576	-3.2702	1.0290	-0.4664
Гарь, 2003	3.1781	2.8554	-0.8719	-0.7096
Ветровал, 2004	-1.3323	-1.7724	-2.2013	-0.6461
Гарь, 2004	-3.3235	0.4461	1.7017	-0.9935

**Таблица 6.** Главные координаты центроидов выборок видов лесных полевок из двух биотопов (ветровал, гарь) Висимского заповедника, добытых в разные годы (2003, 2004 гг.), на основе переформатирования данных табл. 4

**Table 6.** The Principal co-ordinates of the centroids of samples of red-backed vole species from two biotopes (windfall site, fire-site) in the Visim State Nature Reserve in various years (2003, 2004), based on the re-formatting data from Table 4

Главные координаты	Биотоп	Год	Виды		
			<i>Clethrionomys glareolus</i>	<i>Clethrionomys rutilus</i>	<i>Craseomys rufocanus</i>
PCo1	Ветровал	2003	0.7838	4.4137	0.4576
	Гарь	2003	2.5593	5.5356	3.1781
	Ветровал	2004	-1.6071	-2.3878	-1.3323
	Гарь	2004	-2.8255	-5.4519	-3.3235
PCo2	Ветровал	2003	-2.9694	-2.5968	-3.2702
	Гарь	2004	2.7385	2.5179	2.8554
	Ветровал	2003	-1.3204	-0.4442	-1.7724
	Гарь	2004	0.7632	3.0523	0.4461
PCo3	Ветровал	2003	1.3483	1.7696	1.0290
	Гарь	2004	-0.4670	-0.0102	-0.8719
	Ветровал	2003	-2.2785	-3.1533	-2.2013
	Гарь	2004	1.2566	1.8770	1.7017
PCo4	Ветровал	2003	-0.5723	2.0484	-0.4664
	Гарь	2004	-1.4573	0.8351	-0.7096
	Ветровал	2003	-0.6940	2.1934	-0.6461
	Гарь	2004	-1.7274	2.1898	-0.9935
Тест Шапиро–Уилка W (p)			0.9463 (0.434)	0.9499 (0.488)	0.9614 (0.687)

**Таблица 7.** Ординаты неметрических измерений (Dim1–Dim3) по итогам неметрического многомерного шкалирования (NMDS) центроидов выборок видов лесных полевок из двух биотопов (ветровал, гарь) Висимского заповедника, добытых в разные годы (2003, 2004 гг.)

**Table 7.** Ordinates of the dimensions of non-metric scales (Dim1–Dim3) based on non-metric multidimensional scaling (NMDS) of centroids of samples of red-backed vole species from two biotopes (windfall site, fire-site) in the Visim State Nature Reserve in various years (2003, 2004)

Главные измерения	Биотоп	Год	Виды		
			<i>Clethrionomys glareolus</i>	<i>Clethrionomys rutilus</i>	<i>Craseomys rufocanus</i>
Dimension 1	Ветровал	2003	-0.0680	-0.3639	-0.0497
	Гарь	2003	-0.1147	-0.3700	-0.1866
	Ветровал	2004	0.0619	0.1649	0.0476
	Гарь	2004	0.1799	0.4883	0.2101
Dimension 2	Ветровал	2003	-0.1856	-0.1583	-0.1986
	Гарь	2004	0.1493	0.1674	0.1732
	Ветровал	2003	0.0255	-0.0049	0.0065
	Гарь	2004	-0.0023	0.0680	-0.0403
Dimension 3	Ветровал	2003	0.0282	-0.0116	-0.0037
	Гарь	2004	0.1200	0.0389	0.0494
	Ветровал	2003	-0.1502	-0.2065	-0.1559
	Гарь	2004	0.1247	0.0475	0.1192
Тест Шапиро–Уилка W (p)			0.9454 (0.572)	0.9455 (0.572)	0.9542 (0.699)

Примечание: Данные табл. 7 получены так же, как и при формировании табл. 5, но при процедуре неметрического многомерного шкалирования NMDS матриц D из табл. 4.

На основе данных табл. 6 и табл. 7 между парами видов вычислили коэффициенты линейной корреляции Пирсона (табл. 8). Из табл. 8 видно, что все три коэффициента корреляции имеют высокие значения и статистически достоверны. Наибольший коэффициент корреляции  $r_p = 0.96$  получен между ординатами *Clethrionomys glareolus* и *Craseomys rufocanus*. Это указывает на почти полное сходство взаимного размещения ординат внутривидовых групп обоих видов в морфопространстве. Внутривидовая изменчивость *Clethrionomys rutilus* также хорошо согласуется с таковой у двух других видов, но сила связи в этих случаях несколько меньше. Поскольку коэффициент корреляции между *C. glareolus* и *C. rutilus* наименьший ( $r_p = 0.80$ ), можно полагать, что морфогенетическая реакция этих видов на одни и те же факторы среды несколько различна.

Другими словами, их коэволюционный потенциал (см. Vasil'ev, 2021) (сходство межгрупповых морфогенетических изменений видов при реакции на определенные условия развития) выражен в меньшей степени, чем в случае сравнения *Clethrionomys glareolus* и *Craseomys rufocanus*. Тем не менее, большие значения коэффициентов корреляции (см. табл. 8) отражают, в целом, высокий положительный коэволюционный потенциал между всеми парами симпатрических видов лесных полевок, косвенно указывая на их общее филетическое происхождение и давнюю историю совместного обитания на тех же территориях (синтопное сосуществование). Аналогичные результаты получены при

ординации объединенных матриц обобщенных дистанций Махаланобиса D при использовании вместо метода главных координат другого метода – неметрического многомерного шкалирования NMDS по неметрическим измерениям (Dim1–Dim3). Из табл. 8 следует, что и в данном случае при неметрическом многомерном шкалировании значения коэффициентов корреляции между ординатами видов также высоки и статистически значимы, а соотношение величин такое же, какое наблюдалось после применения метода главных координат.

Для оценки сопряженности внутривидовой изменчивости локальных биотопических сообществ лесных полевок провели также кластерный анализ (рис. 6) матриц обобщенных расстояний Махаланобиса D (см. табл. 4). Из рис. 6 следует, что выделились два основных кластера. Один из них характеризует все выборки, добытые в 2003 г., а второй – все выборки 2004 г. В данном случае межгодовые погодноклиматические факторы доминируют, но сформировались также субкластеры, характеризующие биотопические различия между участком ветровала и гари для каждого года. Все субкластеры нижнего уровня иерархии имеют одну и ту же структуру: обычно сближены ветви, объединяющие выборки *Clethrionomys glareolus* и *Craseomys rufocanus*, а выборка *Clethrionomys rutilus* от них несколько удалена. Из этого правила есть лишь одно исключение: в субкластере, объединяющем выборки из участка ветровала в 2004 г., оказались сближены выборки *Clethrionomys rutilus* и *Clethrionomys glareolus*,

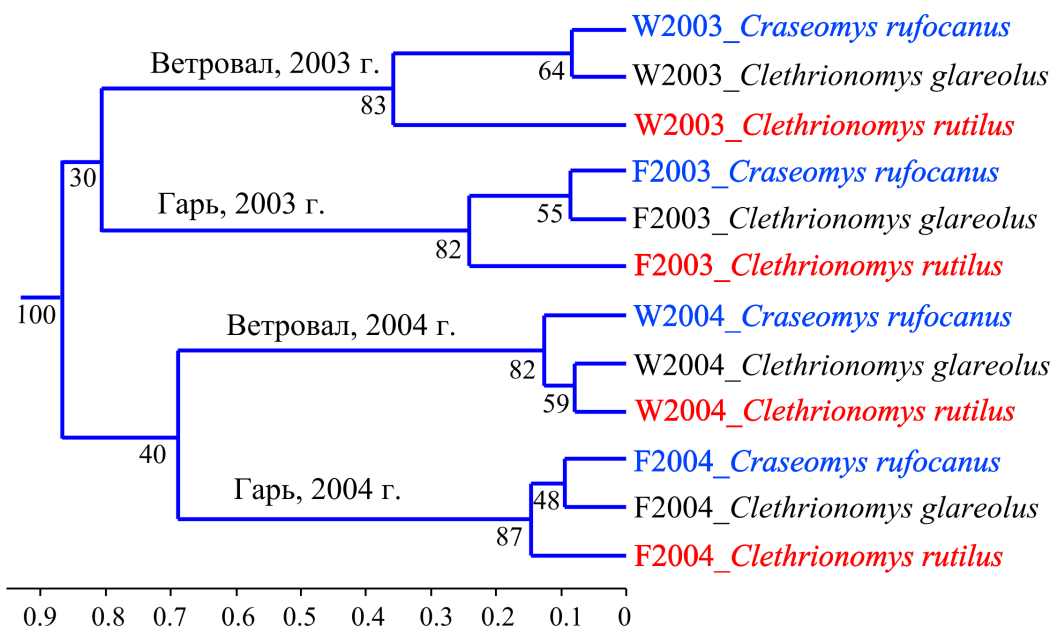
а несколько удаленной была выборка *Craseomys rufocanus*. Общая высокая упорядоченность структуры субкластеров, соответствующих локальным биотопическим сообществам, прямо указывает на высокое сходство внутри-

видовой изменчивости формы мандибул сравниваемых лесных полевков и не противоречит высказанной нами гипотезе о существовании сходного спектра модификаций морфогенеза у симпатрических видов.

**Таблица 8.** Коэффициенты корреляции Пирсона между значениями главных координат PCo и измерений неметрических шкал (Dim) центроидов популяций трех видов лесных полевков из нарушенных биотопов (ветровал, гарь) Висимского заповедника в 2003 и 2004 гг., характеризующие коэволюционный потенциал пар видов (нижние треугольные матрицы – коэффициенты корреляции, верхние треугольные матрицы – уровни их значимости, p)

**Table 8.** Pearson correlation coefficients between values of the Principal co-ordinates of the PCo and measurements of non-metric scale (Dim) centroids of samples of red-backed vole species from disturbed biotopes (windfall site, fire-site) in the Visim State Nature Reserve in 2003 and 2004, which characterise the co-evolutionary potential of species pairs (lower triangular matrices – correlation coefficients, upper triangular matrices – their significance levels, p)

Вид	<i>Clethrionomys glareolus</i>	<i>Clethrionomys rutilus</i>	<i>Craseomys rufocanus</i>
По значениям главных координат (PCo1–PCo4)			
<i>Clethrionomys glareolus</i>	0	p = 0.0015	p < 0.0001
<i>Clethrionomys rutilus</i>	0.80	0	p = 0.0007
<i>Craseomys rufocanus</i>	0.96	0.83	0
По значениям неметрических измерений (Dim1–Dim3) после NMDS			
<i>Clethrionomys glareolus</i>	0	p = 0.0012	p < 0.0001
<i>Clethrionomys rutilus</i>	0.82	0	p = 0.0007
<i>Craseomys rufocanus</i>	0.97	0.84	0



Хордовая (Chord) метрика трех объединенных матриц обобщенных расстояний Махаланобиса *D* между выборками трех видов лесных полевков из двух биотопов (W – ветровал, F – гарь) Висимского заповедника в разные годы (2003–2004)

**Рис. 6.** Результаты кластерного анализа UPGMA трех объединенных внутривидовых матриц обобщенных расстояний Махаланобиса *D* между выборками видов лесных полевков (*Clethrionomys glareolus*, *Clethrionomys rutilus*, *Craseomys rufocanus*) двух нарушенных биотопов (W – ветровал, F – гарь) в разные годы (2003–2004) на территории Висимского заповедника. В узлах ветвей указаны величины бутстреп-поддержек, %.

**Fig. 6.** Results of the cluster UPGMA analysis of three banded intraspecific matrices of generalised distances of Mahalanobis *D* between samples of three red-backed vole species (*Clethrionomys glareolus*, *Clethrionomys rutilus*, *Craseomys rufocanus*) from two disturbed biotopes (W – windfall site, F – fire-site) in the Visim State Nature Reserve in various years (2003, 2004). Nodes of the branches indicate values of their bootstrap supports, %.

Представляло интерес оценить также непосредственные морфофункциональные изменения мандибул для отдельных видов. Используя подход, исходно предложенный Anderson et al. (2014) по комплексу мандибулярных индексов, такое сравнение провели по выборкам каждого из трех видов лесных полевок в двух нарушенных биотопах Висимского заповедника (табл. 9, табл. 10). Из данных табл. 9 и табл. 10 следует, что значимые различия между выборками обоих нарушенных биотопов проявились по величинам индексов ТI и ТМ у всех трех видов. Наибольшие внутривидовые биотопические различия выражены по индексу ТМ между выборками *Craseomys rufocanus* ( $t = 3.6$ ;  $p < 0.01$ ) ветровала и гари. При этом во всех парах внутривидовых сравнений выборок из разных биотопов значения обоих индексов достоверно выше в условиях восстанавливающейся гари.

Поскольку оба индекса косвенно указывают на интенсивность продольных движений мандибул, можно полагать, что у всех изученных видов в условиях гари параллельно возросла интенсивность движений, связанных с продольным жеванием, наблюдающаяся при питании зелеными частями растений (Воронцов, 1982; Потапова, 2019). В условиях ветровала это свойство у всех видов выражено в меньшей степени. При множественном сравнении выборок по обоим индексам также проявились значимые различия (см. табл. 10).

Наибольшие межвидовые различия выявлены по индексам МI и ММ. У *Clethrionomys rutilus* они имеют величины, достоверно более высокие, чем у двух других видов, *Clethrionomys glareolus* и *Craseomys rufocanus*

(см. табл. 9, табл. 10). Поскольку оба индекса связаны с интенсивностью движений мандибул при грызении, можно предполагать специфику предпочитаемой диеты у *Clethrionomys rutilus* по сравнению с *Clethrionomys glareolus* и *Craseomys rufocanus*. Например, такой эффект может наблюдаться при интенсивном грызении семян хвойных видов деревьев – ели, кедра, сосны. Другая особенность диеты *Clethrionomys rutilus*, обусловленная значимым увеличением на участке зарастающей гари ангулярно-массетерного индекса (АМ), который отражает интенсивность поперечных жевательных и дробящих движений, может быть связана с питанием этого вида в условиях гари зернами злаков. Однако при множественном сравнении выборок лесных полевок этот эффект оказался статистически незначимым (см. табл. 10).

Ранее было неоднократно отмечено повышение показателя внутривидового разнообразия MNND у групп особей, в той или иной степени испытывающих стресс при развитии в неблагоприятных условиях (Васильев и др., 2018; Vasil'ev, 2021). Поэтому, по аналогии с известным феноменом флуктуирующей асимметрии (Zakharov, 1992), данный подход, основанный на степени рассеивания ординат в морфопространстве и косвенно характеризующий разнообразие морфогенетических траекторий особей, также может отражать уровень стабильности морфогенеза и косвенно оценивать благоприятность условий развития (Васильев и др., 2018). Поэтому представляло интерес сравнить величины показателя MNND и его дисперсии VarNND для выборок каждого вида в двух контрастных биотопах (ветровал, гарь) по значениям первых двух канонических переменных (рис. 7).

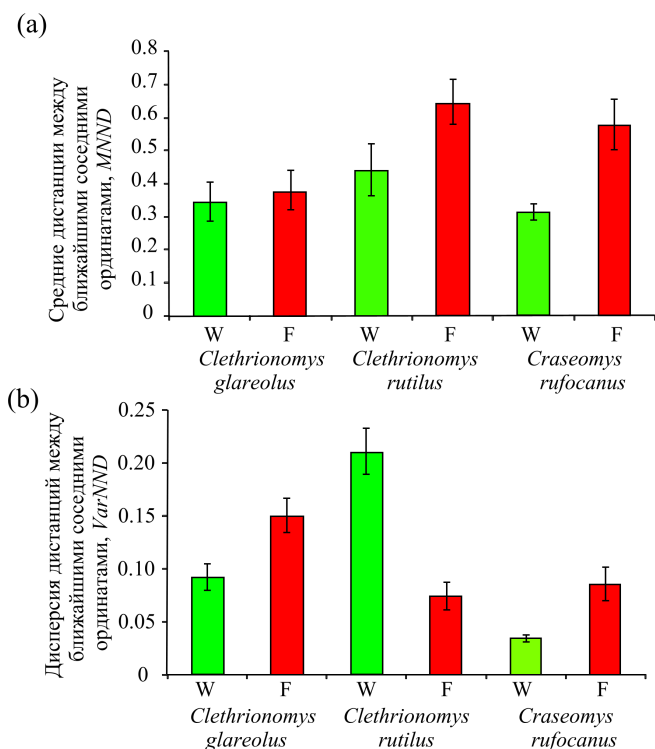
**Таблица 9.** Сравнение мандибулярных морфофункциональных индексов с учетом стандартных ошибок (SE) в выборках трех симпатрических видов лесных полевок в нарушенных биотопах (W – ветровал, F – гарь) Висимского заповедника  
**Table 9.** Comparison of mandibular morphofunctional indices taking into account standard errors (SE) in samples of three sympatric red-backed vole species in disturbed biotopes (W – windfall, F – fire-site) in the Visim State Nature Reserve

Вид, биотоп (число экземпляров)	Мандибулярные морфофункциональные индексы ( $\pm$ SE)				
	ТI	ТМ	МI	ММ	АМ
<i>Clethrionomys glareolus</i> , W (n = 28)	0.222 $\pm$ 0.004	0.285 $\pm$ 0.004	0.555 $\pm$ 0.003	0.714 $\pm$ 0.003	0.594 $\pm$ 0.005
<i>Clethrionomys glareolus</i> , F (n = 45)	0.232 $\pm$ 0.002	0.298 $\pm$ 0.003	0.558 $\pm$ 0.002	0.715 $\pm$ 0.003	0.599 $\pm$ 0.004
<i>Clethrionomys rutilus</i> , W (n = 34)	0.224 $\pm$ 0.004	0.284 $\pm$ 0.004	0.593 $\pm$ 0.002	0.752 $\pm$ 0.003	0.604 $\pm$ 0.004
<i>Clethrionomys rutilus</i> , F (n = 14)	0.237 $\pm$ 0.005	0.298 $\pm$ 0.005	0.596 $\pm$ 0.004	0.749 $\pm$ 0.005	0.621 $\pm$ 0.009
<i>Craseomys rufocanus</i> , W (n = 62)	0.229 $\pm$ 0.002	0.297 $\pm$ 0.003	0.560 $\pm$ 0.004	0.723 $\pm$ 0.003	0.596 $\pm$ 0.004
<i>Craseomys rufocanus</i> , F (n = 15)	0.242 $\pm$ 0.005	0.318 $\pm$ 0.006	0.548 $\pm$ 0.005	0.721 $\pm$ 0.005	0.595 $\pm$ 0.008

Примечание: одноименные выборки разных лет (2003–2004) объединены.

**Таблица 10.** Множественное сравнение по F-тесту Уэлча значений мандибулярных индексов между выборками трех видов лесных полевок в двух нарушенных ветровалом и лесным пожаром биотопах Висимского заповедника  
**Table 10.** Multiple comparison on the basis of Welch’s F-test of mandibular index values between samples of three red-backed vole species in two disturbed (windfall and wildfire) biotopes in the Visim State Nature Reserve

Мандибулярный индекс	F-тест Уэлча	Число степеней свободы, d.f.	Уровень значимости, p
П – темпорально-резцовый	2.78	46.87	0.0279
ТМ – темпорально-молярный	4.67	58.75	0.0012
МІ – массетерно-резцовый	47.41	60.01	< 0.0001
ММ – массетерно-молярный	23.45	60.63	< 0.0001
АМ – ангулярно-массетерный	1.72	59.02	0.1448 (ns)



**Рис. 7.** Сравнение средних ближайших дистанций MNND (с учетом стандартной ошибки, ± SE) между (а) соседними внутригрупповыми каноническими ординатами особей и (б) их дисперсий VarNND в выборках лесных полевок из двух биотопов (W – ветровал, F – гари) Висимского заповедника.

**Fig. 7.** Comparison of the mean nearest neighbour distances MNND (taking into account the standard error, ± SE) between (a) within-group canonical ordinates of individuals, and (b) their variances VarNND in samples of red-backed vole species from two biotopes (W – windfall site, F – fire-site) in the Visim State Nature Reserve.

Из рис. 7 следует, что у *Clethrionomys glareolus* в обоих биотопах проявились относительно низкие и близкие величины показателя внутригруппового разнообразия MNND, хотя в выборке гари дисперсия ближайших дистанций между ординатами особей у вида оказалась выше, чем в зоне ветровала. Это указывает на нестабильность показателя MNND на гари и его устойчивость в условиях ветровала. Другими словами, можно заключить, что вид *Clethrionomys glareolus* в целом хорошо приспособлен к обитанию в зонах ветровала

и гари, но на гари морфогенез у части особей нестабилен, т.е. условия для развития, вероятно, здесь не самые оптимальные. Возможно, в данном случае это повышение разнообразия отчасти обусловлено наличием некоторой доли пришлых сеголеток. Однако проявление четких биотопических различий между выборками участков ветровала и гари не позволяют с определенностью склониться ко второму варианту объяснения. У *Clethrionomys rutilus* и *Craseomys rufocanus*, судя по величинам MNND, в зоне ветровала развитие протекает в более благоприятных условиях, чем на гари.

Если у *Clethrionomys rutilus* проявилась лишь тенденция биотопических различий при формальном отсутствии их значимости, то у *Craseomys rufocanus* наблюдаются достоверные различия ( $t = 4.31$ ;  $p < 0.0001$ ). В то же время величины дисперсий VarNND значимо различаются в выборках разных биотопов: у *Clethrionomys rutilus* при трехкратной разнице дисперсий на ветровале (0.2104) и на гари (0.0746) величина  $F = 2.82$  ( $p = 0.035$ ), а у *Craseomys rufocanus* дисперсии на ветровале (0.0353) и на гари (0.0864) при величине  $F = 2.45$  ( $p = 0.0167$ ). Следует отметить, что у *Clethrionomys rutilus* показатель MNND на ветровале имеет среднюю, но нестабильную величину, а на гари он максимально и стабильно высок. В свою очередь, у *Craseomys rufocanus* индекс MNND на ветровале стабильно минимальный, а на гари близок к стабильному максимальному (рис. 7).

Опираясь на полученные результаты, можно заключить следующее. У *Clethrionomys glareolus* условия развития почти в равной степени благоприятны в обоих биотопах. У *Clethrionomys rutilus* оба биотопа неблагоприятны, особенно участок гари, который для нее является стабильно неблагоприятным. У *Craseomys rufocanus* условия ветровала, вероятно, близки к оптимальным, но на участке гари они стабильно неблагоприятны. Необходимо отметить, что эти выводы хорошо согласуются с встречаемостью видов в биотопах

(см. рис. 3): низкая встречаемость сопровождается высоким уровнем MNND, а высокая – низким уровнем, указывающим на благоприятность условий развития.

### Обсуждение

Полученные результаты позволяют осуществить проверку предложенной гипотезы о высокой вероятности проявления сходного спектра модификаций морфогенеза у представителей лесных полевок в нарушенных природными катастрофическими явлениями лесных сообществах. Основной аргумент в пользу высказанной нами гипотезы – сходство внутривидовой модификационной изменчивости, обнаруженное между видами лесных полевок. При независимом от видовой принадлежности (taxon-free) режиме анализа внутривидовой изменчивости установлены как проявление высокого сходства структуры кластеров локальных биотопических сообществ, так и высокие значимые коэффициенты корреляции ординат центроидов выборок между всеми парами сравниваемых видов. В нашем случае в рамках «taxon-free» подхода использован особый вариант межгруппового анализа, использующий проявления внутривидовой изменчивости одноименных выборок таксономически близких видов. Именно этот способ сравнения позволил нам выявить отчетливый параллелизм внутривидовой изменчивости формы мандибул у лесных полевок, характеризующий сходный спектр модификаций морфогенеза сравниваемых видов в ответ на влияние определенных биотопических и погодноклиматических условий.

В ходе сравнения, как уже отмечалось, при многомерном анализе изменчивости формы мандибул и кластерном анализе матриц дистанций Махаланобиса  $D$  на первый план выходят погодноклиматические факторы. Вероятно, они опосредованно через изменения состава и урожайности растительности, зависящие от количества осадков и температуры (см. рис. 1), т.е. через трофические факторы, параллельно влияют на морфогенез мандибул всех трех видов лесных полевок в локалитетах. Меньшее влияние на морфогенез оказывают собственно биотические факторы, связанные с межвидовой конкуренцией за доступные убежища, индивидуальные пространственные ресурсы и за те же трофические ресурсы в каждом локальном биотопе. Полученные результаты, в целом, указывают на общую высокую фенотипическую пластичность и адаптивную лабильность морфогенеза мандибул у

симпатрических видов лесных полевок, которые проявляются у них в определенных погодноклиматических условиях разных лет в разных биотопах. Ранее были выявлены аналогичные эффекты типичных проявлений морфологической изменчивости в строении нижней челюсти у видов *Sorex* (Badyaev et al., 2005). Напомним также, что в ряде работ (Badyaev et al., 2005; Young et al., 2010) показано, что пропорции нижней челюсти и строение ее мышц могут изменяться при питании разным по твердости и размеру кормом, т.е. отличаться при разной диете животных. Наши результаты хорошо согласуются с данными о связи конфигурации нижней челюсти с диетой животных (Badyaev et al., 2005; Young et al., 2010; Cornette et al., 2015). Следует также согласиться в том, что изменения морфогенеза, в том числе у землероек, вызванные последствиями лесного пожара, могут быть обусловлены стресс-индуцированными эпигенетическими изменениями, способствующими быстрому формированию «функционально интегрированных адаптивных модификаций» (Badyaev, 2014). Примечательно, что в недавней работе Donelan et al. (2020) обсуждается вызванная антропогенными изменениями среды стресс-индуцированная трансгенерационная фенотипическая пластичность, которая формируется на основе быстрых эпигенетических перестроек и ее ведущая роль в сохранении и передаче в черед поколений новых полезных адаптивных модификаций. Поскольку антропогенные изменения среды не типичны для природной среды и сопровождаются новыми действующими факторами, материнские организмы не способны во всех случаях адекватно выбирать характерные оптимальные варианты модификаций морфогенеза на эти воздействия, как это наблюдается при естественных нарушениях биотопов, в том числе после типичных природных катастрофических явлений. В изученных нами случаях, например у *Clethrionomys glareolus* и *Craseomys rufocanus*, параллельные морфогенетические изменения в предпочитаемых видами измененных биотопах не приводят к дестабилизации их развития. Другими словами, они являются типичными адаптивными модификациями в пределах допустимой морфогенетической нормы (в трактовке Шмальгаузена (1968)).

Выявленная высокая корреляция по проявлениям внутривидовой изменчивости в морфопространстве между *Clethrionomys glareolus* и *Craseomys rufocanus* не только указывает на параллелизм их внутривидовой изменчивости

(сходный спектр модификаций морфогенеза на определенные условия развития), но также позволяет подозревать, что в данном случае между ними возможны и конкурентные отношения. Однако, как уже отмечалось, эти виды имеют разные предпочитаемые биотопы: у *Clethrionomys glareolus* – зарастающая гарь, а у *Craseomys rufocanus* – участок ветровала, что не должно приводить к существенной топической конкуренции. В этой связи отметим, что совместное обитание данных видов наблюдается в Висимском заповеднике нерегулярно, а в последние десятилетия тесно связано с возникновением участка ветровала (Lukyanova, 2017). До ветровала *Craseomys rufocanus* в уловах встречалась изредка. Ее основные местообитания на Урале обычно приурочены к горным каменистым россыпям на границе леса, где имеется много естественных убежищ (Berdyugin, 1999). Поэтому можно предполагать, что высокое обилие *Craseomys rufocanus* в зоне ветровала является временным явлением, и здесь вызвано появлением множества убежищ для этого вида при достаточной кормовой базе.

Морфофункциональные биотопические различия по форме нижней челюсти и мандибулярным индексам, связанные с трофическими предпочтениями видов лесных полевок, тоже в большинстве случаев параллельны. В работе Jones & Law (2018) между двумя близкими симпатрическими видами *Peromyscus* в горах Калифорнии из двух морфофункциональных мандибулярных индексов выявлены различия по одному, но сходство по другому признаку. Это указывает как на частичное сходство используемой ими диеты, так и на их определенную трофическую специализацию при обитании в одних и тех же биотопах. Последнее позволяет этим близким видам избегать сильной трофической конкуренции. В Висимском заповеднике *Clethrionomys glareolus* и *Craseomys rufocanus* проявили сходство внутривидовой биотопической и межгодовой (хронографической) изменчивости формы мандибул, но по отдельным мандибулярным индексам в синтопных условиях проявляют значимые различия, т.е. тоже способны избегать трофической конкуренции, а также различаются по размерам и занимают разные пространственные ниши.

Известно, что в пищевом рационе *Clethrionomys glareolus* во все сезоны преобладают семена и ягоды травянистых и древесных растений, причем зеленые части растений встречаются в ее пище в течение всего вегетационного периода

(Соколов, 1981; Громов, Ербаева, 1995). Если *Clethrionomys rutilus* в большей мере потребляет семена, ягоды и лишайники, то *Craseomys rufocanus* является преимущественно зеленоядным видом (Башенина, 1977; Громов, Ербаева, 1995; Kaneko et al., 1998; Ямборко, 2015). В целом, по рациону питания *Clethrionomys glareolus* и *Craseomys rufocanus* экологически наиболее близки друг к другу (Башенина, 1977). По данным сравнения трофических ниш трех симпатрических видов в пойме средней Оби, ширина трофической компоненты экологической ниши была наибольшей у *Clethrionomys rutilus* (1.34), которая равномерно использовала широкий спектр растительных кормов. У *Clethrionomys glareolus* – она была несколько уже (1.07). Несмотря на такой же широкий спектр питания, как и у *Clethrionomys rutilus*, в ее рационе преобладали зеленые части растений. По сравнению с ними трофическая ниша *Craseomys rufocanus* была минимальной (0.79) и сильно перекрывалась с нишей *Clethrionomys glareolus* ( $C = 0.8$ ), что, действительно, делает эти два вида потенциальными конкурентами (Кравченко, 1999). Тем не менее, при средней и низкой численности и из-за особенностей питания симпатрических видов лесных полевок пищевая конкуренция между ними обычно не выражена (Башенина, 1977; Кравченко, 1999). Анализ данных по питанию видов показывает их разные трофические предпочтения. Но при синтопии вполне возможна интерференционная конкуренция со стороны *Craseomys rufocanus*, которая, как более крупный и агрессивный вид (Большакова, 2010), при высокой плотности может уменьшать видам-конкурентам доступ к кормам. Напротив, со стороны *Clethrionomys glareolus* вероятно эксплуатационная конкуренция из-за активного запаса кормов этим видом (Огнев, 1950; Соколов, 1981). *Clethrionomys rutilus*, как было нами показано, проявила существенные различия по массетерно-резцовому и массетерно-молярному мандибулярным индексам от двух других видов, что позволяет исключить ее трофическую конкуренцию, но допускает топическую (отчасти интерференционную) конкуренцию с видами, более крупными по размерам. Возможно, именно эти биотические взаимодействия приводят к стрессированию вида при развитии в обоих биотопах, где этот вид является субдоминантом. Об этом косвенно свидетельствуют повышенные значения показателя внутригруппового морфо-разнообразия MNND в выборках *Clethrionomys rutilus* на ветровале и гари.



Таким образом, поскольку ветровалы и пожары, а также демутиационные сукцессионные процессы восстановления таежных лесов относительно регулярно происходили за период сосуществования этих симпатрических видов, можно полагать, что они не только хорошо преадаптированы к таким природным катастрофическим явлениям, выработав сходные спектры адаптивных модификаций, но в значительной степени коадаптированы друг к другу. Об этом говорят как отсутствие явных признаков межвидовых конкурентных отношений, так и высокие коэффициенты корреляции между ординатами выборок видов лесных полевок, характеризующие параллелизм проявлений их внутривидовой биотопической и хронографической изменчивости.

### Заключение

Таким образом, проведенный анализ изменчивости размеров и формы нижней челюсти видов *Clethrionomys glareolus*, *C. rutilus* и *Craseomys rufocanus* в двух контрастных биотопах, возникших после ветровала и пожара, в различные по погодно-климатическим условиям годы, позволил заключить следующее. Установлено, что форма нижней челюсти изученных видов, как биоинструмент для кормодобывания и его первичной обработки, в большей степени зависит от воздействия климатогенных факторов, чем от биотопических особенностей. При этом может наблюдаться разная морфогенетическая реакция локальных поселений видов в разных биотопах в ответ на сходные климатические воздействия. Климатические факторы влияют на морфогенез, главным образом, опосредованно через климатогенную смену состава растительных сообществ. Смена растительных компонент, входящих в диету полевок, изменяет трофику животных и механическую нагрузку на костно-мышечный аппарат нижней челюсти. В результате проявляется высокая фенотипическая пластичность и изменяется конфигурация мандибул (см. Anderson et al., 2014; Vasil'ev et al., 2022). Анализ морфофункциональных мандибулярных индексов показал, что такие процессы действительно происходят в сходном направлении, причем параллельно у всех видов. Последнее хорошо согласуется с высказанной нами гипотезой о существовании сходного спектра адаптивных модификаций у близких симпатрических видов. Оценка стабильности развития биотопических поселений видов по проявлению внутригруппового морфоразнообразия MNND выявила устойчи-

вость протекания морфогенеза *Clethrionomys glareolus* в зоне ветровала и гари. В то же время зарастающая гарь не является благоприятной средой для *Clethrionomys rutilus* и *Craseomys rufocanus*. Показано, что условия ветровала близки к оптимальным только для *Craseomys rufocanus*, где в оба года численность и доля вида были наибольшими. Установлено, что в отличие от двух других видов *Clethrionomys glareolus* стабильно развивается и в условиях гари на начальных стадиях демутиационной лесной сукцессии после пожара. В итоге можно заключить, что предложенный в работе комплекс подходов позволяет не только оценить экологическое состояние отдельных видов, но и сравнить их морфогенетические реакции на одни и те же природно-климатические и биотопические факторы, что в перспективе дает возможность выявить и прогнозировать биотические кризисные явления при исчерпании адаптивного модификационного потенциала видов.

Оценки стабильности развития по показателю внутригруппового разнообразия MNND хорошо согласуются с обилием поселений видов в разных биотопах. Они могут быть рекомендованы для целей экологического мониторинга состояния локальных популяций симпатрических видов лесных полевок и, возможно, других грызунов на заповедных территориях и других особо охраняемых природных территориях.

### Благодарности

Авторы благодарят сотрудников Висимского государственного природного биосферного заповедника за помощь при организации и проведении полевых работ и Музей Института экологии растений и животных УрО РАН за предоставленный коллекционный материал для исследования. Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (№122021000091-2).

### Литература

- Арцыбашев Е.С. 2014. Влияние пожаров на лесные биогеоценозы // Биосфера. Т. 6(1). С. 53–59. DOI: 10.24855/biosfera.v6i1.204
- Башенина Н.В. 1977. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука. 354 с.
- Большакова Н.П. 2010. Эколого-физиологические и этологические характеристики популяций лесных полевок (р. *Clethrionomys*) при совместном обитании. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск. 22 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихин А.О. 2018. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: Товарищество научных изданий КМК. 471 с.

- Воронцов Н.Н. 1982. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны. Часть 1. Морфология и экология. Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Л.: Наука. 451 с.
- Гонгальский К.Б. 2014. Лесные пожары и почвенная фауна. М.: Товарищество научных изданий КМК. 169 с.
- Громов И.М., Ербаева М.А. 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: ЗИН РАН. 522 с.
- Дэвис Д.С. 1990. Статистический анализ данных в геологии. Кн. 2. М.: Недра. 427 с.
- Жерихин В.В. 2003. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Товарищество научных изданий КМК. 542 с.
- Кравченко Л.Б. 1999. Динамика сообщества и популяционные особенности лесных полевок (р. *Clethrionomys*) поймы средней Оби. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск. 22 с.
- Николаев И.И. 1977. Таксоцены как экологическая категория // Экология. №5. С. 50–55.
- Огнев С.И. 1950. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 715 с.
- Потапова Е.Г. 2019. Морфо-функциональные преобразования челюстной мускулатуры в эволюции грызунов // Журнал общей биологии. Т. 80(4). С. 260–273. DOI: 10.1134/S0044459619040079
- Соколов В.Е. (ред.). 1981. Европейская рыжая полевка. М.: Наука. 352 с.
- Харитоновна А.О., Харитоновна Т.И. 2021. Влияние ландшафтной структуры Мордовского заповедника (Россия) на распространение пожара 2010 года // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 6(2). С. 29–41. DOI: 10.24189/ncr.2021.022
- Чернов Ю.И. 2008. Экология и биогеография. Избранные работы. М.: Товарищество научных изданий КМК. 580 с.
- Шмальгаузен И.И. 1968. Факторы эволюции. М.: Наука. 451 с.
- Ямборко А.В. 2015. Популяционная экология лесных полевок (род *Clethrionomys*) Северо-Восточной Азии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 24 с.
- Abramson N.I., Petrova T.P., Dokuchaev N.E., Obolenskaya E.A., Lisovsky A.A. 2012. Phylogeography of the gray red-backed vole *Craseomys rufocanus* (Rodentia: Cricetidae) across the distribution range inferred from nonrecombining molecular markers // Russian Journal of Theriology. Vol. 11(2). P. 137–156. DOI: 10.15298/rusjtheriol.11.2.04
- Ackerly D.D., Cornwell W.K. 2007. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components // Ecology Letters. Vol. 10(2). P. 135–145. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.01006.x
- Anderson P.S.L., Renaud S., Rayfield E.J. 2014. Adaptive plasticity in the mouse mandible // BMC Evolutionary Biology. Vol. 14. Article: 85. DOI: 10.1186/1471-2148-14-85
- Andrews P., Hixson S. 2014. Taxon-free methods of palaeoecology // Annales Zoologici Fennici. Vol. 51(1–2). P. 269–284. DOI: 10.5735/086.051.0225
- Badyaev A.V. 2014. Epigenetic resolution of the ‘curse of complexity’ in adaptive evolution of complex traits // Journal of Physiology. Vol. 592(11). P. 2251–2260. DOI: 10.1113/jphysiol.2014.272625
- Badyaev A.V., Foresman K.R., Young R.L. 2005. Evolution of Morphological Integration: Developmental Accommodation of Stress-Induced Variation // American Naturalist. Vol. 166(3). P. 382–395. DOI: 10.1086/432559
- Barnosky A.D., Matzke N., Tomiya S., Wogan G.O.U., Swartz B., Quental T.B., Marshall C., McGuire J.L., Lindsey E.L., Maguire K.C., Mersey B., Ferrer E.A. 2011. Has the Earth’s sixth mass extinction already arrived? // Nature. Vol. 471(7336). P. 51–57. DOI: 10.1038/nature09678
- Berdugin K.I. 1999. Rodent communities of the Northern Urals // Russian Journal of Ecology. Vol. 30(2). P. 119–125.
- Bond D.P.G., Grasby S.E. 2017. On the causes of mass extinctions // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. Vol. 478. P. 3–29. DOI: 10.1016/j.palaeo.2016.11.005
- Carleton M.D., Gardner A.L., Pavlinov I.Ya., Musser G.G. 2014. The valid generic name for red-backed voles (Muridae: Cricetidae: Arvicolinae): restatement of the case for *Myodes* Pallas, 1811 // Journal of Mammalogy. Vol. 95(5). P. 943–959. DOI: 10.1644/14-MAMM-A-004
- Ceballos G., Ehrlich P.R., Barnosky A.D., García A., Pringle R.M., Palmer T.M. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction // Science Advance. Vol. 1(5). Article: e1400253. DOI: 10.1126/sciadv.1400253
- Chevin L.M., Lande R., Mace G.M. 2010. Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory // PLoS Biology. Vol. 8(4). Article: e1000357. DOI: 10.1371/journal.pbio.1000357
- Cohen J. 1992. A power primer // Psychology Bulletin. Vol. 112(1). P. 155–159. DOI: 10.1037//0033-2909.112.1.155
- Cornette R., Tresset A., Herrel A. 2015. The shrew tamed by Wolff’s Law: Do functional constraints shape the skull through muscle and bone covariation? // Journal of Morphology. Vol. 276(3). P. 301–309. DOI: 10.1002/jmor.20339
- Cornwell W.K., Schilck D.W., Ackerly D.D. 2006. A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume // Ecology. Vol. 87(6). P. 1465–1471. DOI: 10.1890/0012-9658(2006)87[1465:atthf]2.0.co;2
- Damuth J.D., Jablonski D., Harris R.M., Potts R., Stucky R.K., Sues H.D., Weishampel D.B. 1992. Taxon-free characterization of animal communities // Terrestrial Ecosystems Through Time: Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals / A.K. Behrensmeyer, J.D. Damuth, W.A. Di Michele, R. Potts, H.D. Sues., S.L. Wing (Eds.). Chicago, USA: University of Chicago Press. P. 183–203.
- Donelan S.C., Hellmann J.K., Bell A.M., Luttbeg B., Luttbeg J.C., Orrock J.L., Sheriff M.J., Sih A. 2020. Transgenerational plasticity in human-altered environments // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 35(2). P. 115–124. DOI: 10.1016/j.tree.2019.09.003
- Donnelly K.P. 1978. Simulations to determine the variance and edge effect of total nearest neighbor distance // Simulation studies to archeology / I. Hodder (Ed.). Cambridge: Cambridge University Press. P. 91–95.

- Fontaneto D., Panisi M., Mandrioli M., Montardi D., Pavesi M., Cardini A. 2017. Estimating the magnitude of morphoscapes: how to measure the morphological component of biodiversity in relation to habitats using geometric morphometrics // *Science of Nature*. Vol. 104(7–8). Article: 55. DOI: 10.1007/s00114-017-1475-3
- Hammer Ø. 2009. New statistical methods for detecting point alignments // *Computers and Geosciences*. Vol. 35(3). P. 659–666. DOI: 10.1016/j.cageo.2008.03.012
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. Vol. 4(1). P. 1–9.
- Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics // *Nature*. Vol. 396(6706). P. 41–49. DOI: 10.1038/23876
- Hedges L.V., Olkin I. 1985. *Statistical methods for Meta-Analysis*. New York: Academic Press. 369 p.
- Hutchinson G.E. 1967. *Treatise on Limnology*. Vol. 2. Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton. New York: John Wiley & Sons. 1115 p.
- Jones K., Law C.J. 2018. Differentiation of craniomandibular morphology in two sympatric *Peromyscus* mice (Cricetidae: Rodentia) // *Mammal Research*. Vol. 63(3). P. 277–283. DOI: 10.1007/s13364-018-0364-2
- Kaneko Y., Nakata K., Saitoh T., Stenseth N.C., Bjørnstad O.N. 1998. The biology of the vole *Clethrionomys rufocanus*: a review // *Population Ecology*. Vol. 40(1). P. 21–37. DOI: 10.1007/BF02765219
- Klingenberg C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Molecular Ecology Resources*. Vol. 11(2). P. 353–357. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x
- Kruskal J.B. 1964a. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis // *Psychometrika*. Vol. 29. P. 1–27. DOI: 10.1007/BF02289565
- Kruskal J.B. 1964b. Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method // *Psychometrika*. Vol. 29. P. 115–129. DOI: 10.1007/BF02289694
- Kryštufek B., Tesakov A.S., Lebedev V.S., Bannikova A.A., Abramson N.I., Shenbrot G. 2020. Back to the future: The proper name for red-backed voles is *Clethrionomys Tilesius* and not *Myodes Pallas* // *Mammalia*. Vol. 84(2). P. 214–217. DOI: 10.1515/mammalia-2019-0067
- Lebedev V.S., Bannikova A.A., Tesakov A.S., Abramson N.I. 2007. Molecular phylogeny of the genus *Alticola* (Cricetidae, Rodentia) as inferred from the sequence of the cytochrome *b* gene // *Zoologica Scripta*. Vol. 36(6). P. 547–563. DOI: 10.1111/j.1463-6409.2007.00300.x
- Lukyanova L.E. 2013. Association of sympatric small mammal species under contrasting environmental conditions // *Russian Journal of Ecology*. Vol. 44(1). P. 60–67. DOI: 10.1134/S1067413613010098
- Lukyanova L.E. 2017. Effect of ecotone at the boundary of windfall- and fire-damaged forest biocenoses on the abundance of rodents and characteristics of their microhabitats // *Russian Journal of Ecology*. Vol. 48(3). P. 245–250. DOI: 10.1134/S1067413617030092
- Maestri R., Monteiro L.R., Fornel R., de Freitas T.R.O., Paterson B.D. 2018. Geometric morphometrics meets meta-community ecology: environment and lineage distribution affects spatial variation in shape // *Ecography*. Vol. 41(1). P. 90–100. DOI: 10.1111/ecog.03001
- Mo J., Polly P.D. 2022. The role of dispersal, selection intensity, and extirpation risk in resilience to climate change: A trait-based modelling approach // *Global Ecology and Biogeography*. Vol. 31(6). P. 1184–1193. DOI: 10.1111/geb.13495
- Parmesan C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. Vol. 37. P. 637–669. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100
- Pausas J.G., Verdú M. 2008. Fire reduces morphospace occupation in plant communities // *Ecology*. Vol. 89(8). P. 2181–2186. DOI: 10.1890/07-1737.1
- Pavlinov I.Ya. 2006. *Systematics of Recent Mammals* // *Archive of Zoological Museum of Moscow State University*. Vol. 47. P. 1–287.
- Read A.F., Clark J.S. 2006. The next 20 years of ecology and evolution // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 21(7). P. 354–355. DOI: 10.1016/j.tree.2006.05.003
- Ricotta C., Moretti M. 2011. CWM and Rao’s quadratic diversity: a unified framework for functional ecology // *Oecologia*. Vol. 167(1). P. 181–188. DOI: 10.1007/s00442-011-1965-5
- Rohlf F.J. 2013a. TPSUtility Program, version 1.56. Stony Brook, NY: Department of Ecology and Evolution, State University of New York.
- Rohlf F.J. 2013b. TPSDig, version 2.17. Stony Brook, NY: Department of Ecology and Evolution, State University of New York.
- Rohlf F.J., Slice D. 1990. Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Superimposition of Landmarks // *Systematic Biology*. Vol. 39(1). P. 40–59. DOI: 10.2307/2992207
- Schleuning M., Neuschulz E.L., Albrecht J., Bender I.M.A., Bowler D.E., Dehling D.M., Fritz S.A., Hof C., Mueller T., Nowak L., Sorensen M.C., Böhning-Gaese K., Kissling W.D. 2020. Trait-based assessments of climate-change impacts on interacting species // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 35(4). P. 319–328. DOI: 10.1016/j.tree.2019.12.010
- Sheets H.D., Zelditch M.L. 2013. Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data // *Hystrix*. Vol. 24(1). P. 67–73. DOI: 10.4404/hystrix-24.1-6332
- Shvarts S.S. 1977. *The evolutionary ecology of animals. Ecological mechanisms of the evolutionary process*. New York: Consultants Bureau. 292 p.
- StatSoft, Inc. 2011. *Electronic statistics textbook*. Tulsa, USA: StatSoft. Available from <https://www.statsoft.com/textbook>
- Taguchi Y.H., Oono Y. 2005. Relational patterns of gene expression via non-metric multidimensional scaling analysis // *Bioinformatics*. Vol. 21(6). P. 730–740. DOI: 10.1093/bioinformatics/bti067
- Tesakov A.S., Lebedev V.S., Bannikova A.A., Abramson N.I. 2010. *Clethrionomys Tilesius*, 1850 is the valid generic name for red-backed voles and *Myodes Pallas*, 1811 is a junior synonym of *Lemmus* Link, 1795

- // Russian Journal of Theriology. Vol. 9(2). P. 83–86. DOI: 10.15298/rusjtheriol.09.2.04
- Vasil'ev A.G. 2021. The Concept of Morphoniche in Evolutionary Ecology // Russian Journal of Ecology. Vol. 52(3). P. 173–187. DOI: 10.1134/S1067413621030097
- Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Kourova T.P. 2015. Analysis of coupled geographic variation of three shrew species from southern and northern Ural taxocenes // Russian Journal of Ecology. Vol. 46(6). P. 552–558. DOI: 10.1134/S1067413615060223
- Vasil'ev A.G., Bol'shakov V.N., Vasil'eva I.A., Evdokimov N.G., Sineva N.V. 2016. Assessment of nonselective elimination effects in rodent communities by methods of geometric morphometrics // Russian Journal of Ecology. Vol. 47(4). P. 383–391. DOI: 10.1134/S1067413616040159
- Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Gorodilova Yu.V., Dobrinskii N.L. 2017. Chernov's compensation principle and the effect of rodent community completeness on the variability of Bank Vole (*Clethrionomys glareolus*) population in the Middle Urals // Russian Journal of Ecology. Vol. 48(2). P. 161–169. DOI: 10.1134/S106741361702009
- Vasil'ev A.G., Bol'shakov V.N., Vasil'eva I.A. 2020. Intra- and interpopulation odontological variability in the Gray Red-backed Vole (*Craseomys rufocanus*) and Yu.I. Chernov's Compensation Principle // Russian Journal of Ecology. Vol. 51(1). P. 1–10. DOI: 10.1134/S1067413620010130
- Vasil'ev A.G., Lukyanova L.E., Gorodilova Yu.V. 2022. The ratio of biotopic and interannual variability of bank voles in windfall- and fire-transformed forest biotopes of the Middle Urals // Russian Journal of Ecology. Vol. 53(6). P. 515–527. DOI: 10.1134/S1067413622060170
- Violle C., Enquist B.J., McGill B.J., Jiang L., Albert C.H., Hulshof C., Jung V., Messier J. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 27(4). P. 244–252. DOI: 10.1016/j.tree.2011.11.014
- Young R.L., Sweeney M.J., Badyaev A.V. 2010. Morphological diversity and ecological similarity: versatility of muscular and skeletal morphologies enables ecological convergence in shrews // Functional Ecology. Vol. 24(3). P. 556–565. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2009.01664.x
- Zakharov V.M. 1992. Population phenogenetics: Analysis of developmental stability in natural populations // Acta Zoologica Fennica. Vol. 191. P. 7–30.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. 2004. Geometric Morphometrics for Biologists. A Primer. New York: Academic Press. 437 p. DOI: 10.1016/B978-0-12-778460-1.X5000-5
- Ackerly D.D., Cornwell W.K. 2007. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters* 10(2): 135–145. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.01006.x
- Anderson P.S.L., Renaud S., Rayfield E.J. 2014. Adaptive plasticity in the mouse mandible. *BMC Evolutionary Biology* 14: 85. DOI: 10.1186/1471-2148-14-85
- Andrews P., Hixson S. 2014. Taxon-free methods of palaeoecology. *Annales Zoologici Fennici* 51(1–2): 269–284. DOI: 10.5735/086.051.0225
- Artsybashev E.S. 2014. The impact of forest fires on silvan biogeocenoses. *Biosfera* 6(1): 53–59. DOI: 10.24855/biosfera.v6i1.204 [In Russian]
- Badyaev A.V. 2014. Epigenetic resolution of the 'curse of complexity' in adaptive evolution of complex traits. *Journal of Physiology* 592(11): 2251–2260. DOI: 10.1113/jphysiol.2014.272625
- Badyaev A.V., Foresman K.R., Young R.L. 2005. Evolution of Morphological Integration: Developmental Accommodation of Stress-Induced Variation. *American Naturalist*. Vol. 166(3): 382–395. DOI: 10.1086/432559
- Barnosky A.D., Matzke N., Tomiya S., Wogan G.O.U., Swartz B., Quental T.B., Marshall C., McGuire J.L., Lindsey E.L., Maguire K.C., Mersey B., Ferrer E.A. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived?. *Nature* 471(7336): 51–57. DOI: 10.1038/nature09678
- Bashenina N.V. 1977. *Ways of adaptations of mouse-like rodents*. Moscow: Nauka. 354 p. [In Russian]
- Berdyugin K.I. 1999. Rodent communities of the Northern Urals. *Russian Journal of Ecology* 30(2): 119–125.
- Bolshakova N.P. 2010. *Ecological-physiological and ethological characteristics of populations of forest voles (Clethrionomys) in co-habitation*. PhD Thesis Abstract. Tomsk. 22 p. [In Russian]
- Bond D.P.G., Grasby S.E. 2017. On the causes of mass extinctions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 478: 3–29. DOI: 10.1016/j.palaeo.2016.11.005
- Carleton M.D., Gardner A.L., Pavlinov I.Ya., Musser G.G. 2014. The valid generic name for red-backed voles (Muroidea: Cricetidae: Arvicolinae): restatement of the case for *Myodes* Pallas, 1811. *Journal of Mammalogy* 95(5): 943–959. DOI: 10.1644/14-MAMM-A-004
- Ceballos G., Ehrlich P.R., Barnosky A.D., García A., Pringle R.M., Palmer T.M. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction. *Science Advances*. Vol. 1(5): e1400253. DOI: 10.1126/sciadv.1400253
- Chernov Yu.I. 2008. *Ecology and biogeography. Selected paper*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 580 p. [In Russian]
- Chevin L.M., Lande R., Mace G.M. 2010. Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *PLoS Biology* 8(4): e1000357. DOI: 10.1371/journal.pbio.1000357
- Cohen J. 1992. A power primer. *Psychology Bulletin* 112(1): 155–159. DOI: 10.1037//0033-2909.112.1.155
- Cornette R., Tresset A., Herrel A. 2015. The shrew tamed by Wolff's Law: Do functional constraints shape the skull

## References

Abramson N.I., Petrova T.P., Dokuchaev N.E., Obolenskaya E.A., Lissovsky A.A. 2012. Phylogeography of the gray red-backed vole *Craseomys rufocanus* (Rodentia: Cricetidae) across the distribution range inferred from nonrecombining molecular markers. *Russian Journal of Theriology*. Vol. 11(2): 137–156. DOI: 10.15298/rusjtheriol.11.2.04

- through muscle and bone covariation?. *Journal of Morphology* 276(3): 301–309. DOI: 10.1002/jmor.20339
- Cornwell W.K., Schwilck D.W., Ackerly D.D. 2006. A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology* 87(6): 1465–1471. DOI: 10.1890/0012-9658(2006)87[1465:attfhh]2.0.co;2
- Damuth J.D., Jablonski D., Harris R.M., Potts R., Stucky R.K., Sues H.D., Weishampel D.B. 1992. Taxon-free characterization of animal communities. In: A.K. Behrensmeyer, J.D. Damuth, W.A. Di Michele, R. Potts, H.D. Sues., S.L. Wing (Eds.): *Terrestrial Ecosystems Through Time: Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals*. Chicago, USA: University of Chicago Press. P. 183–203.
- Davis D.S. 1990. *Statistical analysis data in geology. Book 2*. Moscow: Nedra. 427 p. [In Russian]
- Donelan S.C., Hellmann J.K., Bell A.M., Luttbeg B., Luttbeg J.C., Orrock J.L., Sheriff M.J., Sih A. 2020. Transgenerational plasticity in human-altered environments. *Trends in Ecology and Evolution* 35(2): 115–124. DOI: 10.1016/j.tree.2019.09.003
- Donnelly K.P. 1978. Simulations to determine the variance and edge effect of total nearest neighbor distance. In: I. Hodder (Ed.): *Simulation studies to archeology*. Cambridge: Cambridge University Press. P. 91–95.
- Fontaneto D., Panisi M., Mandrioli M., Montardi D., Pavesi M., Cardini A. 2017. Estimating the magnitude of morphoscapes: how to measure the morphological component of biodiversity in relation to habitats using geometric morphometrics. *Science of Nature* 104(7–8): 55. DOI: 10.1007/s00114-017-1475-3
- Gongalsky K.B. 2014. *Forest fires and soil fauna*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 169 p. [In Russian]
- Gromov I.M., Erbaeva M.A. 1995. *Mammals of the fauna of Russia and adjacent territories. Lagomorpha and Rodents*. St. Petersburg: Zoological Institute RAS. 522 p. [In Russian]
- Hammer Ø. 2009. New statistical methods for detecting point alignments. *Computers and Geosciences* 35(3): 659–666. DOI: 10.1016/j.cageo.2008.03.012
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 1–9.
- Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396(6706): 41–49. DOI: 10.1038/23876
- Hedges L.V., Olkin I. 1985. *Statistical methods for Meta-Analysis*. New York: Academic Press. 369 p.
- Hutchinson G.E. 1967. *Treatise on Limnology. Vol. 2. Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton*. New York: John Wiley & Sons. 1115 p.
- Jones K., Law C.J. 2018. Differentiation of craniomandibular morphology in two sympatric *Peromyscus* mice (Cricetidae: Rodentia). *Mammal Research* 63(3): 277–283. DOI: 10.1007/s13364-018-0364-2
- Kaneko Y., Nakata K., Saitoh T., Stenseth N.C., Bjørnstad O.N. 1998. The biology of the vole *Clethrionomys rufocanus*: a review. *Population Ecology* 40(1): 21–37. DOI: 10.1007/BF02765219
- Kharitonova A.O., Kharitonova T.I. 2021. The effect of landscape pattern on the 2010 wildfire spread in the Mordovia State Nature Reserve, Russia. *Nature Conservation Research* 6(2): 29–41. DOI: 10.24189/ncr.2021.022 [In Russian]
- Klingenberg C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11(2): 353–357. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x
- Kravchenko L.B. 1999. *Community dynamics and population features of forest voles (Clethrionomys) of the Middle Ob floodplain*. PhD Thesis Abstract. Tomsk. 22 p. [In Russian]
- Kruskal J.B. 1964a. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika* 29: 1–27. DOI: 10.1007/BF02289565
- Kruskal J.B. 1964b. Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method. *Psychometrika* 29: 115–129. DOI: 10.1007/BF02289694
- Kryštufek B., Tesakov A.S., Lebedev V.S., Bannikova A.A., Abramson N.I., Shenbrot G. 2020. Back to the future: The proper name for red-backed voles is *Clethrionomys Tilesius* and not *Myodes Pallas*. *Mammalia* 84(2): 214–217. DOI: 10.1515/mammalia-2019-0067
- Lebedev V.S., Bannikova A.A., Tesakov A.S., Abramson N.I. 2007. Molecular phylogeny of the genus *Alticola* (Cricetidae, Rodentia) as inferred from the sequence of the cytochrome *b* gene. *Zoologica Scripta* 36(6): 547–563. DOI: 10.1111/j.1463-6409.2007.00300.x
- Lukyanova L.E. 2013. Association of sympatric small mammal species under contrasting environmental conditions. *Russian Journal of Ecology* 44(1): 60–67. DOI: 10.1134/S1067413613010098
- Lukyanova L.E. 2017. Effect of ecotone at the boundary of windfall- and fire-damaged forest biocenoses on the abundance of rodents and characteristics of their microhabitats. *Russian Journal of Ecology* 48(3): 245–250. DOI: 10.1134/S1067413617030092
- Maestri R., Monteiro L.R., Fornel R., de Freitas T.R.O., Patterson B.D. 2018. Geometric morphometrics meets metacommunity ecology: environment and lineage distribution affects spatial variation in shape. *Ecography* 41(1): 90–100. DOI: 10.1111/ecog.03001
- Mo J., Polly P.D. 2022. The role of dispersal, selection intensity, and extirpation risk in resilience to climate change: A trait-based modelling approach. *Global Ecology and Biogeography* 31(6): 1184–1193. DOI: 10.1111/geb.13495
- Nikolaev I.I. 1977. Taxocene as an ecological category. *Ecologiya* 5: 50–55. [In Russian]
- Ognev S.I. 1950. *Mammals of the USSR and adjacent countries. Vol. 7. Moscow-Leningrad: Publishing House of AS USSR*. 715 p. [In Russian]
- Parmesan C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 637–669. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100
- Pausas J.G., Verdú M. 2008. Fire reduces morphospace occupation in plant communities. *Ecology* 89(8): 2181–2186. DOI: 10.1890/07-1737.1
- Pavlinov I.Ya. 2006. Systematics of Recent Mammals. *Archive of Zoological Museum of Moscow State University* 47: 1–287.

- Potapova E.G. 2019. Morphofunctional transformation of chew gnathic musculature in evolution of rodents. *Zhurnal Obshchei Biologii* 80(4): 260–273. DOI: 10.1134/S0044459619040079 [In Russian]
- Read A.F., Clark J.S. 2006. The next 20 years of ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 21(7): 354–355. DOI: 10.1016/j.tree.2006.05.003
- Ricotta C., Moretti M. 2011. CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia* 167(1): 181–188. DOI: 10.1007/s00442-011-1965-5
- Rohlf F.J. 2013a. *TPSUtility Program, version 1.56*. Stony Brook, NY: Department of Ecology and Evolution, State University of New York.
- Rohlf F.J. 2013b. *TPSDig, version 2.17*. Stony Brook, NY: Department of Ecology and Evolution, State University of New York.
- Rohlf F.J., Slice D. 1990. Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Superimposition of Landmarks. *Systematic Biology* 39(1): 40–59. DOI: 10.2307/2992207
- Schleuning M., Neuschulz E.L., Albrecht J., Bender I.M.A., Bowler D.E., Dehling D.M., Fritz S.A., Hof C., Mueller T., Nowak L., Sorensen M.C., Böhning-Gaese K., Kissling W.D. 2020. Trait-based assessments of climate-change impacts on interacting species. *Trends in Ecology and Evolution* 35(4): 319–328. DOI: 10.1016/j.tree.2019.12.010
- Sheets H.D., Zelditch M.L. 2013. Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data. *Hystrix* 24(1): 67–73. DOI: 10.4404/hystrix-24.1-6332
- Schmalhausen I.I. 1968. *Factors of evolution*. Moscow: Nauka. 451 p. [In Russian]
- Shvarts S.S. 1977. *The evolutionary ecology of animals. Ecological mechanisms of the evolutionary process*. New York: Consultants Bureau. 292 p.
- Sokolov V.E. (Ed.). 1981. *European red vole*. Moscow: Nauka. 352 p. [In Russian]
- StatSoft, Inc. 2011. *Electronic statistics textbook*. Tulsa, USA: StatSoft. Available from <https://www.statsoft.com/textbook>
- Taguchi Y.H., Oono Y. 2005. Relational patterns of gene expression via non-metric multidimensional scaling analysis. *Bioinformatics* 21(6): 730–740. DOI: 10.1093/bioinformatics/bti067
- Tesakov A.S., Lebedev V.S., Bannikova A.A., Abramson N.I. 2010. *Clethrionomys Tilesius*, 1850 is the valid generic name for red-backed voles and *Myodes Pallas*, 1811 is a junior synonym of *Lemmus* Link, 1795. *Russian Journal of Theriology* 9(2): 83–86. DOI: 10.15298/rusjtheriol.09.2.04
- Vasil'ev A.G. 2021. The Concept of Morphoniche in Evolutionary Ecology. *Russian Journal of Ecology* 52(3): 173–187. DOI: 10.1134/S1067413621030097
- Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Kourova T.P. 2015. Analysis of coupled geographic variation of three shrew species from southern and northern Ural taxocenes. *Russian Journal of Ecology* 46(6): 552–558. DOI: 10.1134/S1067413615060223
- Vasil'ev A.G., Bol'shakov V.N., Vasil'eva I.A., Evdokimov N.G., Sineva N.V. 2016. Assessment of nonselective elimination effects in rodent communities by methods of geometric morphometrics. *Russian Journal of Ecology* 47(4): 383–391. DOI: 10.1134/S1067413616040159
- Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Gorodilova Yu.V., Dobrinskii N.L. 2017. Chernov's compensation principle and the effect of rodent community completeness on the variability of Bank vole (*Clethrionomys glareolus*) population in the Middle Urals. *Russian Journal of Ecology* 48(2): 161–169. DOI: 10.1134/S106741361702009
- Vasilyev A.G., Vasilyeva I.A., Shkurikhin A.O. 2018. Geometric morphometrics: from theory to practice. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 471 p. [In Russian]
- Vasil'ev A.G., Bol'shakov V.N., Vasil'eva I.A. 2020. Intra- and interpopulation odontological variability in the Gray Red-backed Vole (*Cruseomys rufocanus*) and Yu.I. Chernov's Compensation Principle. *Russian Journal of Ecology* 51(1): 1–10. DOI: 10.1134/S1067413620010130
- Vasil'ev A.G., Lukyanova L.E., Gorodilova Yu.V. 2022. The ratio of biotopic and interannual variability of bank voles in windfall- and fire-transformed forest biotopes of the Middle Urals. *Russian Journal of Ecology* 53(6): 515–527. DOI: 10.1134/S1067413622060170
- Violle C., Enquist B.J., McGill B.J., Jiang L., Albert C.H., Hulshof C., Jung V., Messier J. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 27(4): 244–252. DOI: 10.1016/j.tree.2011.11.014
- Vorontsov N.N. 1982. *The lower Cricetidae of the world fauna, Part 1. Morphology and ecology. The Fauna of the Soviet Union. Mammals. Vol. 3*. Leningrad: Nauka. 451 p. [In Russian]
- Yamborko A.V. 2015. *Population ecology of forest voles (genus Clethrionomys) in Northeast Asia*. PhD Thesis Abstract. Vladivostok. 24 p. [In Russian]
- Young R.L., Sweeney M.J., Badyaev A.V. 2010. Morphological diversity and ecological similarity: versatility of muscular and skeletal morphologies enables ecological convergence in shrews. *Functional Ecology* 24(3): 556–565. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2009.01664.x
- Zakharov V.M. 1992. Population phenogenetics: Analysis of developmental stability in natural populations. *Acta Zoologica Fennica* 191: 7–30.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists. A Primer*. New York: Academic Press. 437 p. DOI: 10.1016/B978-0-12-778460-1.X5000-5
- Zherikhin V.V. 2003. *Selected papers on palaeoecology and phylocoenogenetics*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 542 p. [In Russian]

## COUPLED VARIATION OF RED-BACKED VOLE SPECIES IN BIOTOPES DISTURBED BY WINDFALL AND FIRE IN THE VISIM STATE NATURE RESERVE (THE MIDDLE URALS)

Alexei G. Vasilyev\*<sup>ID</sup>, Larisa E. Lukyanova<sup>ID</sup>, Yulia V. Gorodilova<sup>ID</sup>

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of RAS, Russia*

\*e-mail: [vag@ipae.uran.ru](mailto:vag@ipae.uran.ru)

The use of morphogenetic characteristics and functionally important morphological structures in monitoring natural populations and communities is one of the modern directions in developing approaches to eco-morphology and functional synecology. New approaches make it possible to test the hypothesis of a similar spectrum of morphogenetic modifications of sympatric species during their development in disturbed biotopes. In this study, the coupled variability of the size and shape of the mandible was studied for the first time using geometric morphometrics to assess the resistance of the rodent community to two natural catastrophic phenomena (windfall and wildfire) for three sympatric red-backed vole species in the Visim State Nature Reserve (Middle Urals). Samples of *Clethrionomys glareolus*, *Clethrionomys rutilus* and *Craseomys rufocanus* young-of-the-years were studied in two biotopes modified by windfall and fire impacts under different weather conditions (2003 vs. 2004). It was found that *Clethrionomys glareolus* preferred the overgrown fire-damaged site, *Craseomys rufocanus* the windfall zone, and *Clethrionomys rutilus* did not express a pronounced preference. Interannual and biotopic differences in the variation of the size and shape of the mandible have been revealed for all species. Weather conditions affected the species variability more than biotopic ones. Based on functional mandibular indices, it was found that the shape of the mandible of the species, as a biological tool for foraging and its primary processing, depends more on weather factors than on the biotope characteristics. A similar morphofunctional reaction of sympatric species populations to similar biotopes was expressed. This fact reflects the parallelism of modifications of the morphogenesis of mandibles of the studied species in disturbed biotopes, confirming the hypothesis. In particular, in the fire-damaged site, the tendency to longitudinal grinding of feed was revealed for all species, while in the windfall zone, the tendency to gnawing of forage objects (possibly, seeds of coniferous plants) was revealed. It is assumed that weather factors indirectly affect the morphogenesis of species through the change of plant communities, which, in turn, changes the diet of animals and the mechanics of the load on the musculoskeletal apparatus of mandibles. The within-group morphological disparity (MNND), which reflects the measure of destabilisation of development, was small in *Clethrionomys glareolus*, indicating the stability of its morphogenesis in both biotopes; the development of *Craseomys rufocanus* was stable only on the windfall site; in *Clethrionomys rutilus*, MNND was unstable in both biotopes. The MNND development stability estimates are consistent with the species abundance. They are recommended for monitoring the population status of sympatric species of the red-backed voles and other rodents in Protected Areas.

**Key words:** development stability, geometric morphometrics, mandible, natural catastrophe, Protected Area, rodents, variation