

УДК 575.17: 599.323.4

ФЕНЕТИКА И ФЕНОГЕОГРАФИЯ ВОДЯНОЙ ПОЛЕВКИ (*ARVICOLA TERRESTRIS*)

В. Н. Песков, И. Г. Емельянов

Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина

Получено 27 июля 1998

Фенетика и феногеография водяной полевки (*Arvicola terrestris*). Песков В. Н., Емельянов И. Г. — Изучены дискретные неметрические признаки черепа водной полевки в границах ареала вида на территории СНГ. Выявлено 26 фенев, составлен каталог определенных фенев, отображена их топография. Проанализировано фенотипическую структуру 25 популяций *Arvicola terrestris*, приведены данные географической изменчивости в распределении частот большинства фенев водяной полевки.

Ключевые слова: череп, фен, феногеография, популяция, водяная полевка.

Phenetics and Phenogeography of the Water Vole (*Arvicola terrestris*). Peskov V. M., Emelyanov I. G. — Non-metrical characters of skull of the water voles from the territory of CIS are studied. 26 distinct fenes have been found. They are catalogued and their topography illustrated. Phenotypical structure of 25 populations of *Arvicola terrestris* is analysed and data on the geographical variability of the frequencies of the majority of fenes of water voles are provided.

Key words: skull, phenes, population, water vole.

Водяная полевка (*Arvicola terrestris*) является широко распространенным, исключительно полиморфным и практически повсеместно многочисленным видом среди грызунов, относящихся к подсемейству Arvicolinae. Все эти качества делают ее весьма удобным модельным объектом для изучения различных аспектов внутривидовой изменчивости, микроэволюции, теоретической систематики и разработки ряда других проблем, связанных с популяционными исследованиями вида в природе. В последние годы для этого успешно используется фенетический подход и методы фенетики (Berry, 1963; Васильев, 1982; 1992; Яблоков, 1982).

В основу настоящего исследования положены результаты обработки серии черепов из 25 географических точек, охватывающих значительную часть ареала водяной полевки: 1 — р. Припять в окр. г. Пинск (Беларусь), 119 экз.; 2 — р. Днестр в окр. с. Олонешты (Молдова), 37 экз.; 3 — пойма р. Мологи в Вологодской обл., 83 экз.; 4 — дельта р. Дон, 84 экз.; 5 — северная часть Волго-Ахтубинской поймы, 132 экз.; 6 — Западный Казахстан, оз. Биркезан, 116 экз.; 7 — то же, р. Б. Узень, 114 экз.; 8 — то же, среднее течение р. Урал (севернее Калмыково), 78 экз.; 9 — Северный Казахстан, оз. Сарыкопа, 176 экз.; 10 — то же, пойма р. Ишим в 20 км от г. Державинска, 133 экз.; 11 — то же, оз. Жарколь к юго-западу от Атбасара, 203 экз.; 12 — то же, р. Иртыш в окр. п. Качиры Павлодарской обл., 167 экз.; 13 — то же, р. Иртыш, 50–80 км выше г. Семипалатинска, 57 экз.; 14 — р. Иртыш в окр. г. Тобольска (Жуковская пойма), 63 экз.; 15 — оз. Чаны в окр. с. Ровенское, 59 экз.; 16 — с. Кольвань, севернее Новосибирска, 81 экз.; 17 — нижнее течение р. Пур, п. Самбург, 38 экз.; 18 — правобережье р. Вилюй, окр. г. Вилюйска, 24 экз.; 19 — окр. с. Тулагинцы, 30 км севернее Якутска, 122 экз.; 20 — Кабардино-Балкария, устье р. Малки, 78 экз.; 21 — то же, Чегемский перевал, 100 экз.; 22 — то же, ущелье Безенги, 46 экз.; 23 — Дагестан, дельта р. Терек, 107 экз.; 24 — то же, Кокмадагский перевал, 51 экз.; 25 — Азербайджан, оз. Аггёль, 180 экз.

Для удобства изложения полученных результатов популяциям даны следующие условные наименования с сохранением порядкового номера географической точки: 1 — пинская, 2 — днестровская, 3 — вологодская, 4 — донская, 5 — ахтубинская, 6 — биркезанская, 7 — узеньская, 8 — уральская, 9 — сарыкопинская, 10 — ишимская, 11 — жаркольская, 12 — качирская, 13 — семипалатинская, 14 — тобольская, 15 — ровенская, 16 — кольванская, 17 — пуровская, 18 — вилюйская, 19 — якутская, 20 — малкинская, 21 — чегемская, 22 — безенгийская, 23 — кизлярская, 24 — кокмадагская, 25 — аггёльская.

В общей сложности отработано более 2 тысяч черепов из рабочей коллекции П. А. Пантелеева. Две выборки из Якутии (вилюйская и якутская) предоставлены в наше распоряжение Н. Г. Соломоновым. Каждый череп описывался по совокупности неметрических признаков (фенев) по определенной схеме (рис. 1). Большая часть фенев, указанных ниже в каталоге, взята из литературных источников (Васильев, 1984; Васильев и др., 1992; Васильева, Васильев, 1984; Ларина, Еремина, 1988; Галактионов и др., 1991). В процессе выделения и описания фенев мы руководствовались работами С. И. Огнева (1948) и Н. Н. Воронцова

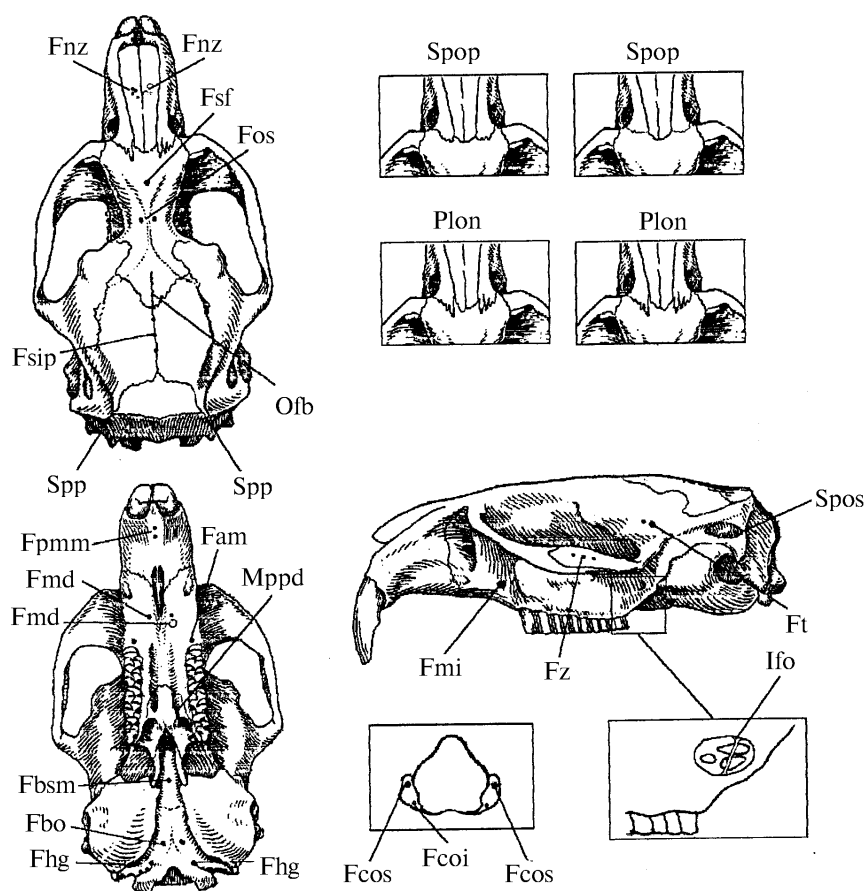


Рис. 1. Расположение неметрических признаков на черепе *Arvicola terrestris*.

Fig. 1. Location of non-metric traits on the skull of *Arvicola terrestris*.

(1982), в которых приводится достаточно подробное описание строения черепа и общепринятая номенклатура для Cricetidae.

На основе изучения 23 дискретных неметрических признаков черепа выделено 26 фенов, которым присвоены порядковые номера и коды, состоящие из 2–4 начальных букв латинского названия соответствующего признака с подстрочными цифровыми индексами (см. каталог фенов). Для фенов, отражающих особенности перфорации костей черепа, принята единая система подстрочных индексов: 0 — отверстие отсутствует, 1 — одиночное отверстие (или просто наличие данного признака), 2 — двойное и 3 — множественное отверстие, 7 — "окно" — крупное отверстие, часто затянутое тонкой костной пленкой. Например, Fmi_0 — нижнее отверстие верхнечелюстной кости отсутствует, $Fmi_{0,0}$ — то же, но на обеих сторонах черепа, Fmi_7 — нижнее верхнечелюстное отверстие крупное, в виде "окна", $Fmi_{7,7}$ — то же, но на обеих сторонах черепа и т. д.

Каталог неметрических дискретных признаков (фенов) черепа водяной полевки

Особенности строения черепа (форма и соотношение костей). *Situs prominertiae oss praemaxillaris* (Spop) — положение выростов предчелюстной кости: $Spop_1$ — выросты оканчиваются на одном уровне с лобным краем носовых костей; $Spop_2$ — выросты оканчиваются оральнее лобного края носовых костей; $Spop_3$ — выросты оканчиваются аборальнее лобного края носовых костей.

Proportiones longitudinis oss nasalis (Plon) — пропорциональность длины носовых костей: $Plon_0$ — лобные края обеих носовых костей оканчиваются на одном уровне; $Plon_1$ — лобный край левой носовой кости оканчивается аборальнее такового правой носовой кости; $Plon_2$ — лобный край левой носовой кости оканчивается оральнее такового правой носовой кости.

Os frontale bipartitum (Ofb) — неполное разделение лобной кости сагиттальным швом: Ofb₀ — отсутствует; Ofb₁ — не менее 1/3 лобной кости в каудальной части.

Situs prominientiae oss parietalis (Spr) — положение выростов теменных костей: Spr₀ — не соприкасаются с верхнезатылочной костью; Spr₁ — соприкасаются с верхнезатылочной костью.

Situs processus os squamosum (Spos) — положение отростков чешуйчатой кости: Spos₀ — верхний и нижний отростки чешуйчатой кости не соприкасаются друг с другом в затылочной области черепа; Spos₁ — то же, но соприкасаются.

Situs foramen rotundum (Sfr) — положение круглого отверстия: Sfr₀ — костный "столбик" полностью редуцирован, круглое (For) и овальное (Fov) отверстия не разделены; Sfr₁ — For и Fov разделены вертикальным костным "столбиком".

Interjunctura foraminis ovalis (Ifo) — дополнительная костная перемычка овального отверстия: Ifo₀ — отсутствует; Ifo₁ — неполная, обозначена только сверху; Ifo₂ — неполная, обозначена только снизу; Ifo₃ — неполная, обозначена сверху и снизу; Ifo₄ — полная костная перемычка.

Margo palatinus posterior disjunctus (Mppd) — задний край костного неба не сомкнут с альвеолярной частью небной кости.

Особенности перфорации костей черепа. *Foramen nasale zentrum* (Fnz) — отверстие в центральной части носовой кости: Fnz₀, Fnz₁, Fnz₂, Fnz₃, Fnz₇.

Foramen squamae frontalis (Fsf) — центральное отверстие на чешуе лобной кости: Fsf₀, Fsf₁, Fsf₂, Fsf₃.

Foramen orbitalis superior (Fos) — верхнее орбитальное отверстие: Fos₀, Fos₁, Fos₂.

Foramen zygomaticum (Fz) — отверстие на скуловой кости: Fz₀, Fz₁, Fz₂, Fz₃.

Foramen temporalis (squamosus) (Ft) — отверстие на височной (чешуйчатой) кости: Ft₀, Ft₁, Ft₂.

Foramina sutura interparietalis (Fsip) — отверстия межтеменного шва: Fsip₀, Fsip₁.

Foramen praemaxillare medialis regio diasteme (Fpmm) — медиальное отверстие, расположенное на предчелюстной кости у основания резцов: Fpmm₀, Fpmm₁, Fpmm₂.

Foramen maxillarae inferior (Fmi) — нижнее верхнечелюстное отверстие, расположенное в основании верхнечелюстной кости: Fmi₀, Fmi₁, Fmi₂, Fmi₃.

Foramen maxillare regio diasteme (Fmd) — отверстие на верхнечелюстной кости в области диастемы: Fmd₀, Fmd₁, Fmd₂, Fmd₃, Fmd₇.

Foramina alveolaris maxillaris regio molaris anterior (Fam) — верхнечелюстные альвеолярные отверстия у M¹: Fam₀, Fam₁, Fam₂, Fam₃.

Foramen basisphenoideum medialis (Fbsm) — отверстие, расположенное в медиальной части основной клиновидной кости: Fbsm₀, Fbsm₁.

Foramina basioccipitalis (Fbo) — отверстия на основной затылочной кости: Fbo₀, Fbo₁.

Foramen hypoglossum (Fhg) — подъязычное отверстие: Fhg₁, Fhg₂, Fhg₃.

Foramen condylus occipitalis superior (Fcos) — верхнее отверстие на внутренней стороне затылочных мыщелков: Fcos₀, Fcos₁, Fcos₂.

Foramen condylus occipitalis inferior (Fcoi) — нижнее отверстие на внутренней стороне затылочных мыщелков: Fcoi₀, Fcoi₁.

При обработке материала каждая особь классифицировалась по наличию-отсутствию конкретного неметрического дискретного признака — фена. В процессе обработки учитывались только те черепа, для которых конкретный фен определялся однозначно. Затем в каждой выборке подсчитывались частоты фенов как отношение числа особей (сторон черепа для билатеральных признаков), у которых данный фен проявился, к общему числу изученных особей выборки. Очень редкие фены (1/1000=0,1%) как малоинформативные из дальнейшего анализа исключались. Для билатеральных признаков рассчитывался коэффициент ассоциации Пирсона — r_A (Лакин, 1980). При ассоциации меньше 0,3–0,4 отсутствие признака у данной особи (0,0), а также его проявление на левой (1,0), правой (0,1) или обеих (1,1) сторонах черепа рассматривалось в качестве самостоятельных фенов (морф).

Феногеография частот некоторых фенов черепа

Как видно из таблицы 1, частота встречаемости большинства исследованных нами фенов не только различна в разных популяциях водяной полевки, но, кроме того, специфична для некоторых из них. Рассмотрим это на конкретных примерах.

Таблица 1. Частота встречаемости фенов черепа в популяциях водяной полевки, %

Table 1. Frequencies of different phenes in the populations of water voles, %

№ п/п	Популяция	Код фена							
		Spor ₁	Spor ₂	Plon ₂	Plon ₃	Spp ₁	Spp _{1,1}	Spos ₁	Spos _{1,1}
1	пинская	0	0	26,9	22,7	7,1	4,2	1,3	0,8
2	днестровская	0	0	11,1	2,8	8,3	2,8	1,4	0
3	вологодская	2,4	0	27,7	9,6	7,2	6,0	7,2	6,0
4	донская	0,6	0,6	22,6	14,3	15,2	11,0	0	0
5	ахтубинская	0	0,5	29,6	29,6	11,8	7,6	0,8	0
6	биркезанская	0	0	25,0	14,7	3,9	2,6	2,6	1,7
7	узеньская	0	0	38,6	18,4	3,2	1,8	11,5	9,2
8	уральская	0	0	46,2	16,7	12,2	10,3	0	0
9	сарыкопинская	0	0	37,5	11,9	2,3	0	0	0
10	ишимская	0,8	0	47,4	13,5	1,9	0,8	0	0
11	жаркольская	0,5	0	33,0	21,7	6,4	3,5	0	0
12	качирская	0	0	36,9	13,6	3,4	2,9	1,0	1,9
13	семипалатинская	0	0	49,1	10,5	1,8	0	0	0
14	тобольская	0,8	0	33,3	6,4	0,8	0	0	0
15	ровенская	0,9	1,7	42,4	18,6	0	0	0	0
16	колыванская	0,6	0	39,5	22,2	0	0	1,2	0
17	пуровская	0	0	55,3	7,9	1,4	0	0	0
18	вилуйская	0	0	45,8	16,7	4,4	4,4	0	0
19	якутская	0	0	44,1	22,0	3,4	1,7	0	0
20	малкинская	0	0	12,0	16,0	4,9	1,3	20,1	13,0
21	чегемская	6,5	2,0	33,3	14,1	48,0	36,4	0	0
22	безенгийская	22,8	12,0	23,9	6,5	20,7	13,0	0	0
23	кизлярская	4,7	4,7	35,9	18,9	2,3	0	4,7	2,8
24	кокмадагская	32,4	15,7	23,5	19,6	0	0	0	0
25	аггёльская	0	0	17,2	20,1	0	0	0	0
26	Для вида в целом	1,4	0,6	32,7	16,8	6,7	4,3	2,1	1,4

Таблица 1. (Продолжение)

№ п/п	Код фена								
	Sfr ₀	Ifo ₃	Ifo ₄	Mppd ₀	Mppd _{0,0}	Fnz ₃	Fnz ₇	Ft ₀	Ft ₂
1	0	10,1	0	22,0	15,5	0	1,3	14,3	1,2
2	—	—	0	—	—	—	—	—	0
3	0	4,9	0	13,6	8,6	0	0,8	21,4	0
4	—	—	7,3	—	—	—	—	—	0
5	1,8	1,3	0	10,7	3,6	0	1,0	8,0	0,5
6	0	1,7	0	13,7	6,9	10,5	0	7,6	0,7
7	—	—	0	—	—	—	—	—	0
8	—	—	0	—	—	—	—	—	1,9
9	0	0	0	10,3	3,3	0	0,6	17,9	1,1
10	0	0	0	6,9	3,5	0	0	19,5	2,3
11	0	0,5	0	14,6	6,3	0,7	0	29,1	0
12	0	0	0	7,8	1,0	0	0	10,1	0
13	0,9	0,9	0	0,9	12,7	0	0	19,1	0
14	—	—	0	—	—	—	—	—	0
15	0	0	0	20,3	8,5	0	0	29,9	0,9
16	0	0	0	13,0	4,9	0	0,6	47,5	0
17	1,4	0	0	17,1	8,6	2,8	0	9,9	0
18	0	2,3	0	13,6	0	2,3	0	0	0
19	10,0	0	0	22,8	13,2	1,2	0	10,9	0
20	90,5	0	0	27,0	20,8	1,3	0,7	1,9	3,8
21	3,5	7,0	2,0	5,3	2,1	2,7	4,3	6,6	0
22	1,8	13,0	6,5	3,5	3,5	0	0	6,0	0
23	0	7,5	0	20,1	12,0	0	0,6	0,5	0
24	0	11,8	3,9	4,0	2,0	0	0	0	1,0
25	1,1	0	0	41,3	25,0	24,6	14,2	1,1	10,0
26	5,8	2,7	0,3	14,8	8,2	2,2	1,3	13,3	1,1

Таблица 1. (Окончание)

№ п/п	Код фена								
	Fsp ₁	Fpmm ₀	Fpmm ₂	Fmd ₇	Fbsm ₁	Fbo ₁	Fhg ₁	Fcos ₁	Fcoi ₁
1	23,7	14,3	6,0	1,3	10,1	21,2	6,1	65,8	5,5
2	—	—	—	16,2	—	5,6	21,4	—	—
3	36,9	4,4	15,9	0,7	22,0	25,3	7,2	44,9	7,9
4	—	—	—	0,0	—	19,0	5,7	—	—
5	39,2	7,1	17,0	0,8	12,3	25,0	4,2	36,8	3,6
6	24,2	0	30,1	0,9	15,5	27,6	4,8	18,3	3,0
7	—	—	—	1,3	—	19,6	11,1	—	—
8	—	—	—	1,8	—	25,0	14,7	—	—
9	31,8	0	13,3	0,5	10,9	17,6	0	23,9	0,9
10	14,9	1,2	15,1	1,5	6,1	30,8	1,2	18,6	5,3
11	45,2	1,3	7,6	0,7	9,4	10,8	0,6	16,8	4,7
12	29,1	1,0	9,7	2,4	9,8	19,6	1,0	12,2	2,9
13	53,7	10,9	10,9	3,5	26,8	29,1	1,0	17,6	9,3
14	—	—	—	0,8	—	30,2	1,6	—	—
15	32,8	10,2	8,5	0	6,8	22,4	2,6	6,0	7,8
16	35,4	0	4,9	1,2	5,0	15,2	3,2	13,0	6,5
17	18,4	2,9	17,1	0	2,7	2,7	0	56,3	0
18	31,8	20,0	0	0	0	0	0	2,6	0
19	23,8	11,7	6,5	0,9	16,1	21,4	0,8	8,0	0,9
20	8,8	0	26,3	0	33,3	22,9	13,5	28,8	3,0
21	35,5	0	3,1	0	22,7	70,7	5,3	11,7	0
22	17,5	0	0	0	4,4	93,5	0	15,7	0
23	20,9	0	31,5	0,9	6,6	1,9	7,6	19,7	2,4
24	52,9	6,0	2,0	1,0	9,8	53,1	2,0	24,5	0
25	7,9	0	46,7	2,8	1,7	5,7	7,1	95,5	0,6
26	28,7	3,6	14,4	1,4	11,2	22,6	5,0	30,7	3,3

Первые 2 признака характеризуют отношение между выростами предчелюстной кости и носовыми костями. У подавляющего большинства особей водяной полевки выросты предчелюстной кости оканчиваются аборальнее лобного края носовых костей, часто заходя далеко за последние (фен Spp₁). Однако в некоторых популяциях и, прежде всего, кавказских (чегемская, безенгийская, кизлярская и кокмадагская), установлена относительно высокая частота встречаемости особей, выросты предчелюстной кости у которых оканчиваются на одном уровне с носовыми костями (4,7–32,4%) или оральной лобного края последних — Spp₂ (2,0–15,7%). Данный признак в свое время использовался С. И. Огневым (1950) при описании различных подвидов водяной полевки. Согласно его данным, выросты предчелюстной кости у некоторых экземпляров не доходят, а у других только доходят до лобного края носовых костей (*A. t. kurushi*, *A. t. djukovi*, *A. t. rufescens*), или выдаются далеко назад по сравнению с лобным краем носовых костей (*A. t. terrestris*, *A. t. variabilis*, *A. t. scythicus*). Таким образом, согласно данным С. И. Огнева, а также в соответствии с результатами нашего анализа (табл. 1), частота встречаемости особей с "короткими" выростами предчелюстной кости отчетливо маркирует кавказские популяции водяной полевки, в то время как в целом для вида данные фены встречаются довольно редко (соответственно в 2,4 и 1,7% случаев).

К числу редких фенов, маркирующих кавказские популяции *Arvicola terrestris*, относятся также фены Ifo₃ и Fbo₁ (за исключением кизлярской популяции). В чегемской и безенгийской популяциях относительно высока доля особей, несущих фены Spp₁ и Spp_{1,1} (48,5% и 20,7% соответственно). Довольно высока частота встречаемости животных с феном Fbo₁ в кокмадагской (53,1%), чегемской (70,7%) и безенгийской (93,5%) популяциях. Малкинская популяция водяной полевки отличается необычайно высоким процентом особей (90,5%) с крайне редким для вида феном Sfr₀ (5,8%).

В днестровской популяции водяной полевки из Молдовы частота встречаемости особей с крупными отверстиями ("окна") на диастеме (фен Fmd₇) составляет 16,2%, что почти в 12 раз превышает частоту встречаемости особей с данным феном в целом

для вида (1,4%). В этой же популяции отмечена также высокая частота достаточно редкого фена Fhg₁ (21,4%).

Самая южная популяция водяной полевки с оз. Аггёль (Азербайджан) отличается от всех остальных очень высокой частотой встречаемости особей, имеющих верхние мышечковые отверстия (95,5%), что более чем в 3 раза превышает частоту встречаемости данной морфы для вида в целом (30,7%). Для этой же популяции характерна также относительно высокая концентрация таких редких фенов, как Mppd₀ (41,3%), Mppd_{0,0} (25,0%), Fnz₃ (24,6%), Fnz₇ (14,2%) и Fpmm₂ (46,7%).

Некоторые фены маркируют целые группы популяций, при этом отмечается определенная географическая направленность (клинальность) в изменении частоты их встречаемости. Так, например, в популяциях Кавказа, а также Северного Прикаспия и Западного Казахстана (5–8), особи с отсутствием височного отверстия (фен Ft₀) встречаются с частотой 0–8%, в то время как среди водяных полевков с юга Западной Сибири и Северного Казахстана носителей данного фена значительно больше (10,0–47,5%). Концентрация фена Ploп₂ постепенно нарастает с запада на восток. Так, в днестровской, пинской, вологодской и донской популяциях особи с данным феном встречаются с частотой 11–28% (в среднем 21%), в популяциях Кавказа, Северного Прикаспия и Западного Казахстана (5–8) они составляют 12–46% (в среднем 28,6%), в популяциях с юга Западной Сибири и Северного Казахстана — 33–49% (в среднем 39,9%). Самый высокий процент особей, имеющих данный фен, отмечен в пуровской популяции (55,0%). Почти обратную картину распределения имеет фен Fhg₁ ("одинарное подъязычное отверстие"), частота встречаемости которого в "западных" (от днестровской до уральской, включая кавказские) популяциях в среднем составляет 7,9%, что заметно больше по сравнению с "восточными" (от сарыкопинской до якутской и вилюйской) — 1,2%.

Таким образом, в большинстве случаев редкие в целом для вида фены маркируют лишь отдельные популяции или небольшие их группы. Географическая изменчивость встречаемости большинства фенов у водяной полевки не носит ярко выраженной клинальности, поскольку в популяциях из одного бассейна крупной реки (например, Волги, Иртыша и т. д.) частота встречаемости большинства фенов сходна.

- Васильев А. Г. Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции // Фенетика популяций. — М.: Наука, 1982. — С. 15–24.
- Васильев А. Г. Определение фенетических дистанций между популяционными группировками рыжей и красной полевков (*Clethrionomys*) // Популяцион. экология и морфология млекопитающих. — Свердловск, 1984. — С. 3–19.
- Васильев А. Г. Эпигенетическая изменчивость и общие проблемы изучения фенетического разнообразия млекопитающих. — Киев, 1992. — 46 с. — (Препр. АН Украины, Ин-т зоологии; 92.1).
- Васильева И. А., Васильев А. Г. Опыт фенетического исследования таксономических взаимоотношений между забайкальской и алтайской формами большеухой полевки (*Alticola macrotis* Radde, 1861) // Популяцион. экология и морфология млекопитающих. — Свердловск, 1984. — С. 53–70.
- Воронцов Н. Н. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны. Часть I. Морфология и экология. — Л.: Наука, 1982. — 451 с. (Фауна СССР; Млекопитающие. Т. 3, вып. 6).
- Галактионов Ю. К., Ефимов В. М., Николаева Н. Ф. и др. Немеетрическая изменчивость водяной полевки на пике численности и ее связь с восприимчивостью к заражению нематодами *Longistriata minuta* и *Heraticola hepatica* // Прогноз и интегрированная борьба с вредителями, болезнями и сорняками сельскохозяйственных культур. — Новосибирск, 1991. — С. 64–85.
- Ларина Н. И., Еремичева И. В. Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций. — М.: Наука, 1988. — С. 8–52.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. — М.: Высш. шк., 1980. — 293 с.
- Огнев С. И. Грызуны. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. — 559 с. (Звери СССР и прилежащих стран; Т. 6).
- Огнев С. И. Грызуны. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. — 559 с. (Звери СССР и прилежащих стран; Т. 7).
- Яблоков А. В. Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций // Фенетика популяций. — М.: Наука, 1982. — С. 3–14.
- Berry R. J. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus* // Genetics (Cambridge). — 1963. — 4. — P. 195–200.
- Dobzhansky Th. Geographical variation in lady-beetles // Amer. Natur. — 1933. — 67, p. 2. — P. 97–126.