

НАСЛЕДОВАНИЕ ОКРАСКИ МЕХА У ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ (*Ellobius talpinus* Pallas)

© 2005 г. М. И. Чепраков¹, Н. Г. Евдокимов¹, Н. В. Глотов²

¹Институт экологии растений и животных Уральского отделения
Российской академии наук, Екатеринбург 620144;

e-mail: cheprakov@ipae.uran.ru

²Марийский государственный университет,
Йошкар-Ола 424001; e-mail: botanica@marsu.ru

Поступила в редакцию 21.01.2005 г.

Окончательный вариант получен 26.05.2005 г.

Особенности экологии обыкновенной слепушонки позволили провести посемейный анализ наследования окраски меха на материале, собранном в природной популяции. Учет окраски меха у родителей и их потомков показал, что расщепление в потомстве на черных и не черных особей в различных вариантах скрещивания не противоречит гипотезе моногенного наследования этих цветовых вариаций. Черные слепушонки гомозиготны по рецессивному аллелю (генотип *aa*). Доминантные гомозиготы (*AA*) имеют бурую окраску меха. Гетерозиготы (*Aa*) могут быть бурыми или иметь переходную окраску. Частота бурой окраски гетерозигот в среднем равна 0.509 и имеет очень большую изменчивость. Большой интенсивности черных элементов окраски родителей соответствует большая насыщенность окраски этими элементами у потомков.

Слепушонка обыкновенная (*Ellobius talpinus* Pallas) – полиморфный по окраске меха вид: встречаются бурые, черные особи и переходные между ними формы [1]. Особенно сильно окрасочный полиморфизм выражен на Южном Урале и в Южном Зауралье. Частота встречаемости цветовых морф может быть различной в пределах одной популяции в разные годы и в разных популяциях в одни и те же годы [2]. Эти различия, скорее всего, имеют свой адаптивный характер, так как показано, что разные цветовые морфы слепушонки обыкновенной имеют физиологические особенности [3, 4]. Наличие полиморфизма по признаку, вероятно скоррелированному с компонентами приспособленности, делает изучение характера наследования окраски обыкновенной слепушонки важным и актуальным.

Генетический анализ окраски меха требует, естественно, разведения животных в виварии: постановки контролируемых скрещиваний и регистрации результатов, по крайней мере, у особей двух поколений. Однако известны многочисленные примеры, когда удавалось получить предварительные сведения о характере наследования признака путем сбора семейного материала в природе на основе знания эколого-биологических особенностей вида [5].

Цель настоящей работы – выяснение характера наследования окраски меха у слепушонки обыкновенной на материале наблюдений в природной популяции.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В течение ряда лет (1985–1999 гг.) проводили отлов и мечение слепушонки обыкновенной в одном из полиморфных поселений в Куртамышском р-не Курганской области [2]. В изучаемой популяции присутствовали особи черной (Ч), переходной (П) и бурой (Б) окраски. Особей с переходной окраской можно подразделить на пять вариантов, упорядочив эти варианты от черных к бурым по выраженности черной окраски:

П1. Преобладание черных волос, наличие бурой полосы на боках или на животе.

П2. Черная спина, бурые бока и живот (чепрачный окрас); этот вариант окраски меха имели около двух третей животных с переходной окраской.

П3. Черный живот и бурая спина.

П4. Довольно равномерно и редко среди бурых волос распределены черные (темно-бурый окрас).

П5. Подобен варианту П4, но черные волосы содержат меньше пигмента, за счет этого появляется серый оттенок (серо-бурый и темно-серый окрас).

Для слепушонки характерно проживание относительно устойчивыми семейными группировками. В каждой семье в размножении участвует обычно на протяжении нескольких лет (до пяти) только одна пара особей [2]. Многолетние на-

блюдения за мечеными животными позволяют учесть миграцию между семьями.

Самку, участвующую в размножении, удается выявить в семье по наличию или сохранению следов лактации и кормления детенышей.

Для выявления самца-производителя использовали длину и вес тела, состояние генеративной системы. Обычно это самый крупный и самый взрослый среди самцов. У него хорошо просматриваются развитые семенники при натягивании кожи в области пояса нижних конечностей. Часто животные, составляющие семейную пару, держатся вместе и попадают в ловушку один за другим. Наш опыт разведения слепушонок в неволе показал, что иногда вес сеголеток может превышать вес взрослых животных. В таких случаях решающим становится критерий возраста.

Кроме того, было установлено, что слепушонки образуют устойчивые семейные пары, которые распадаются при гибели одного из партнеров. Проживание в одной семье с репродуктивно активными животными тормозит половое созревание сеголеток. Оба члена семейной пары крайне негативно и агрессивно относятся к появлению на их территории других половозрелых животных и часто атакуют их совместно. Эти особенности учитывали при определении отцовства, которое проводили на основе записей в полевых журналах. Такое определение проводили с учетом возрастно-весовых характеристик и истории формирования семейной группы. В большинстве случаев отцовство устанавливалось однозначно.

В других случаях приходилось делать выбор. Так, например, в семье 36 в 1996–1998 гг. размножалась черная самка № 110. В качестве производителя был определен бурый самец № 74, имевший наибольший вес в семье среди самцов в этот период, в том числе среди сверстников – наиболее взрослых животных. В 1990–1992 гг. в семье 4 размножалась самка № 80 переходной окраски. Производителем определен самец № 79 переходного окраса, рожденный в 1989 г., имеющий наибольший вес среди взрослых самцов, при этом обе особи были пойманы одна за другой.

Проводили посемейный анализ окраски меха: в каждой семье учитывали окраску родителей и их потомков.

Статистический анализ однородности таблиц сопряженности и согласия наблюдаемых расщеплений с ожидаемыми при достаточно больших ожидаемых проводили с помощью критерия хи-квадрат (см., например, [6, с. 158]), при малых ожидаемых – с помощью точного критерия Фишера для таблиц $R \times C$ (пакет RCEXACT в <http://www2.qimr.edu.au/davidD/davidd.html>) [7]. Интегральную гомогенность независимых таблиц сопряженности проверяли с помощью процедуры

объединения P -значений по Фишеру (Fisher combination test – FCT) [8].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В 76 пометах из всех семей, где в потомстве наблюдали расщепление по окраске у самок и самцов, для каждого выводка отдельно была протестирована однородность расщеплений у обоих полов. Только в одном случае различия значимы на 5%-ном уровне. FCT по всем пометам дает $P = 0.99$. Поскольку расщепления по самкам и самцам однородны, дальнейший анализ проводился суммарно по обоим полам.

В 46 семьях наблюдали расщепление в разном числе пометов: в 16 семьях – в одном, в 12 семьях – в двух, в 8 семьях – в трех, в 9 семьях – в четырех и в 1 семье – в пяти пометах. Была проанализирована однородность расщеплений в разных выводках одной семьи. Лишь в двух семьях пометы не однородны на 5%-ном уровне значимости, объединение P -значений дает 0.11. Поэтому в дальнейшем мы объединяем данные по выводкам в пределах семьи и анализируем расщепления в 46 семьях.

В потомстве 13-ти пар черных родителей все 230 потомков были черными, т.е. особи с черной окраской меха – гомозиготы.

В табл. 1 приведены результаты посемейных расщеплений по окраске меха у потомков от родителей с разной окраской. Характер генетической детерминации окраски меха у слепушонки оказался нестандартно простым, поэтому, чтобы дальнейшее изложение было более ясным, сформулируем вначале генетическую гипотезу, а затем, анализируя расщепления, приведем ее доказательства.

Гипотеза генетической детерминации окраски меха. Различия в окраске меха слепушонки обыкновенной в природной популяции определяются моногенно. Черные особи – рецессивные гомозиготы aa . Особи с переходной окраской – гетерозиготы Aa . Бурые особи могут быть как доминантными гомозиготами AA , так и гетерозиготами Aa . Какой из фенотипов (переходная или бурая окраска) реализует гетерозигота Aa определяется генами-модификаторами и (или) какими-то факторами среды.

Анализ расщеплений. При скрещивании переходных особей ($\Pi \times \Pi$) в семьях № 1–4 выщепляются черные; в семье № 5 черных потомков нет, но здесь мал объем выборки (четыре особи). Расщепления в разных семьях не однородны ($P = 0.0002$). Однако если рассматривать расщепление черные : не черные, то семьи однородны ($P = 0.57$), а по соотношениям переходные : бурые – не однородны ($P = 1.8 \times 10^{-5}$). Суммарно по всем пяти семьям наблюдаемое соотношение 12 черных : 40 не чер-

Таблица 1. Расщепление по окраске меха в потомстве родителей разных фенотипов

| № семьи | Фенотип родителей, самка × самец | Генотип родителей | | Фенотип потомков | | | | | |
|---------|----------------------------------|--|-----------|------------------|------------|-------|-------|----|----|
| | | самка | самец | черные | переходные | бурые | Всего | | |
| 1 | П × П | Aa | Aa | 3 | 1 | 13 | 17 | | |
| 2 | | | | 2 | 3 | 0 | 5 | | |
| 3 | | | | 3 | 8 | 1 | 12 | | |
| 4 | | | | 4 | 6 | 4 | 14 | | |
| 5 | | | | 0 | 4 | 0 | 4 | | |
| 6 | | | | 2 | 1 | 4 | 7 | | |
| 7 | П × Ч | Aa | aa | 9 | 8 | 3 | 20 | | |
| 8 | | | | 1 | 2 | 1 | 4 | | |
| 9 | | | | 1 | 1 | 0 | 2 | | |
| 10 | | | | 2 | 5 | 0 | 7 | | |
| 11 | Ч × П | aa | Aa | 6 | 4 | 0 | 10 | | |
| 12 | | | | 4 | 1 | 0 | 5 | | |
| 13 | | | | 5 | 3 | 0 | 8 | | |
| 14 | | | | 6 | 1 | 0 | 7 | | |
| 15 | | | | 1 | 0 | 4 | 5 | | |
| 16 | | | | 5 | 0 | 13 | 18 | | |
| 17 | П × Б | Aa | Aa | 3 | 6 | 8 | 17 | | |
| 18 | | | | 1 | 2 | 4 | 7 | | |
| 19 | | | | 5 | 1 | 5 | 11 | | |
| 20 | | | | 2 | 3 | 8 | 13 | | |
| 21 | | | | 1 | 0 | 4 | 5 | | |
| 22 | | | | Aa | AA | 0 | 7 | 23 | 30 |
| 23 | Б × П | Aa | Aa | 5 | 5 | 10 | 20 | | |
| 24 | | | | 1 | 1 | 2 | 4 | | |
| 25 | | | | 4 | 5 | 10 | 19 | | |
| 26 | | | | 4 | 1 | 1 | 6 | | |
| 27 | | | | AA или Aa | Aa | 0 | 4 | 4 | 8 |
| 28 | | | | 2 | 0 | 2 | 4 | | |
| 29 | Б × Ч | Aa | aa | 8 | 1 | 9 | 18 | | |
| 30 | | | | 10 | 0 | 9 | 19 | | |
| 31 | | | | 4 | 0 | 7 | 11 | | |
| 32 | | | | 10 | 5 | 11 | 26 | | |
| 33 | | | | 3 | 1 | 0 | 4 | | |
| 34 | | | | 0 | 16 | 6 | 22 | | |
| 35 | Ч × Б | aa | Aa | AA | aa | 0 | 7 | 11 | 18 |
| 36 | | | | 0 | 7 | 3 | 17 | | |
| 37 | | | | 7 | 7 | 3 | 17 | | |
| 38 | | | | 10 | 0 | 7 | 17 | | |
| 39 | | | | 4 | 0 | 10 | 14 | | |
| 40 | | | | 1 | 0 | 3 | 4 | | |
| 41 | Б × Б | aa | Aa или AA | 0 | 0 | 3 | 3 | | |
| 42 | | | | 0 | 0 | 3 | 3 | | |
| 43 | | | | 1 | 0 | 2 | 3 | | |
| 44 | | | | Aa | Aa | 5 | 0 | 11 | 16 |
| 45 | | | | 2 | 5 | 6 | 13 | | |
| 46 | | | | 0 | 2 | 1 | 3 | | |
| | 0 | 5 | 2 | 7 | | | | | |
| | 0 | 0 | 8 | 8 | | | | | |
| | | Оба родителя AA или Aa, один AA, другой Aa | | | | | | | |

ных согласуется с отношением моногенного расщепления 1 : 3 ($P = 0.75$). Таким образом, особи с черной окраской меха – рецессивные гомозиготы (aa), с промежуточной – гетерозиготы (Aa), но нет правильного расщепления 2 : 1 для соотношения переходные : бурые.

Во всех семьях (№ 6–15) скрещивания между переходными и черными ($\Pi \times \text{Ч}$, $\text{Ч} \times \Pi$) выщепляются черные потомки. При этом в четырех семьях (№ 6–8, 15) появляются бурые особи. Если верно, что черные – гомозиготы aa , а переходные – гетерозиготы Aa , появление бурых особей должно означать, что гетерозиготы Aa могут иметь и промежуточную, и бурую окраску меха. Расщепления в семьях $\Pi \times \text{Ч}$ однородны ($P = 0.42$), и наблюдаемое соотношение 13 черных : 20 не черных согласуется с ожидаемым 1 : 1 ($P = 0.22$). Заметим, что соотношения переходные : бурые в разных семьях здесь однородны ($P = 0.20$). Расщепления в семьях $\text{Ч} \times \Pi$ не однородны ($P = 0.003$). По соотношениям черные : не черные они однородны ($P = 0.15$), и наблюдаемое расщепление 24 черных : 18 не черных согласуется с ожидаемым 1 : 1 ($P = 0.35$). Однако они не однородны по соотношениям переходные : бурые ($P = 0.0013$).

В потомстве переходных и бурых особей ($\Pi \times \text{Б}$, $\text{Б} \times \Pi$) расщепления в семьях № 16–21, 23–26 согласуются с наблюдаемым для $\Pi \times \Pi$: везде есть черные потомки. При однородности расщеплений в семьях $\Pi \times \text{Б}$ ($P = 0.18$) суммарные данные 17 черных : 12 переходных : 42 бурых явно не согласуются с 1 : 2 : 1 ($P < 1 \times 10^{-4}$), при этом соотношение черные : не черные согласуется с 1 : 3 ($P = 0.84$), соотношение переходные : бурые не согласуется с 2 : 1 ($P < 1 \times 10^{-4}$). При однородности расщеплений в семьях $\text{Б} \times \Pi$ ($P = 0.61$) суммарные данные 14 черных : 12 переходных : 23 бурых также не согласуются с 1 : 2 : 1 ($P = 3 \times 10^{-4}$); соотношение черные : не черные при этом согласуется с 1 : 3 ($P = 0.56$), соотношение переходные : бурые вновь не согласуется с 2 : 1 ($P < 1 \times 10^{-4}$). Таким образом, есть основания полагать, что родители в этих семьях $\Pi \times \text{Б}$ и $\text{Б} \times \Pi$ являются гетерозиготами Aa .

В семье № 22 ($\Pi \times \text{Б}$) и в семье № 27 ($\text{Б} \times \Pi$) не появились черные потомки. Если все же предположить, что в обоих случаях родители – гетерозиготы, то вероятность этого в первом случае $P = 1.8 \times 10^{-4}$ и во втором – $P = 0.10$. Поскольку один из родителей в семье № 22 имел переходную окраску меха (гетерозигота Aa), то другой – бурый был, очевидно, доминантной гомозиготой AA . В семье № 27 бурый родитель мог быть как гетерозиготой Aa , так и гомозиготой AA .

В трех семьях № 41–43 при скрещивания между бурыми особями ($\text{Б} \times \text{Б}$) появились черные потомки. Расщепления в эти трех семьях однородны ($P = 0.06$), суммарные соотношения 8 черных : 5

переходных : 19 бурых не согласуются с ожидаемыми 1 : 2 : 1 ($P < 1 \times 10^{-4}$), при этом соотношение черные : не черные совпадает с 1 : 3, а соотношение переходные : бурые противоположно ожидаемому 2 : 1 ($P < 1 \times 10^{-4}$). Вывод: оба родителя в этих семьях гетерозиготы Aa .

В трех семьях № 44–46 скрещивания $\text{Б} \times \text{Б}$ нет черных потомков. В семьях № 44 и № 45 есть, однако, переходные, т.е. один из родителей здесь – гетерозигота Aa , другой – гомозигота AA или гетерозигота Aa поскольку вероятность невыщепления черных при гетерозиготности обоих родителей в семье № 44 $P = 0.42$ и в семье № 45 $P = 0.13$. В семье № 46 есть только 8 бурых потомков, т.е. оба родителя могут быть гомозиготами AA . Возможны варианты, когда оба родителя – гетерозиготы Aa (вероятность невыщепления черных $P = 0.10$) и когда один родитель – гомозигота AA , а другой – гетерозигота Aa .

В скрещиваниях, где один из родителей черный, а другой бурый ($\text{Б} \times \text{Ч}$, $\text{Ч} \times \text{Б}$) (в семьях № 28–33, 36–39) появились черные потомки, т.е. бурый родитель здесь гетерозигота Aa . Однако во всех семьях, кроме одной (№ 37), появились бурые потомки, что вновь свидетельствует о том, что гетерозигота Aa может иметь и бурую окраску. Расщепления семей № 28–33 однородны ($P = 0.31$), соотношение 37 черных : 45 не черных согласуется с расщеплением 1 : 1 ($P = 0.38$); соотношения переходные : бурые в разных семьях в этом случае также однородны ($P = 0.07$). В скрещивании $\text{Ч} \times \text{Б}$ соотношения черные : не черные в семьях № 36–39 похожи ($P = 0.34$), и суммарное расщепление 22 черных : 30 не черных согласуется с 1 : 1 ($P = 0.27$).

Для семей № 34 и 35 вероятности того, что бурая самка – гетерозигота Aa равны соответственно 2.4×10^{-7} и 3.8×10^{-6} , т.е. самки здесь – гомозиготы AA . В семье № 40 бурый самец может быть и гомозиготой AA , и гетерозиготой Aa ($P = 0.125$).

Таким образом, результаты всех типов скрещиваний не противоречат сформулированной выше гипотезе.

Фенотипы, обусловленные генотипом Aa . Полученные результаты позволяют оценить вероятность p того, что гетерозиготная особь Aa будет иметь бурую окраску шерсти.

Оценки p равны соответственно:

$$\text{для скрещивания } Aa \times Aa \quad p = 2 \times [h(\text{б}) - h(\text{ч})],$$

$$\text{для скрещивания } Aa \times aa \quad p = 2 \times h(\text{б}),$$

$$\text{для скрещивания } Aa \times AA \quad p = 2 \times [h(\text{б}) - 0.5],$$

$$\text{для скрещивания } AA \times aa \quad p = h(\text{б}),$$

где $h(\text{б})$ и $h(\text{ч})$ – частоты бурых и черных особей соответственно.

Поскольку число потомков в семье, как правило, мало, а изменчивость p велика, оценки p были

Таблица 2. Вероятность гетерозиготных потомков *Aa* иметь бурую окраску шерсти в зависимости от фенотипа родителей

| № семьи | Фенотип родителей, самка × самец | Генотип родителей | | Вероятность (<i>p</i>) |
|---------|----------------------------------|-------------------|-----------|--------------------------|
| | | самка | самец | |
| 1–5 | П × П | <i>Aa</i> | <i>Aa</i> | 0.231 |
| 6–9 | П × Ч | <i>Aa</i> | <i>aa</i> | 0.485 |
| 10–15 | Ч × П | <i>aa</i> | <i>Aa</i> | 0.190 |
| 16–21 | | <i>Aa</i> | <i>Aa</i> | 0.704 |
| 22 | П × Б | <i>Aa</i> | <i>AA</i> | 0.533 |
| 23–26 | Б × П | <i>Aa</i> | <i>Aa</i> | 0.367 |
| 28–33 | | <i>Aa</i> | <i>aa</i> | 0.927 |
| 34, 35 | Б × Ч | <i>AA</i> | <i>aa</i> | 0.425 |
| 36–39 | Ч × Б | <i>aa</i> | <i>Aa</i> | 0.885 |
| 41–43 | Б × Б | <i>Aa</i> | <i>Aa</i> | 0.688 |

Таблица 3. Связь окраски родителей с проявлением переходной окраски у потомков

| Фенотип родителей | Фенотип потомков | | Всего |
|---|------------------|------------|-----------|
| | П1, П2 | П3, П4, П5 | |
| Один – черный, другой – П1 или П2; оба – П1 или П2 | 26 | 0 | 26 |
| Один – черный, П1 или П2, другой – П3, П4, П5 или бурый | 37 | 11 | 48 |
| Оба – П3, П4, П5 или бурые | 12 | 12 | 24 |
| Всего | 75 | 23 | 98 |

получены суммарно для вариантов скрещиваний П × П, П × Ч, ..., Б × Б, семьи № 22 и семей № 34 и 35 (табл. 2). Для десяти субвыборок медиана значений *p* равна 0.509, а 95%-ный доверительный интервал оказывается очень широким: 0.282–0.664 [6]. Следует отметить, что вероятность гетерозиготных потомков *Aa* иметь бурую окраску шерсти показывает зависимость от фенотипа родителей: она ниже (около 0.3), если гетерозиготные родители имеют переходную окраску (варианты скрещиваний П × П, П × Ч, Ч × П), выше (около 0.8), если родители *Aa* имеют бурую окраску (Б × Б, Б × Ч, Ч × Б) и промежуточная (около 0.5), если в родительской паре присутствуют одновременно и бурая, и переходная по окраске гетерозиготы. Вопрос о причинно-следственных связях в данном случае непростой и требует специального рассмотрения.

Таким образом, генотип *Aa* характеризуется не только разным характером доминирования – полным (бурая окраска) и неполным (переходная окраска), но и большой изменчивостью частоты типов доминирования в разных семьях. Это может определяться и генетическим фоном (наличием/отсутствием в определенных генотипах разных генов-модификаторов), и, возможно, влиянием каких-то средовых факторов.

Выраженность переходной окраски. Как указывалось выше, степень выраженности переходной окраски может быть подразделена на пять типов, упорядоченных от черной окраски к бурой. Были сопоставлены фенотипы родителей (черная, все типы переходной окраски, бурая) и типы переходной окраски потомков. В таблицу сопряженности (табл. 3) для потомков не включены фенотипы черной и бурой окраски, поскольку они явно связаны с расщеплением в зависимости от типа скрещивания. Из табл. 3 можно видеть, что признаки родителей и потомков скоррелированы: большей интенсивности черных элементов окраски родителей соответствует большая насыщенность окраски этими элементами у потомков ($P = 1 \times 10^{-4}$). Скорректированный коэффициент сопряженности [9] равен 0.39.

С.М. Гершензон [10–12] в свое время указал на важное эволюционное значение доминантных генов с варьирующим проявлением и выражением. Подчеркнем, что речь идет о разной степени проявления и выражения признака у генетически идентичных по данному локусу особей (*Aa*). У грызунов не редки случаи неполного проявления признаков окраски меха. Такое проявление с вероятностью 0.97 наблюдали по аллелю *a^e* (extreme non-agouti) у гетерозиготных *Aa^e* водяных поле-

вок (*Arvicola terrestris* L.) [13] и с уровнем вероятности 0.86 – по аллелю *h* (hooded) у гетерозиготных (*Hh*) диких серых крыс (*Rattus norvegicus* L.) [14].

Дальнейшее исследование особенностей наследования окраски меха у слепушонки обыкновенной представляет интерес как в полевых условиях (учет мигрантов между семьями), так и при лабораторном разведении животных путем постановки контролируемых скрещиваний.

Авторы выражают сердечную признательность Н.Н. Хромову-Борисову за весьма полезные консультации и помощь при статистическом анализе данных.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 03-04-49776, 04-04-48352, 04-04-96100 р2004урал) и гранта МарГУ (задание Минобразования РФ).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Огнев С.И.* Звери СССР и прилежащих стран. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 7. С. 682–684.
2. *Евдокимов Н.Г.* Популяционная экология обыкновенной слепушонки. Екатеринбург: Екатеринбург, 2001. 144 с.
3. *Большаков В.Н., Евдокимов Н.Г., Мошкин М.П., Позмогова В.П.* Окрасочный полиморфизм и его связь со стресс-реактивностью у обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pallas) // Докл. АН СССР. 1989. Т. 308. № 2. С. 500–502.
4. *Большаков В.Н., Мазина Н.К., Евдокимов Н.Г.* Особенности интерьерных показателей и энергетики тканевого окислительного обмена у черной и бурой морф слепушонки обыкновенной // Докл. АН СССР. 1982. Т. 263. № 1. С. 244–246.
5. *Глотов Н.В.* Генетический анализ изменчивости в природных популяциях // Фундам. и прикл. пробл. популяцион. биологии: Матер. VI Всерос. популяционного семинара. Нижний Тагил, 2004. С. 53–58.
6. *Глотов Н.В., Животовский Л.А., Хованов Н.В., Хромов-Борисов Н.Н.* Биометрия. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1982. 263 с.
7. *Хромов-Борисов Н.Н., Лаззаротто Г.Б., Ледур Кист Т.Б.* Биометрические задачи в популяционных исследованиях // Методы популяционной биологии: Матер. VII Всерос. популяционного семинара. Сыктывкар, 2004. Ч. 2. С. 62–86.
8. *Животовский Л.А.* Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. С. 132–135.
9. *Закс Л.* Статистическое оценивание. М.: Статистика, 1976. С. 438–440.
10. *Гершензон С.М.* Нові дані про генетику природних популяцій *Drosophila fasciata* // Збірник праць з генетики. Київ: Вид-во АН УРСР, 1941. № 4–5. С. 3–39.
11. *Гершензон С.М.* Исследование мутабельности у наездника *Mormoniella vitripennis* Wek. // Генетика. 1965. Т. 1. № 2. С. 95–101.
12. *Гершензон С.М.* Генетический полиморфизм в популяциях животных и его эволюционное значение // Журн. общ. биол. 1974. Т. 35. № 5. С. 678–684.
13. *Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Потанов М.А.* Генетико-экологический мониторинг циркулирующей популяции водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) на юге Западной Сибири // Генетика. 1997. Т. 33. № 8. С. 1133–1143. (*Evsikov V.I., Nazarova G.G., Potanov M.A.* Genetic-ecological Monitoring of a cyclic population of Water voles *Arvicola terrestris* L. in the south of Western Siberia // Rus. J. Genetics. 1997. V. 33. № 8. P. 963–972.)
14. *Трут Л.Н., Плюснина И.З., Прасолова Л.А., Ким А.А.* Hooded аллель и отбор диких серых крыс (*Rattus norvegicus*) по поведению // Генетика. 1997. Т. 33. № 8. С. 1155–1161. (*Trut L.N., Plyusnina I.Z., Prasolova L.A., Kim A.A.* The hooded Allele and selection of wild rats *Rattus norvegicus* for behavior // Rus. J. Genetics. 1997. V. 33. № 8. P. 983–989.)