ЭКОЛОГИЯ, 1996, № 5, с. 371–377

УДК 575.17:599.323.4+591.5

СРАВНЕНИЕ МИГРИРУЮЩИХ И ОСЕДЛЫХ ОСОБЕЙ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ ПО КОМПЛЕКСУ ФЕНОВ НЕМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ[1]

© 1996 г. А. Г. Васильев, И. А. Васильева, О. А. Лукьянов, Л. Е. Лукьянова

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

Поступила в редакцию 27.07.95 г.

На примере одной из популяций рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780) Среднего Урала (Висимский заповедник) проведено сравнение мигрирующих и оседлых особей из насыщенных местообитаний (пихтово-еловый лес) по частотам фенов 30 неметрических признаков черепа. Для отлова животных использован метод многосуточного безвозвратного изъятия линиями ловушек. Мигрирующие и оседлые особи разделены на основе эффекта стабилизации последовательных уловов. Обнаружены статистически значимые различия между мигрирующими и оседлыми особями по комплексу фенов неметрических признаков черепа, которые косвенно указывают на существование генетических различий между этими категориями животных. Различия между расчетной группой оседлых и выборкой мигрирующих особей приближаются по своему рангу к межпопуляционным (Васильев, 1984а, б).

1. ВВЕДЕНИЕ

Исследование биологических особенностей мигрирующих и оседлых животных представляет особый интерес при изучении механизмов, типов и эволюции дисперсии мелких млекопитающих (Stenseth, 1983; Lidicker, 1985). Проведение подобных работ в природных популяциях затруднено из-за методической сложности идентификации мигрирующих и оседлых животных, не позволяющей получать достаточный для статистического анализа материал по данным категориям особей. В последнее время предложен подход, основанный на методе многосуточного отлова, позволяющий анализировать не только обилие оседлых и мигрирующих животных, но и, используя динамику их соотношения в последовательных уловах, различные биологические характеристики этих категорий особей (Бердюгин, 1983; Лукьянов, 1988; Щипанов, 1990; Лукьянов, Лукьянова, в печати; Lukyanov, 1994).

На основе этого подхода О.А. Лукьяновым и Л.Е. Лукьяновой (в печати) было проведено исследование демографических и морфофизиологических особенностей мигрирующих и оседлых особей рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780), населяющей пихтово-еловые леса Среднего Урала (Висимский заповедник). Показано, что в условиях насыщенных местообитаний среди мигрантов преобладают молодые особи, оседлые особи характеризуются лучшим физическим состоянием (более крупные размеры тела, более быстрые темпы роста), для мигрантов отмечено более интенсивное половое созревание. Авторы пришли к выводу, что по комплексу морфофизиологических показателей оседлые особи приближаются к *K*-стратегам, тогда как мигранты – к *r*-стратегам. При этом вопрос о природе фенотипических различий мигрирующих и оседлых особей остался открытым.

В этой связи целью данной работы является проведение фенетического анализа мигрирующих и оседлых особей указанной выше популяции рыжей полевки по комплексу неметрических признаков черепа, допускающего генетическую интерпретацию различий (Яблоков, 1980; Яблоков и др., 1981; Васильев, 1982; 1984а; Hartman, 1980; Sikorski, Bernstein, 1984; Markowski, 1993).

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использовали 219 черепов рыжей полевки из Висимского заповедника. Отлов проводили в июле 1992 г. в пихтово-еловом лесу в течение десяти суток линией из 160 ловушек, расставленных с интервалом 10 м (в качестве приманки использован кедровый орех). Важно отметить, что в этом сезоне из-за повышенного выпадения осадков была затоплена значительная часть пригодных для рыжей полевки местообитаний, и их емкость, несмотря на средний уровень обилия животных (23 особи на 100 ловушко-суток), была насыщенной.

Мигрирующие и оседлые особи идентифицированы с помощью метода многосуточного

[1] Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках проектов 95-04-11041а, 96-04-48013 и грантов ЭБР 26/3.4.5. и ЭБР 26/1.4.7.

Рис. 1. Динамика последовательных суточных уловов рыжей полевки в течение десяти суток изъятия (линия из 160 ловушек). Средний Урал, Висимский заповедник, июль 1992 г.

безвозвратного изъятия на основе эффекта стабилизации последовательных уловов с использованием модифицированной процедуры Н.А. Щипанова (1990). Метод предусматривает построение графика суточных уловов. Факт снижения величины последовательных суточных уловов указывает на наличие оседлых особей в зоне облова, а ее стабилизация – на присутствие на этой территории мигрирующих зверьков с других участков. Таким образом, после периода полного изъятия оседлого населения в дальнейшей выборке теоретически будут преобладать мигрирующие особи (в идеале до 100%), а в выборке, накопленной до начала стабилизации суточных уловов, должны существенно преобладать оседлые зверьки. Это обстоятельство позволяет провести сравнение биологических характеристик мигрирующих и оседлых животных, так как в выборках с преобладанием данных категорий животных средние статистические оценки соответственно смещены в пользу мигрантов или резидентов. Математическая основа расчетов и детали методики изложены в отдельной публикации (Лукьянов, Лукьянова, в печати). Важно отметить, что момент стабилизации последовательных уловов в данной популяции был достигнут на 7-е сутки (рис. 1). Следовательно, начиная с седьмого улова, судя по результатам расчетов, отлавливались лишь мигрирующие особи. На основе этой группы в дальнейшем характеризуются свойства мигрирующих особей. В выборке, накопленной в первые шесть суток, преобладают оседлые особи, доля которых по расчетам составляет около 67%. Поэтому можно полагать, что средние статистические оценки в данной выборке будут типичными для оседлых.

Относительный возраст определяли в соответствии с рекомендациями Г.В. Оленева (1989). Выделено 7 возрастных классов полевок по степени развитости корней второго верхнего коренного зуба (1–6-й класс – сеголетки в возрасте 1–3 мес., 7-й – перезимовавшие животные). Сеголетки разделены на две группы: juvenis (1–3-й классы) и subadultus (4–5-й классы). Единственный взрослый сеголеток 6-го возрастного класса формально был отнесен к группе subadultus.

Фенетический анализ проведен по 30 фенам неметрических признаков черепа, представляющих собой появление дополнительных отверстий для прохождения определенных кровеносных сосудов и нервов, выпадение фрагментов костей или появление дополнительных новых костных структур. Некоторые признаки были описаны ранее (Васильев, 1984б), а вновь обнаруженные гомологичны уже описанным другими авторами для других видов грызунов. Отсутствие общепринятой международной латинской номенклатуры неметрических пороговых признаков черепа и их устойчивых дискретных состояний – фенов – вынуждает использовать рабочие названия с привлечением общепринятых латинских наименований. Полный список неметрических признаков и их расположение показаны на рис. 2. Нумерация фенов неметрических признаков, приведенная на рисунке, в таблицах и списке вариаций признаков, идентична. Фены подсчитывали на левой и правой сторонах черепа отдельно как "наличие" или "отсутствие", а частоты их встречаемости для каждого признака вычисляли на основе общего числа изученных сторон (Hartman, 1980). Вычисляли коэффициенты ранговой корреляции Спирмена между признаками для исключения возможного дублирования информации. С помощью *G*-критерия оценивали связь проявления фенов с полом и возрастом. Множественные сравнения выборок по отдельным признакам также проводили с помощью *G*-критерия (Sokal, Rohlf, 1981).

Фенетические дистанции (*MMD*) между выборками и их стандартные отклонения (*MSD*) рассчитывали по формулам, предложенным Хартманом (Hartman, 1980). Различия статистически значимы на уровне $p < 0.05$ при $MMD > 2MSD$. Дистанции в матрице *MMD* не удовлетворяют некоторым аксиомам метрики (в частности, правилу треугольника), поэтому перед процедурой кластерного анализа необходимо осуществить "выравнивание" матрицы фенетических дистанций с помощью многомерного неметрического шкалирования методом минимального "стресса" Краскала (Kruskal, 1964). Процедуры многомерного неметрического шкалирования и кластерного анализа (метод ближайшего соседа) выполнены с помощью статистического пакета NTSYS-pc (Rohlf, 1988).

Статистическая обработка проведена с помощью пакетов прикладных программ ECOSTAT (Version 1.0) и PHEN (Version 3.0), которые были разработаны О.А. Жигальским, А.Г. Васильевым и О.А. Лукьяновым в Институте экологии расте-

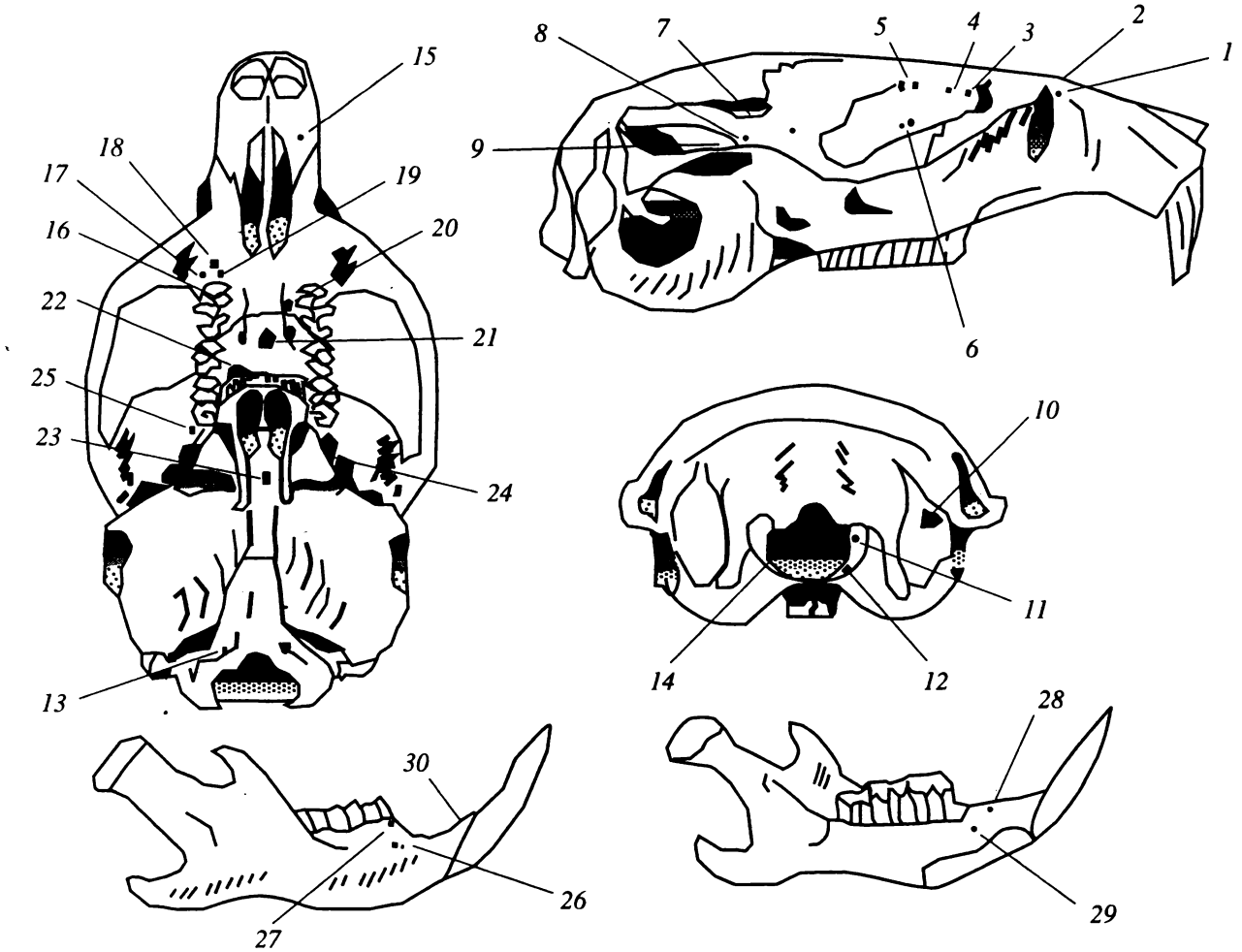

Рис. 2. Схема расположения фенов неметрических признаков на черепе рыжей полевки.

1–30 – номера признаков (*U* – небилатеральные признаки; * – используемые признаки): *1* – удвоенное предорбитальное отверстие (Berry, 1964); *2* – вырезка аборального края носовой кости (Sikorski, Bernshtein, 1984); *3** – дополнительное переднелобное отверстие; *4* – переднелобное отверстие; *5** – удвоенное лобное отверстие; *6** – удвоенное решетчатое отверстие; *7** – выпадение фрагмента теменной кости в области височно-теменного шва; *8** – наличие foramen squamosum; *9** – отсутствие meatus temporale; *10** – выпадение фрагмента мастоидной части каменистой кости; *11** – отверстие в верхней части затылочного мыщелка; *12* – отверстие в нижней части затылочного мыщелка; *13** – удвоенное подъязычное отверстие; *14** – дополнительное боковое подъязычное отверстие (наблюдается через foramen magnum); *15** – foramen premaxillare; *16** – foramen maxillare I; *17** – foramen maxillare II; *18** – foramen maxillare III; *19* – foramen maxillare IV; *20** – foramen palatinum major; *21U* – выпадение фрагмента нёбной кости; *22** – задний край нёба не замкнут; *23*U* – медиальное отверстие на основной клиновидной кости; *24** – дополнительная костная перегородка в области овального отверстия; *25** – дополнительное круглое отверстие; *26* – удвоенное foramen mentale; *27** – foramen mentale I – "верхнее" подбородочное отверстие; *28* – foramen mentale II – "предзубное" подбородочное отверстие; *29* – foramen mentale III – "внутреннее" подбородочное отверстие; *30** – foramen mentale IV – "переднее" подбородочное отверстие.

ний и животных УрО РАН, а также NTSYS-pc (Version 1/40/440) (Rohlf, 1988).

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

3.1. Предварительный анализ и выбраковка фенов

С целью повышения надежности фенетических оценок и исключения их возможных смещений при сравнении выборок с преобладанием мигрирующих и оседлых особей проведен предварительный анализ связи встречаемости признаков с полом, возрастом, размерами и друг с другом с последующей выбраковкой признаков, проявивших зависимость от этих факторов.

С полом проявили значимую связь шесть признаков: 1, 2, 19, 21, 26 и 28. После их исключения данные по самцам и самкам были объединены в единую совокупность. Связь встречаемости признаков с возрастом оценивали при попарном сравнении животных двух возрастных групп сеголеток

juvenis (возрастные классы 1–3) и subadultus (возрастные классы 4–6) и группы перезимовавших животных – adultus (возрастной класс 7). Между группами сеголеток существенные различия выявлены только по трем признакам: 2, 4 и 29. После их исключения обе группы сеголеток были объединены в общую выборку. Перезимовавшие зверьки, напротив, по значительному числу признаков (1, 2, 4–8, 11, 13, 15, 19, 22, 28, 30) отличались от сеголеток juvenis или subadultus, поэтому в дальнейшем сеголетки и перезимовавшие особи анализировались как отдельные самостоятельные выборки.

Значимые коэффициенты ранговой корреляции Спирмена между наличием фенов и размерами (длиной) тела особей выявлены по семи признакам: 1, 4, 5, 15, 21, 22, 28. Часть из этих признаков уже была удалена из-за связи с полом или возрастом, а три из них (5, 15 и 22), по-видимому, отражают специфику, связанную исключительно с ростом животных. О.А. Лукьяновым и Л.Е. Лукьяновой (в печати) показано, что оседлые сеголетки в отличие от мигрирующих характеризуются большими размерами тела и скоростью роста. Следовательно, указанные три признака могут быть диагностическими при сравнении мигрирующих и оседлых зверьков и должны быть использованы в дальнейшем анализе.

Вычисление коэффициентов корреляции Спирмена между всеми парами неметрических признаков проведено на группе сеголеток с целью исключения дублирования информации. Число слабых, но статистически значимых корреляций не превысило уровня 5%. По этой причине ни один из 12 признаков, между которыми выявлены слабые корреляции (0.10–0.18), не исключен из дальнейшего анализа. Лишь между признаками 18 и 19 обнаружена средняя по значению отрицательная связь ($r = -0.429$; $p < 0.001$), однако признак 19 был удален на предыдущих этапах, поэтому данная корреляция не влияет на итоговые результаты. Признак 12, обнаруженный лишь у одной особи, был исключен из дальнейшего анализа из-за своей редкости.

Таким образом, после предварительного этапа количество используемых для дальнейшего анализа признаков сократилось с 30 до 21. При этом следует отметить, что для этих признаков не обнаружено проявлений направленной асимметрии.

3.2. Фенетическое сравнение мигрирующих и оседлых животных

Частоты встречаемости фенов неметрических признаков особей из смешанной выборки с пре-

Таблица 1. Частоты встречаемости фенов неметрических признаков рыжей полевки из смешанной выборки с преобладанием оседлых особей и выборки мигрантов разных возрастных групп (Средний Урал, 1992 г.)

№ признака	Сеголетки				Перезимовавшие				Множественные сравнения, *G*-критерий
	смесь[1]		мигранты[2]		смесь[1]		мигранты[2]		
	K/*N*	*K*, %	*K*/*N*	*K*, %	*K*/*N*	*K*, %	*K*/*N*	*K*, %	
3	48/263	18.25	8/74	10.81	10/83	12.05	1/8	12.50	
5	160/264	60.61	44/76	57.89	24/84	28.57	0/8	0.39	***
6	7/264	2.65	5/75	6.67	9/84	10.71	0/8	0.39	*
7	10/262	3.82	2/75	2.67	0/84	0.00	0/7	0.51	
8	63/260	24.23	23/75	30.67	11/84	13.10	2/7	28.57	*
9	38/261	14.56	4/76	5.26	13/84	15.48	0/7	0.51	*
10	32/263	12.17	1/75	1.33	5/82	6.10	0/8	0.39	**
11	171/255	67.06	42/75	56.00	59/78	75.64	7/8	87.50	*
13	147/256	57.42	46/74	62.16	31/78	39.74	3/8	37.50	*
14	52/256	20.31	15/74	20.27	15/78	19.23	1/8	12.50	
15	188/264	71.21	57/76	75.00	38/84	45.24	5/8	62.50	***
16	137/264	51.89	34/76	44.74	40/84	47.62	5/8	62.50	
17	183/264	69.32	51/76	67.11	50/84	59.52	0/8	12.11	*
18	189/264	71.59	46/76	60.53	59/84	70.24	5/8	62.50	
20	198/264	75.00	57/76	75.00	56/84	66.67	4/8	50.00	
22	125/256	48.83	29/72	40.28	10/71	14.08	1/5	20.00	***
23	14/130	10.77	0/37	0.02	1/41	2.44	0/8	0.39	*
24	29/262	11.07	5/76	6.58	11/83	13.25	2/7	28.57	
25	34/261	13.03	7/76	9.21	7/84	8.33	1/7	14.29	
27	8/264	3.03	2/76	2.63	1/84	1.19	0/8	0.39	
30	130/264	49.24	22/76	28.95	30/84	35.71	0/8	0.39	***

Примечание: 1 – выборки за 1–6 сут отлова, 2 – выборки за 7–10 сут отлова; *K* – суммарная частота проявления фена на обеих сторонах тела; *N* – число изученных сторон тела. Уровни значимости: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$.

Таблица 2. Теоретические частоты встречаемости фенов неметрических признаков рыжей полевки у оседлых сеголеток (Средний Урал, 1992 г.)

Номер признака	*K/N*	*K*, %	Номер признака	*K/N*	*K*, %
3	40/175	22.86	16	98/176	55.68
5	108/176	61.36	17	126/176	71.59
6	1/176	0.57	18	135/176	76.70
7	8/175	4.57	20	132/176	75.00
8	36/173	20.81	22	91/171	53.22
9	34/174	19.54	23	14/82	17.07
10	31/175	17.71	24	23/175	13.14
11	124/170	72.94	25	26/174	14.94
13	93/171	54.39	27	6/176	3.41
14	34/171	19.88	30	104/176	59.09
15	120/176	68.18			

Примечание: *K* – суммарная частота проявления фена на обеих сторонах тела; *N* – число изученных сторон тела.

обладанием оседлых особей и выборки мигрантов в группах сеголеток и перезимовавших приведены в табл. 1. Множественное сравнение всех четырех групп выявило достоверные различия между ними по 12 признакам из 21.

В выборке, накопленной с 7-х по 10-е сутки отлова, как уже отмечалось выше, мигранты составляют приблизительно 100%. Поэтому эти данные использованы для оценивания теоретических частот фенов у оседлых животных из смешанной выборки, накопленной в первые шесть суток отлова. Согласно расчетам, доля мигрантов в смешанной выборке составляет $q = 0.328$. Это позволяет приблизительно оценить частость фенов у оседлых животных по формуле (Бердюгин, 1983): $P_r = (P_t - qP_m)/(1 - q)$, где P_r – оцениваемая частость фена у "собственно" оседлых животных; P_t – частость фена в смешанной выборке; P_m – частость фена у мигрантов, отловленных с 7-х по 10-е сутки; q – доля мигрантов в смешанной выборке. Теоретическая встречаемость фенов у оседлых сеголеток рыжей полевки приведена в табл. 2.

Расчет фенетических дистанций (*MMD*) между парами сравниваемых групп выявил достоверные различия в большинстве случаев (табл. 3). Обнаружены достоверные различия по частотам фенов неметрических признаков между смешанной выборкой с преобладанием оседлых и выборкой мигрирующих сеголеток ($MMD = 0.0307 \pm 0.0056$; $p < 0.01$). Различия между аналогичными выборками перезимовавших особей примерно того же порядка, хотя из-за малочисленности группы мигрантов в данном случае они не могут быть подтверждены статистически. Наибольшие различия наблюдаются в целом между сеголетками и перезимовавшими животными.

Фенетические дистанции между мигрирующими и оседлыми сеголетками по частотам встречаемости фенов также статистически достоверны и значительно больше ($MMD = 0.0833 \pm 0.0063$), чем при сравнении группы мигрирующих сеголеток со смешанной выборкой, в которой преобладают оседлые сеголетки. Именно эти оценки представляют наибольший интерес. В соответствии с ними выявленный уровень различий между мигрирующими и оседлыми животными приближается к межпопуляционному (Васильев, 1984а, б).

"Выравнивание" матрицы фенетических дистанций (см. табл. 3) проведено с помощью программы MDSCALE на основе многомерного неметрического шкалирования. Кластерный анализ выровненной матрицы дистанций выявил два уровня иерархии различий между выборками (рис. 3). На первое место вышли онтогенетические различия, так как выделились два больших кластера, характеризующих фенетические особенности сеголеток и перезимовавших животных.

Таблица 3. Фенетические дистанции (*MMD*) между смешанными выборками с преобладанием оседлых животных и выборками оседлых и мигрирующих особей рыжей полевки разных возрастных групп (Средний Урал, 1992 г.)

Возрастная группа	Категория	1	2	3	4	5
Сеголетки	1 – мигранты[a]	–	0.0307	0.0833	0.1131	0.0734
	2 – смесь[b]	0.0056	–	0.0006	0.1624	0.0822
	3 – оседлые[c]	0.0063	0.0032	–	0.2093	0.1116
Зимовавшие	4 – мигранты[a]	0.0429	0.0399	0.0405	–	0.0270
	5 – смесь[b]	0.0084	0.0053	0.0059	0.0426	–

Примечание: *a* – выборки за 7–10 сут отлова; *b* – выборки за 1–6 сут отлова; *c* – расчетные данные. Правая треугольная матрица, расположенная выше диагонали, содержит значения *MMD*, а левая – *MSD* (усредненные средние квадратичные отклонения).

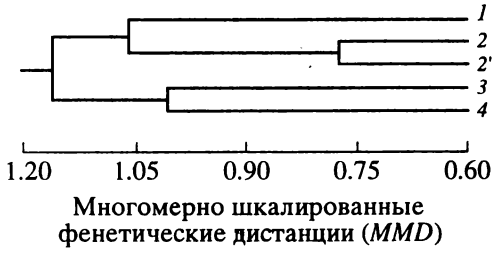

Рис. 3. Кластерный анализ фенетических отношений между смешанными выборками с преобладанием оседлых животных и выборками оседлых и мигрирующих особей рыжей полевки разных возрастных групп (по многомерно шкалированной матрице фенетических дистанций – *MMD*).

1, 2, 2' – сеголетки: *1* – мигранты (выборка за 7–10 сут отлова); *2* – смесь с преобладанием оседлых особей (выборка за 1–6 сут отлова); *2'* – оседлые особи (расчетные данные); *3, 4* – перезимовавшие животные: *3* – мигранты (выборка за 7–10 сут отлова); *4* – смесь с преобладанием оседлых особей (выборка за 1–6 сут отлова).

Второе место занимают различия между мигрантами и оседлыми, так как практически на одном и том же уровне преобразованных *MMD* в обеих возрастных группах выделяются субкластеры, объединяющие мигрантов и "оседлых". Расчетная выборка оседлых сеголеток наиболее близка к смешанной выборке (1–6 сут отлова), в которой доминируют оседлые животные.

4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предварительная выбраковка фенов, связанных с полом, возрастом и друг с другом, позволяет избежать наиболее вероятных смещений фенетических оценок. Исключение большей части признаков, связанных с размерами тела, позволяет, кроме того, существенно уменьшить средовую компоненту изменчивости. После снятия всех указанных факторов различия между сравниваемыми выборками по комплексу фенов неметрических признаков можно рассматривать как в значительной степени обусловленные генетическими причинами (Hartman, 1980).

Проведенный фенетический анализ показал, что между мигрирующими и оседлыми особями рыжей полевки из насыщенных местообитаний существуют значительные различия по комплексу частот фенов неметрических признаков черепа, которые косвенно указывают на генетическую специфику индивидуального развития данных категорий особей. Кластерный анализ выявил два уровня иерархии различий, которые обусловлены двумя определяющими факторами: во-первых, онтогенетическими различиями между сеголетками и перезимовавшими, а во-вторых, спецификой мигрантов и оседлых. Различия между мигрантами и расчетной группой оседлых приближаются по своему рангу к межпопуляционным (Васильев, 1984а, б).

Таким образом, фенетическое сравнение мигрирующих и оседлых животных позволило выявить скрытую феногенетическую гетерогенность в популяции рыжей полевки, маркированную особенностями территориального поведения зверьков. Ранее было показано, что по комплексу морфофизиологических показателей оседлые особи в данной популяции рыжей полевки приближаются к *K*-стратегам, а мигрирующие – к *r*-стратегам (Лукьянов, Лукьянова, в печати). Если это справедливо, то, опираясь на результаты настоящей работы, можно ожидать, что и различия между *K* и *r*-стратегами в популяциях мышевидных грызунов имеют генетическую природу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бердюгин К.И. Некоторые методические аспекты изучения степени оседлости и миграционной активности в популяциях грызунов // Исследование актуальных проблем териологии. Свердловск, 1983. С. 13–17.

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. Изоляция расстоянием и дифференциация популяций // Журн. общ. биол. 1984а. Т.45. С. 164–176.

Васильев А.Г. Определение фенетических дистанций между популяционными группировками рыжей и красной полевок (*Clethrionomys*) // Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984б. С. 3–19.

Лукьянов О.А. Оценка демографических параметров популяций мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. 1988. № 1. С. 47–55.

Лукьянов О.А., Лукьянова Л.Е. Демография и морфофизиология мигрирующих и оседлых особей рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780) // Экология (в печати).

Оленев Г.В. Функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в популяционных исследованиях // Экология. 1989. № 2. С. 19–31.

Щипанов Н.А. Оценка плотности населения оседлых и величины потока нетерриториальных мелких млекопитающих при учетах с безвозвратным изъятием // Зоол. журн. 1990. Т. 69. Вып. 5. С. 113–123.

Яблоков А.В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 135 с.

Яблоков А.В., Баранов А.С., Розанов А.С. Популяционная структура вида (на примере *Lacerta agilis* L.) // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42. № 5. С. 645–656.

Hartman S.E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits // J. Mammal. 1980. V. 61. P. 436–448.

Kruskal J.B. Non-metric multidimensional scaling; a numerical method // Psychometrika. 1964. V. 29. P. 115–129.

Lidicker W.Z., Jr. An overview of dispersal in non-volant small mammals // Marine Science. 1985. V. 27. Suppl. 1. P. 369–385.

Lukyanov O. Analysis of dispersal in small mammal populations // Pol. ecol. Stud. 1994. V. 20. P. 237–242.

Markowski J. Fluctuating asymmetry as an indicator for differentiation among roe deer *Capreolus capreolus* populations // Acta theriol. 1993. V. 38. Suppl. 2. P. 19–31.

Rohlf F.J. NTSYS-pc; numerical taxonomy and system of multivariate analysys (Version. 1.40/440). New York: Exeter Publishing LTD., 1988.

Sikorski M.D., Bernshtein A.D. Geographical and intrapopulation divergence in *Clethrionomys glareolus* // Acta theriol. 1984. V. 29. № 17. P. 219–230.

Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. New York: Freeman W.H., 1981. Second ed. 859 p.

Stenseth N.C. Causes and consequences of dispersal in small mammals // The ecology of animal movement. Oxford, 1983. P. 63–101.