

УДК 599.742.11:572.7(477.7)

КРАНІОЛОГІЧНИЙ ПРОФІЛЬ ВОВКА ЗВИЧАЙНОГО *CANIS LUPUS* L., 1758 (CANIDAE) ПІВДЕННОГО СХОДУ УКРАЇНИ

Лебедєва Н. І., Домніч В. І., Замура А. С.

Запорізький національний університет
69600, Україна, Запоріжжя, вул. Жуковського, 66
natalyredfox@gmail.com

Досліджені метричні ознаки краніального скелета вовка звичайного південного сходу України. Череп хижака мезоцефалічного типу (ЦІ = 53,44 %). Незважаючи на те, що майже за всіма показниками самці хижака дещо крупніші за самиць, вірогідні статеві відмінності спостерігаються для 8 із 23 досліджуваних краніометричних ознак. Розмах видової мінливості краніометричних ознак вовка досліджуваного регіону складав 7,46 %. Найбільш мінливими ознаками є ширина роструму та ширина між іклами. Варіабельність ознак більша у самиць порівняно з самцями (розмах 9,64 % та 7,24 % відповідно). Основний вклад у загальну мінливість 9-ти ознак краніального скелета (основна довжина, довжина лицьового відділу, мастиодна ширина, міжковова ширина, ширина між надковими відростками, велична ширина; ширина роструму, ширина твердого піднебіння, довжина нижньої щелепи) вносять самиці, а за 4 (довжина твердого піднебіння, потилична ширина, ширина між іклами, довжина верхнього ряду щічних зубів) – самиці. Показник статевого диморфізму краніометричних ознак досліджуваного виду варіє в межах 1,05-7,14 %, усереднений показник складає 2,91 %, що свідчить про незначний ступінь прояву статевого диморфізму вовка звичайного південного сходу України.

Ключові слова: вовк звичайний, краніометричні ознаки, морфологічне різноманіття, мінливість, коефіцієнт вариації, показники статевого диморфізму.

Лебедєва Н.І., Домніч В. І., Замура А. С. КРАНИОЛОГІЧЕСКИЙ ПРОФІЛЬ ВОЛКА ОБЫКНОВЕННОГО *CANIS LUPUS* L., 1758 (CANIDAE) ЮГО-ВОСТОКА УКРАИНЫ / Запорожский национальный университет, 69600, Украина, Запорожье, ул. Жуковского, 66

Исследованы метрические признаки краниального скелета волка обыкновенного юго-востока Украины. Череп хищника мезоцефалического типа (ЦИ = 53,44 %). Несмотря на то, что почти по всем показателям самцы хищника несколько крупнее самок, достоверные половые отличия наблюдаются для 8 из 23 исследуемых признаков. Размах видовой изменчивости краниометрических признаков волка исследуемого региона составлял 7,46 %. Наиболее изменчивыми признаками являются ширина рострума и ширина между клыками. Вариабельность признаков больше у самок по сравнению с самцами (размах 9,64 % и 7,24 % соответственно). Основной вклад в общую изменчивость 9-ти признаков (основная длина, длина лицевого отдела, мастиодная ширина, межглазничная ширина, ширина между надглазничными отростками, склеральная ширина, ширина рострума, ширина твердого неба, длина нижней челюсти) вносят самцы, а 4-х (длина твердого неба, затылочная ширина, ширина между клыками, длина верхнего ряда щечных зубов) – самки. Показатель полового диморфизма краниометрические признаков изучаемого вида варьирует в пределах 1,05-7,14 %, усредненный показатель составляет 2,91 %, что свидетельствует о незначительной степени проявления половой диморфизм волка обыкновенного юго-востока Украины.

Ключевые слова: волк обычный, краниометрические признаки, морфологическое разнообразие, изменчивость, коэффициент вариации, показатель полового диморфизма.

Lebedeva N. I., Domnich V. I., Zamura A. S. GREY SOUTHEAST UKRAINE WOLF *CANIS LUPUS* L., 1758 (CANIDAE) CRANIOLOGICAL PROFILE / Zaporizhzhya national university; 69600, Ukraine Zaporizhzhya, Zhukovsky str., 66

It is well-known that cranial skeleton traits are most informative in variability studies. A skull is one of the most stable morphological structures, with its traits allowing to define distinctions and estimate both intraspecies and interspecies variability. The aim of this work was the grey southeast Ukraine wolf skull morphological variety features research.

We have examined wolf skulls from the scientific collection of forest biology, game management and ichthyology department of the Zaporizhzhya national university. The cranial skeleton variability estimation has been done employing 23 different traits. The most relevant linear bone reference points which form craniometry foundation were chosen.

Mesocephalic type wolf skull (CI = 53,44 %) is massive and high with the extended foreface. The predator facial skull length is typically about 60 % of skull length.

According to all measured indices, predator males were slightly larger than females. However, significant sexual distinctions were observed for 8 out of 23 investigated traits: postcranial and zygomatic width, rostrum and hard palate width, skull height, length of the upper and lower jaw teeth, length of the molar lower jaw teeth.

The range of wolf males variability was 4,90-12,14 %, and females – 4,32-13,96 %. In males, the following 5 traits were most variable: the basic length, mastoid width, width between supraorbital processes, rostrum width, width between the canines. Only the width between the canines was the most variable in females.

The range of predator craniometric traits specific variability was 7,46 %. The most variable traits were the rostrum width and width between the canines. It is notable that trait variability is higher in females in comparison with males.

Males provide major contribution to the general variability of 9 traits (the basic length, facial skull length, mastoid width, interorbital width, width between supraorbital processes, zygomatic width, rostrum width, hard palate width, length of the lower jaw), and females only to 4 traits (hard palate length, postcranial width, width between canines, length of the molar teeth of the upper jaw).

The craniometric traits sexual dimorphism index (Pd) of the studied species varied within 1,05-7,14 %. The postcranial width, rostrum width and skull height had the highest Pd, and the largest and condylobasal length, interorbital and postorbital width, width between supraorbital processes, brain chamber width, width between the canines, length of the lower jaw had the lowest Pd. Grey southeast Ukraine wolf cranial skeleton average sexual dimorphism index was 2,91 % only that demonstrates its insignificant degree.

Our analysis has revealed certain morphological wolf skull features which can become the basis for detailed studies of these species morphological variety structure and its formation mechanisms.

Key words: gray wolf, craniometric traits, morphological variety, variability, variation coefficient, sexual dimorphism index.

ВСТУП

Поліморфізм популяції формує морфологічне різноманіття (МР), яке є однією із фундаментальних властивостей природи, невід'ємною частиною біологічного різноманіття [1]. Взагалі поліморфізм популяції розглядається з точки зору адаптивних властивостей живої матерії, а власне внутрішньовидова мінливість пов'язана з впливом біотичних та абіотичних чинників довкілля і відображує адаптацію організмів до локальних умов мешкання [2].

Останнім часом все більше уваги приділяється МР, основними компонентами якого є індивідуальна, вікова, статева та географічна форми мінливості. Співвідношення між зазначеними формами мінливості визначає структуру МР, дослідження якого є умовою пізнання механізмів формування різноманіття організмів загалом [3-5].

Загальновідомо, що найбільш інформативними при вивчені мінливості є ознаки краніального скелета. Череп – одна з найстабільніших морфоструктур, ознаки якої дозволяють фіксувати відмінності та оцінювати і внутрішньовидову, і міжвидову мінливість. Для вивчення мінливості тварин частіше використовують лінійні розміри та пропорції черепа. З одного боку, краніометричні відносяться до найбільш стабільних показників організму, а їх мінливість вказує на відносно тривалі адаптивні процеси в популяції. З іншого боку, краніометричні ознаки також схильні до мінливості під впливом екологічних факторів [4, 6-8].

Мета роботи полягала в дослідженні особливостей морфологічного різноманіття черепа вовка звичайного південного сходу України.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Матеріалом для дослідження були черепи вовка звичайного (51 самець, 38 самиць) наукової колекції кафедри біології лісу, мисливствознавства та іхтіології Запорізького національного університету. Оцінка мінливості краніального скелета проводилась за 23 ознаками. Обиралися найбільш доцільні для діагностики лінійні кісткові орієнтири, які є базовими для краніометрії (рис. 1). Вимірювання виконані електронним штангенциркулем ІІІІІ-І-200-0,01.

Цефалічний індекс розраховували за формулою:

$$\text{ЦІ} = \frac{\text{ВШ}}{\text{КД}} 100 \%, \quad (1)$$

де ЦІ – цефалічний індекс;

ВШ – вилична ширина;

КД – кондилобазальна довжина.

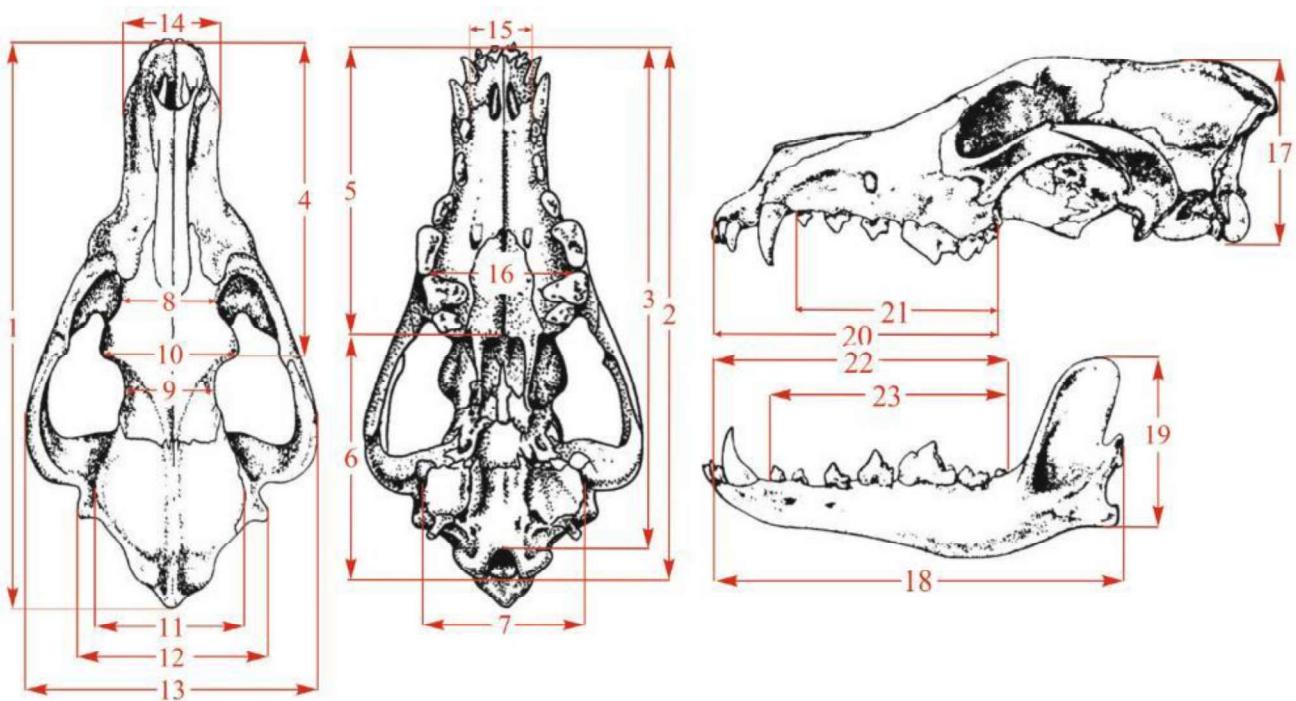


Рис. 1. Схема вимірювань краніометричних ознак: 1 – найбільша довжина; 2 – кондилобазальна довжина; 3 – основна довжина; 4 – довжина лицьового відділу; 5 – довжина твердого піднебіння; 6 – довжина мозкового відділу; 7 – мастоїдна ширина; 8 – міжокова ширина; 9 – заокова ширина; 10 – ширина між надоковими відростками; 11 – ширина мозкової камери; 12 – потилична ширина; 13 – велична ширина; 14 – ширина роструму (над іклами); 15 – ширина між іклами; 16 – ширина твердого піднебіння (позаду хижого зуба); 17 – висота черепа; 18 – довжина нижньої щелепи; 19 – висота нижньої щелепи; 20 – довжина верхнього ряду зубів; 21 – довжина верхнього ряду щічних зубів; 22 – довжина нижнього ряду зубів; 23 – довжина нижнього ряду щічних зубів.

Статеві відмінності ознак оцінювали у відсотках за формулою:

$$Pd = \frac{\bar{X}_m + \bar{X}_{fm}}{\bar{X}_m} \cdot 100, \quad (2)$$

де Pd – показник статевого диморфізму ознаки;

X_m та X_{fm} – середня величина ознаки самців та самиць [9].

Усереднений показник статевого диморфізму визначали за формулою:

$$PD = \frac{\sum Pd}{n}, \quad (3)$$

де PD – усереднений показник статевого диморфізму;

Pd – показник статевого диморфізму ознаки; n – кількість ознак [9].

Рівень мінливості визначали за коефіцієнтом варіації (Cv). При аналізі первинних даних застосовано методи варіаційної статистики [10].

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Для представників Canidae характерні загальні ознаки краніального скелета. Орбіта незамкнена, зливається зі скроневою ямкою, у зв'язку з чим добре розвинений величний відросток лобової кістки. Скроневі лінії зливаються в зовнішній сагітальний гребінь, який чітко відокремлює скроневі ямки. Між лицьовим і мозковим черепом є переходлення. Фіксація з носовими відростками лобових кісток, лицьовою поверхнею верхньощелепної кістки і носовим відростком різцевої кістки відбувається завдяки синдесмосному шву. Тому міжносовий, носорізцевий шви протягом життя не костеніють. Завдяки цьому можлива

експурсія носової порожнини при посиленні акту дихання. Нижня щелепа складається з двох половин, що з'єднані міжрізцевою зв'язкою. Особливістю черепа представників Canidae, зокрема вовка, є фіксація виличної кістки до шорсткості верхньощелепної кістки за допомогою виличнощелепного шва [11, 12].

Череп вовка мезоцефалічного типу (ЦІ = 53,44 %): масивний, високий із видовженою лицевою частиною. Довжина лицьового відділу хижака складає близько 60 % довжини черепа. Питання статевого диморфізму розглядається більшістю авторів, які працюють з остеологічними колекціями хижаків. Багато авторів вказують, що Собачі характеризуються виразним статевим диморфізмом краніологічних ознак. За нашими даними, майже за всіма показниками самці досліджуваного хижака дещо крупніші за самиць. Але вірогідні статеві відмінності спостерігаються для 8 із 23 досліджуваних ознак: потилична та вилична ширіна, ширіна роструму та твердого піднебіння, висота черепу, довжина верхнього та нижнього рядів зубів, довжина нижнього ряду щічних зубів (табл. 1).

Таблиця 1 – Краніометрична характеристика вовка звичайного півдня України

Ознаки	Самці (n = 51)		Самиці (n = 38)	
	min -max	$\bar{X} \pm m_{\bar{X}}$	min -max	$\bar{X} \pm m_{\bar{X}}$
1. Найбільша довжина	207-273	$246,38 \pm 2,01$	205-272	$242,18 \pm 2,49$
2. Кондилобазальна довжина	195-250	$230,42 \pm 2,06$	195-260	$226,81 \pm 2,28$
3. Основна довжина	126-234	$207,57 \pm 3,47$	178-244	$211,15 \pm 2,80$
4. Довжина лицьового відділу	121-178	$138,16 \pm 1,51$	112-148	$134,03 \pm 1,53$
5. Довжина твердого піднебіння	95-127	$113,42 \pm 1,01$	94-127	$110,23 \pm 1,27$
6. Довжина мозкового відділу	86-127	$108,10 \pm 1,52$	79-120	$103,60 \pm 1,72$
7. Мастоїдна ширіна	52-99	$74,20 \pm 1,13$	59-80	$71,69 \pm 0,98$
8. Міжокова ширіна	35-57	$43,86 \pm 0,58$	34-50	$43,05 \pm 0,59$
9. Заокова ширіна	35-47	$41,31 \pm 0,39$	35-45	$40,69 \pm 0,49$
10. Ширіна між надоковими відростками	47-75	$59,27 \pm 0,87$	45-70	$58,65 \pm 0,88$
11. Ширіна мозкової камери	43-68	$63,25 \pm 0,54$	51-68	$62,06 \pm 0,64$
12. Потилична ширіна	69-96	$77,45 \pm 0,81^{**}$	46-82	$73,41 \pm 1,05$
13. Вилична ширіна	103-144	$124,95 \pm 1,37^{***}$	104-128	$119,03 \pm 0,95$
14. Ширіна роструму	31-66	$43,25 \pm 0,71^{**}$	30-47	$40,16 \pm 0,65$
15. Ширіна між іклами	21-35	$27,85 \pm 0,47$	23-37	$27,37 \pm 0,62$
16. Ширіна твердого піднебіння	54-82	$67,96 \pm 0,93^{*}$	53-75	$64,89 \pm 0,88$
17. Висота черепа	68-101	$83,18 \pm 1,04^{**}$	65-90	$78,35 \pm 1,20$
18. Довжина нижньої щелепи	80-194	$174,55 \pm 2,60$	154-186	$171,94 \pm 1,27$
19. Висота нижньої щелепи	60-91	$77,00 \pm 1,01$	62-87	$74,79 \pm 1,08$
20. Довжина верхнього ряду зубів	107-131	$120,48 \pm 0,84^{**}$	101-128	$116,58 \pm 1,08$
21. Довжина верхнього ряду щічних зубів	71-90	$83,00 \pm 0,61$	70-89	$81,32 \pm 0,77$
22. Довжина нижнього ряду зубів	105-137	$121,89 \pm 1,00^{**}$	105-127	$117,72 \pm 1,03$
23. Довжина нижнього ряду щічних зубів	76-99	$91,70 \pm 0,68^{**}$	74-95	$88,42 \pm 0,80$

Примітка: * $\alpha = 0,05$; ** $\alpha = 0,01$; *** $\alpha = 0,001$

Діапазон мінливості самців вовка досліджуваного регіону складав 4,90-12,14 % (у середньому 7,95 %), а у самиць – 4,32-13,96 % (в середньому 7,32 %). У самців найбільш мінливими є 5 ознак: основна довжина ($Cv = 11,08$), мастиодна ширина ($Cv = 10,13$), ширина між надоковими відростками ($Cv = 10,09$), ширина роструму ($Cv = 11,40$), ширина між іклами ($Cv = 12,14$). У самиць найбільш мінливими є лише ширина між іклами ($Cv = 13,96$) (рис. 2).

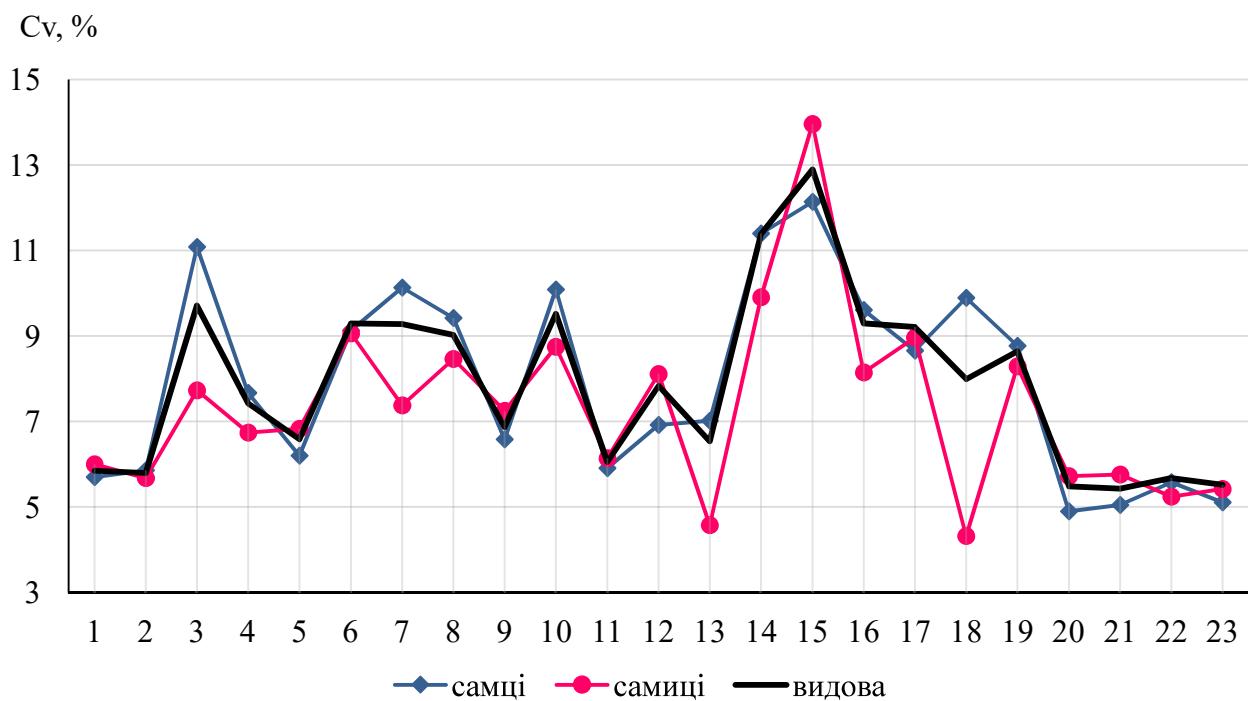


Рис. 2. Мінливість краніометричних ознак вовка звичайного південного сходу України (ознаки наведено на схемі вимірювань рис. 1)

Розмах видової мінливості краніометричних ознак вовка досліджуваного регіону складав 7,46 %. Найбільш мінливими ознаками є ширина роструму та ширина між іклами. Слід зазначити, що варіабельність ознак більша в самиць порівняно з самцями (розмах 9,64 % та 7,24 % відповідно). За 9 ознаками (основна довжина, довжина лицьового відділу, мастиодна ширина, міжокова ширина, ширина між надоковими відростками, велична ширина; ширина роструму, ширина твердого піднебіння, довжина нижньої щелепи) основний вклад у загальну мінливість вносять самці, а за 4 (довжина твердого піднебіння, потилична ширина, ширина між іклами, довжина верхнього ряду щічних зубів) – самиці (рис. 2).

Показник статевого диморфізму краніометричних ознак досліджуваного виду варіє в межах 1,05-7,14 %. Найбільшими Рd відзначаються потилична ширина (5,22 %), ширина роструму (7,14 %) та висота черепа (5,81 %), а найменшими – найбільша (1,70 %) та кондилобазальна (1,57 %) довжина, міжокова (1,85 %) та заокова (1,50 %) ширина, ширина між надоковими відростками (1,05 %), ширина мозкової камери (1,88 %), ширина між іклами (1,72 %), довжина нижньої щелепи (1,50 %). РD краніологічного скелета складає 2,91 %, що свідчить про незначний ступінь прояву статевого диморфізму вовка звичайного південного сходу України.

Під час проведеного аналізу виявлені певні морфологічні особливості черепа вовка, які можуть стати підґрунтям детальних досліджень і структури морфологічного різноманіття досліджуваного виду і механізмів його формування.

ВІСНОВКИ

1. Череп вовка мезоцефалічного типу ($\Gamma = 53,44\%$). Незважаючи на те, що майже за всіма показниками самці хижака дещо крупніші за самиць, вірогідні статеві відмінності спостерігаються для 8 із 23 досліджуваних краніометричних ознак.
2. Розмах видової мінливості краніометричних ознак вовка досліджуваного регіону складав 7,46 %. Найбільш мінливими ознаками є ширина роструму та ширина між іклами. Варіабельність ознак більша у самиць порівняно з самцями (розмах 9,64 % та 7,24 % відповідно).
3. Основний вклад у загальну мінливість за 9 ознаками краніального скелета вносять самці, а за 4 – самиці.
4. Показник статевого диморфізму краніометричних ознак досліджуваного виду варіє в межах 1,05-7,14 %, усереднений показник складає 2,91 %, що свідчить про незначний ступінь прояву статевого диморфізму вовка звичайного південного сходу України.

ЛІТЕРАТУРА

- 1 Пузаченко Ю. Г. Биологическое разнообразие в биосфере: системологический и семантический анализ. *Биосфера*. 2009. Т. 1, № 1. С. 25-38.
- 2 Кораблёв Н. П., Кораблёв М. П., Кораблёв П. Н., Туманов И. Л. Факторы морфологического разнообразия крациометрических признаков американской норки (*Neovison vison*). *Российский Журнал Биологических Инвазий*. 2014. № 4. С. 30-54
- 3 Eble G.J. Theoretical morphology: state of the art. *Paleobiol.* 2000. V. 26, № 3. P. 520-528.
- 4 Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих / А. Г. Васильев и др. Новосибирск: Издательство СО РАН, 2004. 232 с.
- 5 Нanova О. Г., Павлинов И. Я. Структура морфологического разнообразия признаков черепа трех видов хищных млекопитающих (Carnivora). *Зоологический журнал*, 2009. Т. 88, № 7. С. 1-9.
- 6 Зыков С. В. Межвидовая дифференциация мышей родов *Apodemus*, *Mus* и *Sylvaemus* Уральского региона по линейным параметрам крационального скелета. *Эволюционная и популяционная экология (назад в будущее)*: материалы конф. молодых ученых, посвященной 90-летию со дня рождения акад. С. С. Шварца (Екатеринбург, 30 марта-3 апреля 2009 р.). Екатеринбург: Гоциций, 2009. С. 66-73.
- 7 Загороднюк І. Дослідження остеологічних зразків ссавців: ключові краніометричні ознаки. *Праці Теріологічної Школи*. 2012. Т. 11. С. 16-32.
- 8 Быкова Е. А., Гашев С. Н. Адаптивная изменчивость крациометрических признаков домовой мыши в урбанизированных ландшафтах Узбекистана. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. 2013. Т. 15, №3 (3). С.1098-1104.
- 9 Сопин Л. В. О половом диморфизме и его количественном определении. *Биология, охрана и хозяйственное использование зверей и птиц в Восточной Сибири*. Иркутск, 1981. С. 61-66.
- 10 Ивантер Э. В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2011. 302 с.
- 11 Огнев С. И. Звери восточной Европы и северной Азии. Москва-Ленинград, 1931. С. 160-181.
- 12 Иванов Н. С. Строение и изменчивость черепа видов семейства собачьих. *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 2011. Вып. 30-1. Т. 2. С. 94-96.
- 13 Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология / отв. ред. Д. И. Бибиков. Москва: Наука, 1985. С. 125-175.

- 14 Суворов А. П. Волк в Бассейне Енисея: биологические аспекты управления популяциями: дис. ... канд. биол. наук 03.00.32 / Красноярский государственный университет. Красноярск, 2004. С. 36-39. URL: <http://diss.rsl.ru/diss/05/0022/050022007.pdf>

REFERENCES

1. Puzachenko Ju.G. Biologicheskoe raznoobrazie v biosfere: sistemologicheskij i semanticheskij analiz. Biosfera. 2009. T. 1, № 1. S. 25-38.
2. Korabl'jov N. P., Korabl'jov M. P., Korabl'jov P. N., Tumanov I. L. Faktory morfologicheskogo raznoobrazija kraniometricheskikh priznakov amerikanskoj norki (Neovison vison). Rossijskij Zhurnal Biologicheskikh Invazij. 2014. № 4. S. 30-54
3. Eble G. J. Theoretical morphology: state of the art. Paleobiol. 2000.V. 26, № 3. P. 520-528.
4. Realizacija morfologicheskogo raznoobrazija v prirodnih populjacijah mlekopitajushhih / A. G. Vasil'ev i dr. Novosibirsk: Izdatel'stvo SO RAN, 2004. 232 s.
5. Nanova O. G., Pavlinov I. Ja. Struktura morfologicheskogo raznoobrazija priznakov cherepa treh vidov hishhnyh mlekopitajushhih (Carnivora). Zoologicheskiy zhurnal, 2009. T. 88, № 7. S. 1-9.
6. Zykov S. V. Mezhvidovaja differenciacija myshej rodov Apodemus, Mus i Sylvaemus Ural'skogo regiona po linejnym parametram kranial'nogo skeleta. Jevoljucionnaja i populacionnaja jekologija (nazad v budushhee): materialy konf. molodyh uchenyh, posvjashchennoj 90-letiju so dnja rozhdenija akad. S. S. Shvarca (Ekaterinburg, 30 marta-3 apryla 2009 r.). Ekaterinburg: Goshhicij, 2009. S. 66-73.
7. Zagorodnjuk I. Doslidzhennja osteologichnih zrazkiv ssavcov: kljuchovi kraniometricchni oznaki. Praci Teriologichnoyi Shkoli. 2012. T. 11. C. 16-32.
8. Bykova E. A., Gashev S. N. Adaptivnaja izmenchivost' kraniometricheskikh priznakov domovoj myshi v urbanizirovannyh landshaftah Uzbekistana. Izvestija Samarskogo nauchnogo centra Rossiijskoj akademii nauk. 2013. T. 15, №3 (3). S.1098-1104.
9. Sopin L. V. O polovom dimorfizme i ego kolichestvennom opredelenii. Biologija, ohrana i hozjajstvennoe ispol'zovanie zverej i ptic v Vostochnoj Sibiri. Irkutsk, 1981. S. 61-66.
10. Ivanter Je.V. Vvedenie v kolichestvennuju biologiju. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2011. 302 s.
11. Ognev S. I. Zveri vostochnoj Evropy i severnoj Azii. Moskva-Leningrad, 1931. S. 160-181.
12. Ivanov N. S. Stroenie i izmenchivost' cherepa vidov semejstva sobach'ih. Izvestija Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2011. Vyp. 30-1. T. 2. S. 94-96.
13. Gimmel'rejh G. A., Manzij S. F., Klykov V. I., Mel'nik K. P., Pilipchuk O. Ja. Skelet. Volk. Proishozhdenie, sistematika, morfologija, jekologija / otv. red. D. I. Bibikov. Moskva: Nauka, 1985. S. 125-175.
14. Suvorov A. P. Volk v Bassejne Eniseja: biologicheskie aspeky upravlenija populacijami: dis. ... kand. biol. наук 03.00.32 / Krasnojarskij gosudarstvennyj universitet. Krasnojarsk, 2004. S. 36-39. URL: <http://diss.rsl.ru/diss/05/0022/050022007.pdf>