

УДК 599.745.1

РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ МОРСКИХ КОТИКОВ *CALLORHINUS URSINUS* LINNE (*OTARIIDAE*) ФЕНЕТИЧЕСКИМ МЕТОДОМ

Г. А. Нестеров



В работе представлены результаты фенетических исследований северных морских котиков за период с 1974 по 2000 годы. Они показали перспективность фенетического метода в изучении популяций котиков. По фенетическим признакам ластов дифференцированы популяции котиков на островах обитания, определено их сходство и различие. Изучение географического распределения фенов и их комплексов позволило определить три центра фенообразования: Прибыловские острова, Командорские острова и Курильские с островом Тюлений. Выявлена наследственная обусловленность оторочки ластов и дерматоглифики у морских котиков. Форма оторочки ластов может быть использована в качестве естественной метки при опознании котиков в процессе их изучения.

Фенетический метод создан в лабораториях Института биологии развития им. Н.А. Кольцова АН СССР и Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцева. Огромная роль в разработке и применении фенетического метода в изучении популяций животных принадлежит д.б.н. А.В. Яблокову.

В последние годы фенетический метод исследований стал широко применяться в изучении морских млекопитающих (Яблоков, 1980; Яблоков, 1982а, б; Эванс, Яблоков, 1978; Вейнгер, Дорошенко, 1982; Соболевский, 1984; Федосеев, 1985 и др.).

Фенетический метод в изучении морских котиков по ластам мы впервые начали применять в 1974 г. на Командорских островах, затем в 1978–1979 гг. на о. Тюленьем по фотоснимкам ластов, присланных сотрудником ТИНРО Г.М. Косыгиным. В 1980 г. от американского ученого Р.Л. Джентри получены фотографии ластов котиков с островов Прибылова. В 1982 г. сотрудником ТИНРО А.Т. Ащепковым любезно предоставлены несколько снимков ластов этих животных с Курильских островов. Таким образом, были собраны для фенетических исследований фотографии ластов котиков со всего ареала (острова Прибылова, Командорские, Курильские и остров Тюлений).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Всего обследовано 1177 ластов котиков по всему ареалу. Из них на лежбищах Командорских островов: Северном — 349 шт., Северо-Западном — 81 шт., Урильем — 48 шт., Юго-Восточном — 294 шт. и на участке Кишечном в районе Северного лежбища — 82 шт. Отдельно по островам: о. Св. Павла (США) — 100 шт., о. Св. Георгия (США) — 245 шт., о. Беринга — 430 шт., о. Медный — 342 шт., о. Тюлений — 50 шт. В регионах по всему ареалу: на Прибыловских островах — 345 шт., на Командорских островах — 772 шт., на Курильских островах — 10 и на о. Тюлений — 50 шт.

Важным моментом при использовании фенетического метода для животных в различных популяционных группировках является выбор наиболее информативных фенов.

С этой целью в конце 70-х годов нами проведена работа, показывающая, что для популяций котиков информативными феноми могут служить форма и размер кожных лепестков в оторочке пальцев передних ластов котиков.

В своей заключительной работе мы опирались на все фенетические исследования котиков и использовали, в основном, одни и те же феновы и фенокомплексы в передних лапах у котиков (Нестеров, 1977, 1981, 1985, 1988, 1995а, б, 2000а, б; Нестеров, Болтнев, 1984). Для лучшего восприятия наборы фенов рассматривались отдельно по каждому пальцу котиков в местах их обитания — на лежбищах, на островах и в регионах ареала.

Передний лап котика имеет пять пальцев, соединенных кожно-хрящевой оторочкой. Каждому пальцу присущи кожные лепестки (выросты), обычно два, но бывает три и даже больше. Иногда лепестки отсутствуют. Форма и размер лепестков каждого пальца принимались за феновы. Всего их выделялось 24 шт., которые являлись основными, наиболее показательными феноми (рис. 1).

Для определения сходства и различия популяционных группировок котиков фенетический материал обрабатывался по методике Л.А. Животовского (1982).

Показатель сходства популяций ( $r$ ) вычислялся по формуле:

$$r = \sqrt{p_1q_1} + \sqrt{p_2q_2} + \sqrt{p_3q_3} + \dots + \sqrt{p_mq_m}$$

По частотам вариаций ( $p, q$ ) при идентичности популяций значение показателя сходства равно «1», а когда сравниваемые выборки не имеют ни одной общей вариации — равно «0». Если исследовалось несколько фенов, то определялось среднее сходство популяционных группировок по совокупности признаков, как среднее арифметическое показателей сходства по отдельным признакам:

$$r_{cp.} = 1/n (r_1 + r_2 + r_3 + \dots + r_n)$$

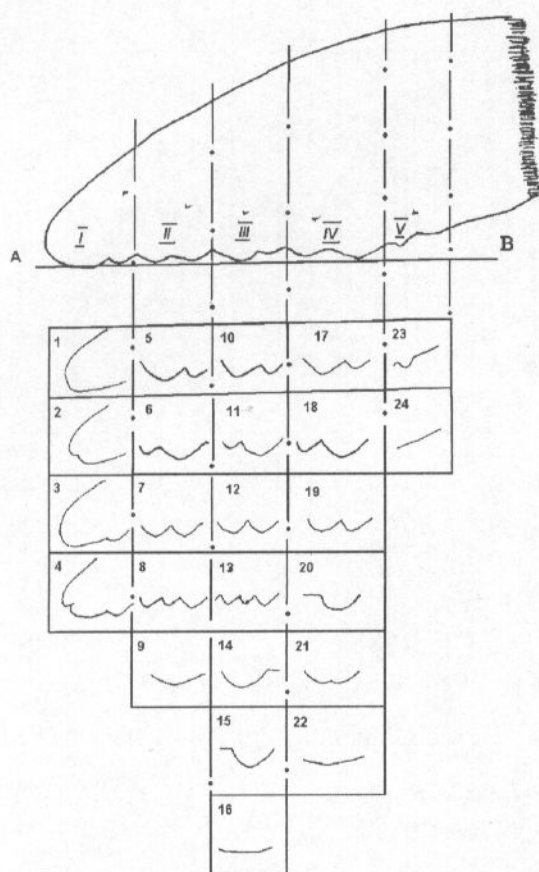


Рис. 1. Вариации фенов в оторочке пальцев передних лап морских котиков

Вначале анализировались данные по группировкам котиков на лежбищах Командорских островов, затем отдельно на островах: Св. Павел, Св. Георгий, Беринга, Медный, Тюлений, и потом сравнивались популяции котиков, обитающих в разных частях ареала — на Прибыловских, Командорских, Курильских островах и на острове Тюлений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследований показали, что северные морские котики, обитающие в разных частях ареала, по частоте фенов в оторочке передних лап имеют сходство и различие (табл. 1–3, рис. 2).

В популяционных группировках котиков на лежбищах Командорских островов по показателю сходства ( $r$ ) фенетических признаков в оторочке лап наиболее близки звери на Северном и Северо-Западном лежбищах о. Беринга и далеки — на Северном лежбище о. Беринга и Урильем лежбище о. Медного. Можно предположить следующую связь между животными на лежбищах (от максимальной в сторону ее уменьшения): Северное — Северо-Западное, Северо-Западное — Юго-Восточное, Юго-Восточное — Северное, Северо-Западное — Урилье, Урилье — Юго-Восточное, Урилье — Северное.

На островах обитания наибольшее сходство имели котики островов Медный и Георгия и

Таблица 1. Определение среднего сходства ( $r_{cp}$ ) морских котиков в популяционных группировках на лежбищах и участке Кишечный на Командорских островах по совокупности признаков как среднее арифметическое

Показатель сходства	Северное-Северо-Западное	Северное-Кишечный	Северное-Юго-Восточное	Северное-Урилье	Северо-Западное-Кишечный	Северо-Западное-Юго-Восточное	Северо-Западное-Урилье	Кишечный-Юго-Восточное	Кишечный-Урилье	Юго-Восточное-Урилье
$r_1$	0.9678	0.9264	0.9685	0.8773	0.9822	0.9878	0.9896	0.9672	0.9650	0.9630
$r_2$	0.9978	0.9836	0.9929	0.9366	0.9913	0.9861	0.9619	0.9854	0.9545	0.9399
$r_3$	0.9952	0.9276	0.9809	0.9422	0.9814	0.9930	0.9716	0.9637	0.9793	0.9678
$r_4$	0.9898	0.9240	0.9893	0.9221	0.9824	0.9874	0.9780	0.9569	0.9648	0.9561
$r_5$	0.9995	0.9994	0.9983	0.9262	0.9982	0.9996	0.9367	0.9962	0.9142	0.9491
$r_{cp}$	0.9900	0.9522	0.9860	0.9209	0.9871	0.9888	0.9676	0.9739	0.9556	0.9552

Таблица 2. Определение среднего сходства ( $r_{cp}$ ) морских котиков, обитающих на разных островах

Показатель сходства	Беринга-Медный	Беринга-Павла (США)	Беринга-Георгия (США)	Беринга-Тюлений	Медный-Павла (США)	Медный-Георгия (США)	Медный-Тюлений	Павла (США)-Георгия (США)	Павла (США)-Тюлений	Георгия (США)-Тюлений
$r_1$	0.9854	0.9726	0.9984	0.9708	0.9875	0.9913	0.9791	0.9759	0.9396	0.9810
$r_2$	0.9943	0.9896	0.9987	0.9852	0.9955	0.9980	0.9968	0.9850	0.9685	0.9917
$r_3$	0.9898	0.9625	0.9936	0.9780	0.9963	0.9892	0.9699	0.9561	0.9582	0.9686
$r_4$	0.9944	0.9804	0.9878	0.9932	0.9948	0.9979	0.9894	0.9657	0.9573	0.9882
$r_5$	0.9942	0.9778	0.9822	0.9862	0.9946	0.9966	0.9982	0.9997	0.9990	0.9997
$r_{cp}$	0.9916	0.9765	0.9921	0.9827	0.9937	0.9946	0.9866	0.9766	0.9645	0.9858

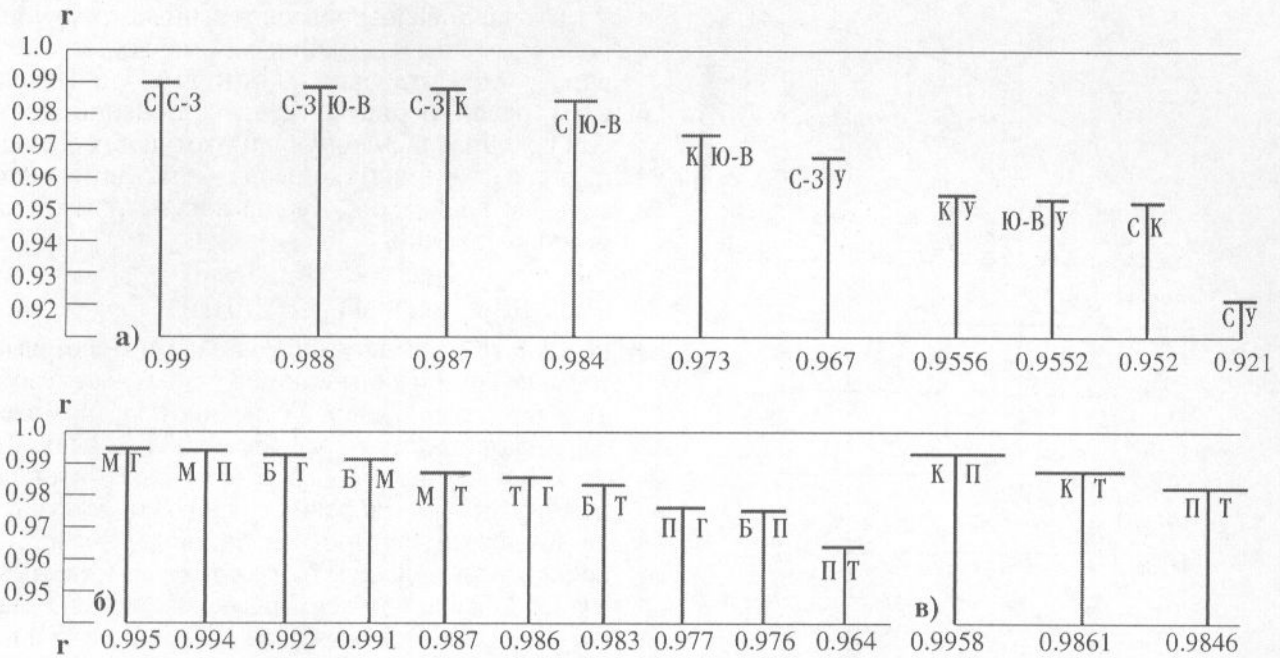


Рис. 2. Показатели ср. сходства (r) котиков, обитающих на лежбищах Командорских островов (а), на разных островах (б), и регионах (в).

Усл. обозначения (а) по лежбищам: С — Северное, С-3 — Северо-Западное, Ю-В — Юго-Восточное, У — Урилье, К — уч.Кишечный;

б) по островам: Б — Беринга, М — Медный, Т — Тюлений, П — Св. Павла (США), Г — Св. Георгия (США);

в) по регионам: К — Командорские острова, П — Прибыловские острова (США), Т — остров Тюлений

Таблица 3. Определение среднего сходства (r<sub>ср.</sub>) северных морских котиков, обитающих в разных частях ареала

Показатель сходства	Командорские о-ва — Прибыловские о-ва (США)	Командорские о-ва — о. Тюлений	Прибыловские о-ва (США) — о. Тюлений
r <sub>1</sub>	0.9977	0.9779	0.9750
r <sub>2</sub>	0.9988	0.9917	0.9875
r <sub>3</sub>	0.9913	0.9755	0.9749
r <sub>4</sub>	0.9963	0.9932	0.9858
r <sub>5</sub>	0.9949	0.9923	0.9997
r <sub>ср.</sub>	0.9958	0.9861	0.9846

наименьшее — на островах Павла и Тюленьего. В регионах наиболее близки котики на Командорских и Прибыловских островах и далеки — на Прибыловских островах и острове Тюлений.

Наибольшее фенетическое сходство по фенам первого и второго пальцев имеют котики о. Беринга и о. Св. Георгия (r = 0.9984 и 0.9987 соответственно), по фенам третьего пальца — островов Медного и Св. Павла (r = 0.9963), четвертого — островов Медного и Св. Георгия (r = 0.9979), пятого пальца — о. Св. Павла и о. Св. Георгия (r = 0.9997).

По всем пальцам дальше отстоят друг от друга звери островов Св. Павла и Тюленьего (r = 0.9645) и наиболее близки на островах Медный и Георгия (r = 0.9946).

В целом, командорские и прибыловские котики имеют максимальное сходство в фенах оторочки лап, а прибыловские и тюленьевские — минимальное. Командорские и тюленьевские звери занимают промежуточное положение.

В наших исследованиях была использована дерматоглифика лап для индивидуального опознания котиков при изучении их поведения. На основании возврата меченых котиков установлено, что фены оторочки пальцев лапы с возрастом зверей остаются неизменными, хотя линия оторочки несколько сглаживается. Это прослеживается на котиках в возрасте от детеныша до секача — 8 лет.

Индивидуальное опознание котиков по оторочке лап использовалось в 1974 г. на Северном лежбище при наблюдениях за 22 секачами и 2 холостяками в течение июня-июля. В 1975-1978 гг. по этой же методике проводились наблюдения за 83 секачами, причем наблюдали зверей как по датам, так и по годам. В результате выяснилось, что секачи находятся на лежбище дольше по времени, чем молодые самцы-холостяки. Большинство гаремных секачей постоянны в выборе участка на лежбище и после ухода возвращаются на прежнее место. Наиболее часто меняют свои места на берегу безгаремные секачи.

Эти наблюдения говорят о том, что можно использовать форму (конфигурацию) оторочки лапы как естественную метку и применять с целью опознания котиков в любых исследованиях. Пре-

имущество перед металлическими метками — ее можно использовать на всех животных и в течение всей его жизни (Криминалистика, 1976).

По оторочке ластов была сделана попытка исследовать близкородственные связи у котиков, передачу наследственных признаков от матери своему детенышу. При анализе снимков ластов четырех самок и их эмбрионов (беременные самки были добыты в море) обнаружилась передача по наследству некоторых родственных признаков. Например, у одной самки и ее эмбриона в оторочке правого лапа имелись общие фены второго, третьего пальцев, но различались фены четвертого и, особенно, пятого пальцев. У другой самки детенышу переданы почти все наследственные признаки (фены), за исключением оторочки первого пальца. Третья самка и ее эмбрион имеют одинаковые фены, за исключением третьего, четвертого пальцев, а четвертая самка различается со своим детенышем по третьему, четвертому и пятому пальцам. Несмотря на небольшой объем собранного материала, наглядно прослеживаются родственные связи по линии «мать—плод».

В 1995 г. была поставлена цель — определить пространственную и сезонную изменчивость фенофонда морских котиков на репродуктивном Северном лежбище и выявить близкородственные связи в группировках на участках Центральный и Кишечный. Намечено определить фенофонд отдельных поселений котиков, их взаимосвязь в пространстве (на лежбище) и во времени (в течение сезона размножения). Путем сравнения частот фенов в разные моменты жизни одного поколения определить динамику фенофонда. Сравнение фенофондов разных демных группировок дало возможность понять величину обмена между ними, родственные связи, сходство и различие.

На участке Центральном 7-го и 19–21 июля у котиков в передних лапах встречены все выделенные нами фены (частота встреч равна 1,0). На участке Кишечном частота встреч фенов

4 июля также была равна 1,0. 24–26 июля она снизилась до 0,96 (совсем не встречался фен № 9). Для сравнения попарного сходства группировок котиков использовался показатель сходства ( $r$ ), который определялся по частоте фенов в оторочке ластов. Выяснилось, что наибольшее сходство имеют котики, обитающие на участке Центральном, где по фенам всего лапа у животных показатель сходства равен 0,9889. Наименьшее сходство имеют звери на участке Центральном за 19–21 июля и на участке Кишечном за 24–26 июля, где показатель сходства равен 0,9762 (табл. 4).

Одним из важных вопросов было выяснение изменений фенофонда в лапах у котиков в течение ряда лет, что позволило бы определить их родственные связи, происхождение. Для определения межгодовых изменений фенофонда в лапах у морских котиков на лежбищах о. Беринга проводилось фотографирование передних лапов на Северном лежбище в 1995–1997 гг., на Северо-Западном лежбище в 1988, 1996 и 1997 гг., на участке Кишечном — в 1995–1997 гг. Количество сфотографированных лапов на каждом лежбище и участке Кишечном составляло около 100 шт. ежегодно. Всего было проанализировано 729 передних лапов, в каждой оторочке которых выявлено 24 фена, составивших фенофонд популяционных группировок котиков. В дальнейшем проводилось сравнение фенофондов в группировках по годам и выяснялось их сходство или различие, количественные и качественные изменения.

В результате проведенных исследований сделан вывод, что фенофонд в популяционных группировках котиков может изменяться со временем, иметь сходство и отличие фенетических признаков в оторочке лапов. На Северном лежбище в течение 1995–1997 гг. фенофонд в оторочке лапов изменялся следующим образом: по показателю сходства наиболее близкими были популяционные группировки в 1995 и

Таблица 4. Показатели сходства ( $r$ ) фенетических признаков лапов в сравниваемых попарно группировках котиков на участках Центральный и Кишечный Северного лежбища в 1995 г.

Сравниваемые группировки котиков по участкам и датам	Объем выборки	I палец $r_1$	II палец $r_2$	III палец $r_3$	IV палец $r_4$	V палец $r_5$	Фены всех пальцев
Центральный, 7.07	95						
Центральный, 19–21.07	96	0.9963	0.9876	0.9813	0.9899	0.9895	0.9889
Центральный, 7.07	95						
Кишечный, 4.07	81	0.98352	0.9945	0.9742	0.9962	0.9959	0.9888
Центральный, 7.07	95						
Кишечный, 24–26.07	103	0.9941	0.9863	0.9395	0.9869	0.9994	0.9812
Центральный, 19–21.07	96						
Кишечный, 4.07	81	0.9743	0.9717	0.9821	0.9883	0.9724	0.9777
Центральный 19–21.07	96						
Кишечный, 24–26.07	103	0.98353	0.9792	0.9434	0.9808	0.9940	0.9762
Кишечный, 4.07	81						
Кишечный, 24–26.07	103	0.9921	0.9721	0.9400	0.9875	0.9920	0.9767

Таблица 5. Частота встречаемости фенотипов (%) в оторочке палыцев передних лап у северных морских котиков, обитающих в разных местах ареала и изменение фенотипов на лежбищах, островах и в разных частях ареала (с севера на юг)

№ палыца фена	На лежбищах Командорских о-вов				На островах в регионе				В разных частях ареала				
	Северное	Северо-Западное	Урилье	Юго-Восточное	Павла	Георгия	Беринга	Медный	Тюлений	Прибыловские острова	Командорские острова	Курильские острова	Тюлений остров
I													
1	34,4	7,4	2,1	15,3	11,0	22,9	26,4	13,5	18,0	19,4	21,2	20,0	18,0
2	1,4	3,7	2,1	3,4	5,0	3,3	1,8	3,2	4,0	3,8	2,3	20,0	4,0
3	47,9	55,6	62,5	58,2	46,0	52,2	48,0	58,8	68,0	50,4	52,4	50,0	68,0
4	16,3	33,3	33,3	23,1	38,0	21,6	23,8	24,5	10,0	26,4	24,1	10,0	10,0
II													
5	61,0	66,7	83,3	68,0	50,0	66,1	62,5	70,2	70,0	61,5	65,6	70,0	70,0
6	12,6	6,2	2,1	8,9	10,0	8,6	10,2	7,9	6,0	9,0	9,3	—	6,0
7	14,3	6,2	4,2	13,3	20,0	11,8	12,9	12,0	14,0	14,2	12,5	—	14,0
8	9,5	16,0	10,4	5,4	15,0	9,4	11,1	6,1	4,0	11,0	9,1	20,0	4,0
9	2,6	4,9	—	4,4	5,0	4,1	3,3	3,8	6,0	4,3	3,5	10,0	6,0
III													
10	22,3	33,3	39,6	37,4	23,0	27,7	26,4	37,7	26,0	26,4	30,9	20,0	26,0
11	5,7	13,6	6,3	9,5	12,0	8,6	8,8	9,1	10,0	9,6	8,9	—	10,0
12	11,8	8,6	10,4	9,9	3,0	12,2	11,3	9,9	2,0	9,5	10,8	—	2,0
13	18,9	16,0	14,6	11,9	37,0	17,6	17,8	12,3	16,0	23,2	15,6	30,0	16,0
14	26,4	19,8	27,1	20,7	17,0	27,8	23,8	21,6	32,0	24,6	22,9	30,0	32,0
15	5,7	2,5	—	3,7	4,0	2,4	4,3	3,2	4,0	2,9	3,9	10,0	4,0
16	9,2	6,2	2,0	6,8	4,0	3,7	7,6	6,2	10,0	3,8	7,0	10,0	10,0
IV													
17	9,2	12,4	20,8	14,9	7,0	20,4	9,6	15,8	12,0	16,5	12,1	10,0	12,0
18	19,8	27,2	33,4	23,1	31,0	22,9	23,4	24,3	24,0	25,2	23,8	40,0	24,0
19	6,0	8,6	12,5	6,5	4,0	7,7	7,2	7,4	10,0	6,7	7,3	—	10,0
20	31,8	25,9	12,5	31,6	38,0	24,9	30,5	29,0	22,0	28,7	29,9	20,0	22,0
21	6,9	14,8	12,5	8,2	11,0	9,4	9,2	8,8	8,0	9,9	9,0	30,0	8,0
22	26,3	11,1	8,3	15,7	9,0	14,7	20,1	14,7	24,0	13,0	17,9	—	24,0
V													
23	13,5	14,8	45,8	17,3	29,0	22,0	13,3	21,4	26,0	24,0	16,5	70,0	26,0
24	86,5	85,2	54,2	82,7	71,0	78,0	86,7	78,6	74,0	76,0	83,5	30,0	74,0

1996 гг. и меньше сходства было у котиков в 1996–1997 гг. На Северо-Западном лежбище в 1988, 1996, 1997 гг. также наблюдалось изменение фенофонда. В 1988 и 1996 гг. фенофонд изменялся меньше, чем в 1988 и 1997 гг., так же в 1996–1997 гг. На участке Кишечном в период с 1995 по 1997 гг. фенофонды имели наибольшее сходство, а в 1996–1997 гг. — наименьшее. Фенофонды 1995 и 1996 гг. занимают промежуточное положение.

Важным разделом фенетических исследований морских котиков явилась феногеография, которая позволяет решать вопросы популяционных исследований, начиная с поиска популяционных границ, степени изоляции и до определения хода эволюции животных. Кроме того, большую роль феногеография может сыграть при организации промысла зверей (она дает представление о распространении по ареалу хозяйственно важных фенетических признаков), а также при проведении биотехнических мероприятий, например, охраны мелких популяционных групп.

Материал анализировался по всему ареалу северных морских котиков и рассматривался в географическом распределении фенов с севера на юг: острова Прибылова, Командорские, Курильские и остров Тюлений. Причем на Командорских островах, помимо этого, выяснялось распределение фенов по лежбищам (табл. 5).

В результате проведенных феногеографических исследований выяснилось, что у северных морских котиков в пределах ареала по фенооблику передних лаптов можно выделить с севера на юг несколько центров: Прибыловские острова, Командорские острова и Курильские острова с островом Тюлений. По частоте фенов выделяются эти же центры фенообразования.

На островах Прибылова, в свою очередь, выделяются популяции на острове Св. Павла и острове Св. Георгия. На Командорских островах — остров Беринга и остров Медный, далее Курильские острова и остров Тюлений. Наблюдается некоторое слияние фенофондов прибыловских и командорских котиков, и они более сходны друг с другом, чем с тюленьевскими и курильскими.

## ВЫВОДЫ

Результаты исследований показали перспективность фенетического метода в изучении популяций морских котиков. По фенетическим признакам лаптов дифференцированы популяции котиков на островах: Беринга, Медный, Тюлений, Св. Павла, Св. Георгия, определено сходство и различие этих животных.

В пределах ареала у северных морских котиков по фенофонду выделяются три центра фенообразования: острова Прибылова, Командорские острова и Курильские с островом Тюлений. На-

блюдается некоторое слияние фенофондов прибыловских и командорских котиков, и они более сходны друг с другом, чем с курильскими и тюленьевскими.

Выявлена наследственная обусловленность оторочки лаптов и дерматоглифики у морских котиков. Полученные данные могут быть использованы в определении процессов формирования отдельных гаремов (семей), демных группировок (нескольких семей) и лежбищ в целом. Форма оторочки лаптов может быть использована в качестве естественной метки при опознании котиков в процессе их изучения.

Результаты исследований показывают, что фенетические признаки в оторочке лаптов у детенышей котиков могут меняться по годам, что связано с изменением наследственности при внедрении в гаремы взрослых самцов и самок из других популяционных групп. Частота встречаемости основных фенов с течением времени варьирует незначительно. Устойчивость концентрации фенов указывает на то, что беринговская популяция котиков сохранила свой биологический статус развития и мало смешивается с другими популяциями этих животных.

Выделенные фенетические сходства беринговских котиков позволяют считать их одной популяцией и, исходя из этого, нужно проводить охранные мероприятия. Медновских котиков, имеющих фенетические различия, также следует считать одной популяцией и использовать в промысле отдельно, а животных на Урильем лежбище, представляющих наиболее мелкую, сравнительно изолированную группу зверей, необходимо оберегать от промысла, чтобы дать возможность быстрее увеличивать их воспроизводительный потенциал.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вейнгер Г.М., Дорошенко Н.В. 1982. Фенетические исслед. китообразных в южном полушарии // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 214–222.

Животовский Л.А. 1982. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 38–45.

Криминалистика. 1976 // Л.: Изд. Лен. университета. С. 142–145, 253–259.

Нестеров Г.А. 1977. Индивидуальное опознание морских котиков по внешним признакам // Морские млекопитающие Тихого океана. Владивосток. ТИНРО. С. 67–71.

Нестеров Г.А. 1981. Индивидуальное опознание морских котиков по дерматоглифике // Природа, № 7. С. 114–115.

- Нестеров Г.А.* 1985. Выделение неметрических признаков маркеров в строении оторочки передних лап северного морского котика // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 256–257.
- Нестеров Г.А.* 1988. Результаты и перспективы фенетического исследования популяционной структуры морских котиков *Callorhinus ursinus* // Фенетика природных популяций. М.: Наука. С. 140–148.
- Нестеров Г.А.* 1995а. Наследственная обусловленность оторочки лап и дерматоглифики у морских котиков // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. Вып. III. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 182–185.
- Нестеров Г.А.* 1995б. Пространственная структура популяции командорских котиков // Тез. докл. Междун. конф. по изучению и охране морских млекопитающих. М.: Наука. С. 74–75.
- Нестеров Г.А.* 2000а. Межгодовые изменения фенотипов в лапах у морских котиков на лежбищах о. Беринга // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Вып. V. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 188–191.
- Нестеров Г.А.* 2000б. Феногеография северных морских котиков // Материалы Международной конференции: Морские млекопитающие Голарктики. Архангельск: АрхНИРО. С. 290–294.
- Нестеров Г.А., Болтнев А.И.* 1984. О дифференциации популяций северных морских котиков *Callorhinus ursinus* L. // Морские млекопитающие Дальнего Востока. Владивосток: Наука. С. 121–126.
- Соболевский Е.И.* 1984. Изучение популяционной структуры северного морского котика *Callorhinus ursinus* (*Pinnipedia otariidae*) фенетическим методом // Зоол. журн. Т. LXIII. Вып. II. С. 1705–1712.
- Федосеев Г.А.* 1985. Краниологические (фенетические) особенности популяционных группировок тюленей и их экологическая обусловленность в Охотском море // Фенетика популяций. М.: С. 257–259.
- Эванс В., Яблоков А.В.* 1978. Особенности внутривидовой изменчивости окраски косаток (*Orcinus orca*) // Новое в изучении китообразных и ластоногих. М.: Наука. С. 102–114.
- Яблоков А.В.* 1980. Фенетика. М.: Наука. С. 1–132.
- Яблоков А.В.* 1982а. Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 3–14.
- Яблоков А.В.* 1982б. Перспективы использования неметрических вариаций при изучении популяционной биологии морских млекопитающих // Изучение, охрана и рациональное использование морских млекопитающих. Астрахань: КаспНИРХ. С. 416–418.