

МОСКОВСКОЕ ОБЩЕСТВО ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

БИОМЕТРИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1975

УДК 578.087.1

Сборник посвящен памяти известного советского биометрика Павла Викторовича Терентьева. Здесь охарактеризованы его исследовательские работы, приведен список научных трудов. Основная часть сборника состоит из статей, содержащих описания новейших биометрических методов и их применение. Показаны математический анализ возрастных различий, анализ различий коррелированных рядов, построение балльной оценки, новое в применении критерия «хи-квадрат», децильный интервальный классификационный метод, плюс-минус-балльная оценка воздействия, метод оценки применимости математических моделей биологических процессов, новейший способ оценки различий в течение двух процессов. Современные элементы биометрической теории представлены статьей «Спорные вопросы биометрии».

*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Московского университета*

Ответственный редактор *Н. А. ПЛОХИНСКИЙ*

Рецензенты:

докт. биол. наук, профессор *Е. С. Смирнов*,
канд. биол. наук *Е. Н. Родина*

© Издательство Московского университета, 1975 г.

$\frac{21004-047}{077(02)-75}$ 152-74

П. В. ТЕРЕНТЬЕВ

БИОМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ОКРАСКИ САЛАМАНДРЫ

Саламандры привлекали к себе внимание с древнейших времен, породив массу легенд, собранных Вурфбайном (Wurffbain, 1683). Позднее они стали предметом научного исследования, подробный очерк которого дал Коль (Cole) в качестве введения к сводке Фрэнсиса (Fransis, 1934). Пятнистая саламандра была описана еще Линнеем (Linnaeus, 1758) под именем «*Lacerta salamandra*», но выделена в особый род только 10 лет спустя Лауренти (Laurenti, 1768). Правильное современное название этого вида — *Salamandra salamandra* (L.) = *S. maculosa* Laug. Очерк экологии этого вида в нашей стране недавно дал Андреев (1956), а в Западной Европе — Фрейтаг (Freitag, 1955).

Большой интерес к окраске саламандры, состоящей из ярких желтых и черных пятен, возник в связи с нашумевшими опытами Каммерера (Kammerer, 1904, 1913). Систематики различают сейчас 8 типов окраски этого животного, придавая им ранг подвидов (Eiselt J., 1958; Mertens und Wermuth, 1960). В свете моих общих взглядов (Терентьев, 1957) я сомневаюсь в правильности такой концепции. Действительно точный подход к вопросу об изменчивости пятнистости саламандры дал только Э. Буленжер (Boulenger, 1911), опубликовавший обширный материал, собранный из разных мест ареала. К сожалению, он не провел статистической обработки своих данных. Взяв их и несколько изменив систему обозначений, я попытался применить к изменчивости окраски саламандры метод корреляционных плеяд (Терентьев, 1960).

Следуя правилам теории информации, можно свести особенности окраски к системе альтернативных ответов («бит»). Все тело животного было разделено на участки, причем нахождение в том или ином участке светлого (желтого или оранжевого) пятна считалось за плюс, а отсутствие за минус. Кроме того, учитывался пол (самец — плюс) и длина тела от конца морды до заднего края туловища (если < 100 мм, то плюс, а если > 100 мм, то минус). Поскольку у всех 56 изученных экземпляров всегда имелось светлое пятно на обоих верхних веках, признак этот был

исключен из рассмотрения. Таким образом, получилось 29 альтернативных признаков. Первый из них означает пол, а второй — длину тела. Значение признаков 3—25 понятно из рис. 1. Следует только заметить, что участки 8, 13, 18 и 23 расположены вдоль срединного ряда желез (над позвоночником), участки 6, 11, 16 и

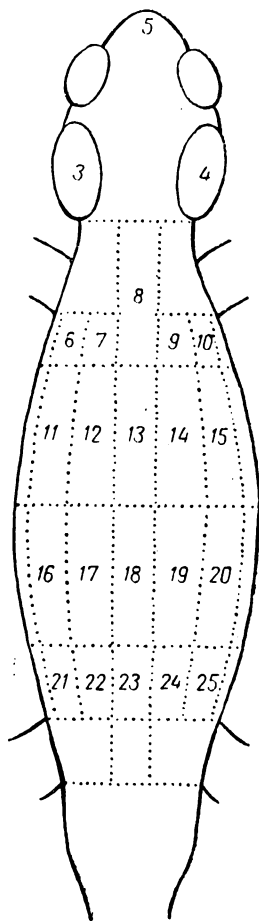


Рис. 1. Условное разделение тела саламандры на участки

21 — вдоль левого продольного ряда желез и участки 10, 15, 20 и 25 — вдоль правого. Признак 26 означает левый бок, а 27 — правый. Окраска горла зашифрована номером 28 и брюха — 29. Построение четырехполюсных таблиц позволило вычислить 406 следующих коэффициентов связи или ассоциации (Юл и Кендэл, 1960):

Таблица

Признаки	Q:	Признаки	Q:	Признаки	Q:	Признаки	Q:				
1	2	-0,10	2	29	-0,07	5	8	-0,77	7	17	1,00
1	3	1,00	3	4	0,00	5	9	1,00	7	18	-1,00
1	4	0,00	3	5	-0,04	5	10	0,04	7	19	-1,00
1	5	0,28	3	6	1,00	5	11	-0,50	7	20	-1,00
1	6	0,18	3	7	-1,00	5	12	1,00	7	21	1,00
1	7	1,00	3	8	-1,00	5	13	-0,81	7	22	1,00
1	8	-0,34	3	9	-1,00	5	14	1,00	7	23	-1,00
1	9	0,56	3	10	1,00	5	15	-0,40	7	24	-1,00
1	10	1,00	3	11	-0,52	5	16	-0,12	7	25	-1,00
1	11	0,04	3	12	-1,00	5	17	1,00	7	26	-1,00
1	12	0,04	3	13	-1,00	5	18	-0,76	7	27	-1,00
1	13	-0,14	3	14	-1,00	5	19	0,32	7	28	-1,00
1	14	1,00	3	15	-1,00	5	20	-0,70	7	29	-1,00
2	3	-1,00	3	16	-0,44	5	21	-0,25	8	9	-0,58
2	4	0,00	3	17	0,82	5	22	0,78	8	10	0,58
2	5	0,08	3	18	-0,18	5	23	-0,60	8	11	0,85
2	6	-0,10	3	19	-1,00	5	24	0,82	8	12	-0,58
2	7	-1,00	3	20	1,00	5	25	-0,09	8	13	0,96
2	8	0,35	3	21	1,00	5	26	-0,73	8	14	-1,00
2	9	-0,27	3	22	0,74	5	27	-0,74	8	15	0,36
2	10	0,27	3	23	-0,15	5	28	1,00	8	16	0,43
2	11	-0,07	3	24	1,00	5	29	1,00	8	17	-0,75
2	12	0,72	3	25	1,00	6	7	1,00	8	18	0,89
2	13	0,25	3	26	-1,00	6	8	0,68	8	19	-0,42
2	14	-1,00	3	27	1,00	6	9	-0,60	8	20	0,52
2	15	0,07	3	28	0,89	6	10	0,88	8	21	0,62
2	16	-0,55	3	29	0,59	6	11	0,68	8	22	-0,62
2	17	-0,63	4	5	0,00	6	12	-0,88	8	23	0,91
2	18	0,35	4	6	0,00	6	13	-0,18	8	24	-0,46
2	19	-0,06	4	7	0,00	6	14	1,00	8	25	0,46
2	20	-0,12	4	8	0,00	6	15	0,32	8	26	0,68
2	21	-0,04	4	9	0,00	6	16	1,00	8	27	0,76
2	22	-0,28	4	10	0,00	6	17	-0,39	8	28	-1,00
2	23	0,25	4	11	0,00	6	18	-1,00	8	29	-0,65
2	24	-0,37	4	12	0,00	6	19	-0,94	9	10	-0,69
2	25	-0,22	4	13	0,00	6	20	0,32	9	11	1,00
1	15	0,20	4	14	0,00	6	21	0,86	9	12	0,92
1	16	-0,05	4	15	0,00	6	22	1,00	9	13	-0,04
1	17	0,73	4	16	0,00	6	23	-0,06	9	14	1,00
1	18	0,01	4	17	0,00	6	24	-0,62	9	15	0,05
1	19	-0,32	4	18	0,00	6	25	0,62	9	16	0,10
1	20	0,04	4	19	0,00	6	26	0,66	9	17	0,96
1	21	-0,59	4	20	0,00	6	27	0,70	9	18	-0,19
1	22	0,33	4	21	0,00	6	28	1,00	9	19	0,79
1	23	-0,21	4	22	0,00	6	29	1,00	9	20	0,05
1	24	0,42	4	23	0,00	7	8	-1,00	9	21	1,00
1	25	0,35	4	24	0,00	7	9	1,00	9	22	0,77
1	26	0,00	4	25	0,00	7	10	1,00	9	23	-0,15
1	27	0,01	4	26	0,00	7	11	1,00	9	24	0,73
1	28	0,56	4	27	0,00	7	12	1,00	9	25	-0,73
1	29	0,45	4	28	0,00	7	13	-1,00	9	26	-0,02
2	26	-0,06	4	29	0,00	7	14	1,00	9	27	-0,11
2	27	-0,17	5	6	-0,61	7	15	1,00	9	28	-1,00
2	28	-0,27	5	7	1,00	7	16	1,00	9	29	0,11

Признаки		Q:	Признаки		Q:	Признаки		Q:	Признаки		Q:
10	11	0,54	12	24	0,29	15	27	0,68	19	29	-1,00
10	12	-0,69	12	25	-0,73	15	28	0,05	20	21	0,80
10	13	0,04	12	26	-1,00	15	29	0,35	20	22	-0,42
10	14	1,00	12	27	-1,00	16	17	0,36	20	23	0,36
10	15	0,80	12	28	-1,00	16	18	-0,10	20	24	-0,71
10	16	0,80	12	29	-1,00	16	19	-1,00	20	25	0,84
10	17	1,00	13	14	-1,00	16	20	0,51	20	26	0,51
10	18	0,19	13	15	0,75	16	21	0,94	20	27	0,46
10	19	-0,78	13	16	0,39	16	22	0,52	20	28	1,00
10	20	0,82	13	17	-0,40	16	23	0,30	20	29	0,22
10	21	0,36	13	18	-0,98	16	24	-0,13	21	22	1,00
10	22	1,00	13	19	0,32	16	25	0,40	21	23	0,67
10	23	-0,41	13	20	0,71	16	26	0,54	21	24	0,17
10	24	-0,29	13	21	0,33	16	27	0,61	21	25	0,32
10	25	0,92	13	22	-0,59	16	28	1,00	21	26	0,33
10	26	0,04	13	23	0,90	16	29	0,70	21	27	0,40
10	27	0,12	13	24	0,42	17	18	-0,53	21	28	1,00
10	28	1,00	13	25	0,17	17	19	-1,00	21	29	0,35
10	29	1,00	13	26	0,72	17	20	-0,17	22	23	-0,44
11	12	0,00	13	27	0,73	17	21	-0,10	22	24	0,62
11	13	0,71	13	28	-1,00	17	22	0,92	22	25	-0,32
11	14	1,00	13	29	-0,90	17	23	-0,78	22	26	-0,04
11	15	0,62	14	15	1,00	17	24	0,76	22	27	-0,12
11	16	0,80	14	16	1,00	17	25	-0,02	22	28	0,77
11	17	0,27	14	17	1,00	17	26	-0,04	22	29	0,67
11	18	0,55	14	18	-1,00	17	27	-0,12	23	24	0,24
11	19	1,00	14	19	-1,00	17	28	0,52	23	25	0,53
11	20	0,62	14	20	-1,00	17	29	0,64	23	26	0,34
11	21	0,58	14	21	1,00	18	19	0,17	23	27	0,33
11	22	0,44	14	22	1,00	18	20	0,62	23	28	-1,00
11	23	0,37	14	23	-1,00	18	21	0,21	23	29	0,83
11	24	0,09	14	24	-1,00	18	22	-0,69	24	25	0,24
11	25	0,50	14	25	-1,00	18	23	0,93	24	26	-0,42
11	26	0,57	14	26	-1,00	18	24	-0,08	24	27	-0,26
11	27	0,64	14	27	-1,00	18	25	0,34	24	28	0,29
11	28	0,00	14	28	-1,00	18	26	0,41	24	29	0,59
11	29	0,00	14	29	-1,00	18	27	0,39	25	26	0,17
12	13	-0,04	15	16	0,76	18	28	-1,00	25	27	0,26
12	14	1,00	15	17	-0,17	18	29	-0,94	25	28	-0,29
12	15	0,05	15	18	0,49	19	20	1,00	25	29	0,42
12	16	-0,46	15	19	-0,72	19	21	-0,88	26	27	1,00
12	17	0,85	15	20	0,57	19	22	-1,00	26	28	-0,04
12	18	-0,19	15	21	0,73	19	23	0,21	26	29	-0,04
12	19	0,78	15	22	0,05	19	24	0,86	27	28	-0,11
12	20	-0,50	15	23	-0,08	19	25	-0,48	27	29	0,08
12	21	-0,36	15	24	-0,64	19	26	-0,38	28	29	1,00
12	22	0,36	15	25	-0,14	19	27	-0,45			
12	23	-0,15	15	26	0,62	19	28	-1,00			

Первым шагом анализа полученных коэффициентов является составление из них ряда распределения:

0,0 0,1 0,2 0,3 0,4 0,5 0,6 0,7 0,8 0,9 1,0

68 32 24 31 24 27 28 32 19 121.

Колебания в частотах объясняются, во-первых, тем, что ряд несколько растянут и, во-вторых, некоторым несовершенством самого показателя Q . Укоротить ряд нетрудно, но при этом утра-

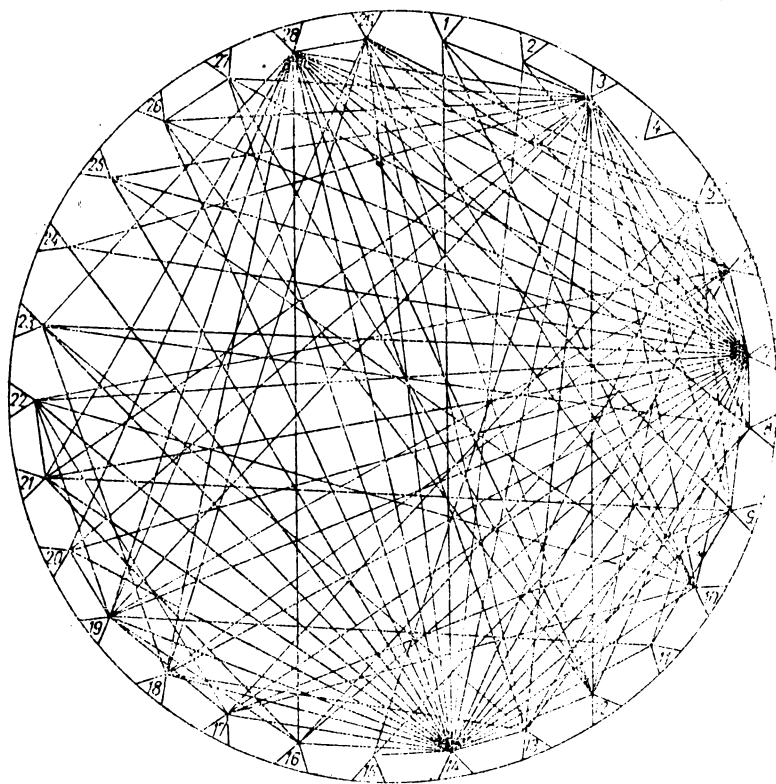


Рис. 2. Корреляционное кольцо на уровне $|Q| < 0,9$

тится четкость границы между вне- и внутривидными связями (в данном случае $Q < 0,9$). Хорошо известные недостатки показателя ассоциации (особенно при приближении к 0 и 1) окупаются простотой его вычисления и несущественны для поставленной в данной работе цели. Учитывая все сказанное, ясно, что окраска саламандры представляет собой высокоинтегрированную систему и потому рассмотрение ее структуры нет смысла начинать ниже сечения корреляционного цилиндра на уровне $Q=0,9$. Построение корреляционного кольца на уровне $Q < 0,9$ (рис. 2) показывает, что даже на столь высоком уровне все признаки, кроме 4-го, связаны

друг с другом. Очевидно, перед нами единая плеяда, имеющая при данной мощности ($G=28$) довольно значительную крепость ($D = \frac{120}{378} = 0,32$). Попытки «развернуть» корреляционную плеяду, избегая перекреста связей, оказались безуспешными. Значит, по форме ($=C$) плеяда отвечает «сети».

Как известно, плеяды, имеющие конструкцию сети, вместо единого центра имеют несколько второстепенных. При этом «снятие» признака-индикатора методом парциальной корреляции теряет свой смысл. В нашем случае на корреляционном кольце хорошо заметно несколько второстепенных центров. Некоторые из них заслуживают объединения. В итоге получаем три центра: (1) — левая паротиды (признак 3-й), (2) — левая и правая часть начала спины (признаки 7+12+9+14), (3) — нижняя поверхность тела (признаки 28+29). Влияние пола (признак 1-й) сравнительно слабо: у самцов несколько чаще появляются светлые пятна в участках 3, 7, 10 и 14. О влиянии возраста лучше пока не говорить, ибо материал исследования не включал молодых животных.

Перейдем к биологическому осмысливанию полученного. Классическая генетика рассматривает пятнистость как случай множественного аллеломорфизма, чаще всего трактуя ее с чисто количественной стороны (процент покрытия пятнами общей поверхности тела). Однако реально мыслящий биолог не может считать равноценными два равновеликих пятна, если они расположены на разных частях тела животного. Пятнистость есть не только количественный, но и качественный признак.

Более полувека назад Аллен (Allen, 1904) выдвинул идею «центров пигментации», поддержанную затем рядом авторов. Случаю, когда эти центры располагаются симметрично, Геккер (Häcker, 1918) дал название «метамеройдной пятнистости». Большинство экземпляров саламандр имеет неправильное расположение пятен, но разновидность «*terrestris* Lac., 1788 «=» var. *taeniata* Dür., 1897 «=» var. *quadri — virgata* Dür., 1897» (Schreiber, 1912: 128) подходит под термин Геккера.

На основании обширной литературы и собственных наблюдений Н. А. Ильин (1928: 261—264) подверг теорию пигментных центров основательной критике и показал, что пигментных центров как изолированных образований фактически не существует. Им было обосновано учение о «центрах депигментации», восходящее еще к работам Ч. Рулье (Rouillier, 1854) и Л. Адамца (Adametz, 1905). Особенно ясной становится принципиальная разница между двумя изложенными взглядами, если сделать из каждого из них филогенетические выводы: с точки зрения центров пигментации исходная форма была светлой и на ней появлялись темные пятна. Напротив, второй взгляд постулирует у исходной формы сплошную темную окраску. Не следует абсолютизировать это положение, но внутри ограниченных групп (род или семейство) оно, видимо, верно.

То, что окраска разных участков тела саламандры составляет одну корреляционную плеяду, совпадает с вышеприведенным мнением Н. А. Ильина. Меланины возникают в организме из аминокислот тирозина и триптофана, под влиянием тирозиназы. Последний фермент был найден в коже земноводных (Gessard, 1904). Косвенные и прямые (Paris, 1924) наблюдения показывают, что меланины возникают в тех местах, где у земноводных метаболизм особенно интенсивен.

Общеизвестно, что кожа земноводных является местом усиленного газообмена (Herter, 1941 : 30—33). Значит, можно допустить, что нормой является темная окраска, а светлые пятна — местами депигментации. Если это верно, то в корне меняются наши представления о филогенетических взаимоотношениях видов саламандр.

Обычно считают, что *Salamandra atra* Laug. произошла от *Salamandra salamandra* (Noble, 1931 : 54), хотя Шрейбер (Schreiber, 1912 : 142—143) категорически возражал против допущения, что *Salamandra atra* поднялась в горы «произвольно» или в порядке расширения ареала. Ему пришлось допустить постепенный подъем вверх первоначального места обитания — гипотеза довольно рискованная. Напротив, теперь можно дать более простое объяснение — предположить, что доледниковая саламандра была темной, а в теплое послеледниковое время из нее возник более депигментированный вид. Таким образом, *Salamandra atra* представляет собой ледниковый реликт, уцелевший в Альпах. Случай этот, видимо, параллелен альпийскому зайцу-беляку *Lepus timidus varronis* Miller (Шарфф, 1918 : 141—142; Гептнер, 1936 : 210). Эта точка зрения подтверждается также тем, что личинки *Salamandra salamandra* приобретают желтые пятна в онтогенезе, тогда как личинки и молодь *Salamandra atra* всегда темные (Düringen, 1897 : 579—580; Schreiber, 1912 : 135). Во время самого ледникового периода саламандр в горах, вероятно, не было. Часть их поднялась туда при последующем потеплении, тогда как основная масса сильно видоизменилась. Этим обходится затруднение, отмеченное И. Г. Пидопличко (1951 : 209).

Как же можно представить себе физиологический механизм появления светлых пятен у саламандры? Изучение окраски кроликов сперва В. Шульцем (Schultz, 1915—1916), потом Н. А. Ильиным (1926) показало, что наследственные факторы передают не самое окраску, а норму реагирования тканей на условия среды. Пятнистость же возникает потому, что разные части тела имеют различные пороги раздражения.

Работы Л. Я. Бляхера (1928), равно как и многих других, показали, что развитие признаков земноводных также определяется порогами раздражения. Таким образом, есть все основания придерживаться такой точки зрения и по отношению к частному случаю окраски саламандры. Весьма вероятно, что та полемика, которая возникла примерно четверть века назад вокруг опытов

П. Каммерера и которая остается неразрешенной до наших дней (Boulenger, 1921; Przibram und Dembowski, 1922; Herbst, 1924; Mac Bride, 1925; Lantz, 1926; Biedermann, 1926; Herbst und Ascher, 1927), объясняется тем, что экспериментаторы стояли на неправильных позициях.

Комбинированное влияние света, температуры и влажности на окраску саламандры несомненно, но форма его воздействия и размеры порогов раздражения еще подлежат определению. Для этого очень желательно, чтобы экспериментаторы вновь вернулись к опытам с окраской саламандры. Пока же можно сделать предварительный вывод в области систематики: вероятно, «подвиды» *Salamandra salamandra*, которые сейчас различаются (Mertens und Wermuth, 1960), представляют собой случай морфической изменчивости в смысле Семенова-Тяншанского (1910).

Если сейчас еще нельзя с определенностью назвать причины депигментации саламандры, то можно установить некоторые эмпирические закономерности этого процесса. Вероятность появления светлого пятна на любом из обследованных участков тела саламандры равняется $0,61 \pm 0,07$. Для намеченных в данной статье основных центров депигментации эта величина будет заметно выше: веки $1,00 \pm 0,00$, паротиды $0,96 \pm 0,03$, передняя часть спины $0,96 \pm 0,03$, нижняя поверхность животного $0,85 \pm 0,05$.

Приведенные цифры намечают относительную высоту порогов раздражения. Если разделить туловище на четыре последовательных участка, то не удастся установить достоверной разницы между ними. Вероятность депигментации переднего участка (признаки 6+7+8+9+10) равна $0,50 \pm 0,07$, второго (признаки 11+12+13+14+15) — $0,58 \pm 0,07$, третьего (признаки 16+17+18+19+20) — $0,57 \pm 0,07$ и самого заднего (признаки 21+22+23+24+25) — $0,48 \pm 0,07$. Напротив, продольные полосы реально разнятся друг от друга. Наиболее стойко черная окраска держится на продольных полосах, совпадающих с серией боковых кожных желез: вероятность депигментации для левой из них (признаки 6+11+16+21) равна $0,19 \pm 0,05$, а для правой (признаки 10+15+20+25) составляет $0,20 \pm 0,05$. Несколько чаще появляются светлые пятна вдоль срединной продольной полосы (признаки 8+13+18+23) и на боках (признаки 26+27) — вероятность депигментации в первом случае $0,45 \pm 0,07$ и во втором — $0,46 \pm 0,07$. Наиболее часто исчезает пигмент на двух полосах, идущих справа и слева от центральной (признаки 7+12+17+29 и 9+14+19+27). В обоих случаях вероятность депигментации равна $0,92 \pm 0,04$. Это совпадает с общими филогенетическими тенденциями в окраске земноводных, отмеченными Ф. Вернером (Werner, 1892) для разных семейств этого класса. Не противоречат этому и наблюдения М. Линдена (Linden, 1900) над ранней закладкой продольных полосок у личинок тритонов.

Вероятна связь большей стойкости меланина с ходом важнейших подкожных кровеносных стволов. Тенденция к симметрии

в окраске может быть выявлена вычислением среднего значения коэффициента связи между окраской участков, входящих в состав более крупных районов тела и расположенных симметрично справа и слева от продольной оси тела. Среднее значение Q для всех изученных признаков равно 0,56 и практически не отличается от аналогичной величины, вычисленной только для окраски и равной 0,59. Связь между крайними продольными полосами (признаки 6+11+16+21 и 10+15+20+25) совпадает по среднему значению Q с окраской в целом — 0,57. Напротив, связь между двумя более внутренними продольными полосами (признаки 7+12+17+22 и 9+14+19+24) значительно выше 0,88. Это еще раз подтверждает ту точку зрения, что индивидуальностью в окраске саламандр обладают не черные, а светлые пятна.

Выводы

1. Окраска туловища пятнистой саламандры составляет одну корреляционную плеяду, лишенную единого признака — индикатора, но имеющую несколько второстепенных центров («сеть»).

2. Появление светлых пятен в окраске животного правильнее рассматривать как вторичное возникновение центров депигментации, вызванное топографическими различиями порога раздражения ткани.

3. Пятнистая и черная альпийская саламандры являются потомками единой доледниковой формы, в окраске которой полностью отсутствовали или были слабо развиты светлые пятна. Современная альпийская саламандра представляет собой ледниковый реликт, поднявшийся в горы при послеледниковом потеплении.

4. Весьма вероятно, что различаемые ныне «подвиды» пятнистой саламандры в действительности представляют собой случай морфической изменчивости.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев И. Пятнистая саламандра. «Уч. зап. Кишиневского ун-та», 1956, т. 23, № 2, стр. 11—126.

Бляхер Л. Я. Материалы по механике метаморфоза амфибий. «Тр. лаборат. экспер. биол. Моск. зоопарка», 1928, т. 4, стр. 125—173.

Гептнер В. Г. Общая зоогеография. М.—Л., Биомедгиз, 1936.

Ильин Н. А. Исследование по влиянию температуры на пигментацию горностаявых кроликов. «Тр. лаборат. экспер. биол. Моск. зоопарка», 1926, т. 1.

Ильин Н. А. Распределение и наследование белых пятен у морской свинки. Там же, 1928, т. 4, стр. 255—349.

Пидопличко И. Г. О ледниковом периоде. Киев, 1951.

Семенов-Тяньшанский А. П. Таксономические границы вида и его подразделений. «Зап. Акад. наук», 1910, т. 25, вып. 8, № 1.

Терентьев П. В. О применимости понятия «подвид» в изучении внутривидовой изменчивости. «Вестн. Ленингр. ун-та», 1957, № 21, стр. 75—81.

Терентьев П. В. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд. В сб.: «Применение математических методов в биологии». Изд-во ЛГУ, 1960.

Шарф Р. Ф. Европейские животные, их геологическая история и географическое распространение. М., 1918.

Юл Дж. и Кэндел М. Дж. Теория статистики. М., Госстатиздат, 1960.

Adametz L. Die biologische und züchterische Bedeutung der Hautfärbung. «Jahrb. d. landw. Pflanzen-und Tierzuchtung», 1905, Bd. 2, SS. 1—60.

- Allen G. M. The heredity of coat colour in mice. «Proc. Amer. Acad. Arts and Sci.», 1904, vol. 40, pp. 61—163.
- Biedermann W. Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. «Ergebn. Biol.», 1926, Bd. I, SS. 1—342.
- Boulenger E. G. A Contribution to the Study of the Variations of the Spotted Salamander. «Proc. Zool. Soc. London», 1911, pp. 323—347.
- Boulenger E. G. Experiments on Colour changes of the Spotted Salamander. «Proc. Zool. Soc. London», 1921.
- Dürigen B. Deutschlands Amphibien und Reptilien. Magdeburg, 1897.
- Eiselt J. Der Feuersalamander Salamandra salamandra (L.), Beiträge zu einer taxonomischen Synthese. «Abh. und Berichte für Naturkunde und Vorgesichte», 1958, Bd. X, Nr. 6, S. 154.
- Faris H. S. A study of pigment in embryos of Amblystoma. «Anat. Rec.», 1924, vol. 27, pp. 63—76.
- Fransis E. T. B. The Anatomy of the Salamander. Oxford, University Press, 1934.
- Freytag G. E. Feuersalamander und Alpensalamander. Wittenberg Lutherstadt, Ziemsen Verlag, 1955.
- Gessard M. C. Sur deux phénomènes de coloration dus à la tyrosinase. «Compt. rend. Soc. biol.», 1904, vol. 56, pp. 285—286.
- Häcker V. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phähogenetik). Jena, G. Fischer, 1918.
- Herbst C. Die Weiterzucht der Tiere in gelber und schwarzer Umgebung. «Arch. Entw.-Mech.», 1924, Bd. 102, SS. 130—167.
- Herbst C. und Ascher F. Der Einfluss der Beleuchtung von unten auf das Farbkleid des Feuersalamanders. «Arch. Entw.-Mech.», 1927, Bd. 112, SS. 1—160.
- Herter K. Die Physiologie der Amphibien. In: «Kükenthal's Handbuch der Zoologie». Berlin, 1941, Bd. 6, Zweite Hälfte, fig. 3.
- Kammerer P. Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von *S. atra* und *maculosa*. «Arch. Entw.-Mech.», 1904, Bd. 17, SS. 165—264.
- Kammerer P. Das Farbkleid des Feuersalamanders in seiner Abhängigkeit von der Umwelt. «Arch. Entw.-Mech.», 1913, Bd. 36, SS. 4—193.
- Lántz L. A. Bemerkungen zu K. Herbsts Farbenanpassungsversuchen an Feuersalamandern, Blätter f. Aquarien- und Terrarienkunde, 1926, Bd. 37, H. 15, SS. 375—376.
- Laurenti J. N. Specimen medicum, exhibens synopsis Reptilium emendatum cum experimentis circa venena et antidota. Vienna, 1768.
- Linden M. Die ontogenetische Entwicklung der Zeichnung unserer einheimischen Molche. «Biol. Zbl.», 1900, Bd. 20, SS. 144—167, 226—241.
- Linnaeus C. Systema Naturae, ed. X. Holmiae, 1758.
- Mac Bride E. W. The Influence of the Colour of the Background on the Colour of the Skin of Salamandra maculosa. «Proc. Zool. Soc. London», 1925, pp. 983—993.
- Mertens R. und Wermuth H. Die Amphibien und Reptilien Europas. Frankfurt a. M., 1960.
- Noble G. K. The Biology of the Amphibia. N. Y., 1931.
- Przibram H. und Dembowski J. Der Einfluss gelber und schwarzer Umgebung der Larve auf die Fleckenzeichnung des Vollmolches von Salamandra maculata Laur. forma typica. «Arch. Entw.-Mech.», 1922, Bd. 50, SS. 108—146.
- Rouillier Ch. Repartition des taches blanches sur les animaux domestique. «Bull. Soc. Imp. Naturalist. Moscou», 1854, Bd. 27, SS. 459—473.
- Schreiber E. Herpetologia europaea, ed. 2. Jena, G. Fischer, 1912.
- Schultz W. Schwarzfärbung weisser Haare durch Razer und die Entwicklungsmechanik der Farben von Haaren und Federn. «Arch. Entw.-Mech.», 1915—1916, vol. 41, p. 535 et seq.; vol. 42, p. 139 et seq.
- Werner F. Untersuchungen über die Zeichnung der Wirbelthiere. «Zool. Jahrb., Syst.», 1892, Bd. 6, SS. 155—229.
- Wurffbain J. P. Salamandrologia. Norimbergae, 1683.