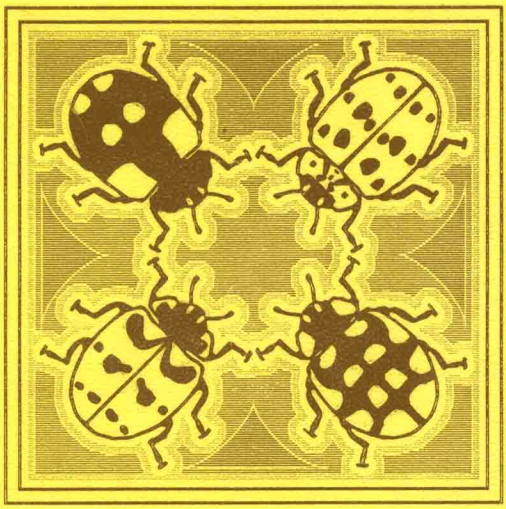

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ФЕНЕТИКА

ИЗДАТЕЛЬСТВО НАУКА

Российская Академия Наук
Институт биологии развития им. Н.К.Кольцова

Центр экологической политики России

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ФЕНЕТИКА

Москва
"Наука"
1997

УДК 575
ББК 28.04
П 41

Рецензенты:
доктор биологических наук, профессор Л.А. Животовский
доктор биологических наук С.Г. Васецкий

Ответственный редактор:
член-корреспондент РАН, доктор биологических наук А.В. Яблоков

Популяционная фенетика. М.: Наука, 1997. 254 с., ил.
ISBN 5-02-004522-5

Настоящий сборник продолжает серию публикаций посвященных новому направлению популяционных исследований — популяционной фенетике или фенетике природных популяций и основан на материалах Международной конференции по новым методам популяционных исследований прошедшей в Москве 23-27 октября 1995 г. Часть работ посвящена описанию фенофонда — максимально большего числа дискретных вараций фенотипа разных видов. Следующая группа статей — традиционно популяционно-фенетические исследования посвященные феногеографии. Сборник предназначен для биологов изучающих природные популяции.

Без объявления
ISBN 5-02-004522-5

© С.О.Сергиевский, Е.П. Климец, Е.А.Артемьева и др., 1997
© Д.В.Щепоткин, 1997
дизайн и оригинал-макет
© Центр экологической политики России,1997
© Российская академия наук, 1997

УДК 599.321.591.151

ФЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ОТДАЛЕННЫХ ПОСЛЕДСТВИЙ РАДИАЦИОННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*Clethrionomys glareolus*)

А.Г. Васильев, И.А. Васильева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия

В 1954 г. на Тоцком полигоне в Оренбургской области после ядерного взрыва образовался радиоактивный след, протянувшийся на северо-восток региона. Местное население, соприкасаясь с фактором радиоактивного следа, испытывает на себе его негативное влияние более 40 лет. Хорошо известно, что облучение может вызывать не только различные заболевания, но и генные и геномные мутации и как следствие приводить к серьезным нарушениям индивидуального развития. В итоге могут возникать уродства и врожденные аномалии строения. Уже сегодня важно знать, что произойдет в популяции человека с течением лет, когда сменится не один десяток поколений и уровень радиоактивного загрязнения приблизится к норме? Проявятся ли отдаленные последствия пережитых популяцией радиоактивных катастроф в индивидуальном развитии будущих поколений людей? Увеличится ли частота крупных и мелких уродств и чаще ли на загрязненной радионуклидами территории будут наблюдаться врожденные уродства ?

Хорошо известно, что за время существования одного человеческого поколения у видов с самым коротким жизненным циклом, т.е. грызунов-эфемеров, сменится до 75 поколений. Таким образом, появляется уникальная возможность на примере популяций этих модельных видов "заглянуть" в отдаленное будущее человеческой популяции, живущей на той же самой загрязненной радионуклидами территории. Специальные исследования показывают, что млекопитающие более радиочувствительны, чем другие группы животных. У большинства мелких млекопитающих величины полулетальных доз (ЛД 50/30) при остром облучении рентгеновскими или гамма-лучами лежат в пределах 1,5—14 Гр. Показана возможность экстраполяции в определенных пределах результатов экотоксикологического анализа с этой группы млекопитающих на человека (Безель,1987). Установлено, что некоторые грызуны и другие млекопитающие являются избирательными накопителями радионуклидов, т.е. видами-радиофорами (Ильенко, Крапивко, 1993). На территории Оренбургской области таким индикаторным модельным видом-радиофором является рыжая лесная полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreb.,1780). Популяции рыжей полевки

© А.Г. Васильев, И.А. Васильева, 1997

обитают на территории радиоактивного следа в Оренбургской области в зонах с разной степенью радиоактивного загрязнения в течение, по крайней мере, 100—120 поколений с момента Тоцкого ядерного взрыва. Выбор данного вида как модели для проведения экологических исследований определен тем, что популяции рыжей полевки достаточно многочисленны, приурочены к наиболее загрязненным радионуклидами лесным экосистемам и ведут относительно оседлый и роющий образ жизни, т.е. длительно и прямо испытывают воздействие радиоактивного загрязнения на больших территориях.

Цель настоящего исследования поэтому заключалась в оценке возможных отдаленных феногенетических последствий ядерного взрыва у модельного вида-радиофора — рыжей полевки в районах, расположенных по осевой части следа и за его пределами на основе фенетического анализа встречаемости морфологических аномалий и уродств скелета, который допускает возможность генетической интерпретации обнаруживаемых различий (Тимофеев-Ресовский и др.,1973; Яблоков,1980). Анализ таких мелких морфологических аберраций (фенов) и уродств скелета часто используется при исследовании влияния различных факторов среды на индивидуальное развитие организмов в популяциях, включая радиоактивное загрязнение территории (Яблоков,Ларина,1985; Захаров,1987; Захаров, Кларк,1993; Vasilyev,Vasilyeva,1995; Васильев и др.,1996).

Выборки рыжей полевки были получены в августе 1994 г. из четырех удаленных друг от друга популяций: 1- контрольной (окрестности деревни Кристалка); 2- тоцкой (окр. с.Тоцкое); 3- кинзельской (окр. дер.Кинзелька); 4- старобогдановской (окр. пос.Пушкинский). Схема географического расположения выборок приведена на рис.1. Исследуемые поселения полевок значительно удалены друг от друга (от 40 до 85 км), поэтому могут рассматриваться в качестве самостоятельных популяций. Участок 2 у с.Тоцкое можно, по-видимому, отнести, судя по современной радиационной обстановке, к дополнительному контрольному. Однако, так как при ядерном взрыве эта популяция была расположена всего в нескольких километрах (5—8 км) от эпицентра, следует оценивать возможный феногенетический эффект и в этой популяции наряду с участками 3 и 4, над которыми непосредственно прошел радиоактивный след. Скорость ветра незадолго до и в течение нескольких часов после ядерного взрыва достигала 80—90 км/ч, поэтому, значительная масса коротко- и долгоживущих радионуклидов из образовавшегося пылевого столба, достигавшего в высоту 15 км, выпала через очень небольшой временной отрезок как на участок 3, так и на участок 4, а в районе участка 2 загрязнение радионуклидами исходно оказалось минимальным. Основным воздействием на местную популяцию у с.Тоцкое было облучение в момент сразу после ядерного взрыва. На участках 3 и 4 воздействие в основном определялось сильным загрязнением радионуклидами в первые годы после взрыва.

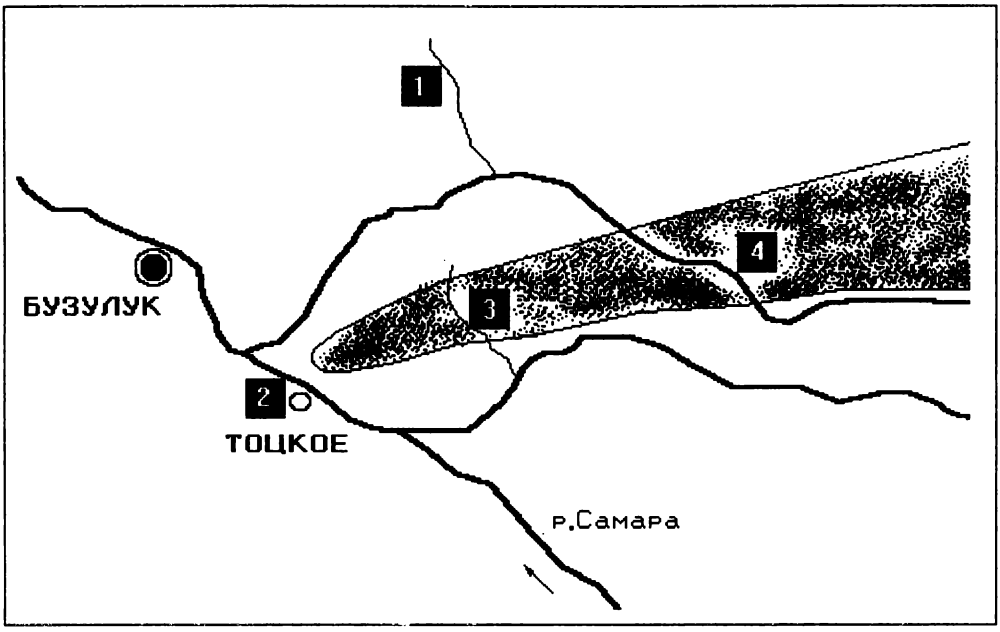

Рис.1. Схема расположения точек сбора материала в Оренбургской области. Популяции: 1 — контрольная, 2 — тоцкая, 3 — кинзельская, 4 — старобогдановская. Напылением указаны направление и первоначальные границы радиоактивного следа, образовавшегося после Тоцкого ядерного взрыва

Сбор материала проводился в сходных пойменных лесных биотопах, расположенных в понижениях рельефа местности, где, как правило, потенциальное накопление радионуклидов наиболее существенно (Криволуцкий и др.,1988). Всего отработано 1000 ловушко-суток и отловлено 253 экз. рыжей полевки. Фенетический анализ проведен на группе сеголетков рыжей полевки по частотам встречаемости фенов неметрических признаков, представляющих собой мелкие и крупные морфогенетические аберрации и уродства в строении черепа и зубной системы (рис.2). Расчет фенетических дистанций между выборками по комплексу частот фенов проведен по формуле Хартмана (Hartman, 1980).

Результаты анализа суммарной бета-активности в зольных остатках костно-мышечной ткани рыжих полевок представлены в табл. 1. Эти данные характеризуют суммарную бета-активность без учета конкретного радионуклидного состава. Следует заранее подчеркнуть, что в настоящее время радиационная обстановка в исследуемых районах в основном близка к норме и можно было ожидать лишь локальных очагов загрязнения в биоценозах аккумулятивного типа (Криволуцкий и др.,1988), а также некоторых следовых эффектов по трассе прохождения радиоактивного облака.

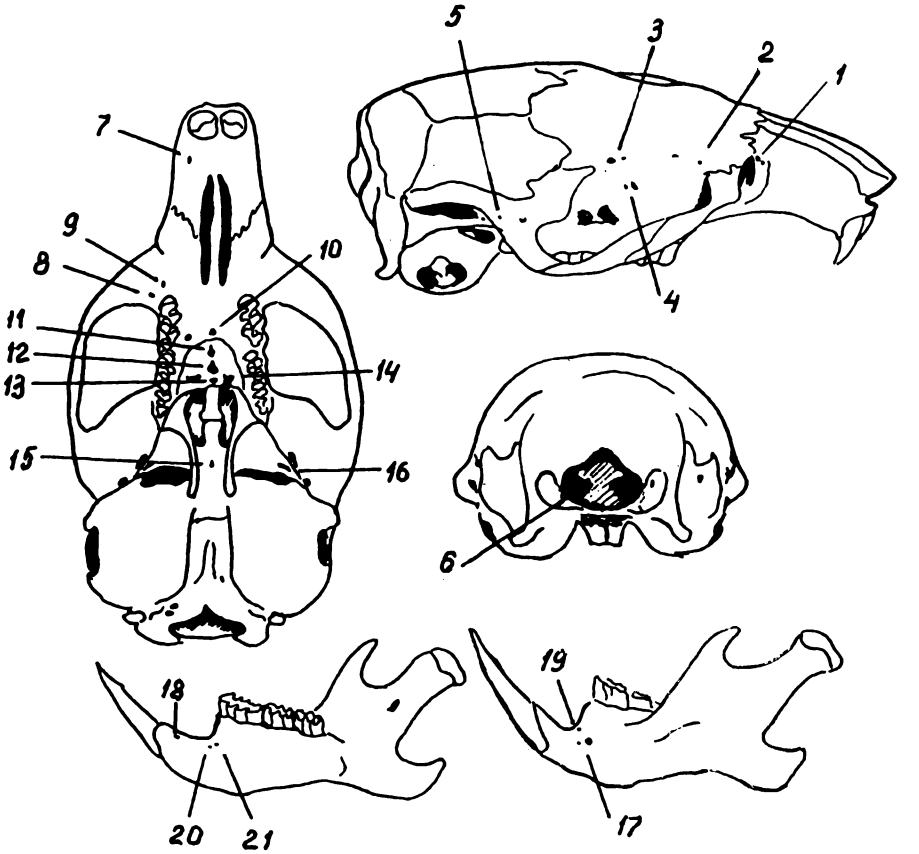

Рис. 2. Схема расположения неметрических признаков на черепе рыжей полевки 1—21 — номера признаков (U — небилатеральные признаки; * — признаки, использованные для расчета фенетической дистанции): 1 — удвоенное предорбитальное отверстие; 2 — дополнительное переднелобное отверстие; 3- удвоенное лобное отверстие; 4 — удвоенное решетчатое отверстие; 5* — *Meatus temporalis superior* — верхнее положение височного хода; 6 — боковое подъязычное отверстие; 7* — боковое предчелюстное отверстие; 8* — боковое верхнечелюстное отверстие в области скулового отростка; 9 — верхнечелюстное отверстие; 10 — выпадение фрагмента верхней челюсти в области неба; 11U* — *Fenestra palatina* I; 12U — *Fenestra palatina* II; 13U — *Fenestra palatina* III; 14 — *Margo palatinus posterior disjunctus* — задний край неба не замкнут; 15U — медиальное отверстие на основной клиновидной кости; 16 — дополнительная костная перегородка в области овального отверстия; 17* — удвоенное подбородочное отверстие; 18 — переднее околорезцовое отверстие нижней челюсти; 19* — околозубное медиальное отверстие нижней челюсти; 20* — околозубное лингвальное отверстие нижней челюсти; 21* — дополнительное лингвальное отверстие нижней челюсти

Таблица 1. Концентрация смеси бета-активных веществ в костно-мышечной ткани рыжей полевки (суммарная бета-активность, эталонировка по ^{90}Sr, Бк/кг сух.массы)

Популяция	M ± m	Станд.откл.	n
Контрольная	284.84 ± 0.89	67.925	86
Тоцкая	280.40 ± 1.10	55.177	47
Кинзельская	327.52 ± 1.58	69.901	29
Старобогдановская	302.00 ± 2.11	31.200	8

Для оценки возможных межпопуляционных различий по концентрации суммы бета-активных веществ в костно-мышечной ткани рыжих полевок было проведено множественное сравнение показателей суммарной бета-активности (расчет по стронцию-90, Бк/кг сухой массы) S-методом Шеффе (1980). В целом фактор межпопуляционных различий по концентрации смеси бета-активных веществ в тушках рыжих полевок оказался статистически значим ($p< 0.01$). Это указывает на то, что межпопуляционные различия по содержанию смеси бета-активных веществ в костно-мышечной ткани полевок хорошо выражены и носят неслучайный характер. Однако при попарном сравнении выборок S-методом Шеффе по этому параметру только по двум контрастам обнаружены статистически достоверные различия: контрольная и тоцкая популяции по сравниваемому параметру отличаются от кинзельской. Возможно, лишь из-за небольшого объема выборки рыжих полевок в старобогдановской популяции тенденция к повышенной концентрации смеси бета-активных веществ в этой группе зверьков оказалась статистически недоказанной. Таким образом, концентрация смеси бета-активных веществ в тушках рыжих полевок на импактном участке 3 (окрестности с. Кинзелька) достоверно больше, чем в контроле и тоцкой популяции. Это отражает, вне сомнения, следовой эффект, так как именно окрестности с.Кинзелька из прочих изученных территорий были в первую очередь накрыты радиоактивным облаком после взрыва.

Фенетический анализ состава аберраций строения черепа показал следующую картину. В обеих импактных выборках была обнаружена уникальная редукция височных отростков теменной кости (в старобогдановской — 12,5%, в кинзельской 3,5%). Лишь в кинзельской популяции были найдены такие единичные крупные нарушения в структуре черепа, как вырезка центральной части заднего края нёба и полное зарастание овального отверстия. Единичные серьезные аберрации найдены и в контрольной популяции. Наибольший интерес представляет уникальное уродство, связанное с полным разделением третьего верхнего коренного зуба и формированием самостоятельного "четвертого" верхнего коренного зуба на основе призм талонуса третьего верхнего коренного зуба. За 20 лет наблюдений в

более чем 30 удаленных популяциях рыжей полевки, обитающих на территории Оренбургской и Самарской областей, а также Башкирии авторы никогда не обнаруживали подобного феномена. Аномалия зубной системы такого уровня, безусловно, может рассматриваться как крупная мутация. В этой же популяции найдены два случая появления марки на талонусе третьего коренного зуба, которые встречаются в природе крайне редко и тоже имеют, как известно, мутационную природу (Яблоков, Ларина, 1985).

В тоцкой популяции рыжей полевки, которая исходно была расположена вблизи Тоцкого полигона в момент испытаний, были обнаружены крупные выпадения фрагмента верхней челюсти в области нёба (15,8%). Такие же нарушения встретились, но с низкой частотой (3,4%) и с заметно меньшей экспрессивностью и в контрольной популяции. В той же тоцкой популяции, кроме этого, была обнаружена повышенная концентрация характерных окнообразных выпадений фрагментов нёбной кости, расположенных тремя последовательными "окнами" на нёбной кости в ее передней, средней и задней частях. Только в тоцкой популяции была обнаружена полная редукция костной перегородки между овальным и круглым отверстиями черепа. Все эти случаи вполне могут быть связаны с замедлением процесса окостенения черепа. Известно, что такие нарушения могут проявиться в виде различного рода деформаций скелета грызунов, выпадений фрагментов костей (особенно покровных) у животных, обитающих на загрязненной радиоактивными продуктами деления территории (Корзинкин,1962; Ильенко,1974). В нашем распоряжении была выборка рыжей полевки из тоцкой популяции, отловленная в конце лета 1982 г. в том же пойменном лесном массиве, что и в 1994 г. Примечательно, что за 12 лет, которые эквивалентны приблизительно 30—36 поколениям полевок, доля всех нёбных аберраций в тоцкой популяции существенно возросла (табл.2).

Таблица 2. Сравнение доли крупных аберраций в виде окнообразных выпадений костной ткани в области нёба в тоцкой популяции в разные (1982 и 1994) годы, в %

Аберрация	Год		χ^2
	1982	1994	
Fenestra palatina I	4.0	28.0	8.46 ($p < 0.01$)
Fenestra palatina II	6.3	12.0	0.67 ($p > 0.05$)
Fenestra palatina III	2.1	4.0	0.20 ($p > 0.05$)
Выпадение фрагмента верхней челюсти в области нёба	1.8	15.4	5.06 ($p < 0.05$)

Несмотря на то, что статистически достоверно увеличение частоты окнообразного выпадения кости наблюдается только по двум признакам, по двум другим также наблюдается тенденция к увеличению частоты аберра-

ции от 1982 к 1994 г. Следует отметить, что такие же выпадения фрагмента нёба были обнаружены в популяции красной полевки, обитающей в загрязненной радионуклидами зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС) в Свердловской области.

Наряду с крупными аберрациями в изученных популяциях встречались и другие многочисленные нарушения в строении черепа, относящиеся к категории мелких аберраций (фенов). Эти вариации в строении черепа встречались значительно чаще и более регулярно. Строгой границы между мелкими и крупными аберрациями провести нельзя, поэтому в качестве критерия выбора принималась во внимание регулярность встречаемости мелких аберраций и проявление у билатеральных признаков свойств флуктуирующей асимметрии (ФА), т.е. случайного независимого проявления на левой и правой сторонах тела особи, что указывает на их феногенетическую природу (Захаров,1987; Васильев,1988,1992).

После предварительного анализа и выбраковки признаков, связанных с полом, возрастом, друг с другом и с размерами тела, из 53 обнаруженных аберраций для дальнейшего фенетического исследования были использованы вариации по 21 признаку. Множественное сравнение, проведенное на основе G-критерия, выявило статистически значимые различия между всеми четырьмя выборками по частотам встречаемости 8 фенов из 21, что указывает на значительное фенетическое своеобразие этих популяций. Дальнейшее сравнение между популяциями по рекомендации Андерсена и Виига (Andersen, Wiig,1982) для контрастирования оценок MMD будем проводить лишь по признакам, различия по которым при множественном сравнении оказались статистически значимыми (табл.3).

Таблица 3. Частота встречаемости (в %) мелких аберраций (фенов) в строении черепа рыжей полевки в контрольной и импактных популяциях Оренбургской области

Фен	Популяция				
	Контрольная	Тоцкая (1994)	Кинзельская	Старобогдановская	Множеств. сравн.G
	n = 160	n = 52	n = 103	n = 18	
5	43.5	17.3	49.0	38.9	***
7	35.0	17.3	18.6	50.0	*
8	73.0	71.2	68.9	88.9	**
11	15.4	28.0	18.8	0.0	*
17	0.0	5.8	2.9	0.0	*
19	18.2	5.8	8.8	5.6	*
20	67.9	51.9	24.5	83.3	***
21	21.4	13.5	2.9	33.3	***

*Примечание. Уровень значимости различий: * — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$. Название фенов представлены на рис.2.*

Средние контрастированные фенетические дистанции по комплексу 8 фенов приведены в табл.4.

Таблица 4. Фенетические дистанции между контрольной и импактными популяциями рыжей полевки в Оренбургской области в 1994 г. (контраст по 8 фенам)

Популяция	1	2	3	4	Суммарная уникальность
Контрольная	-	1208	1711	926	3845
Тоцкая (1994)	152	-	1053	2195	4456
Кинзельская	97	174	-	3862	6626
Старобогдановская	318	393	339	-	6983

Примечание. Верхняя треугольная матрица содержит значения фенетических дистанций (MMD x 1000), нижняя — стандартных отклонений (MSD x 1000).

Из таблицы хорошо видно, что фенетическая уникальность двух импактных выборок (кинзельской и старобогдановской) более чем 1.5 раза выше, чем контрольной выборки. Таким образом, можно полагать, что обе импактные популяции по показателю фенетической уникальности, интегрально характеризующему выборки, резко уклоняются по комплексу статистически значимо различающихся частот аберрантных фенов черепа. Старобогдановская популяция представлена, к сожалению, небольшим объемом отловленных зверьков в силу общей депрессии численности популяции в этом районе и недостаточно репрезентативна.

Максимальные различия наблюдаются между контрольной и кинзельской популяциями, тогда как тоцкая занимает промежуточное положение между ними. Так как в географическом отношении все три рассматриваемые популяции удалены приблизительно на равное расстояние, то следует отметить, что уровень фенетических различий между кинзельской и контрольной популяциями непропорционально велик по сравнению с их географической удаленностью. Это прямо указывает на то, что кинзельская популяция проявляет большее фенетическое своеобразие, по сравнению с тоцкой популяцией по отношению к контрольной. Вполне вероятно, что воздействие радиоактивного загрязнения на геном зверьков в этой популяции в первые годы после взрыва привело к возникновению серьезного генетического уклонения в процессе индивидуального развития. Эти изменения и маркируют частоты аберрантных фенов.

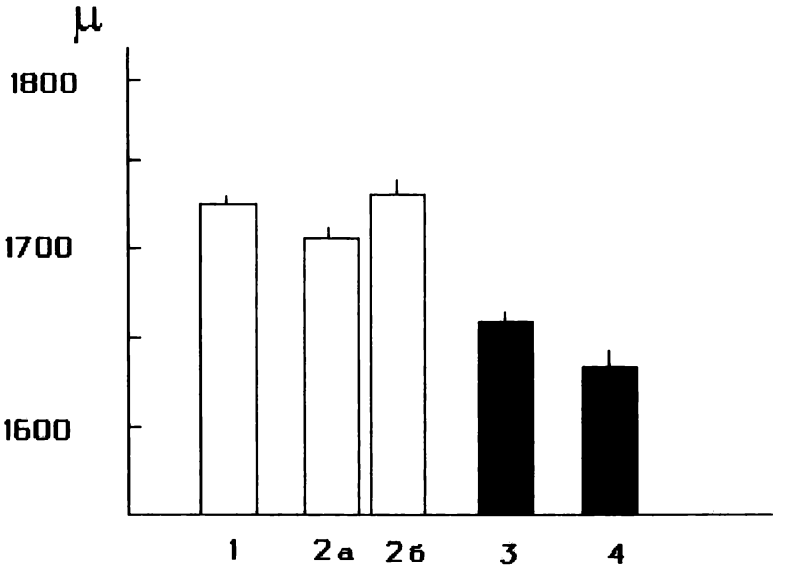

Рис. 3. Фенетическое разнообразие сравниваемых популяций рыжей полевки в зоне Тоцкого радиоактивного следа. Приведены величины статистических ошибок показателя разнообразия Л.А.Животовского для каждой популяции Популяции: 1-контрольная, 2а-тоцкая (1982), 2б-тоцкая (1994); импактные (выделены черным цветом): 3-кинзельская, 4-старобогдановская. Пояснения в тексте

Фенетическое разнообразие сравниваемых популяций оценивалось с помощью показателя "μ" Л.А. Животовского (1982, 1991). Расчеты проведены по частотам встречаемости тех же фенов, которые использовались при вычислении MMD. Величина показателя фенетического разнообразия Л.А. Животовского при этом была умножена на 1000 для большей наглядности по аналогии с тем, как Р.Берри проводил такую же процедуру с MMD (Berry,1964). Проведенное сравнение показало, что контрольная и обе аллохронные популяции из тоцкой популяции характеризуются достоверно более высоким уровнем среднего разнообразия фенов по сравнению с обеими импактными, расположенными по оси следа в его начальной части, где фенетическое разнообразие резко снижено (рис.3). Однофакторный дисперсионный анализ показал, что при множественном сравнении выборок S-методом Шеффе по этому параметру межгрупповые различия оказываются статистически достоверными ($p<0.01$), а обе выборки из импактных участков во всех парах контрастов достоверно отличаются от контрольной выборки и обеих выборок из тоцкой популяции, контрасты которых при попарном сопоставлении друг с другом не обнаруживают статистически значимых различий. Примечательно, что выборки разных лет из тоцкой популяции по уровню фенетического разнообразия почти сов-

падают. Возможно, такое снижение фенетического разнообразия в двух импактных популяциях, расположенных по оси следа, связано со значительным отходом зверьков в первые годы, что могло привести к неизбирательному снижению генетического, а, следовательно, и фенетического разнообразия. Другими словами, вполне вероятно, что из-за большой первоначальной гибели животных в импактных популяциях проявился хорошо известный эффект принципа основателя Э. Майра (1968). Крайне низкая численность полевок в старобогдановской популяции в 1994 г. вполне реально иллюстрирует это предположение.

Таким образом, полученные данные доказывают наличие сильного феногенетического сдвига в импактной популяции (окр.с.Кинзелька) по сравнению с контрольной (окр. д.Кристалка). Фенетическое разнообразие по спектру мелких аберраций строения черепа на импактных участках оказалось достоверно ниже, чем на контрольном и в тоцкой популяции, что, по-видимому, косвенно указывает на снижение генетического разнообразия в этих популяциях. Эти данные позволяют прийти к выводу о том, что последствия самого ядерного взрыва при отсутствии последующего сильного радиоактивного загрязнения местности в меньшей степени сказываются на процессах индивидуального развития последующих поколений млекопитающих, чем при хроническом воздействии слабых доз радиации.

Если с большой осторожностью экстраполировать все эти данные на человека, то можно прийти к следующим заключениям. Выявленные фенетические уклонения в зоне, затронутой Тоцким ядерным взрывом, позволяют предполагать, что длительное проживание людей даже при сравнительно низких уровнях загрязнения радионуклидами может приводить к накоплению генетически обусловленных мелких морфологических уродств и аберраций морфогенеза и увеличению их числа в последующих поколениях. При этом отсутствие сильного пресса естественного отбора в человеческой популяции (по известным причинам) не приведет в отличие от популяции модельного вида-радиофора, где это давление велико, к приспособительным генетическим изменениям в сторону возрастания радиорезистентности (Ильенко,Крапивко, 1993). Полученные материалы позволяют также обоснованно предполагать, что в районах, подверженных длительному влиянию слабых доз радиации, могут быть обнаружены их отдаленные последствия, проявляющиеся в нарушении процессов индивидуального развития не только у модельных индикаторных видов млекопитающих, но и у человека, выражаясь в наследственном снижении общей сопротивляемости к болезням, повышении уровня общей заболеваемости людей и числа врожденных морфологических уродств в угрожаемых районах.

Работа выполнена при поддержке Международного фонда Джона и Кэтрин МакАртуров GA 96—41191A-FSU и Администрации Оренбургской области.

ЛИТЕРАТУРА

Безель В.С. Популяционная экотоксикология млекопитающих. М.: Наука,1987. 129 с.

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

Васильев А.Г. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С.158—169.

Васильев А.Г. Эпигенетическая изменчивость и общие проблемы изучения фенетического разнообразия млекопитающих. Киев, 1992. 46с. (Препр. АН Украины, Ин-т зоологии; 92.1).

Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Фенетический мониторинг популяций красной полевки (*Clethrionomys rutilus Pall.*) в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. 1996. №2. С.117—135.

Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука,1982. С.38—44.

Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука,1991. 271 с.

Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука,1987. 213 с.

Захаров В.М., Кларк Д.М. Биотест. Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. М.: Моск.отд. Междунар. Фонда "Биотест", 1993. 68 с.

Ильенко А.И. Концентрирование животными радиоизотопов и их влияние на популяцию. М.: Наука,1974. 168 с.

Ильенко А.И., Крапивко Т.П. Экологические последствия радиоактивного загрязнения для популяций мелких млекопитающих — стронциефоров // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука,1993. С.171—180.

Корзинкин Г.С. Использование радиоактивных изотопов в рыбном хозяйстве. М.: Пищепромиздат, 1962. 195 с.

Криволуцкий Д.А., Тихомиров Ф.А., Федоров Е.А., Покаржевский А.Д., Таскаев А.И. Действие ионизирующей радиации на биогеоценоз. М.: Наука,1988. 240 с.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир,1968. 597 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука,1973. 278 с.

Шеффе Г. Дисперсионный анализ. М.: Наука,1980. 512 с.

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

Яблоков А.В., Ларина Н.И. Введение в фенетику популяций. М.: Высш.шк.,1985. 160 с.

Andersen T., Wiig 0. Epigenetic variation in a fluctuating population of lemming (*Lemmus lemmus*) in Norway // J.Zool. 1982. Vol.197. P.391—404.

Berry R.J. The evolution an island population of the house mouse // Evolution. 1964. Vol.18, №3. P.468—483.

Hartman S.E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits // J.Mammal. 1980. Vol.61, №3. P.436—448.

Vasilyev A., Vasilyeva I. Non-metric variation in red vole populations within the East-Ural Radioactive Track (EURT) zone // Acta theriol.1995. Suppl.3. P.55—64.