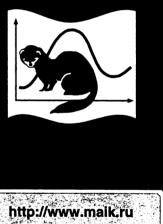


ЭКОЛОГИЯ



"НАУКА" МАИК "НАУКА/ИНТЕРПЕРИОДИКА" УЛК 574.3:575.224.232:599.323.4

ВИДОВАЯ СПЕЦИФИКА МЕЖ- И ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ УРОВНЯ ХРОМОСОМНОЙ НЕСТАБИЛЬНОСТИ У ГРЫЗУНОВ

© 2003 г. В. Н. Большаков, Э. А. Гилева, Л. Э. Ялковская

Институт экологии растений и животных УрО РАН 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202 Поступила в редакцию 20.12.2002 г.

У обыкновенной полевки *Microtus arvalis* наблюдали четкий цитогенетический ответ на действие ионизирующей радиации, широкий размах среднегрупповых показателей хромосомной нестабильности вне техногенного воздействия, а также влияние естественных факторов (вирусные инфекции, колебания численности) на частоту хромосомных аберраций. У обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus* не были обнаружены ни мутагенный эффект ионизирующей радиации, ни межпопуляционная или межгодовая изменчивость по уровню хромосомных нарушений в отсутствие антропогенного влияния. Судя по всему, в изменчивость уровней геномной нестабильности у грызунов значительный вклад вносят особенности популяционно-демографической структуры и популяционной циклики.

Ключевые слова: популящия, изменчивость, мутационный процесс, хромосомные аберрации.

Для популяционной экологии концепция саморегуляции является одной из основных. Суть ее в том, что в популяциях существуют механизмы обратной связи и воздействие внешней среды отражается в динамике популяций опосредованно, через эти механизмы, которые весьма разнообразны и могут иметь различную природу: поведенческую, физиологическую, а также, что крайне важно, и генетическую. При этом отклик популяций на подобные изменения зависит от внешних по отношению к популяции параметров среды (Большаков и др., 1996). На первый план, несомненно, выходят различного рода антропогенные воздействия, среди которых особое место занимают радиационные.

Анализ мутационного процесса в природных популяциях грызунов при разных уровнях антропогенного влияния нередко дает неоднозначные результаты. Примером могут служить исследования в зонах радиационных инцидентов. Так, в 1991 г. у рыжей полевки в Белоруссии при мощности дозы до 0.690 мГр/сут наблюдалась повышенная частота хромосомных аберраций (Goncharova, Ryabokon, 1995), а в 10-километровой зоне Чернобыля, где мощность дозы достигала 86.96 мГр/сут, у животных того же вида в 1997–1998 гг. ни цитогенетические, ни молекулярные методы не выявили интенсификации мутагенеза (Wickliffe et al., 2002). В связи с этим возникает необходимость тщательного анализа природных факторов, способных модифицировать уровни геномной нестабильности у млекопитающих в различной по степени антропогенной трансформации среде.

В настоящей работе основное внимание уделено популяционно-экологическим особенностям рассматриваемых видов. Исследована межпопуляционная изменчивость частоты структурных хромосомных аберраций у двух видов грызунов, различающихся по популяционной организации и эколого-физиологическим особенностям. Такой парой являются обыкновенная полевка *Microtus arvalis* Pallas, 1779 и обыкновенная слепушонка *Ellobius talpinus* Pallas, 1770 (Rodentia, Microtinae). Последняя выделяется среди других микротин полностью подземным образом жизни, посемейной организацией поселений, большей продолжительностью поколения и жизни в целом и т.д.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Животных отлавливали на территориях с разным уровнем антропогенной нагрузки. Так, Восточно-Уральский заповедник (ВУЗ), где были пойманы животные обоих изучаемых видов, находится в головной части Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа), образовавшегося в 50-60-е годы прошлого века в результате ряда аварий на ПО "Маяк". Начальное загрязнение почвы ⁹⁰Sr составляло здесь 500–1000 Ku/км². Кроме того, обыкновенных слепушонок отлавливали в окрестностях с. Муслюмово, расположенного на р. Тече, также загрязненной радионуклидами в результате деятельности ПО "Маяк", но в значительно меньшей степени (загрязнение почвы по ⁹⁰Sr на месте отлова животных – 0.2 Ки/км²). Территория заказника "Предуралье" (станция Камаи Пермской области),

откуда были изучены обыкновенные полевки, была в свое время загрязнена ДДТ. Кроме того, уровень хромосомных нарушений был изучен у животных обоих видов из нескольких местностей Среднего и Южного Урала и Зауралья с глобальным уровнем загрязнения.

В общей сложности было кариотипировано 149 обыкновенных полевок и 228 слепушонок. Препараты метафазных хромосом были приготовлены из костного мозга по стандартной методике (Макгрегор, Варли, 1986). Для каждого животного проанализировано 50–100 метафазных клеток, в которых учитывали хромосомные аберрации. Истинные разрывы хромосом отличали от пробелов с помощью общепризнанных критериев (Brogger, 1982). Содержание ⁹⁰Sr в костно-мышечной ткани определяли с помощью радиохимического метода и бета-радиометрии на кафедре радиохимии Уральского государственного технического университета. Мощность дозы от инкорпорированного ⁹⁰Sr вычисляли по Chesser et al. (2000). Концентрации тяжелых металлов в печени животных были проанализированы в лаборатории экотоксикологии ИЭРиЖ методом атомно-адсорбционной спектрометрии. Содержание ДДТ и его метаболитов ДДД и ДДЕ определяли в печени животных в областной ветеринарной лаборатории г. Екатеринбурга с помощью метода газожидкостной хроматографии.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты цитогенетического анализа обыкновенных полевок (табл. 1) показывают, что отличия по частоте хромосомных нарушений у M. arvalis из различных популяций высоко достоверны. В костном мозге животных из головной части ВУРСа средняя частота клеток с хромосомными аберрациями была примерно в 5–10 раз выше, чем в популяциях на территориях с глобальным уровнем загрязнения $(\chi^2 = 30.167; P < 0.0001)$. Аберрации хромосомного типа и клетки с множественными повреждениями, которые обычно рассматриваются как маркеры радиационного воздействия, были обнаружены у животных с ВУРСа (доля аберраций хромосомного типа 0.24; доля клеток с множественными нарушениями 0.13) и отсутствовали в других популяциях. Таким образом, геном M. arvalis обнаружил четкий ответ на сильное радиационное воздействие.

В связи с основной задачей исследования у обоих видов были сопоставлены средние для выборок показатели хромосомной нестабильности на межпопуляционном и внутрипопуляционном уровнях. В соответствии с природой и силой основного мутагенного воздействия выборки *M. arvalis* были объединены в несколько групп (табл. 1), внутри которых и проводились сравнения. Частота хромосомных нарушений в популяциях животных, обитающих на территориях с глобальным уровнем загрязнения (группа I), колебалась от

0.44 до 1.00%. Возможно, недостоверность отличий между этими популяциями ($\chi^2 = 1.050$; P = 0.789) связана с небольшим числом изученных животных. Все же следует подчеркнуть, что крайние значения средних частот структурных аберраций хромосом различаются примерно в 2.5 раза. Несомненно, проблема межпопуляционной изменчивости фоновых уровней хромосомной нестабильности заслуживает дальнейшего рассмотрения.

У обыкновенных полевок группы II (Биостанция УрГУ), кариотипированных в 1995–1996 гг., частоты хромосомных нарушений, будучи практически одинаковыми и весьма высокими, более чем в 4.5 раза превосходили соответствующий показатель, наблюдавшийся у животных в 1997 г. $(\chi^2 = 21.198; P < 0.0001)$. Наличие у полевок в 1995–1996 гг. клеток со специфическими множественными повреждениями с преобладанием аберраций хроматидного типа (многочисленные точечные фрагменты, пульверизация хромосом и т.д.) позволяет сделать предположение о вирусной природе повышенного уровня геномной нестабильности у животных в эти годы. Для диких грызунов вирусный кластогенез был подробно описан нами на примере рыжей полевки Clethrionomys glareolus (Гилева и др., 2001).

Достоверны также отличия по уровню хромосомных нарушений у полевок из заказника "Предуралье" (группа ІІІ), пойманных на правом и левом берегах р. Сылвы ($\chi^2 = 5.31$; P = 0.021). В конце 90-х гг. окраина территории заказника на правом берегу была обработана ДДТ. Данный пестицид и его метаболиты обладают мутагенной активностью и способны вызывать увеличение частоты хромосомных нарушений в клетках животных (Clark, 1974; Larsen, Jalal, 1974), поэтому мы ожидали реакции генома полевок на результаты этой обработки. Однако именно на правом берегу наблюдалась наименьшая частота хромосомных аберраций. Связи между содержанием ДДТ и цитогенетическими нарушениями не было обнаружено, в печени животных с обоих берегов присутствовали только следы этого пестицида и его метаболитов (<0.001 мг/кг сырого веса). Наши коллеги С.Б. Ракитин и О.В. Полявина также не обнаружили увеличения частоты хромосомных аберраций у рыжих полевок со сходными концентрациями ДДТ, ДДЕ и ДДД в печени.

Содержание радионуклидов и тяжелых металлов в тканях обыкновенных полевок с разных берегов не отличалось и соответствовало уровню, типичному для животных на территориях с глобальным загрязнением. Однако численность полевки на правом и левом берегах сильно различалась. По данным сотрудников стационара Пермского госуниверситета, в 2000 г. на левом берегу численность обыкновенной полевки была высока — 8.5 экз. на 100 лов./сут, в то время как на

Таблица 1. Хромосомные нарушения в костном мозге *M. arvalis* на территориях с разными уровнями антропогенного воздействия

Место отлова	Географические координаты	Число животных	Число клеток	Средняя частота клеток с хромосомными аберрациями, %	Наличие возможных мутагенов в среде
Челябинская обл., ВУРС	55°47′ с.ш. 60°55′ в.д.	7	350	4.57	Техногенное радиоактивное загрязнение почвы по 90Sr – 500 Ku/км ²
I группа					·
Свердловская обл., п. Байны	56°42′ с.ш. 62°08′ в.д.	14	700	0.71	Глобальное загрязнение
Челябинская обл., заповедник "Аркаим"	52°37′ с.ш. 59°33′ в.д.	5	500	1.00	"
Оренбургская обл., д. Кристалка	53°00′ с.ш. 53°28′ в.д.	7	350	0.86	"
Оренбургская обл., Оренбургский заповедник	51°08' с.ш. 57°38' в.д.	9	450	0.44	"
II группа					
Свердловская обл., п. Двуреченск (Биостанция	56°37′ с.ш. 61°08′ в.д.				
УрГУ): 1995 г.		13	1250	3.62	Вирусные инфекции?
1996 г.		20	1079	3.58	,,
1997 г.		12	1074	0.84	Глобальное загрязнение
III группа					
Пермская обл., ст. Камаи, заказник "Предуралье":	57°20′ с.ш. 57°09′ в.д.	!			
правый берег р. Сылвы		31	1550	0.92	Следы ДДТ
левый берег р. Сылвы		31	1550	1.85	"
	1	<u> </u>		$\chi^2 = 77.430 P < 0.0001$	

правом – 1.0 экз.на 100 лов./сут. Повышение численности популяций приводит к возрастанию в них стрессирующих нагрузок (Шилов, 1977). Стресс может служить одной из причин дестабилизации генетических систем животных (Бородин, Беляев, 1980; Бородин, 1987). Продемонстрирован и мутагенный эффект стресса, в частности увеличение уровня хромосомных аберраций в клетках костного мозга мышей в ответ на эмоциональную стрессированность (Серединин и др., 1980). Действие стрессорных факторов затрагивает в первую очередь адренокортикальную систему (Меерсон, 1981), через которую, по-видимому, и реализуется влияние стресса на геном (Дюжикова и др., 1997). Изучая водяную полевку, В.И. Евсиков с соавт. (1999) обнаружил, что смена фаз численности в популяции приводит к изменению в крови животных концентраций кортикостероидов, которые обладают мутагенным действием и могут повышать частоту хромосомных аберраций (Скорова и др., 1986). Возможно, повышенная хромосомная нестабильность, обнаруженная нами у обыкновенной полевки с левого берега р. Сылвы, вызвана высокой численностью популяции в 2000 г. и связанными с нею стрессирующими нагрузками.

Таким образом, у обыкновенной полевки наблюдается широкий размах среднегрупповых показателей хромосомной нестабильности вне техногенного воздействия - различия между всеми изученными популяциями и внутрипопуляционными группировками остаются высоко достоверными, даже если исключить животных из головной части ВУРСа ($\chi^2 = 69.534$; P < 0.0001). Следует подчеркнуть, что как вирусные инфекции (Биостанция УрГУ), так и колебания численности (заказник "Предуралье") являются естественными факторами, с которыми полевки сталкиваются постоянно. Возникает вопрос: можно ли использовать обыкновенную полевку для экологогенетического мониторинга как индикатор влияния кластогенных полмотантов? По-видимому,

Таблица 2. Хромосомные нарушения в костном мозге *Ellobius talpinus* на территориях с разными уровнями антропогенного воздействия

Место отлова	Географические координаты	Число животных	Число клеток	Средняя частота клеток с хромосомными аберрациями, %	Наличие возможных мутагенов в среде
Челябинская обл., ВУРС	55°45′ с.ш. 60°54′ в.д.	23	2300	2.48	Загрязнение почвы по ⁹⁰ Sr – 500–1000 Ки/км ²
Челябинская обл., с. Муслюмово (берег р. Течи)	55°36′ с.ш. 61°29′ в.д.	29	1450	2.21	Загрязнение почвы по ${}^{90}{\rm Sr} - 0.2 - 0.5~{\rm Ku/km^2}$
Челябинская область, с. Нижнее	55°45′ с.ш. 61°39′ в.д.	11	1100	2.18	Глобальное загрязнение
Курганская обл., с. Юлдус	56°15′ с.ш. 63°53′ в.д.	34	1700	2.24	"
Курганская обл., с. Ключики:	55°01′ с.ш. 63°43′ в.д.				
1998 г.		15	1500	1.47	"
1999 г.		31	3100	1.42	
2000 г.		39	1950	2.05	
Башкортостан, с. Бурангулово	54°35′ с.ш. 59°28′ в.д.	46	2300	1.91	"
				$\chi^2 = 11.477 P = 0.119$	

это возможно лишь при соблюдении таких условий, как учет фазы популяционного цикла и демографической структуры в контрольных и импактных популяциях, тщательный анализ типов хромосомных нарушений и т.д.

Иная картина наблюдается у обыкновенной слепушонки (табл. 2). Исследованы животные из шести местностей, находящихся на территории от 54°35' до 56°15' с.ш. и от 59°28' до 63°53' в.д., в существенно различающихся ландшафтных условиях. Места отловов в Челябинской области расположены на границе лесной (подзона сосновоберезовых лесов) и лесостепной (подзона северных лесостепей) зон; в Курганской области – в лесостепной зоне (подзона южных лесостепей); в Башкирии – в степной зоне (подзона злаково-разнотравных степей). Тем не менее среднепопуляционные частоты геномных нарушений у E. talpinus оказались сходными во всех локалитетах, колеблясь вокруг 2%. Как видно из табл. 2, межпопуляционные отличия и межгодовые различия у животных из окрестностей с. Ключики ($\chi^2 = 3.283$, P = 0.194) недостоверны. Наиболее удивительно, что частота аберрантных клеток у слепушонки из Восточноуральского заповедника, где животные подвергаются достаточно интенсивному радиационному воздействию, не отличалась значимо от этого показателя у животных на территориях с глобальным уровнем загрязнения и с берега р. Течи. Частота аберраций хромосомного типа и клеток с множественными повреждениями в контрольных и облучаемых популяциях также сходна. Следовательно, у слепушонок на сильно загрязненной радиоактивностью территории не были обнаружены цитогенетические реакции на хроническое облучение.

Между тем средняя мощность дозы облучения за счет инкорпорированного ⁹⁰Sr была у слепушонки равна 0.985 мГр/сут, у обыкновенных полевок – 0.413 мГр/сут. По расчетам О.В. Тарасова (2000), суммарная поглощенная доза от внешнего и внутреннего облучения на скелет мелких млекопитающих в Восточно-Уральском заповеднике составляла 0.4-0.5 Гр за год. Эти оценки находятся в диапазоне доз, в котором у мелких млекопитающих имеет место четкий цитогенетический ответ (Шевченко и др., 1993). Такой ответ и наблюдался в случае M. arvalis, но не у E. talpinus, хотя концентрация радиостронция в тканях слепушонок была почти в 2.5 раза выше, чем у обыкновенной полевки (291.3 Бк/г и 118.0 Бк/г сухой массы соответственно).

Устойчивость генома слепушонки к кластогенному действию ионизирующей радиации может быть связана по меньшей мере с тремя причинами, не исключающими друг друга:

1. Защитное действие эумеланина или его метаболитов, которое было неоднократно показано в культуре тканей млекопитающих (Mosse et al, 2000). На территории ВУРСа обитают слепушон-

ки только с черной шерстью, в то время как в других частях ареала у этого вида наблюдается полиморфизм по окраске меха.

- 2. Своеобразие организации и функционирования генома у представителей рода Ellobius. Н.Н. Воронцовым и Е.А. Ляпуновой на Памиро-Алае был обнаружен уникальный "робертсоновский веер" у E. talpinus (крайние варианты от 2n == 54 до 2n = 32), а также показано существование трех хромосомных видов-двойников: E. talpinus – 2n = 54, NF = 54; E. tancrei – 2n = 54, NF = 56 и E. alaicus - 2n = 52, NF = 56 (Воронцов и др., 1969; Ляпунова, Воронцов, 1979; Воронцов, Ляпунова, 1984; Ляпунова и др., 1984). У E. talpinus и E. tanстеі ни на микроскопическом, ни на молекулярном уровнях не удается обнаружить различия между Х и У хромосомами. У самцов отсутствуют нуклеотидные последовательности Sry и Zfy- геявляющихся в норме обязательными компонентами генетической системы летерминации мужского пола у млекопитающих (Just et al., 1995). О специфике организации генома *Ellobius* свидетельствуют и более высокие фоновые частоты хромосомных аберраций по сравнению с другими видами грызунов Урала и Зауралья – около 2%, в то время как у остальных исследованных нами диких видов Rodentia фоновые уровни были, как правило, ниже 1% (Полявина, Ялковская, 1998).
- 3. Возникновение повышенной радиорезистентности хромосом *E. talpinus* на территории ВУРСа на основе наследуемых мутаций, частота которых увеличилась под влиянием хронического облучения. Их распространению мог содействовать не только отбор в пользу радиорезистентных форм, но и случайный генетический дрейф, причем эффективности случайных процессов способствовала значительная степень изоляции небольшого поселения слепушонки в Восточноуральском заповеднике, находящегося на крайнем севере ареала.

Возвратимся к отсутствию межпопуляционных и межвидовых различий по частоте хромосомных аберраций у обыкновенной слепушонки в отличие от M. arvalis. В поисках объяснений этого феномена следует, прежде всего, обратить внимание на специфику популяционно-демографических процессов у E. talpinus. Для этого вида характерны гораздо меньшие колебания численности, чем для большинства других микротин, в том числе и M. arvalis. Многолетние наблюдения Н.Г. Евдокимова (2001) показали, что в среднем численность E. talpinus в фазах депрессии и пика различается лишь в 2-3 раза, поэтому связанные с популяционной цикликой стрессы и индуцированные ими геномные нарушения у слепушонки менее вероятны, чем, например, у полевок из заказника "Предуралье". Менее вероятно и кластогенное влияние вирусных инфекций, поскольку слепушонки обитают в виде относительно изолированных поселений, что должно затруднять распространение вирусов.

Результаты настоящей работы позволяют заключить, что в изменчивость уровней геномной нестабильности у грызунов значительный вклад вносят особенности популяционно-демографической структуры и популяционной циклики. Этот вклад должен учитываться при формировании методологических подходов к исследованию мутационного процесса в природных популяциях, в том числе при наличии антропогенного пресса.

Искренне благодарим М.И. Чепракова, Н.Г. Евдокимова, Н.В. Синеву, Д.Ю. Нохрина, М.В. Чибиряка, Н.М. Любашевского и В.И. Стариченко за помощь в отлове грызунов и обработке материала.

Работа поддержана РФФИ (гранты № 02-04-49071 и 03-04-49776), а также грантом Президиума УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большаков В.Н., Криницын С.В., Кряжимский Ф.В., Мартинес Рика Х.П. Проблемы восприятия современным обществом основных понятий экологической науки // Экология. 1996. № 3. С. 165–170.

Бородин П.М., Беляев Д.К. Влияние стресса на частоту кроссинговера во 2-й хромосоме домовой мыши // Докл. АН СССР. 1980. Т. 253. № 3. С. 727–729.

Бородин П.М. Стресс и генетическая изменчивость // Генетика. 1987. Т. 23. № 6. С. 1003–1011.

Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А. Широкая изменчивость хромосом и вспышка хромосомного видообразования в сейсмически активных районах // Докл. АН СССР. 1984. Т. 277. № 1. С. 214–218.

Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., Закарян Г.Г., Иванов В.Г. Кариология и систематика рода Ellobius (Microtinae, Rodentia) // Млекопитающие, эволюция, кариология, систематика, фаунистика. Новосибирск, 1969. С. 127–129.

Гилева Э.А., Полявина О.В., Апекина Н.С. и др. Вирусные инфекции и хромосомные нарушения у рыжей полевки из природных и лабораторных популяций // Генетика. 2001. Т. 37. № 4. С. 504–510.

Дюжикова Н.А., Токмачева Е.В., Лопатина Н.Г. Исследование структурно-функциональной организации хромосом при реакции на стресс // Генетика. 1997. Т. 33. № 8. С. 1077–1082.

Евдокимов Н.Г. Популяционная экология обыкновенной слепушонки. Екатеринбург: Изд-во "Екатеринбург", 2001. 144 с.

Евсиков В.И., Мошкин М.П., Герлинская Л.А. Популяционная экология водяной полевки (Arvicola terrestris L.) в Западной Сибири. III. Стресс и воспроизводство в популяционном цикле // Сибирский экологич. журн. 1999. № 1. С. 79–88.

Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н. Генетика слепушонок (Ellobius, Rodentia). Сообщение І. Кариологическая ха-

рактеристика четырех видов *Ellobius* // Генетика. 1979. T. 14. № 11. C. 2012–2024.

Ляпунова Е.А., Иваницкий С.Б., Кораблев В.П., Янина И.Ю. Полный робертсоновский веер хромосомных форм слепушонок надвида Ellobius talpinus // Докл. АН СССР. 1984. Т. 274. № 5. С. 1209–1213.

Макгрегор Г., Варли Дж. Методы работы с хромосомами животных: Пер. с англ. М.: Мир, 1986. 286 с.

Меерсон Ф.З. Адаптация, стресс и профилактика. М.: Наука, 1981. 192 с.

Полявина О.В., Ялковская Л.Э. Частота хромосомных нарушений у четырех видов грызунов из природных популяций Среднего и Южного Урала // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Матер. конф. Екатеринбург: Изд-во "Екатеринбург", 1998. С. 204—208.

Серединин С.Б., Дурнев А.Д., Ведерников А.А. Влияние эмоционального стресса на частоту хромосомных аберраций в клетках костного мозга мышей // Бюл. эксперим. биол. и мед. 1980. № 7. С. 91–92.

Скорова С.В., Назарова Г.Г., Герлинская Л.Н. Влияние стресса на частоту нарушений хромосом у водяной полевки // Изв. СО АН СССР. 1986. № 18. С. 91–94.

Тарасов О.В. Радиоэкология наземных позвоночных головной части Восточноуральского радиоактивного следа. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Озерск, 2000. 16 с.

Шевченко В.А., Абрамов В.И., Печкуренков В.Л. Генетические исследования на Восточно-Уральском радиоактивном следе // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука, 1993. С. 258–302.

Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд. МГУ, 1977. 262 с.

Brogger A. The chromatid gap – a useful parameter in genotoxicology // Cytogenetics and Cell Genetics.1982. V. 33. № 1–2. P. 14–19.

Chesser R.K., Sage D.W., Lomakin M.D. et al. Concentrations and dose rate estimates of ^{134,137}Cs and ⁹⁰Sr in small mammals at Chernobyl, Ukraine // Environ. Toxicol. 2000. V. 19. P. 305–312.

Clark J.M. Mutagenicity of DDT in mice, Drosophila melanogaster and Neurospora crassa // Aust. J. Sci. 1974. V. 27. P. 427-440.

Goncharova R.I., Ryabokon N.I. Dynamics of cytogenetic injuries in natural populations of bank vole in the republic of Belarus // Radiation Protection and Dosimetry. 1995. V. 62. P. 37–40.

Just W., Vogel W., Akhverdian M. et al. Absence of Sry in species of the vole *Ellobius* // Nature Genet. 1995. V. 11. P. 117–118.

Larsen K.D., Jalal S.M. DDT induced chromosome mutations in mice – further testing // Can. J. Genet. Cytol. 1974. V. 16. P. 491–497.

Mosse I., Kostrova L., Subbot S. et al. Melanin decreases clastogenic effects of ionizing radiation in human and mouse somatic cells and modifies the radioadaptive response // Radiat. Environ. Biophys. 2000. V. 39. № 1. P. 47–52.

Wickliffe J.K., Chesser R.K., Rodgers B.E., Baker R.J. Assesseng the genotoxicity of chronic environmental irradiation by using mitochondrial DNA heteroplasmy in the bank vole (Clethrionomys glareolus) at Chernobyl, Ukraine // Environ. Toxicol. Chem. 2002. V. 21. P. 1249–1254.