КРЫМСКИЙ СИМПОЗИУМ

Труды

Том 2

CRIMEAN MEETING

Proceedings

Volume 2

Joint Institute for Nuclear Research

CRIMEAN MEETING

MODERN PROBLEMS OF GENETICS, RADIOBIOLOGY, RADIOECOLOGY AND EVOLUTION

Third International Conference, Dedicated to N. W. Timofeeff-Ressovsky

Third Readings after V. I. Korogodin & V. A. Shevchenko

RADIOBIOLOGICAL ISSUES PERTAINING TO ENVIRONMENTAL SECURITY AND ECOTERRORISM

NATO Advanced Research Workshop

Alushta, Ukraine, 9–14 October 2010

Proceedings

Volume 2

Dubna • 2012

Объединенный институт ядерных исследований

КРЫМСКИЙ СИМПОЗИУМ

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ГЕНЕТИКИ, РАДИОБИОЛОГИИ, РАДИОЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ

Третья международная конференция, посвященная Н. В. Тимофееву-Ресовскому

Третьи Чтения памяти В. И. Корогодина и В. А. Шевченко

УСПЕХИ РАДИОБИОЛОГИИ: БЕЗОПАСНОСТЬ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ И ЭКОТЕРРОРИЗМ

Конференция по научной программе НАТО

Алушта, Украина, 9–14 октября 2010 г.

Труды симпозиума

Том 2

Дубна • 2012

УДК 577.391(042+091)
ББК 28.071.2я434+28.081.28я434
К85

Под общей редакцией *В. Л. Корогодиной, К. Мотерсил, К.Сеймура*
Составитель *В. Л. Корогодина*
Обложка и макет *В. Л. Корогодиной*
Фото из личного архива *В. И. Корогодина.*

Editors: *V. L. Korogodina, C. Mothersill, C. Seymour*
Composed by *V. L. Korogodina*
Title page design: *V. L. Korogodina*
Photos are from the personal archives of *V. I. Korogodin.*

К85 **Крымский** симпозиум: «Современные проблемы генетики, радиобиологии, радиоэкологии и эволюции», Третья междунар. конф., посвященная Н. В. Тимофееву-Ресовскому; Третьи Чтения памяти В. И. Корогодина и В. А. Шевченко; «Успехи радиобиологии: безопасность окружающей среды и экотерроризм», конф. по научной программе НАТО (Алушта, Украина, 9–14 окт. 2010 г.): Труды симпозиума / Под общ. ред. В. Л. Корогодиной, К. Мотерсил, К. Сеймура; Сост.: В. Л. Корогодина. — Дубна: ОИЯИ, 2012. — Т. 2. — 293 с., [10] с. фото.

ISBN 978-5-9530-0348-3

Сборник включает статьи и доклады, представленные на Третьей международной конференции «Современные проблемы генетики, радиобиологии, радиоэкологии и эволюции». Во второй том вошли оригинальные статьи по экологии, радиоэкологии, эволюции, а также материалы, посвященные известным ученым-биологам. Статьи опубликованы в авторской редакции. Книга содержит фотографии и портреты ученых.

Издание представляет интерес для широкого круга читателей.

Crimean Meeting: «Modern Problems of Genetics, Radiobiology, Radioecology and Evolution», Third Intern. Conf., dedicated to N. W. Timofeeff-Ressovsky; Third Readings after V. I. Korogodin & V. A. Shevchenko; «Radiobiological Issues Pertaining to Environmental Security and Ecoterrorism», NATO Advanced Research Workshop (Alushta, Ukraine, 9–14 Oct. 2010): Proc. / Eds.: V. L. Korogodina, C. Mothersill and C. Seymour; Comp. V. L. Korogodina. — Dubna: JINR, 2012. — V. 2. — 293 p., [10] p. photos.

ISBN 978-5-9530-0348-3

The collection contains papers presented at the Crimean meeting on the modern genetics, radiobiology, radioecology, and evolution. The second volume contains papers on ecology, radiocogy, and evolution. The brief stories about famous scientists-biologists are also presented. The papers are published in the authors' wording. The pictures of famous scientists are presented.

The book is of interest for wide readership.

УДК 577.391(042+091)
ББК 28.071.2я434+28.081.28я434

ISBN 978-5-9530-0348-3

СОДЕРЖАНИЕ. CONTENTS

Радиоэкология. Биосферология. Radioecology. Biospherology

Эволюция. Evolution

РАДИОЭКОЛОГИЯ

БИОСФЕРОЛОГИЯ

RADIOECOLOGY

BIOSPHEROLOGY

ПРИРОДА И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ КРЫМА

В.А. БОКОВ, С.А. КАРПЕНКО
Таврический национальный университет, пр. Вернадского 4, Симферополь, Украина

Ключевые слова: природа Крыма, рельеф, климат, поверхностные и подземные воды, растительный и животный мир, ландшафты, экологические проблемы

Крым у большинства людей ассоциируется с Южным берегом – узкой полоской земли между Крымскими горами и Черным морем. Здесь, особенно в западной части, природа напоминает Средиземноморье. Именно к этой части полуострова приурочена большая часть санаториев и пансионатов, и сюда устремляется основная часть отдыхающих в летний период: население Крыма, составляющее 2,5 млн. человек, увеличивается в 2-3 раза. Однако полуостров включает множество других природных и культурно-исторических объектов, достойных внимания.

Равнинный Крым в основном расположен на платформенной структуре – её кристаллический фундамент лежит достаточно глубоко, сверху практически горизонтально залегают осадочные породы (Муратов, 1960).

Горный Крым является частью Альпийско-Гималайского пояса, отличается повышенной тектонической активностью. Крымские горы образуют три параллельные гряды, понижающиеся к северу и тянущиеся от г. Балаклавы до г. Феодосии на расстоянии 150 км при ширине до 50 км. Характерной особенностью всей горной дуги и каждой гряды является их асимметричность, крутые южные и пологие северные склоны. Внутренняя (средняя) и Внешняя (северная) гряды представляют собой типичные куэсты — несимметричные гряды и уступы в рельефе. Внешняя и Внутренняя гряды невысокие, вершины их округлые. Высоты Внутренней гряды достигают 600— 750 м. Внешняя гряда невысокая (200—300 м), постепенно сливающаяся с равнинной частью полуострова.

Главная гряда достигает высоты 1200—1500 м. Поверхность Главной гряды представляет собой нагорное плато (столообразную поверхность), называемое яйлой. Для яйлы характерно наличие множества карстовых воронок, котловин, карровых полей. На поверхности столовых массивов отсутствует гидрографическая сеть, поскольку атмосферные осадки быстро вода быстро просачивается на глубину по трещинам, отверстиям, шахтам, колодцам, понорам и далее формирует подземные воды.

Южный макросклон главной гряды довольно крутой. В районе Ялты и Гурзуфа от обрыва яйлы на высоте 1100 – 1200 м до моря всего 5-8 км. Большая крутизна склонов создает предпосылки для разнообразных геоморфологических процессов: обвалов, осыпей, оползней, делювиального сноса, русловой эрозии и др. В восточной части южного макросклона проявляются селевые процессы (Олиферов, 1994). Наряду со значительным расчленением рельефа факторами, способствующими селям в восточной части южного макросклона, являются сухой климат, слабое развитие растительного покрова и рыхлые породы (преобладает флиш).

Климат Крыма характеризуется наличием множества типов, формирующихся в разных частях равнины, гор и побережья. Под влиянием гор и моря возникает существенная разница температуры между районами северного Крыма и Южного берега, расположенными на незначительном расстоянии друг от друга, которая в зимнее время составляет в среднем 5-6°С.

Характер атмосферной циркуляции над Крымом меняется в течение года. В зимний период Крым нередко оказывается на юго-восточной периферии антициклона с центром над западными районами Украины, Белоруссией и центральными районами европейской части России. Воздушные массы такого типа распространяются не выше 1 км и, не могут перевалить яйлы. Если и в равнинной части температура воздуха в этот период может составлять минус 10-15^0 С, то на яйлах она может быть выше на 3-5^0, а в юго-западном Крыму температура может быть и положительной.

Зимой также нередки вторжения арктического воздуха (с севера), вызывающие резкие понижения температуры воздуха, особенно сильно в равнинной части - иногда до - 30 °С.

Реже зимой полуостров захватывается потоками юго-западного направления, приносящими тепло (обычно до 10-15^{0}С) и интенсивные осадки. Этот воздух приходит со Средиземного моря. Осадки выпадают в наибольшей степени в юго-западной части Крымских гор на наветренных склонах.

Лето в Крыму жаркое и засушливое. Над полуостровом преобладают местные воздушные массы, которые формируются на месте в условиях высоких величин солнечной радиации при малой облачности.

Временами на полуостров прорываются атлантические циклонические потоки, идущие с запада и с северо-запада. Они дают осадки на северных склонах Крымских гор, а южнобережье оказывается в ветровой тени, и здесь количество осадков уменьшается. Антициклональный характер погоды изредка нарушается сильными, но кратковременными ливнями конвективного происхождения.

Температурный режим. Наиболее низкая среднегодовая температура наблюдается на яйлах: 3-4°С на высоких яйлах, 5-6°С – на низких. В равнинной части полуострова средняя годовая температура равна 10-11^0 С. Южнобережье характеризуется наиболее высокой среднегодовой температурой - от 11,0 до 13,4°С.

Большая часть полуострова характеризуется отрицательными январскими температурами. Имеется два минимума: в равнинной части в районе Перекопского перешейка (-2,5^0) и на яйлах – минус 5^0 на западных и минус 3-4^0 на восточных. Зимние температуры на Южнобережье выше 0°С (от 2^0 до 4° С).

Достаточно простая закономерность в распределении средней температуры имеет место летом. На яйлах она наименьшая - 13-16^0. На большей части равнинного Крыма летние температуры составляют 22-23°С, а вдоль всего побережья – плюс 23^0 и выше.

Продолжительность безморозного периода составляет на небольших высотах около 200 дней, на высоте 1000 м – 150 дней. На яйлах только в июле и августе не бывает заморозков. Климат яйл характеризуется сильными ветрами, туманами, зимой с интенсивным гололедом и метелями. Проявление этого фактора привело к снижению жизненности лесных лесонасаждений на крымских яйлах.

Очень важное значение имеют зимние температуры, которые ограничивают произрастание многих культур. Вторжения северо-восточных холодных масс могут длиться две-три недели и приводят к снижению температуры до -30^0 С и несколько ниже в равнинной части региона, а в районе Ялты – до -15^0 С.

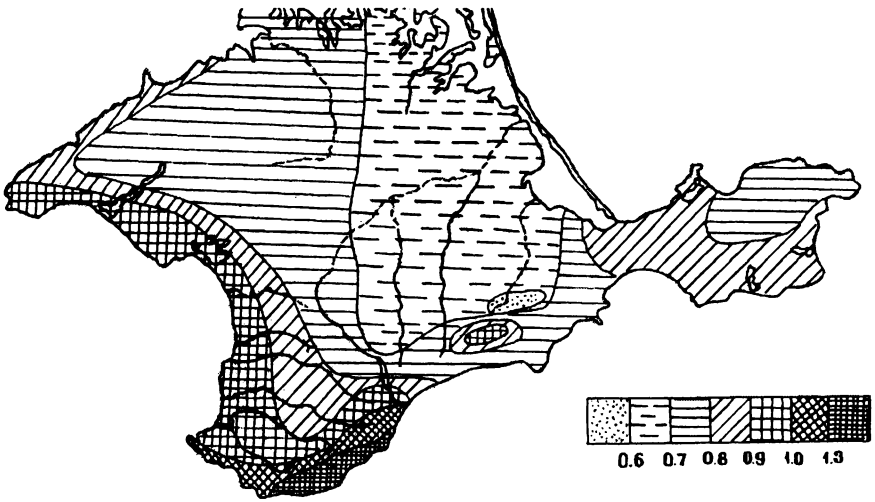
Атмосферные осадки. На побережье вдоль всего полуострова годовая сумма осадков составляет 300-400 мм (достигая минимума на Меганоме – 270 мм). В центральной части равнинного Крыма количество осадков возрастает до 450 мм, в Предгорье – до 500-600 мм, на главной гряде – до 1000-1300 мм, на ЮБК - 300 - 650 мм (возрастает к западу).

Большая часть осадков выпадает в виде дождя. На долю твердых осадков приходится менее 10%. Число дней с дождями колеблется от 80 - 130 в степных районах, до 150 - 170 в горах. Летом в Крыму наблюдается не более 5 - 10 дней с дождями за месяц. Тем не менее, нередко выпадают исключительно обильные дожди - ливни, которые образуют, часто в течение одной минуты, слой воды в 2 - 4 мм, за два часа – 40 - 90 мм, за сутки 100 мм и более. Их выпадение вызывает паводки на реках.

В предгорной части (Симферополь, Белогорск) количество осадков составляет 500-600 мм в год, на яйлах количество осадков возрастает до 1000-1500 мм/год.

Количество осадков резко колеблется от года к году. При средней величине 450 - 490 мм в предгорье по годам они изменяются от 200-300 до 700 - 900 мм; на Южном берегу при средних значениях 430 - 650 мм - от 200 - 300 до 1000 мм; на западных яйлах при средней величине 960 мм изменяется от 410 до 1650 мм (Климат..., 1983).

Осадки неравномерно распределяются и по сезонам года. На рисунке показано распределение отношения среднемноголетней суммы атмосферных осадков за холодный период (ноябрь – март) к сумме осадков за теплый период (апрель – октябрь).



Отношение суммы атмосферных осадков за холодный период (ноябрь-март) к сумме осадков за теплый период (апрель-октябрь)

Для сельскохозяйственной деятельности большое значение имеют различия в сезонном характере выпадения осадков между крайней юго-западной частью полуострова (от Севастополя до Алушты), относящейся к субсредиземноморской части и остальной частью Крыма. В субсредиземноморской части большая часть осадков выпадает в холодное время преимущественно в форме моросящих дождей. Это способствует лучшей инфильтрации влаги в почву с последующим эффективным использованием сельскохозяйственными культурами. На остальной части Крыма преобладают осадки теплого периода. Ливневые осадки в значительной степени образуют поверхностный сток и тем самым мало используются растительным покровом, а слабые дожди в большой мере перехватываются листовой поверхностью сельскохозяйственных культур, а затем испаряются.

В целом в Крыму можно выделить три основных типа климата:

1) южнобережный (до высоты примерно 200-350 м) субсредиземноморский слабо континентальный с жарким сухим летом и прохладной зимой, который сформировался за счет барьерного влияния гор;

2) горный лесной умеренно влажный с прохладной зимой и теплым летом (на южном макросклоне выше 800 м);

3) степной умеренной континентальный с жарким сухим летом и холодной зимой. Между ними наблюдаются переходные типы.

Мягкие зимы с максимумом осадков на ЮБК имеют решающее значение в определении этого климата как субсредиземноморского. Благодаря мягким зимам здесь возможно разведение многих южных видов растений. Несмотря на то, что средняя температура ни одного месяца на большей части южной половины Крыма не падает ниже нуля, все же почти каждый год бывают кратковременные морозы. В отдельные годы температура в Южном Крыму опускается до - 10°С.... – 15^0 С, что приводит к повреждению сельскохозяйственных культур морозами. Таким образом, условия на Южном Крыму значительно суровее, чем в типично средиземноморских районах Испании, Франции, Италии, Греции.

Ресурсы тепла позволяют выращивать в Крыму многие плодовые культуры и виноград. Особенно благоприятные условия складываются на южнобережье, в некоторых частях предгорья. Сумма температур выше 10 градусов (по Цельсию) достигает в районе Мисхора 4200 градусов выше 10^0 С.

В приморских частях полуострова - в 10-30 км от побережья - проявляются бризы - ветры теплого времени года, дующие днем с моря, ночью - с суши. Бризы смягчают дневную летнюю жару. Они также очищают воздух приморских городов от промышленных и транспортных загрязнений.

Поверхностные и подземные воды. Всего в Крыму насчитывается около 1700 рек и временных водотоков. Но подавляющая их часть относится к малым рекам длиной до 10 км.

На водный режим рек Крыма в первую очередь оказывает влияние наличие трещиноватых известняков, регулирующих поверхностный и подземный сток. Естественный режим большинства рек искажается регулирующим влиянием искусственных водоемов, а также забором воды на орошение. На территории региона насчитывается более тысячи прудов к водохранилищ, с общей поверхностью полного зеркала около 27 км^2 (площадь водохранилищ порядка 14 км^2), а полезная водоотдача их порядка 180 млн. м^3.

В начале 70-х годов XX столетия в Крым был проведен Северо-Крымский канал, который принес на полуостров воду Днепра. Ее объем в три раза

превышает естественный поверхностный сток. Приход воды позволил оросить 400 тыс. га сельскохозяйственных земель, обеспечить города и поселки равнинного и предгорного Крыма. Примерно треть объема воды канала сбрасывается в озеро Сиваш.

Крымский полуостров сравнительно беден пресными подземными водами. В Горном Крыму подземные воды приурочены к верхнеюрским закарстованным известнякам и песчано-глинистым отложениям, местами, в отдельных депрессиях, - к породам мелового возраста и к четвертичным образованиям. Из-за недостаточного количества осадков широко развитые в равнинном Крыму четвертичные отложения обводнены слабо.

Речные воды Крыма используются для орошения полей, садов, огородов и виноградников. В результате, расход воды в реках резко сократился. Кроме поверхностных вод для этой цели расходуются также подрусловой сток и артезианские воды. В области около 2000 артезианских и более 2300 шахтных колодцев.

Качество воды в реках и подземных вод в последние десятилетия ухудшилось, что связано с ростом применения удобрений и ядохимикатов в сельскохозяйственном производстве, развитием промышленного производства, особенно химического, сбросом коммунально-бытовых стоков.

Почвы. Равнинный Крым и Керченский полуостров располагаются в подзоне дерновинно-злаковых сухих степей, развитых па южных малогумусных (3-4% гумуса) черноземах и темно-каштановых почвах. По направлению к Присивашскому, Каркинитскому и Евпаторийскому побережьям на высотах 40-50 м чернозёмы сменяются солонцеватыми слабогумусированными темно-каштановыми почвами. Непосредственно вдоль побережий, на более низких участках, распространены луговые солонцово-солончаковые почвы в комплексе с солончаками.

На ЮБК до высоты 400 м преобладают коричневые щебенчатые почвы сухих лесов и кустарников, сформировавшиеся на продуктах выветривания глинистых сланцев, песчаников и известняков; местами встречаются красно-бурые почвы на известняках. Выше, от 400 до 700 м, располагаются бурые лесные почвы, ещё выше (700—1200 м) формируются тёмно-бурые горно-лесные выщелоченные почвы. На яйлах распространены горно-луговые чернозёмовидные почвы.

Растительность и животный мир. Растительность Крымского полуострова богата и разнообразна. Здесь представлен целый спектр типов растительности: от пустынных солянковых сообществ засоленных низменностей Присивашья и ковыльно-типчаковых степей Керченского полуострова до дубовых, буковых и хвойных лесов, формирующихся в горных поясах. Платообразная вершина Главной гряды Крымских гор занята своеобразными густо-травяными луговыми степями или остепнёнными

лугами. Южному берегу свойственна растительность, близкая к средиземноморскому типу.

Особую ценность представляют горные крымские леса, формирующие особый местный климат, пейзажное разнообразие. До заселения полуострова человеком лесами была покрыта вся горная область и даже часть равнинной территории. Развитие скотоводства привело к исчезновению лесов на равнинах и значительному уменьшению в предгорьях и южном берегу. К началу XIX века лесами было покрыто 361 тыс. га (Цветков, 1957). В 1888 году их площадь уменьшилась до 334 тыс. га, в 1913 г. – до 318 тыс. га, в 1929 г. – до 274 тыс. га. Сильно пострадали леса во время Второй мировой войны – их площадь уменьшилась до 210 тыс. га. В послевоенный период благодаря лесовосстановительным работам площадь облесенных территорий возросла и сейчас составляет примерно 296 тыс. га.

Флористический состав и характер растительных сообществ Крыма близок к средиземноморскому, но отличается большим разнообразием видов: во флоре горного Крыма (площадь около 7 тыс. км^2) представлено 2173 вида, а на острове Крит (площадь 8,4 тыс. км^2) – 1824, на острове Корсика (площадь около 8,7 тыс. км^2) – около 1900 видов.

Типично средиземноморские виды, входящие в состав сообществ разных вариантов средиземноморских ландшафтов: можжевельник высокий (*Juniperus excelsa*), сосна крымская (Pinus pallasiana), сосна Станкевича (*P. stankewiezii*), фисташка туполистная (Pistacia mutica), земляничник мелкоплодный (*Arbutus andrachne*), иглица понтийская (Ruscus ponticus), ладанник крымский (*Cistus tauricus*), сумах дубильный (Rhus coriaria), молочай жесткий (*Euphorbia rigida*), жасмин кустарниковый (Jasminum fruticans), держи-дерево (*Paliurus spina – christi*), асфоделина желтая (*Asphodeline lutea*), каперсы колючие (*Capparis spinosa*) и др.(Багрова и др., 2003).

Особенностью фауны является наличие в ней видов средиземноморского происхождения. Из млекопитающих - это летучие мыши большой и малый подковонос (*Rhinolophus ferrumequinum, Rh. hipposideros*), а также длинокрыл (*Miniopterus schreibersi*); из птиц – черный гриф (*Aegypius monachus*), белоголовый сип (*Gyps fulvus*); из рептилий –средиземноморский геккон (*Tenuidactylus Kotschyi*), леопардовый полоз (*Elaphe situla*); из насекомых – цикада обыкновенная (*Tibicen plebeja*) и др.

Полуостров получил широкую известность благодаря большому биологическому и ландшафтному разнообразию. Он входит в число 200 районов мира, отнесенных к территориям с высоким биоразнообразием.

На полуострове насчитывается около тысячи интродуцентов, то есть ввезенных и прижившихся здесь растений, часто ставших

неотъемлемой частью крымского пейзажа: пальмы, кипарисы, южноамериканский кактус опунция, китайский айлант, канадская робиния (белая акация), итальянская глядичия и многие сотни видов. Особую роль интродуценты играют в парках Крыма. Наиболее известным и распространенным интродуцентом на Южном берегу Крыма является кипарис. Впервые он появился в Крыму в конце XVIII века. В парках и на набережной можно встретить ленкоранскую акацию, олеандр, магнолию, японскую веерную пальму, юкку, итальянские сосны (пинии), платаны, и многие другие. Есть примеры и крайне отрицательных последствий появления интродуцентов: внедрение в прибрежные экосистемы Черного и Азовского морей гребневика и рапаны привело к нарушению пищевых цепей, уменьшению численности планктона.

В Крыму выделяют следующие основные виды ландшафтов:

1. Горно-приморские субсредиземноморские ландшафты приурочены к южному берегу – от моря до высоты 350 - 400 м. Характеризуются проявлением бризов, невысоким увлажнением, маломощными почвами, обилием местных климатов. Естественная растительность – можжевелово-дубовые леса, шибляки, рощи фисташки туполистной, земляничник мелкоплодный, иглица понтийская и др. Территория с этими ландшафтами давно значительна заселена. Курортные города образуют почти сплошную полосу вдоль черноморского побережья. На данной территории сформировался особый ландшафт, в котором сочетаются города, парки, виноградники, разреженные дубовые, фисташковые, можжевеловые леса, которые выше сменяются сосновыми и буковыми лесами. На данной территории выращивают ценные сорта винограда, из которых делают всемирно известные вина: Крымский мускат белый красного камня, Пино-Гри, Черный доктор и др.

Формирование ареала субсредиземноморской природы в Крыму на крайнем юго-западе связано с Крымскими горами, которые, с одной стороны ограничивают холодные северо-восточные потоки зимой, с другой стороны, южный макросклон гор получает несколько больше солнечной радиации (особенно зимой) по сравнению с горизонтальной поверхностью. Средиземноморская природа представлена в Крыму несколькими вариантами (Багрова и др., 2003). Настоящее средиземноморье представлено небольшими участками на мысе Мартьян, Айя и в некоторых других местах. Его символы – дуб пушистый (*Quercus pubescens*), можжевельник высокий и земляничник мелкоплодный. Субсредиземноморские ландшафты образованы дубово-можжевеловыми и дубово-фисташковыми редколесьями. Неморальные варианты средиземноморских ландшафтов – леса из дуба пушистого расположены на северном макросклоне Крымских гор. В нижнем его поясе хотя и

произрастают представители средиземноморских ландшафтов, но климатические условия (средние январские температуры ниже 0^0, максимум осадков летний и др.) здесь соответствуют умеренному поясу. Переднеазиатское субсредиземноморье представлено в юго-западной части крымского предгорья (между Севастополем и Бахчисараем), где распространены коричневые почвы, которые характерны для средиземноморских ландшафтов. Здесь, за пределами ЮБК, не только дуб пушистый хорошо себя чувствует, но и встречаются такие теплолюбивые виды растений как фисташка туполистная, иглица подъязычная, жасмин кустарниковый. Понтическое субсредиземноморье можно выделить в пределах Тарханкутского побережья, где степные понтические средиземноморские эфемерные элементы образуют своеобразные степные сообщества.

2.Горные (среднегорные) лесные ландшафты расположены на высоте 350 – 600 м и выше (до 1200 м). Эти территории покрытии дубовыми, буковыми, грабовыми и сосновыми лесами. Из-за горного рельефа и прохладного климата плотность населения невысокая – лишь в речных долинах есть посёлки и небольшие площади садов. Территорию пересекают автодороги, туристские тропы.

3.Горные лугово-лесостепные ландшафты – ландшафты плосковершинных поверхностей Крымских гор – яйл – характеризуются высоким атмосферным увлажнением. Количество атмосферных осадков составляет 800-1500 мм/год. Степные биоценозы яйл образуют острова среди окружающих их лесов на склонах Главной гряды. На яйлах формируется значительная часть речного стока. Их высокое водоохранное значение требует запрещения здесь пастьбы скота и сколько-нибудь интенсивной рекреации и др.

4. Предгорные лесостепные ландшафты расположены к северу от гор на высоте от 250 – 300 м до 500-600 м. Характеризуются контрастными ландшафтами, сочетанием лесной (дубовые леса) и степной растительности. Предгорье отличается расчленённым рельефом, большим разнообразием местоположений, мезо- и микроклиматов и экологических ниш. Хорошая обеспеченность водой и выгодное транспортно-географическое положение обусловили развитие в Предгорье крупных городов, сети автодорог, железных дорог. Сельское хозяйство имеет многоотраслевую специализацию: вокруг городов – пригородное хозяйство, в долинах рек – сады, на склонах гор – виноградники, эфиромасличные культуры. Здесь сочетаются лесные и степные экосистемы, агроэкосистемы, урбоэкосистемы.

5. Равнинные степные ландшафты занимают большую часть равнинного Крыма. Естественная растительность практически уничтожена и заменена сельскохозяйственными полями, садами и виноградниками. Подавляющая

часть территории равнинного Крыма превращена в агроландшафты – чередование сельскохозяйственных полей, пастбищ, садов и виноградников, населённых пунктов.

6. Равнинно-приморские степные ландшафты. К ним относится узкая полоса (5 – 10 км) на стыке моря и равнинных степей ландшафтов. Эти ландшафты характеризуются относительно расчленённым рельефом, почвы большей частью маломощны. Здесь проявляются бризы. Здесь велика рекреационная нагрузка.

7.Низменные сухостепные ландшафты занимают полосу вдоль Сиваша и Каркинитского залива, небольшие участки около озёр Сасык и Донузлав, а также на Керченском полуострове. Характеризуются близким залеганием минерализованных грунтовых вод. Здесь преобладают полынно-типчаковые степи, галофитные луга. В связи с проведением Северо-Крымского канала и сбросом вод в Сиваш по специальным каналам. Поэтому в пределах этих ландшафтов сформировались заболоченные участки с пресной водой и новыми биоценозами.

Экологические проблемы

Экологическая ситуация в Крыму отображает сложное наложение проблем, оставшихся в наследство от советской эпохи, и проблем возникших в новых условиях за последние 20 лет. Быстрый рост промышленного и сельскохозяйственного производства в 50-80-е годы XX века обусловил довольно значительное загрязнение воздушного бассейна в городах, поверхностных, подземных и прибрежных вод, почвенного покрова. Рост количества отдыхающих (до 9 млн приезжих на отдых в год во второй половине 80-х годов) неизбежно вел к росту нагрузки на леса горного Крыма. Орошение 400 тыс га сельскохозяйственных земель, сопровождавшееся нарушением режима полива, привело к неблагоприятным процессам в почвенном покрове: вторичному засолению, слитизации, уменьшению содержания гумуса.

Происшедшая в 90-е годы перестройка социально-экономических отношений сопровождалась падением объемов промышленного и сельскохозяйственного производства, уменьшением площади распахиваемых земель, снижением площади орошаемых земель. Снизились объемы выбросов загрязняющих веществ (от 5000 000 тонн в 1991 году, из которых 40% составляли выбросы передвижных источников, до 115 000 тонн в 2009 году, из которых выбросы автотранспорта составляли уже около 85%).

Эти тенденции, благоприятные с точки зрения уменьшения давления на природу, произошли не в результате целенаправленной деятельности, а стали результатом цепи случайных процессов, что неизбежно привело к общему ухудшению экологической ситуации: резко увеличилось браконьерство, вырублено примерно половина полезащитных лесополос, застраивается

береговая полоса, разрушаются ирригационные системы Северо-Крымского канала, нарушена система севооборотов, в населенных пунктах резко возросло количество мусора, возросло количество пожаров в лесах.

Для улучшения сложившейся ситуации требуются внедрение социальных и экономических механизмов решения экологических проблем, широкое участие общественности в выборе защитных механизмов сохранения природной среды.

Литература

Багрова Л.А., Боков В.А., Гаркуша Л.Я., Драган Н.А. Крымское субсредиземноморье // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. Тематический выпуск научных трудов. Вып. 13. – Симферополь, 2003. – С.95-105.

Биологическое и ландшафтное разнообразие Крыма .- Симферополь: Сонат, 1999.

Ведь И.П. Тепловой и радиационный баланс леса на Крымском нагорье // Известия АН СССР. Сер. географ., 1971. - № 2. – С.61-70.

Голубев В.Н. Географическая структура флоры Крыма // Биологическое и ландшафтное разнообразие Крыма: проблемы и перспективы. – Симферополь: СОНАТ, 1999.

Грацианский А.Н. Природа Средиземноморья. – М.: Мысль, 1971.

Дидух Я.П. Растительный покров горного Крыма. – Киев: Наукова думка, 1992.

Драган Н.А.Почвенные ресурсы Крыма. – Симферополь: Доля, 2004. – 208 с.

Дублянский В.Н., Дублянская Г.Н. Карстовая республика (Карст Крыма и его проблемы). Приложение к журналу "Полуостров природы" - Симферополь, 1996. - 88 с.

Ерыш И.Ф., Саломатин В.Н. Оползни Крыма. Часть I. Симферополь: Апостроф, 1999 - 247с.

Климат и опасные гидрометеорологические явлений Крыма / Под ред. К.Т.Логвинова и М.Б.Барабаш. – Л.: Гидрометеоиздат, 1982. – 318 с.

Клюкин А.А. Экзогеодинамика Крыма. – Симферополь: Спутник, 2007. – 320 с.

Кочкин М.А. Почвы, леса и климат Горного Крыма и пути их рационального использования. – М.: Колос, 1967. – 368 с.

Мишнев В.Г. Лес и человек. – Симферополь: Таврия, 1985. – 97 с.

Муратов М.И. Краткий очерк геологического строения Крымского полуострова. – М.: Гос. научно-технич. изд-во лит-ры по геологии и охране недр – Симферополь, 1960. - 207 с.

Олиферов А.Н. Селвые потоки в Крыму и Карпатах. – Симферополь: Доля, 2007. – 175 с.

Олиферов А.Н., Тимченко З.В. Реки и озера Крыма. – Симферополь: Доля, 2005. – 214 с.

Подгородецкий П.Д. Крым: Природа: Справ. изд. – Симферополь: Таврия, 1988.- 192 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 6. Украина и Молдавия. Вып. 4. Крым. Л.: Гидрометеоиздат, 1966. – 344 с.

Рубцов Н.И. Растительный мир Крыма. Симферополь: Таврия, 1978. – 128 с.

Справочник по климату Черного моря. – Л.: Гидрометеоиздат, 1974. – 376 с.

Цветков М.А. Изменение лесистости европейской России в конце XVII столетия по 1914г.- М.: Изд-во АН СССР, 1957.-211с.

Экология Крыма. Справочное пособие / Под ред. Н.В. Багрова и В.А. Бокова. – Симферополь: Крымское учебно-педагогическое государственное издательство, 2003. – 360 с.

RADIOECOLOGY OF THE FUTURE: THE PROBLEM OF FINAL GEOLOGICAL DISPOSAL OF RADIOACTIVE WASTES

ARRIGO A. CIGNA
Past President of the Union Internationale Radioécologie
Str. Bottino 2 – Fraz. Tuffo I-14023 COCCONATO (Asti) Italy
E-mail: arrigocigna@tiscali.it

Abstract. The ethical principle according which the concept of "sustainable development" implies "satisfying the needs of the present, without compromising the ability of future generations to meet their own needs" is considered to be and absolute principle. Nevertheless also absolute principles have a their own range of application. Outside such a range they may lead to unwanted situations. With reference to radioactive wastes they should be managed in a way that secures an acceptable level of protection for human health and the environment, and affords to future generations at least the level of safety, which is acceptable today, But by referring to the rate of evolution of the human society with an extremely great increase in the last centuries, it is not possible to consider the far future generations as equivalent to the current one. In particular, the trend of evolution of the human society forecasts a strong acceleration never observed till now. Consequently the habits of the far future generations will be totally different from the today. Therefore also the criteria to be adopted for the safe containment of a geological repository must be take into account this fact. In fact it must be stressed that an excessive degree of protection implies, very often, only a waste of resources without any advantage and implying an absolute negative balance.

Keywords: sustainable development, radioactive waste management, protection, human health and environment, evolution.

1. Introduction

The problem of the radioactive wastes is generally considered as probably the most relevant one for the development of nuclear energy. Frequently there is

confusion between the perception of public and the achievements of science and technology. The result of such confusion is the statement that problem of the radioactive wastes has not yet found a solution.

Another source of confusion is the inclusion in the big basket of the radioactive wastes any kind of them without any difference among them: low, medium and high levels, alpha emitters and long living radionuclides.

For the purpose of this paper the High-Level Wastes (HLW) generated by the reprocessing of spent fuel from nuclear power reactors to recover uranium and plutonium, and the Alpha-Bearing Wastes (ABW) that are contaminated with long lived, alpha emitting nuclides are considered. Spent fuel that is not reprocessed is also considered a High-Level waste (Cigna, 2010).

Such High-Level and Long-Lived wastes could be disposed of in mined deep underground repositories, while the medium and low level wastes do not require such a long and stringent isolation. But sometimes, under the pressure of the public opinion, which is frightened qualitatively by radioactivity without any consideration for the quantities involved, the authorities concerned with the problem of the radioactive wastes choose to avoid any distinction and any type of radioactive waste is disposed of in the same repository. Other radioactive wastes are normally kept in surface deposits and do not imply relevant problems.

It is never stressed enough that the problem of radioactive wastes is purely political because the solutions from a scientifical and technological point of view have already been found.

2. Ethical and environmental considerations

The timescales over which the intrinsic toxicity of long-lived radioactive wastes can extend go well beyond the life spans of current or forthcoming generations, for many thousands of years into the future. Therefore, for fairness and equity considerations, the current generations are responsible for the risks and burdens to future generations (Cigna, 2010),

Such an ethical principle has been illustrated by the World Commission on Environment and Development using the concept of "sustainable development" put forward by the so called "Bruntland Commission" (WCED, 1987) and defined as: "*satisfying the needs of the present, without compromising the ability of future generations to meet their own needs*".

This principle was taken into account as the basis for assessing the acceptability of strategies for the long-term management of radioactive wastes (NEA, 1995). The practical implementation of this principle, when applied to very long time intervals, implies a number of factors and requires a special attention. The Radioactive Waste Management Committee of the OECD

Nuclear Energy Agency reported that in the management of wastes having a long term potential for harm, interest focuses on two classes of ethical concern.

The first is the achievement of "**intergenerational equity**" to minimize the resource and risk burdens passed to future generations by the current generations which produce the wastes. The second concern is the achievement of "**intragenerational equity**" and in particular an ethical approach to the handling, within current generations, of questions of resource allocation and of public involvement in the decision-making process (NEA, 1995).

While the latter class does not rise particular objections provided the public involvement is assured within the frame of persons with at least a minimum of competence on the matter, the former must be based not only on a theoretical principle but also the effect of the evolution of the human society must be taken into account, as it will be discussed later with more details.

3. Systematic comparison of emplacement options

After an interim storage to obtain the elimination of the short-lived fission products, the radioactive wastes have to be disposed of in a suitable repository, which can be placed in different environments. According the long-term isolation strategy, the high-level wastes can be emplaced in deep geological formations; three land-based options can be considered: clay, hard rock and salt. In the past, as a possible alternative to land disposal, the sub-seabed emplacement was considered. But in 1972 the contracting parties of the London Convention decided the total ban of immersion of radioactive wastes into the sea, and the sub-seabed alternative was abandoned. The same parties voted a total ban on the disposal at sea of radioactive wastes and other radioactive matter in November 1993 (NEA, 1996).

3.1. THE PAGIS PROJECT

In 1982, within the European Community, it was started a project for Performance Assessment of Geological Isolation Systems (PAGIS). This exercise was conceived as an intermediate step between the generic site independent safety assessment and those made in view of the licensing of particular disposal sites. A large body of scientists in EC countries have worked together for six years producing both the data and the methods required for the analysis. In particular sensitivity analysis of model parameters has shown the areas where additional research will be more effective for decreasing the uncertainty. In this chapter the results and conclusions obtained by PAGIS are reported (Cadelli *et al.*, 1988).

The reference waste arising refer to the high level waste from Light Water Reactors spent fuel reprocessed by the Purex process, vitrified as borosilicate glass and contained in stainless steel canisters; in PAGIS Project the interim storage before disposal was assumed to be from 30 to 100 years. For continental repositories, the reference designs are based essentially on the shaft-gallery-borehole concept. For the sub-seabed option, the information has been obtained from the Seabed Working Group of OECD-NEA (NEA, 1988); the free fall penetrator is the reference emplacement technique, the drilled hole being the variant.

The multibarrier concept for describing the pathway to man of the radionuclides has been adopted. For each option, "normal evolution scenarios" representing the gradual changes, which may be expected on the basis of the geological trends and the information available on the repository effects, were firstly considered. Then, "altered evolution scenarios", representing perturbation by events largely of probabilistic nature, which can modify the parameters determining the normal evolution, or generate new evolution scenarios, were also taken into account.

3.1.1. *Clay formations*

The low permeability of clay results in negligible pore water movements and its high retention capacity for many radionuclides further reduces radionuclide migration. In the PAGIS study, the Mol site has been chosen as reference site where a sub-horizontal Boom clay formation 110 m thick is covered by at least 160 m sediments.

In a normal evolution scenario the majority of the radioisotopes, which would be released from the waste packages, do not travel beyond a few metres from the repository and disappear through decay. Only a few long-lived nuclides poorly absorbed in the clay matrix are able to induce a contaminated plume in the aquifer in at least half a million years before any significant radioactivity would be noticed at the surface.

Altered evolution scenarios have been analyzed. A fault crossing the repository would not change the situation found for the normal evolution scenario because only a very limited portion of the repository would be affected. If heavy climatic changes would occur, the radionuclides dilution would be reduced by a factor of 4 compared with that computed for the normal evolution.

As a conclusion, a clay formation can ensure long-term protection for a high-level waste repository, provided that the clay layer has a sufficient thickness and care is taken in characterising the overlying aquifers.

3.1.2. *Granite formations*

The very low permeability of granite, if not exceedingly fractured, and the large and stable formations commonly found, allows a very slow groundwater movement with long pathways to the biosphere. Auriat, in France, was the reference site for PAGIS since it has been the subject of geological and hydrogeological investigations.

No appreciable exposure is expected before 250,000 years for a normal evolution scenario. The case of a human intrusion was considered as an altered evolution scenario. By assuming that a cavity would be excavated in the vicinity of the repository, the underground water system would be perturbed and workers and surface dwellers exposed. The probability of such an event is expected to be low and the consequences of an intrusion at 100,000 years would result in an exposure of the same order of magnitude of that due to miners by the natural background from the rock itself. Vertical faults would also have negligible effects unless connected by horizontal pathways through the repository.

Uncertainties are relatively large as compared with the other continental options but the high-level waste would be adequately confined in granite if an appropriate repository design is made and good rock properties in a thickness of 10 m are available.

3.1.3. *Salt formations*

The almost complete absence of water in the salt formation and the capacity of rock salt to quickly fill any open cavity prevent radionuclides migration. The reference site for PAGIS was the salt dome at Gorleben in Germany where a large amount of information has been collected.

Under normal evolution scenario, no contamination can attain the biosphere unless dissolution of the salt dome itself would allow the aquifers to reach the repository level. It was assumed a dissolution rate of 0.033 mm/a and therefore the time span involved in the release would be of the order of million of years.

An altered evolution scenario involving brine intrusion via an anhydrite vein which may intersect the access shaft would not result in radionuclides release unless the presence of an undetected brine pocket near to a corner borehole is postulated together with an early intrusion time within 200 years after the closure of the repository. Also under all these very pessimistic assumptions, the release would occur 20,000 years after disposal, and the exposure of local people would be similar to that occurring in the normal evolution scenario. These results show that the long-term protection can be ensured by rock salt, since extreme situations are needed in order to allow the radioactivity to reach the biosphere.

3.1.4. *Sub-seabed*

In the seabed there are very thick sedimentary layers with long-term stability where radioactive waste, conditioned in suitable containers, could be emplaced. Two alternative methods were considered: the freefall penetrators containing the canisters of vitrified waste or their emplacement in boreholes drilled in the lithified sediment below the unconsolidated one; the reference area was the Great Meteor East on the Madeira Abyssal Plain in NE Atlantic.

The normal evolution scenario has been defined as the slow degradation of the waste packages, diffusion of radionuclides through the sediments, dispersion in the ocean and exposure pathway to man mainly via marine foodstuff. The maximum exposure would occur 100,000 years after disposal with values less than one millionth lower than the natural background.

Altered evolution scenarios covering a range of natural events, human actions and accidents including damaged penetrators on the seafloor have been considered. In the worst case the maximum exposure would always be one thousandth lower than the natural background.

Therefore the post emplacements doses and risks from the disposal of high level waste in the sub-seabed are negligible. As it was reported above, this solution was abandoned after the decision of the London Convention.

It must be emphasised that the option of the sea dumping of both large and heavy blocks of concrete and iron pipes (which in principle could be contaminated essentially by ^{60}Co by neutron activation) would have been the cheaper solution with a negligible detriment of the marine environment.

3.2. THE RADIOLOGICAL EFFECTS OF RADIOACTIVE WASTES

The International Nuclear Fuel Cycle Evaluation (INFCE) was organized at a conference held in Washington, DC, on 19-21 October 1977. The participants defined a programme based upon the principles that nuclear energy for peaceful purposes should be made widely available to meet the world's energy requirements, the danger of proliferation of nuclear weapons should be minimized without jeopardizing the development of nuclear energy and the specific need and conditions in developing countries.

Since then on, INFCE was supported by IAEA and a series of meetings took place from 1978 to 1980. Environmental, health and safety issues were addressed by the INFCE Working Groups within their terms of reference, to determine whether specific fuel cycle activities could be carried out in conformity with accepted standards and study of these problems showed that these standards could be respected (IAEA, 1980a).

The radiological effects have been extensively examined by INFCE with

reference to the different fuel cycles taken into account (IAEA, 1980b) and by PAGIS Project with reference to different disposal options (Cadelli *et al.*, 1988).

In addition, it must be stressed that the assessment presented by INFCE are not site-specific and they are attempts to obtain representative values of the collective dose commitments resulting from disposal of radioactive wastes for comparison between different fuel cycle alternatives. On the other hand the PAGIS Project aimed to obtain data from reference sites, which are, therefore, site-specific. Therefore any comparison between these two sets of data must take into account their intrinsic differences.

The calculations to evaluate the radiological impact have been made by INFCE on the basis of ICRP Publication 26 (ICRP, 1977). It was not deemed necessary to update the results for the purpose of this work by taking into account the changes (e.g., in the weighting factors) introduced by ICRP in its more recent publications. The collective dose commitment from different sources and fuel cycle are now reported.

3.2.1. *Mill tailings (Argentine (CNEA), 1979)*

The radiological contribution of thorium mill tailings can be neglected in comparison to that of uranium mill tailings. Therefore only the latter will be taken into account. In addition to the assumptions listed before in the descriptions of the different nuclear fuel cycles, calculations were carried out assuming that the tailings are covered with 2 m of soil and that the population distribution around mills is of 3 person/km^2 at short distances (less than 80 km) and 25 person/km^2 at greater distance (UNSCEAR, 1977).

In the present assessment it is also assumed that the mean residence time of ^{226}Ra and ^{230}Th in mill tailings is 1000 years, these elements being gradually removed from the tailings area to circulating waters.

3.2.2. *Geological repositories (Argentine (CNEA), 1979)*

The behaviour of the radionuclides in the wastes depends on the characteristics of the containers. Notwithstanding that, in principle, the life of such containers could be much longer and for the purpose of the collective dose assessment it is assumed that the mean life of containers is over 1000 years. At the same time it is assumed a leach rate of about $4 \cdot 10^{-4}$ of the borosilicate glass. Therefore the complete dissolution of the glass would take over $3 \cdot 10^4$years. The conservative estimate of the delay before release would be, then, in the range 10^4 - 10^5 years. Successively the radionuclides would start their pathway according to the characteristics of the repository.

In the previous chapters fours options have been described (clay; granite,

salt and sub-seabed). As no realistic values of the delay provided by geological isolation for each waste radionuclide are available, the assessment presented by INFCE cannot be carried out by using sophisticated compartment analysis of the time functions of the resulting contamination of the biosphere. This type of analysis is more applicable to site-specific assessments.

Therefore, the collective dose commitment has been roughly estimated to range between two extreme values, corresponding to the entry into circulating waters of an undisturbed mixture of waste radionuclides of an age taken to be equal, respectively, either to the shortest or to the longest delay found for the nuclides of the mixture.

Taking into account the engineered isolation factors and the time of water migration, it was assumed that 10^5 years is representative of the delay without sorption of radionuclides and a delay of the order of 10^6 years was taken to represent the case where sorption is the main retardation factor.

An assessment carried out for INFCE by a geosphere model (Bond et al., 1979) for an hypothetical repository in a reference salt formation involving a geological event as a release assumption, found estimated arrival times for fission products and actinides ranging from $6.7 \cdot 10^5$ to $8.1 \cdot 10^7$ years. Such values agree acceptably well with the order of magnitude of 106 years reported before.

It is interesting to compare the assumptions made by INFCE for the delay of the release of radionuclides with the evaluation found by PAGIS for the reference sites and reported in a previous chapter: once again the agreement is quite acceptable. This means that the results obtained by INFCE are still valid after ten years and a large amount of rather detailed studies have not modified the main INFCE conclusions.

3.2.3. *Assessment of dose commitments from waste repositories: INFCE (Argentine (CNEA), 1979).*

For the assessment of the dose commitments from waste repositories, the transport of the long-lived radionuclides by groundwater was considered to be the normal mechanism by which they return to the biosphere notwithstanding that disposal repositories are located in formations with a very scarce amount of migrating groundwater.

It was found that the drinking water and fish consumption pathways give the most important contribute to the dose to man. Also irrigation of crops, when practiced, can contribute significantly while other fresh water pathways are in general negligible for the collective dose.

The ocean contribution may result either from the fresh waters flowing into the sea or when the exposure pathway starts directly from the sea as, e.g., in the case of the sub-seabed disposal. Several pathways are considered in the

assessment of the human exposure from radionuclides dispersed into the marine environment: fish and seafood consumption and sediment resuspension inhalation. It was found that external exposure to sediments in general contributes negligibly to the collective dose commitment compared to the other pathways.

When unconventional pathways are considered, because they may be added in the future, also desalted water contribution appears to be negligible because desalination processes will separate most radionuclides from the water with varying decontamination factors, probably in the order of 100. On the contrary small zooplankton might have conceptually a significant contribution to the collective dose commitment, as the concentration factors for many radionuclides in plankton are substantially higher than in fish.

3.2.4. *Collective dose commitments.*

In Table 1 a summary of collective dose commitments (man•Sv) from waste arisings of reference fuel cycles per GW_e•a is reported.

Table 1 - Summary of collective dose commitments (man•Sv) from waste arisings of reference fuel cycles per GW_e•a (IAEA, 1980b).

Operation	LWR Once through	U-Pu cycle	FBR U-Pu cycle	HWR Once through	U-Pu cycle	U-Th cycle	HTR U-Th cycle
Ore processing	370	220	2	330	130	13	100
Refining, conversion and	270	160	-	-	-	9.9	83
enrichment *	90	59	-	-	-	3.6	30
Fuel element fabrication *	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1
	1	1	3	<1	1	5	<1
Reactor operation	<1	<1	<1	<1	<1	<1	<1
Unreprocessed spent fuel *	89	-	-	310	-	-	-
	270	-	-	450	-	-	-
Reprocessing *	-	31	18	-	137	26	25
	-	50	52	-	117	36	12
Sum total *	730	410	22	640	270	61	210
	730	330	58	780	250	280	250

* Upper and lower figures for migration times of 10^6 and 10^5 years, respectively

As it was stated in advance, the estimation of the collective dose commitment has been carried out by integration to infinity. This procedure implies knowledge of the future, which is totally unrealistic because the evolution of the human society is continuously accelerated and therefore it is absolutely impossible to argue what will be the size, the habits and the needs of human kind in, e.g., 10^5 or 10^6 years.

Therefore, when the exposures are delivered over very long time after the practice has ceased, the estimation of the incomplete collective dose commitments, i.e. the collective dose commitments integrated over only a few hundred years, provide a useful tool for the evaluation of impact which can be expected in the near future. In Table 2 are reported the ranges of the incomplete collective dose commitment (man•Sv) from waste arisings of reference fuel cycles per GW_e•a integrated over 500 years.

Table 2 - Summary of the incomplete (500 years) collective dose commitments (man•Sv) from waste arisings of reference fuel cycles per GW_e•a (Argentina (CNEA), 1979).

	LWR		FBR	HWR			HTR
	Once through	U-Pu cycle	U-Pu cycle	Once through	U-Pu cycle	U-Th cycle	U-Th cycle
From:	3.7	0.2	0,4	11	0,1	1,2	0,6
To:	7.9	0.8	1,3	16	0,9	5,7	3,5

3.2.5. *Individual doses.*

The doses to the most exposed individual could obviously be higher than the population average doses. The actual values would be site-specific and it is not possible to have a generic estimate. Within the INFCE programme two assessments were carried out to evaluate at least the order of magnitude for somewhat idealized sites.

The first one refers to a repository in a salt formation at 250 m below the surface located in a large sedimentary basin. The release assumption involves a geological event creating a fracture, which results in brine flowing through the repository. The maximum annual effective dose equivalent ranges between the lowest $2 \cdot 10^{-7}$ Sv/a for fuel cycle strategy "Light Water Reactor, U-Pu with reprocessing" and $3 \cdot 10^{-5}$ Sv/a for fuel cycle strategy "Light Water Reactor, once through". The time of occurrence of all doses is of the order of 10^6 years (Argentina (CNEA), 1979; Bond *et al.*, 1979).

In another study, the individual doses from a repository in granite were assessed for possible sites in Sweden. The release was postulated to occur by groundwater flow and different pathways were considered including also ingestion, inhalation and external irradiation. The maximum value was estimated to be of the order of 10^{-4} Sv/a after periods exceeding 10^5 years (KBS, 1977).

It can be assumed, therefore, that the maximum doses to the critical group in the vicinity of repositories will be very low and occur in a very far distant future, well beyond the time interval, which can be reasonably taken into account.

3.2.6. *Assessment of dose commitments from waste repositories: PAGIS (Cadelli et al., 1988)*

The models adopted by PAGIS are more sophisticated than those utilized by INFCE because in the decade elapsed between the two projetcs the knowledge of the behaviour of radionuclides in the global environment largely increased.

The concept of near-field and far-field compartments was adopted. The former extends to the limit where the host rock is unaffected by the disposal techniques or alterated by the presence of waste; beyond this, there is the far-field region which include the remaining host rock and the surrounding geosphere.

Two sets of models were used in general. The first set represents at the best the current knowledge of the various physical-chemical phenomena involved in the release and migration of radionuclides. Such models are used for deterministic evaluations of doses. But, when repeated calculations are needed in order to statistically simulate the behaviour of the repository, another set of models, more appropriate for a stochastic approach, was elaborated. Multidimensional geosphere models have mostly been used in the deterministic calculations, while simplified 1-D models have been employed for the stochastic evaluations. A crucial work of calibration linked the two sets of models to ensure an agreement between them. An advantage of using such advanced models was the possibility to evaluate, in addition to doses, also the local sensitivity (response of the dose rate to perturbations of single parameters) and to carry out the uncertainty (distribution of dose-time functions) and the global sensitivity analysis.

All relevant pathways from the underground aquifers to man were considered. Since there are no justifiable procedures to forecast human habits and diets in the long term, the biosphere parameters were assumed to be constant with time, neglecting spatial variability as well. The "hypothetical critical group" was characterized by very high food consumption rates that are unlikely to be reached in future generations' diet. As it was anticipated in a previous chapter, both a normal evolution dose rate and altered evolutions dose rates were evaluated.

3.2.7. *Collective dose commitments.*

The collective dose commitment was calculated only for the case of the sub-seabed reference repository of the Great Meteor East area in the Madeira Abyssal Plain (Atlantic Ocean). It was found to be $1.2 \cdot 10^4$ man Sv, most of which being delivered by 10^6 years, with the collective dose rate reaching a peak at 10^5 years (Mobbs, 1988).

3.2.8. *Individual doses.*

These values are available for each repository and some results are summarized in Table 3.

Table 3 - Maximum individual dose rate for the reference repositories (data from Cadelli *et al.*, 1988)

Repository	Evolution	Pathway	Max individual dose rate (Sv/year)	Time years	Radionuclides
Clay (Marivoet & Bonne, 1988)					
Mol	Normal	Well	$1.2 \cdot 10^{-8}$ 10^{-7}	10^{6} 10^{7}	^{99}Tc ^{237}Np: 70%; ^{135}Cs:30%
	Normal	River	$1.1 \cdot 10^{-11}$ $0.8 \cdot 10^{-11}$	10^{6} 10^{7}	^{99}Tc ^{237}Np; ^{229}Th
	Climatic change	Well	$2.9 \cdot 10^{-7}$	10^{7}	^{237}Np: 55%; ^{135}Cs:45%
	Faulting	Well	10^{-8} $5.0 \cdot 10^{-8}$	$3 \cdot 10^{5}$ $2 \cdot 10^{6}$	^{99}Tc ^{237}Np
Granite (Van Kote & al., 1988)					
Auriat	Normal	Water	$5.7 \cdot 10^{-7}$	$3 \cdot 10^{6}$	^{237}Np: 80%; ^{229}Th:20%
	Intrusion	(Miner)	$1.6 \cdot 10^{-2}$	10^{5}	^{237}Np; ^{229}Th
Salt (Storck & al., 1988)					
Gorleben	Normal	Water	10^{-6}	$1.5 \cdot 10^{-7}$	^{237}Np
	Early intrusion	Water	$9 \cdot 10^{-6}$	$2 \cdot 10^{4}$	^{135}Cs
	Late intrusion	Water	$3 \cdot 10^{-5}$	$7 \cdot 10^{5}$	^{237}Np
Bedded salt (France)	Sealing failure	Water	$5 \cdot 10^{-6}$	$3 \cdot 10^{4}$	^{135}Cs
Sub-seabed (Mobbs & al., 1988)					
GME	Normal	Seafood	$1.8 \cdot 10^{-10}$ $5.1 \cdot 10^{-10}$	10^{5} $2 \cdot 10^{5}$	^{79}Se ^{99}Tc
	Mining	Seafood	$1.4 \cdot 10^{-7}$	10^{6}	^{99}Tc; ^{135}Cs; ^{229}Th
	Damaged Penetrator on the seabed	Seafood	$1.3 \cdot 10^{-10}$	$5 \cdot 10^{3}$	$^{239+240}Pu$; ^{243}Am; ^{126}Sn

Note. Dose rates from altered evolution scenarios (i.e. those not marked "Normal") are conditional on the occurrence of the event and are associated with a probability factor. They cannot be compared, therefore, with those from normal evolution.

It must be emphasized the great detail achieved in the case of the sub-seabed repository in comparison with the other options. This fact is due mainly to two reasons. Firstly, on account of the models which have been developed for the marine environment in the framework of CRESP (NEA, 1980; 1983; 1985; 1986; 1989; 1990; 1996). In addition, a relevant research on ocean-floor burial of high-level waste have been carried out since 1977 in the framework of the Seabed Working Group established under the Radioactive Waste Management Committee of the OECD Nuclear Energy Agency.

The work of the Seabed Working Group provided scientific and technical information to assess the safety and engineering feasibility of seabed disposal. The results were published in a series of eight volumes (NEA 1988; de Marsily *et al.* 1988; Shepard *et al.* 1988; Hickerson *et al.* 1988; Mariette & Simmons 1988; Pentreath *et al.* 1988; Brush 1988; Lanza 1988). They are consistent with those obtained within the PAGIS framework.

4. Environmental and ethical aspects

The basic principles of radiation protection underwent a certain evolution to take into account all the possible implications, which became evident with time. In particular, when radioactive wastes containing long-lived radionuclides are involved, there is the problem of far future detriments. It is evident that such detriments could be treated differently from the present ones. This would imply the assumption of a weighting factor with respect to the present or the immediately foreseeable future.

Because of social time preferences less weight could be assigned to far future detriments. But, for ethical considerations, the opposite assumption could be made because people who neither have an advantage from the practice would incur such far future detriments nor had any influence on the decision leading to their exposure (NEA, 1984; ICRP, 1985).

Calculations of doses resulting several thousands of years from now are based on current living habits and any estimate of far future living conditions would be largely speculative. Therefore these calculations are an illustration of what the doses would be if the release occurred today, rather than as a prediction of the actual dose to some human living in the far future (NEA, 1995).

In ICRP Publication 60 (ICRP, 1991) it is reported that when the current practices give rise to doses, that will be received in the future (and sometimes in the far future), these future doses should be taken into account in the protection of both populations and individuals, although not necessarily on the same basis as is used for current doses. Also the probability of incurring such future

exposures is important, in addition to the magnitude of the exposures.

On the practical side, there are difficulties in predicting future conditions, whether demographic, biological, physical or other aspects, with sufficient confidence to make useful estimates of long term radiation impacts (ICRP, 1985). Another aspect of the problem of exposures in the far future is related to the evaluation of collective doses over long timescales of 10^4 -10^9 years. This aspect has been studied by Barraclough *et al.* (1996) and their conclusion was that in decision-making, less significance should be attached to collective dose estimates relating to periods beyond 500 years into the future than those relating to shorter time periods.

If the extrapolation of the present society is taken into account, also a time interval of 500 years is probably too long. The habits and the problems of mankind 500 years ago, i.e. at the time of the discovery of the New World, were rather different from today and any extrapolation from that time into our present time would have resulted in a substantially wrong description of the present situation. Since the evolution of the society is faster now than in the past, another unpredictable factor adds its contribution in the general uncertainty.

When much longer time intervals are involved, any extrapolation becomes totally unreliable. In fact, if one of our ancestors (e.g. a Neanderthal man) had forecasted the needs of our society based on his available knowledge, he would have identified the flint as the limiting factor for society's development and the degree of civilisation attainable (Cigna, 1996). Of course the results of such an analysis would have been completely wrong, notwithstanding a set of correct starting data, because other factors have substantially changed the situation in the meantime.

There is no reason to consider ourselves in a better position to assume that ionizing radiations will be a threat for populations in the far-future: for example cancer will probably not be so important in the future as it is today (Merz & Schifferstein, 1990; Johansson & Haegg, 1990; Chapman & Côme, 1990). A comparison with the past, as given in Fig. 1, clarifies the concept of the impossibility to obtain reliable forecast over very long periods.

The scenarios and the models adopted by the different projects lead to dose assessments, which are rather low. Nevertheless it must be emphasized that there is a good chance that such assessments are wrong because they are too much conservative, i.e. pessimistic. In fact there are some examples resulting from special geological conditions, which give results more optimistic.

The Oklo phenomenon has been studied extensively (Hagemann, Nief & Roth, 1974; IAEA, 1975; Blanc & Von Maravic, 1996) and the natural reactor zones contain essentially all of the radioactive material present at the end of the reaction period. Isotopic analysis of the uranium grains in a microscopic scale

showed that fission products and ^{239}Pu had remained immobile until they became harmless by radioactive decay.

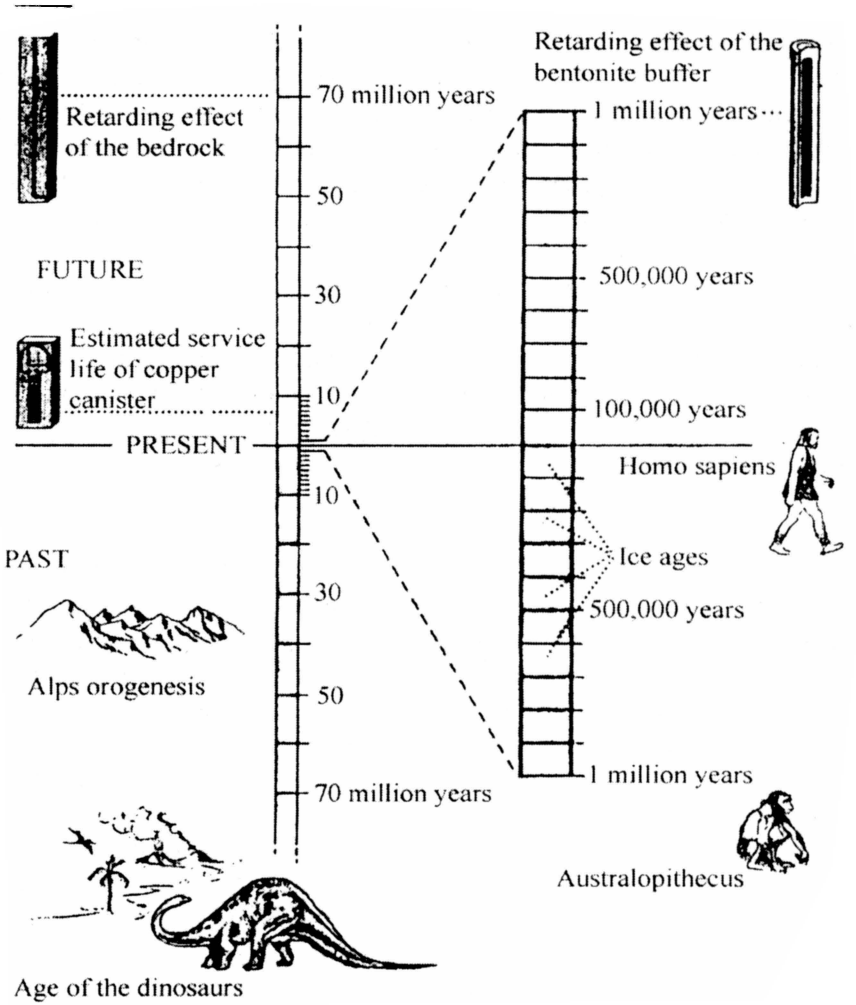


Figure 1. A comparison between the geological repository life and the geological time scale. (From Ahlstroem, *et al.* 1980, modified)

Another case is given by the ore deposit of Koongara at Alligator Rivers (Australia) where the radionuclides in the superficial layer subject to the leaching by the meteoric water moved downstream some ten of meters in millions of years but they did not move at all in the deeper protected layers (NEA, 1994b).

Also an open pit uranium mine at Poços de Caldas, Minas Gerais, Brazil, was extensively studied with similar results. Therefore, when the natural analogues are taken as a kind of validation of the models (Andersson et al., 1990), it should be concluded that the evaluations obtained by such models are to be considered as a pessimistic upper level of what can be really expected.

5. The international recommendations

The recommended limit of the effective dose for the public is presently established in 1 mSv in a year (the average over 5 years must not exceed 1 mSv per year) (ICRP, 1991). This dose limit applies to the sum of the relevant doses from external exposure during 1 year and the 50-year committed dose from that year's intake of radionuclides. When both individual and collective exposures are small and not in excess of the dose limits, it is adequate to use the product of the expected dose and its probability of occurrence as if this were a dose that was certain to occur (ICRP, 1991).

To avoid that limited resources are wasted on trivial problems at the cost of neglecting major problems it is necessary have exemption rules. An annual probability of death of the order of 10^{-6} per year is largely accepted, because it is not taken into account by individuals in their decision as to actions that could influence their risks. This level of risk corresponds to an annual dose of the order of 10^{-5} Sv. In order to ensure that the total annual dose to a single individual will not exceed this value, it is almost certain that this result is achieved if the annual individual dose exemption criterion is reduced by a factor of ten (ICRP, 1985).

Therefore, most regulatory systems include provisions for granting exemptions: the grounds for exemptions are that the source gives rise to small individual doses (of the order of 10^{-6} Sv per year) and regulatory provisions will produce little or no improvement in dose reduction since the protection is optimised. If the collective dose is small (of the order of 1 man Sv per year) protection is often assumed to be optimised (ICRP, 1993).

6. Conclusion

The ethical principle adopted can be summarized as follows: wastes should be managed in a way that secures an acceptable level of protection for human health and the environment, and affords to future generations at least the level of safety which is acceptable today, but there seems to be no ethical basis for discounting future health and environmental damage risks (NEA, 1995). This

strategy should aim at bequeathing a passively safe situation, which places no reliance on active institutional controls (Cigna, 2010).

As reported above, such assumptions do not take into account anything else than the characteristics of the present environment and are designated to assure a strict compliance with the requirements of the present society.

Now let's move back into the past in a prehistoric time, e.g. 10,000 years ago, and imagine a meeting at the Grotta Romanelli, a well known prehistoric cave in South Italy where a Mesolithic culture developed. At that time, the world population was about 10 million people and the "Gotha" of the Romanellian culture had their G1 to discuss the problem of mankind evolution.

A number of person inhabited caves or rock shelters and, if the number of individuals increased too much (let's say to 6 billions...) there would have been a shortage of caves suitable for living in. But the solution of rock shelters suggested a good way out, i.e. by building artificial equivalents to rock shelters as huts or pile-dwellings according the local environmental characteristics.

But another important issue, concerning technology, had to be considered. By taking into account the trend of the number of individuals, which was assured to have a steady increase, the participants to their G1, who were extremely careful about the life style of the future generations, focused on the identification of the limiting factor after a very long time interval. On the basis of their living habits the answer was easily obtained. At that time they were already compelled to look for flint even in distant locations, therefore if the mankind evolution would have resulted in a very large number of individuals, as for instance the 6 billions quoted above, the availability of flint-stones was unanimously identified as the limiting factor: after, for example. 10,000 years, would there have been enough flint-stones for the needs of everyone? Certainly not, at least on the basis of their knowledge and experience.

Now, contrary to the wise, but wrong, forecast of our ancestors, flint-stones cannot be considered a limiting factor for us, because life style and habits evolved in a way totally different from the view of our ancestors. This fact confirms that an extrapolation into an age far removed from our own leads to completely wrong conclusions.

The evolution of mankind in the past 10,000 years was absolutely not uniform. In a mathematical slang the second derivative of the evolution is positive, i.e. its speed increases with time. Life habits changed very slowly from Mesolithic to Neolithic. Later on, in historical time, the life styles of every day during the Egyptian, the Greek, the Roman, the Middle Age cultures kept rather similar.

But after the industrial revolution the changes were every day more important, up to the present time when we perceive a great change within a

single generation. In fact, most of the world's industrial production has taken place in the last few centuries

Many problems facing the present society are already totally different from those of few tens years ago. Therefore the life habits of human kind evolve presently faster and faster and in a rather close future they may become quite different from the previous ones. Already beyond 100 years from now it is very hard to foresee the development of ecology, medicine, technology, economy and social structure.

Therefore, it is absolutely not justified to choose a management of radioactive wastes based only on radioactive decay without any consideration for the biosphere and living habits of the humans that are expected to change drastically in less than a few hundred years.

Someone could object that the biological characteristics of human individuals with respect to radiation could (or would) be the same of today, but as pneumonia is no longer a mortal illness as it was only some tens of years ago, it is unlikely that cancer will keep the same degree of gravity of today after some hundreds of years.

The uncertainties associated with assessment results increase with time and at present it is not possible to make any reliable forecast of the life style of far future generations. Nevertheless, it is possible to identify two likely main trends: a continuation of the fast evolution observed in the last centuries or a disruption of this mechanism followed by a return to rather primitive conditions.

In the first case, it is obvious to imagine that mankind should have such a competence and technological capacity to face any possible contact with the radioactive waste both as a consequence of an intrusion and a release for a natural event.

In the second case, with a mankind decayed to habits and life stile similar to those of prehistoric times (it could be defined a "post historical" mankind) the chance of an intrusion would not exist for lack of a suitable technology while the risk from a release due to a natural event would be unimportant on account of the small probability to have a population in the area interested by the release. But, what is much more relevant, the danger of this event would be negligible in comparison to the dangers in the environment inhabited by our poor descendants.

The validity of the ethical principle of offering to society a satisfactory level of safety for both current and future generations is not questioned but it must be emphasized that the same current needs cannot be considered valid for any future generation. Previously it was pointed out the large difference between the Romanellian population and the present generation, which would have

obviously implied at present an absurd statement, about the limiting factor for future development.

Since the speed of the evolution of human kind is every day faster, the ethical principle reported above must be applied by taking into account the potential evolving requirements of the future generations which will be affected by the decision of the current generation. A servile application of the principle by attributing the same current requirements to far away future generations would imply unjustified burdens, which would be, not only useless to the future generations but could also result in a waste of resources.

If these considerations are taken into account, the ethical principle reported above implies an important change of some current positions. In particular 95% of the potential energy is still contained in the used fuel after the first cycle. Therefore, since uranium is a limited resource (even if more abundant than oil), the recycle of used fuel should be adopted to achieve a better efficiency. The advantage would be double because, by so doing, a very long-lived radioisotope ($T_{1/2}$ = 24,000 years for ^{239}Pu) would be no longer discarded as a waste but used in the new fuel. At the same time this radionuclide, relevant from the point of view of proliferation, would be no longer present among the waste.

The criterion of having a number of safe requirements implemented for 10,000 or 100,000 years after disposal as currently assumed by some regulatory authorities, is absolutely not justified since in such a long time interval the human society (if still existing!) is expected to be totally different from the present generation.

Therefore the safe requirements to be applied to a geological repository should be assured for a much more limited time interval, e.g. a few generations. Even by adding a coefficient of safety to take care of unforeseen events, a safe containment for few centuries would assure to the future generations the same treatment accepted for the present one. Obviously such time lengths belong to the human scale and not to the geological one, and the burden charged to the current generation is, therefore, perfectly acceptable.

In addition it must be emphasised that the problem of the radioactive waste disposal is purely political since the technological solutions now available comply perfectly with the radiation protection requirements and the ethical principles.

The point of view described here can be adequately summarized by a passage of an Italian writer Giuseppe Tomasi di Lampedusa in his book "The leopard" (Chapter 1): *"For us a palliative promising to last for one hundred years is equivalent to eternity. We may even be worried about our sons, perhaps about our grandchildren; but beyond those we may hope to caress with there hands, we ha no obligation to fulfil".*

References

Ahlstroem, P. E., Loefverberg, S., Nilsson, L. B. & Papp, T., 1980 - Safe handling and storage of high leve! radioactive waste. *Radioactive Waste Management*, USA), *1*, 57-103.

Andersson K., Nicholson T., Grundfelt B. & Larsson A., 1990 - INTRAVAL as a n integrated international effort for geosphere model validation - A status report . Proc. Symp. Safety Assess. of Radioact. Waste Repositories, Paris 9-13 Oct. 1989, IAEA, Vienna: 725-736.

Argentina (CNEA), 1979 Radiological health and safety impact. INFCE/DEP/WG.7/15, IAEA, Vienna.

Barraclough I.N., Robb J.D., Robinson C.A., Smith V.R. & Cooper J.R., 1996 - The use of estimates of collective dose to the public. J. Radiol. Prot., 16(2): 73-80

Blanc P.L. & Von Maravic H., 1996 - OKLO Working Group. Proceedings of the fourth joint EC-CEA progress and final meeting held in Saclay , France, on 22 and 23 Junbe 1995. European Commissin, D.G. XI, Report EUR 16704

Bond F.W., Cole C.R., Reisenauer A.E. & Washburn J.F., 1979 Release consequence analysis for a hypothetical geologic radioactive waste reporitory. INFCE document CC/WG.7/39 Rev. 2.

Brush L.H., 1988 Review of laboratory investigations of radionuclide migration through deep-sea sediments. Feasibility of disposal of high-level radioactive waste into the seabed.OECD, Paris, 7.

Chapman N.A. & Côme B., 1990 - Long-term predictions: making proper use of geological evidence. Proc. Symp. Safety Assess. of Radioact. Waste Repositories, Paris 9-13 Oct. 1989, IAEA, Vienna: 318-329.

Cadelli N., Cottone G., Orlowski S., Bertozzi G., Girardi F. & Saltelli A., 1988 - PAGIS, Performance Assessment of Geological Isolation Systems for Radioactive Waste, Summary. Comm. European Communities, DG. XII, Report EUR 11775 EN

Cigna A.A., 1996 Origin and aim of radioecology. In: Luykx F.F. & Frissel M.J. (Eds.) - Radioecology and the Restoration of Radioactive-Contaminated Sites. NATO ASI Series, 2. Environment, 13, Kluwer Acad. Publ.: 1-15.

Cigna A.A., 2010, The Problem of Long Lived Radioactive Waste Management. In: *Psychology of Risk Perception,* J. G. Lavino and R. B. Neumann, eds., Nova Science Publishers, Inc., Hauppauge, NY,USA, pp. 179-187.

de Marsily G., Berhendt V., Ensminger D., Flebus C., Hutchinson B., Kane P., Karpf A., Klett R., Mobbs S., Poulin M. & Stanner D., 1988 - Radiological assessment. Feasibility of disposal of high-level radioactive waste into the seabed.OECD, Paris, 2.

Hagemann R., Nief G. & Roth E., 1974 - Etudes chimiques et isotopiques du réacteur naturel d'Oklo. CEA, Bull. Inf. Scient. et Techn. 193: 65-76.

Hickerson J., Freeman T.J., Boisson J.Y., Murray C.N., Gera F., Nakamura H., Nieuwenhuis J.D. & Schaller K.H., 1988 - Engineering. Feasibility of disposal of high-level radioactive waste into the seabed.OECD, Paris, 4.

IAEA, 1975 The Oklo phenomenon. Proc. Symp.Libreville, Gabon 23-27 June 1975, IAEA, Vienna.

IAEA, 1980a - INFCE Summary Volume. IAEA, Vienna.

IAEA, 1980b - Waste Management and Disposal. Rep. INFCE Working Group 7, IAEA, Vienna.

ICRP, 1977 - Recommendations of the International Commission on Radiological Protection. ICRP Publication 26, Pergamon Press.

ICRP, 1985 - Radiation Protection Principles for the Disposal of Solid Radioactive Waste. ICRP Publication 46, Annals of the ICRP, 15(4).

ICRP, 1991 - 1990 Recommendations of the International Commission on Radiological Protection. ICRP Publication 60, Annals of the ICRP, 21(1-3).

ICRP, 1993 - Protection form Potential Exposure: A Conceptual Framework.. ICRP Publication 64, Annals of the ICRP, 23(1).

Johansson G. & Haegg C., 1990 - The disposal of high level radioactive waste and the need for assessing the future radiological impact. Proc. Symp. Safety Assess. of Radioact. Waste Repositories, Paris 9-13 Oct. 1989, IAEA, Vienna: 309-317

KBS, 1977 - Handling of spent nuclear; fuel and final storage of vitrified high level reprocessing wastes. Solna, Sweden

Lanza F., 1988 - Review of processes near a buried waste canister . Feasibility of disposal of high-level radioactive waste into the seabed.OECD, Paris, 8.

Marietta M.G. & Simmons W.F., 1988 - Dispersal of radionuclides in the oceans: models, data sets and regional descriptions. Feasibility of disposal of high-level radioactive waste into the seabed.OECD, Paris, 5

Merz E. & Schifferstein K., 1990 - Time period of concern for longterm safety assessment of a geological radioactive waste repository. Proc. Symp. Safety Assess. of Radioact. Waste Repositories, Paris 9-13 Oct. 1989, IAEA, Vienna: 299-307.

Mobbs S.F., Charles D., Delow C.E. & McColl N.P., 1988 - PAGIS: Disposal in the sub-seabed. Comm. European Communities, DG. XII, Report EUR 11779 EN.

NEA, 1980 - Review of the continued suitability of the dumping site for radioactive waste in the North-East Atlantic. OECD, Paris.

NEA, 1983 - (Gurbutt P.A. & Dickson R.R., Eds.) Interim oceanographic description of the North-East Atlantic site for the disposal of low-level radioactive waste. OECD, Paris, 1.

NEA, 1984 Long-term radiation protection objectives for radioactive waste disposal. NEA-OECD, Paris

NEA, 1985 - Review of the continued suitability of the dumping site for radioactive waste in the North-East Atlantic. NEA-OECD, Paris.

NEA, 1986 (Dickson R.R., Gurbutt P.A. & Kershaw P.J., Eds.) Interim oceanographic description of the North-East Atlantic site for the disposal of low-level radioactive waste. OECD, Paris, 2.

NEA, 1988 - Overview of research and conclusions. Feasibility of disposal of high-level radioactive waste into the seabed.OECD, Paris, 1.

NEA, 1989 - (Nyffeler F. & Simmons W., Eds.) Interim oceanographic description of the North-East Atlantic site for the disposal of low-level radioactive waste. OECD, Paris, 3.

NEA, 1990 - CRESP Activity Report 1986-1990. NEA-OECD, Paris.

NEA, 1994b - ARAP: The International Alligator Rivers Analogue Project - Background and results. NEA-OECD, Paris.

NEA, 1995.- The environmental and ethical basis of geological disposal of long lived radioactive wastes. NEA/OECD, Paris

NEA, 1996 - CRESP Final Report, 1981-1995. OECD, Paris.

Pentreath R.J., Hargrave B.T., Roe H.S.J. & Sibuet M., 1988 - Deep-sea biology, biological processes and radiobiology. Feasibility of disposal of high-level radioactive waste into the seabed. OECD, Paris, 6.

Shephard L.E., Auffret G.A., Buckley D.E., Schüttenhelm R.T.E. & Searle R.C., 1988 - Geoscience characterization studies. Feasibility of disposal of high-level radioactive waste into the seabed. OECD, Paris, 3.

UNSCEAR, 1977 - Sources and effects of ionizing radiations . Rep. Gener Assembl Ann, NY

WCED, 1987 - *Our Common Future*. New York, Oxford University Press.

EFFECTS OF CHRONIC IRRADIATION IN PLANT POPULATIONS

STANISLAV GERAS'KIN*, ALLA OUDALOVA, NINA DIKAREVA, ELENA CHERNONOG, JULIA PRYTKOVA, VLADIMIR DIKAREV, TATIANA NOVIKOVA
Russian Institute of Agricultural Radiology and Agroecology, Kievskoe shosse, 109 km, 249020, Obninsk, Russia

Abstract. An assessment of the state of plant and animal populations inhabiting polluted territories and the analysis of mechanisms of their adaptation to adverse environmental conditions undoubtedly have general biological importance. Consequently, studies that examine biological effects on non-human biota in natural settings provide a unique opportunity for obtaining information about the potential biological hazard associated with radioactive contamination. The results of long-term field studies in the Bryansk region of Russia affected by the Chernobyl accident and in the Semipalatinsk Test Site, Kazakhstan are presented. Although radionuclides cause primary damage at the molecular level, there are emergent effects at the level of populations, non-predictable solely from knowledge of elementary mechanisms of the pollutants' influence. Plant populations growing in areas with relatively low levels of pollution are characterized by the increased level of both cytogenetic disturbances and genetic diversity. Radioactive contamination of the plant environment activates biological mechanisms, changing a population's resistance to exposure. However, there are radioecological situations where enhanced radioresistance has not evolved or has not persisted.

Keywords: radioactive contamination; plant populations; absorbed doses; genetic effects; reproductive ability; radio-adaptation

* To whom correspondence should be addressed. Stanislav A. Geras'kin, Russian Institute of Agricultural Radiology and Agroecology, Kievskoe shosse, 109 km, 249020, Obninsk, Russia; e-mail: stgeraskin@gmail.com

1. Introduction

One of the major difficulties in the implementation of an ecological risk assessment is a lack of knowledge about the effect from chronic, low-level exposures to contaminants. The acute phytotoxic effects of environmental factors are well known, but the effects of long-term chronic exposure to low pollutant concentrations is neither well understood nor adequately included in risk assessments. There is growing evidence (Theodorakis, 2001; Peterson et al., 2003) that subletal effects of chronic exposure to environmental contaminants lead to population-level consequences. Although low dose rates may be obtained in the laboratory by protraction, these may not adequately represent true environmental radiation exposures. To properly understand the effect of normal, real-world contaminant exposures, one must consider actual field conditions. Only in the field we can see what actually happened. However, for most wildlife groups and endpoints there are very few studies that link accumulation, chronic exposure and biological effects in natural settings (Garnier-Laplace et al, 2010). These data gaps imply that the protection of the environment from ionizing radiation will require more experimental data related to effects of chronic low-level exposure to radionuclides at the population level. In this connection, several questions arise:

-what do we know about mutagenic effect of chronic low dose rate radiation exposure?

-what do we know about the fate of induced by radiation mutations in altered ecological conditions?

-can chronic low dose rate radiation exposure be regarded as ecological factor changing the genetic make-up of a population?

To answer these questions, a well-directed accumulation of knowledge is needed and appropriate experimental data analysis is necessary. Previously completed and ongoing field studies that have been carried out in Laboratory of Plant Ecotoxicology, RIARAE with different species of wild and agricultural plants are briefly summarized in Table 1. A wide range of radioecological situation and climatic zones have been covered in frames of this work. To illustrate the main findings, two field studies are discussed here in more details.

2. Material and methods

In 2005-2007 seeds of crested hairgrass (*Koeleria gracilis* Pers.) were collected from four locations of the Semipalatinsk Test Site (Kazakhstan). Radiation background at the sites and activity concentrations of the most dose-forming radionuclides in the soil samples were measured. Absorbed doses to crested hairgrass were calculated. Squashed slides for cytogenetic analysis were

Table 1. Field studies on wild and agricultural plants.

Species	Site & Time	Assay and/or endpoints
Winter rye and wheat, spring barley and oats	10-km ChNPP zone (12-454 MBq/m^2), Ukraine, 1986-1989	Morphological indices of seeds viability, cytogenetic alterations in intercalary and seedling root meristem (Geras'kin et al., 2003a)
Scots pine, coach-grass	30-km ChNPP zone (2.5-27 μGy/h), Ukraine, 1995	Cytogenetic alterations in seedling root meristem (Geras'kin et al., 2003b)
Scots pine	Radioactive waste storage facility, Leningrad Region, Russia, 1997-2002	Cytogenetic alterations in needles intercalary and seedling root meristems (Geras'kin et al., 2005)
Scots pine	Briansk Region radioactively contaminated in the Chernobyl accident (7-130 mGy/y), Russia, 2003-2009	Cytogenetic alterations in seedling root meristem, enzymatic loci polymorphism, abortive seeds (Geras'kin et al., 2010; Geras'kin et al., 2011)
Crested hairgrass	Semipalatinsk Test Site (0.7-36 μGy/h), Kazakhstan, 2005-2008	Cytogenetic alterations in coleoptiles of germinated seeds (Geras'kin et al., 2009)

prepared of coleoptiles (2-5 mm of length) of germinated seeds. In every slide, all ana-telophase cells (4800 – 11900 ana-telophases in 30-90 slides) were scored to calculate frequency of aberrant cells. Detailed description of methods used is given in (Geras'kin et al., 2009).

To study biological effects in chronically exposed Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) populations six test sites were chosen in the Bryansk Region of Russia radioactively contaminated as a result of the Chernobyl accident. Pine cones were collected in autumns of 2003-2008. Activity concentrations of radionuclides in soil samples were measured, and doses to the pine trees' generative organs were estimated. Aberrant cells were scored in root meristem of germinated seeds in ana-telophases of the first mitoses. The method of isozymic analysis of megagametophytes was used for an estimation of genetic variability in Scots pine populations. Five enzymatic loci (GDH, LAP, MDH, DIA, and 6-PGD) were studied in endosperms of the seeds collected in 2005. Detailed description of materials and methods used can be found in (Geras'kin et al., 2010; Geras'kin et al., 2011).

3. Results and discussion

The Semipalatinsk Test Site (STS) used to be the main site for testing nuclear weapon in the former Soviet Union. Between 1949 and 1989, 459 nuclear tests

were conducted at the STS. Among them, 116 explosions were above ground. As a result, large-scale, heterogeneous radioactive contaminations occurred at the STS and adjusted territory. The STS is a unique place to study effects of chronic low dose rate exposure on non-human species over several generations. The wide range of plots different in levels and spectrum of radioactive contamination, an availability of plots with dominating contribution of particular types of radiation (α-, β-, and γ-radiations) to dose absorbed by plants and animals as well as specific climatic conditions provide a unique opportunity for studying long-term biological effects in chronically exposed ecosystems against the background of extreme environmental conditions. A study of crested hairgrass populations, a typical wild cereal for Kazakh steppe, showed that the frequency of cytogenetic alterations in coleoptiles of germinated seeds increases proportionally to the dose absorbed by plants (Fig. 1). Severe alterations of single and double bridges as well as laggard chromosomes contribute mainly to the observed cytogenetic effect (Geras'kin et al., 2009). The agreement between findings from three years of study (2005-2007), different in weather conditions, suggests the leading role of radioactive contamination in an occurrence of cytogenetic effects.

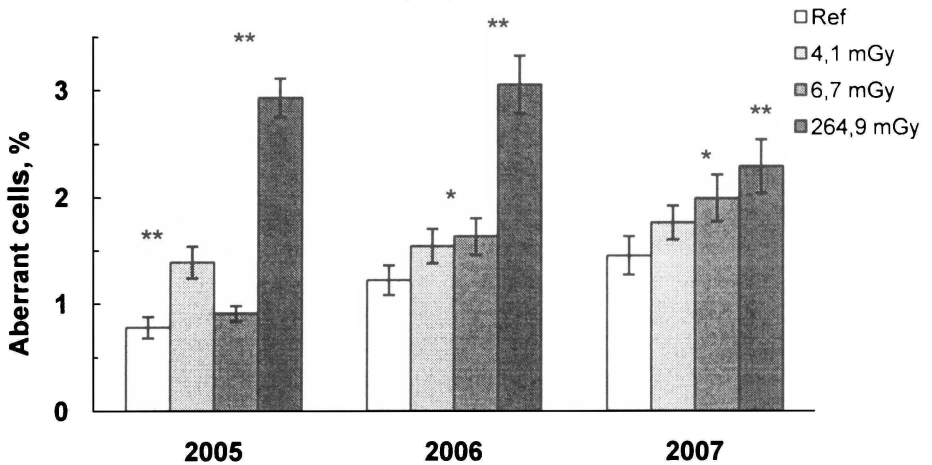


Figure 1. Aberrant cells frequency in coleoptiles of germinated seeds of crested hairgrass, %. Significant difference from the reference level: * - p<0.10; ** - p<0.05

Dose rate in the epicenter of nuclear tests exceeds 30 μGy/h, which is more than 3 fold of the predicted no-effect dose rate of 10 μGy/h derived in the EC ERICA project (Garnier-Laplace et al., 2010). It is, however, well below the threshold for statistically significant effects (100 μGy/h) derived at the FASSET Radiation Effects Database analysis (Real et al., 2004). It is not

surprising, than, that in our study there are found significant cytogenetic effects in crested hairgrass populations but no pronounced morphological alterations. Thus, the findings obtained are in agreement with the benchmark values proposed in the FASSET and ERICA projects to restrict radiation impacts to biota.

Investigations over the last several decades (Mankovska and Steinnes, 1995; Kozlowski, 2000; Kozlov and Zvereva, 2007) have demonstrated that forest ecosystems are vulnerable to human-induced environmental stresses, resulting in a progressive loss of biodiversity and general declines in forest health. Adverse impact to the forest ecosystems lead to concomitant changes in the quality and extent of wildlife habitat (Galbraith et al., 1995). Forest trees have gained much attention in recent years as nonclassical model eukaryotes for population, evolutionary and ecological studies (Gonzalez-Martinez et al., 2006). Because of their potential to affect many other species, any responses to selection pressures that are exerted on such keystone species as forest trees are especially important to quantify. The low domestication, large open-pollinated native populations, and high sensitivity to environmental exposure make conifers almost an ideal species for the study of environmental effects of radioactive contamination.

The Chernobyl accident caused dramatic and long-term increases in ambient radiation doses to many forest environments. Sites still exist in the Bryansk Region of Russia, 20 years after the Chernobyl accident, where radioactive contamination significantly exceeds background. In the study reported herein, cytogenetic effects in Scots pine populations growing in the Bryansk Region have been investigated for 6 years, and the findings are presented in Fig. 2.

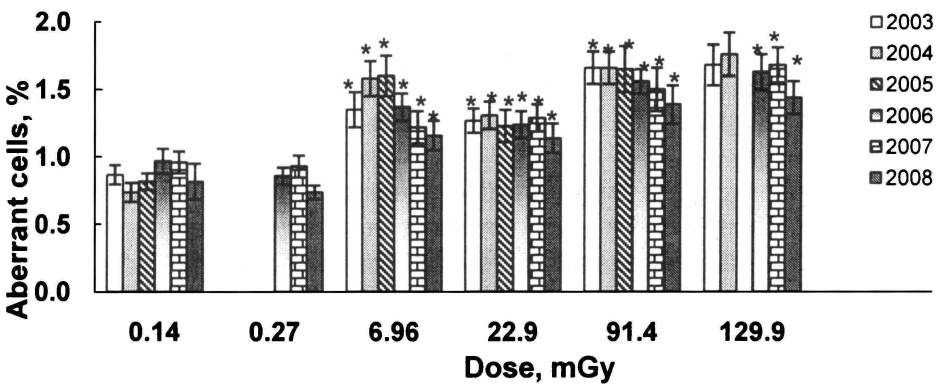


Figure 2. Aberrant cells in root meristem of germinated seeds (%) from Scots pine populations collected in the Bryansk Region of Russia, 2003-2008. Ref and Ref 1 are the reference populations. Significant difference from the reference populations: * - $p<0.05$

There were no significant differences in frequencies of cytogenetic abnormalities, observed in the same study site from year to year. Thus, the effects observed can be regarded as quite robust and replicable over time. Aberrant cell frequency in root meristem of germinated seeds collected from these populations significantly exceeds the reference level and shows correlation with the dose absorbed. Combined with data from other our studies (Geras'kin et al., 2003a; Geras'kin et al., 2005), these findings indicate that an increased level of cytogenetic alterations is a typical phenomenon for plant populations growing in areas with relatively low levels of pollution.

Absorbed doses in generative organs of pine trees were assessed with an original dosimetric model (Geras'kin et al., 2011). In 22 years after the ChNPP accident, the annual doses are about thirty times lower than the 0.4 mGy/h guideline proposed by IAEA as safe for terrestrial plants (IAEA, 1992). On the other hand, dose rate for two most contaminated sites exceeded the ERICA generic predicted no-effect value of 10 μGy/h, applicable as an incremental dose rate in addition to the background for generic ecosystems (Garnier-Laplace et al., 2010). These comparisons suggest that radiation levels at the study sites were high enough to induce cytogenetic rather than morphologic abnormalities in the exposed populations. Indeed, the aberrant cell frequency, as well as the occurrence of severe types of cytogenetic alterations in root meristem of germinated seeds collected from the impacted populations, exceeded the reference level during all six years of study (Fig. 2). This supports the conclusion that exposure to low levels of radiation resulted in cytogenetic effects in the pine tree populations contaminated from the Chernobyl accident. It should be noted that, in the STS study, a wide range of doses from 4 to 265 mGy absorbed by the plants was studied, and a regular dependence of cytogenetic effects on dose was revealed. On the contrary, in the Bryansk Region, the range of doses absorbed by the pine trees at the study sites is much narrower; this could be the reason for an absence of statistically significant increase of biological effect with the dose absorbed in some years of observations.

It is becoming increasingly clear that cytogenetic alterations detected in our studies might only be tip of an iceberg, reflecting global structural and functional rearrangements induced in exposed populations. An increase in mutation rate can affect the population genetic structure by producing new alleles or genotypes, and thereby has ecologically relevant effect. Alterations in the genetic make-up of populations are of primary concern because somatic changes, even if they lead to a loss of some individuals, will not be critical in populations with a large reproductive surplus. To analyze whether an exposure to radionuclides causes changes in population genetic structure, we evaluated frequencies of three different types of mutations (null allele, duplication and

changing in electrophoretic mobility) of enzymatic loci in endosperm and embryos of pine trees from the studied populations. It is found that chronic radiation exposure results in the significant increase of total occurrence of enzymatic loci mutations. In particular, frequencies of mutations for loss of enzymatic activity increase with the dose absorbed by generative organs of pine trees (Fig. 3).

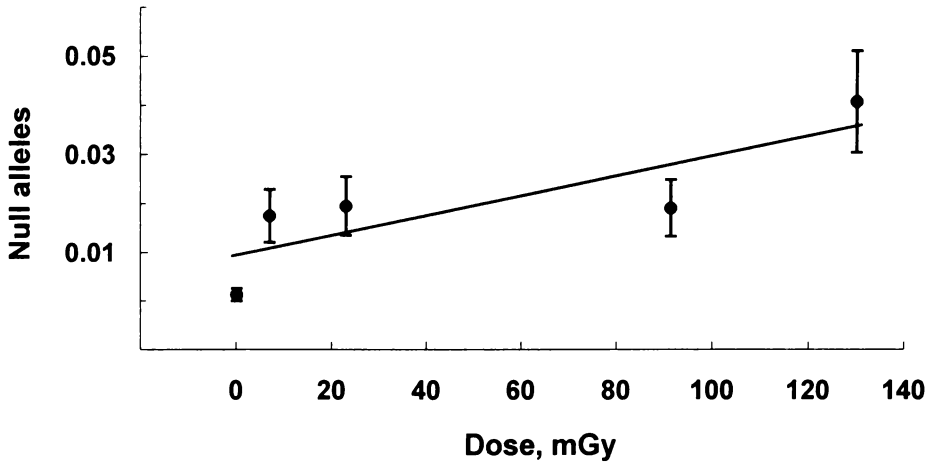


Figure 3. Frequency of null alleles in enzymatic loci of endosperms (2005) in dependence on annual dose absorbed by generative organs of pine trees

There are plenty of theoretical interpretations of evolution, but what is important is to see what happens in practice. Mutations in plant or animals are not necessary bad events when they do not adversely affect the population fitness. Mutation is one of the mechanisms that maintains genetic variation within a natural population and thus enables that population to cope with an adversely changing environment. Indeed, phenotypic variability in the exposed pine tree populations, estimated via the Zhivotovsky index (Zhivotovsky, 1980), significantly exceeds the reference level and increases with dose absorbed by generative organs of pine trees (Fig. 4).

Populations living under unfavorable conditions (harsh climate, border of the species areal, man-caused pollution) exhibit not only greater polymorphism but also higher heterozygosity than those in optimal conditions. A decrease in heterozygosity within individuals has been associated (Theodorakis, 2001) with decreased resistance to diseases, decreased growth rates, and decreased fertility. This would suggest that variations in individual heterozygosity may affect population growth and recruitment. The observed heterozygosity in pine tree populations at the radioactively contaminated sites is essentially higher then the

expected one and increases with dose absorbed by generative organs of pine trees (Fig. 5).

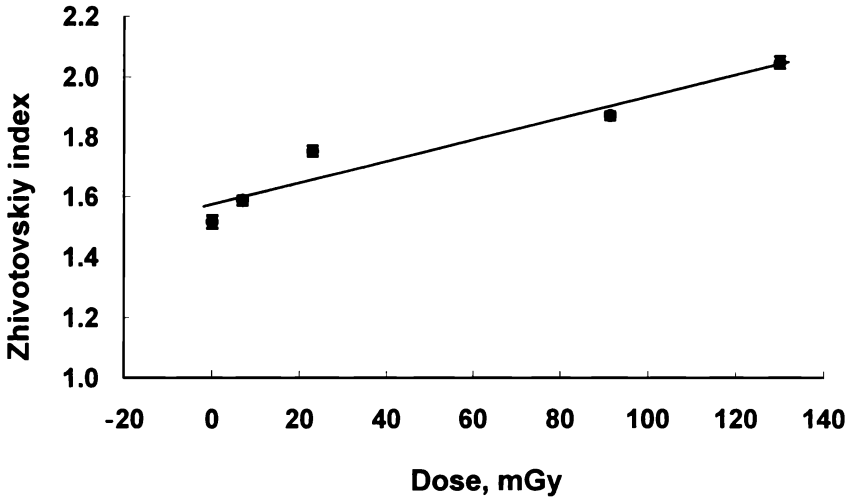


Figure 4. Phenotypic variability estimated via the Zhivotovsky index (2005) in dependence on annual dose absorbed by generative organs of pine trees

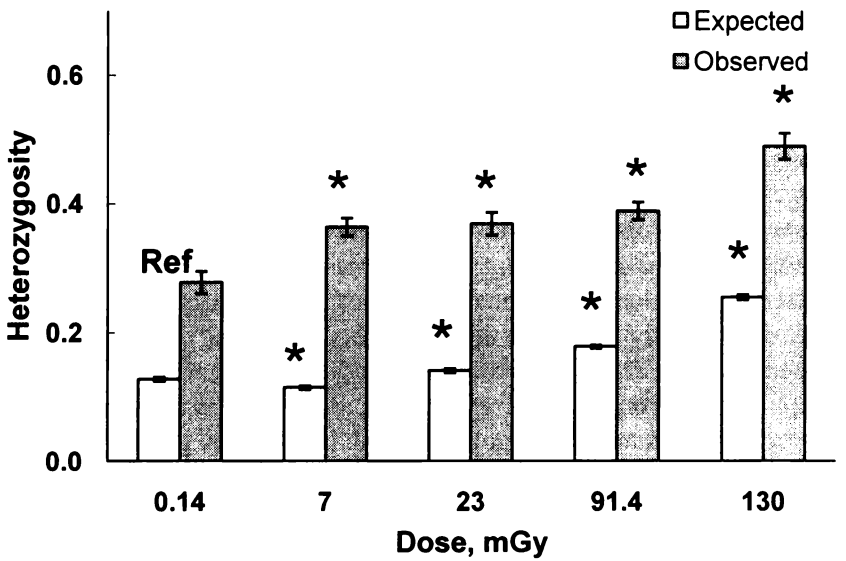


Figure 5. Heterozygosity in endosperms of Scots pines in dependence on annual dose absorbed by generative organs of pine trees. Significant difference from the Ref population: * - $p<0.01$

From the data presented we can conclude that the relationship between radioactive contamination and genetic variability provides evidence of adaptation which optimizes the physiological response of a population to environmental changes. Keeping in mind all the data mentioned, it could be concluded that a high level of mutation occurrence is intrinsic for descendants of pine trees in the investigated populations, and genetic diversity in the populations is essentially conditioned by radiation exposure. So, in spite of their low values, dose rates observed can be considered as a factor able to modify genetic structure of populations. Furthermore, an increased genetic diversity within the population of keystone species is likely to be positively correlated with increased species diversity of the depended community (Whitham et al., 2006).

Although great progress has been made in understanding the nature of mutations, too little is yet known about the way in which mutations can lead to observable effects in life traits of organisms and populations. The traditional theory of population and quantitative genetics mostly concerned evolution based on standing variation and largely ignored evolution based on *de novo* mutations. However, a recent theory has increasingly explored the role of mutations (Orr and Unckiess, 2008; Futuyma, 2010). A high level of mutational variability could lead to an acceleration of microevolutionary processes in the populations. Because plants lack a germ line, epigenetic and genotypic changes are readily generated and selected in the soma and can be transmitted to progeny (Walbot, 1996). In particular, this fundamental property underlies the remarkable phenotypic and genotypic plasticity of plants, and their elasticity to rapidly changing environments, including high levels of man-made pollution (Macnair, 1993).

The effect of severe stress on populations is often thought to eliminate the most susceptible individuals (Pitelka, 1988; Prus-Glowacki et al., 1999). However, an alternative effect is to change the number of offspring produced by individuals (Valladares et al., 2007). It is true that a much larger number of seeds are produced than that which develop into adult plants, and that the changes in frequency of the different genotypes are due to a greater death of some genotypes than others. In such a way, a greater percentage of tolerant offspring would be expected from trees subjected to pollutants. This is a form of response to selection, and a very powerful one.

In the first year after the Chernobyl accident a significant decrease in reproductive ability of pines (reduction of seed mass and their number per cone, as well as increase in portion of abortive seeds) was observed at doses over 1 Gy (Ipatyev et al., 1999; Fedotov et al., 2006). Eleven years after the accident this tendency still persisted. In 1997, the portion of abortive seeds from pine populations that had received doses of 10-20 Gy in 1986 significantly exceeded

the correspondent reference level (Fedotov et al., 2006). The effect of radioactive contamination on reproductive ability of pine trees was also observed at the South Urals radioactive trail. Chronic exposure of pine trees at dose rates of 4.2-6.3 μGy/h resulted in a significant decline of seed mass, as well as an increase in the fraction of abortive seeds (Kalchenko and Spirin, 1989). At a lower dose rate of 0.8 μGy/h, the enhancement in percent of abortive seeds was not observed. In 2000-2001, decrease in pollen viability as well as increase the number of anomalous pollen grains in Scots pine populations from Bryansk region at dose rates of 1.8-5.4 μGy/h have been detected (Scock et al., 2005). In contrast to the results mentioned above, we failed to find any clear linkage between reproductive ability and doses absorbed by generative organs of pine trees (Fig. 6). So, the high mutation rate found in our study (Fig. 2 and 3) had no effect on the reproductive ability of the exposed populations.

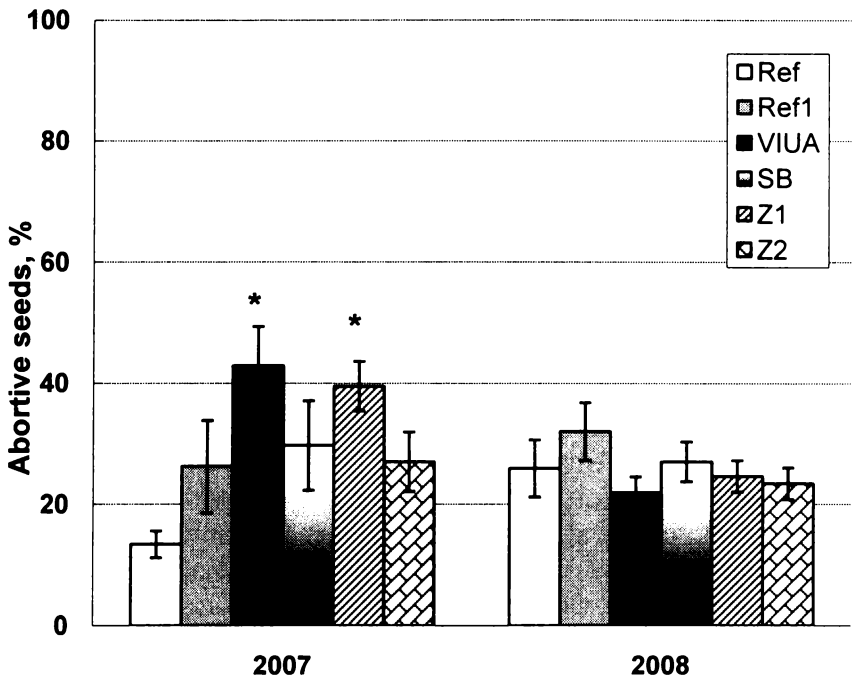


Figure 6. Proportion of abortive seeds in the Scots pine populations at the study sites. Difference from the Ref population is significant: * - $p<0.05$

An appearance of some standing factors (either of natural origin or man-made) in the plants' environment may activate genetic mechanisms, changing a population resistance to a particular stress. Laboratory studies of repair

inhibitions, dose-effect relationships for low- and high-LET radiations, measurements of unscheduled DNA synthesis and an efficacy of the single strand breaks recovery (Shevchenko et al., 1992) suggest that the divergence of populations in terms of resistance is connected with a selection for changes in the effectiveness of repair systems. Another study on the possible mechanisms of adaptations to radioactive contamination (Kovalchuk et al., 2004) showed extremely low (more than 10-fold) recombination levels, and a higher level of global genome methylation in chronically irradiated plants that may have prevented extensive genome rearrangements. Although our understanding of mechanisms of adaptation is far from complete, these studies give good evidence that the response of biological systems to stress have been produced by normal evolutionary processes in relation to the environments in which the populations occur. This is, of course, a wasteful system since metabolic energy has to be used to produce the adaptive trait even when it is not required. Actually, increased fitness in unfavorable environments is associated (Hickey and McNeilly, 1975) with decreased fitness in favorable environments. As a result, there are situations (Hoffmann and Hercus, 2000) when resistance to environmental changes has not evolved or has not persisted. Moreover, adaptation is often observed in one species but not found in others, despite an equivalent opportunity and exposure conditions (Bradshaw, 1991). Indeed, at the South Urals radioactive trace, radioresistance increased 3-4 times in radiosensitive plants, but remain practically unchanged in radioresistant species (Shevchenko et al., 1992). It seems that if we examine radio-adaptation in nature, we find as much evidence of it is not occurring, as we do of it is existing. It quickly becomes obvious that the role of microevolutionary processes in a population's response to low-level chronic exposure is still not clearly understood.

The response of a population exposed to low dose rate irradiation depends on both the type of organism and the biophysical properties of radiation (relative biological effectiveness, linear energy transfer, dose rates etc.). Contrary to the increased radioresistance of seeds from plant populations inhabiting radioactively contaminated territories described in Shevchenko et al. (1992) and Kalchenko and Fedotov (2001), no significant difference in resistance to subsequent γ-ray exposure between seeds collected from the reference and exposed Scots pine populations was found in our study (Fig. 7). Similarly, the seeds from the crested hairgrass populations that have been experiencing radiation exposure for more than a half century and are bearing the elevated levels of cytogenetic abnormalities do not show any reliable increase in resistance to the additional acute γ-ray exposure (Fig. 8). Moreover, the results remain qualitatively the same at considerable variation in the dose rate of acute irradiation (more than 70 times, from 2970 Gy/h to 39 Gy/h). An

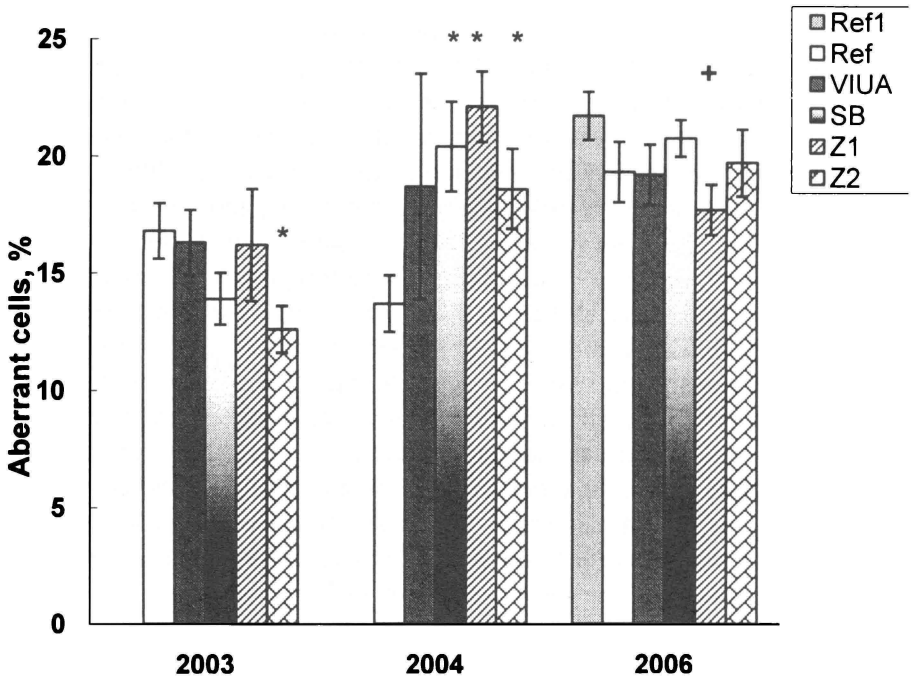


Figure 7. Aberrant cell frequency in root meristems of Scots pine seedlings after acute exposure of seeds to 15 Gy of γ-rays. * -difference from the Ref site is significant, $p<0.05$; + - difference from the Ref1 site is significant, $p<0.05$

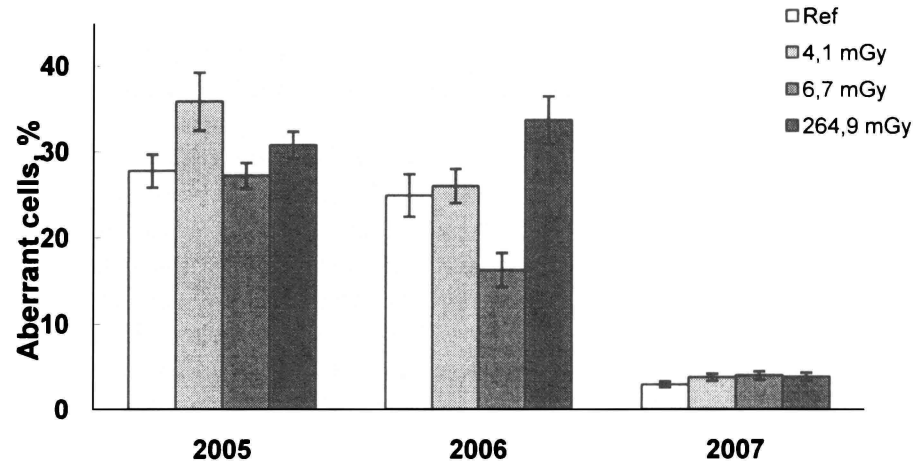


Figure 8. Aberrant cell frequency in coleoptile of crested hairgrass after dry seeds exposure to an acute γ-ray dose of 68.8 Gy (dose rate of 2970 Gy/h) in 2005 and 2006 and dose of 50 Gy (dose rate 39 Gy/h) in 2007. * - difference from the Ref site is significant, $p<0.05$

improved DNA repair capacity and ability to germinate under abiotic stress (salinity and accelerated ageing) was shown in seeds embryos of evening primrose growing near the Chernobyl NPP on sites contaminated with γ- and β-emitters, while on the α-, β- and γ-contaminated site such an improvement was not found (Boubriak et al., 2008). This is in line with data on the successful adaptation of wild vetch populations on sites most highly contaminated by β-emitters, but not by α-emitters (Syomov et al., 1992). Consequently, there are good theoretical and practical reasons for more attention being paid to the mechanisms by which populations become more radioresistant, and to those situations where radio-adaptation appears not to be taking place.

4. Conclusions

A basic level of concern within a newly developing system for radiological protection of the environment is a population. Of specific importance in this context are studies on plant and animal populations inhabiting sites with contrasting levels and spectra of radioactive contamination. Special attention should be paid to population-level effects such as radio-adaptation, changes in sexual, age and genetic structure of populations, since knowledge of elementary mechanisms of the radionuclides' impact is insufficient to predict them. Corresponding studies are likely to increase in importance as the rate at which we change the environment worldwide continues to accelerate. It is of great value for both justification of radiation exposure risk assessments to humans and the environment as well as for understanding the complicated processes in the biosphere caused by increasing levels of man-made impact.

The findings presented here clearly indicate that plant populations growing in areas with relatively low levels of pollution are characterized by an increased level of both cytogenetic alterations and genetic diversity. Concordant responses between changes in population genetic structure and elevated levels of cytogenetic damage provide evidence that the population genetic changes are influenced by exposure to radionuclides. Man-made pollution may influence an evolution of exposed populations through a contaminant-induced selection process. The long-term existence of some factors (either of natural origin or man-made) in the plants' environment activates genetic mechanisms, changing a population's resistance to exposure. However, there are radioecological situations where enhanced radioresistance has not evolved or has not persisted. The effects of chronic exposure on living organisms and populations remain poorly explored, and represent a much needed field of research as a global increase in energy production from nuclear reactors is forecast (Grimes and Nuttall, 2010). Much more is to be elucidated in our understanding before we

will be able to give an objective and comprehensive assessment of the biological consequences of chronic, low-level radiation exposures to natural plant and animal populations.

ACKNOWLEDGEMENTS

Works presented were supported by Russian Foundation for Basic Research (grant 08-04-00631) and ISTC projects № 3003 and K-1328.

References

Boubriak, I.I., Grodzinsky, D.M., Polischuk, V.P., Naumenko, V.D., Gushcha, N.P., Micheev, A.N., McCready, S.J., Osborne, D.J., 2008, Adaptation and impairment of DNA repair function in pollen of *Betula verrucosa* and seeds of *Oenothera biennis* from differently radionuclide-contaminated sites of Chernobyl, *Annals Botany* **101**:267-276.

Bradshaw, A.D., 1991, Genostasis and the limits to evolution, *Phil. Trans. R Soc. Lond. B* **333**:289-305.

Fedotov, I.S., Kalchenko, V.A., Igonina, E.V., Rubanovich, A.V., 2006, Radiation and genetic consequences of ionizing irradiation on population of *Pinus sylvestris* L. within the zone of the Chernobyl NPP, *Radiation Biology. Radioecology* **46**:268-278. (in Russian)

Futuyma, D.J., 2010, Evolutionary constraint and ecological consequences, *Evolution* **64**:1865-1884.

Galbraith, H., LeJeune, K., Lipton, J., 1995, Metal and arsenic impacts to soils, vegetation communities and wildlife habitat in Southwest Montana uplands contaminated by smelter emissions: I. Field evaluation, *Environ. Toxicol. Chem.* **11**:1895-1903.

Garnier-Laplace, J., Della-Vedova, C., Andersson, P., Copplestone, D., Cailes, C., Beresford, N.A., Howard, B.J., Howe, and P., Whitehouse, P., 2010, A multi-criteria weight of evidence approach for deriving ecological benchmarks for radioactive substances, *J. Radiological Protection* **30**:215-233.

Geras'kin, S.A., Dikarev, V.G., Zyablitskaya, Ye.Ya., Oudalova, A.A., Spirin, Y.V., and Alexakhin, R.M., 2003a, Genetic consequences of radioactive contamination by the Chernobyl fallout to agricultural crops, *J. Environm. Radioactivity* **66**:155-169.

Geras'kin, S.A., Zimina, L.M., Dikarev, V.G., Dikareva, N.S., Zimin, V.L., Vasiliyev, D.V., Oudalova, A.A., Blinova, L.D, and Alexakhin, R.M., 2003b, Bioindication of the anthropogenic effects on micropopulations of Pinus sylvestris L. in the vicinity of a plant for the storage and processing of radioactive waste and in the Chernobyl NPP zone, *J. Environm. Radioactivity* **66**:171-180.

Geras'kin, S.A., Kim, J.K., Oudalova, A.A., Vasiliyev, D.V., Dikareva, N.S., Zimin, V.L., and Dikarev, V.G., 2005, Bio-monitoring the genotoxicity of populations of Scots pine in the vicinity of a radioactive waste storage facility, *Mutat. Res.* **583**:55-66.

Geras'kin, S.A., Mozolin, E.M., Dikarev, V.G., Oudalova, A.A., Dikareva, N.S., Spiridonov, S.I., and Tetenkin, V.L., 2009, Cytogenetic effects in *Koeleria gracilis* Pers. populations from the Semipalatinsk Test Site (Kazakhstan), *Radiation Biology. Radioecology* **49**:147-157. (in Russian)

Geras'kin, S.A., Vanina, J.C., Dikarev, V.G., Novikova, T.A., Oudalova, A.A., and Spiridonov, S.I., 2010, Genetic variability in Scotch pine populations of the Bryansk Region radioactively contaminated in the Chernobyl accident, *Biophysics* **55**:324-331.

Geras'kin, S.A., Oudalova, A.A., Dikareva, N.S., Spiridonov, S.I., Hinton, T., Chernonog, E.V., and Garnier-Laplace, J., 2011, Long-term observations on Scots pine populations affected by the Chernobyl accident, *Ecotoxicology* **20,** approved for publication.

Gonzalez-Martinez, S.C., Krutovsky, K.V., and Neale, D.B., 2006, Forest-tree population genomics and adaptive evolution, *New Phytologist* **170**:227-238.

Grimes, R.W., Nuttall, W.J., 2010, Generating the option of a two-stage nuclear renaissance, *Science* **329**:799-803.

Hickey, D.A., McNeilly, T., 1975, Competition between metal tolerant and normal plant populations; a field experiment on normal soil, *Evolution* **29**:458-464.

Hoffmann, A.A., Hercus, M.J., 2000, Environmental stress as an evolutionary force, *BioScience* **50**:217-226.

IAEA, 1992, Effects of ionizing radiation on plants and animals at levels implied by current radiation protection standards, Technical Reports Series N 332. International Atomic Energy Agency, Vienna.

Ipatyev, V., Bulavik, I., Braginsky, V., Goncharenko, G., Dvornik, A., 1999, Forest and Chernobyl: forest ecosystems after the Chernobyl nuclear power plant accident: 1986-1994, *J. Environm. Radioactivity* **42**:9-38.

Kalchenko, V.A., Spirin, D.A., 1989, Genetic effects revealed in populations of *Pinus sylvestris* L. growing under exposure to small doses of chronic irradiation, *Russ. J. Genet.* **25**:1059-1064.

Kalchenko, V.A., Fedotov, I.S., 2001, Genetic effects of acute and chronic ionizing radiation on *Pinus sylvestris* L. inhabiting the Chernobyl meltdown area, *Rus. J. Genet.* **37**:427-447.

Kovalchuk, I., Abramov, V., Pogribny, I., and Kovalchuk, O., 2004, Molecular aspects of plant adaptation to life in the Chernobyl zone, *Plant Physiology* **135**:357-363.

Kozlov, M.V., Zvereva, E.L., 2007, Industrial barrens: extreme habitats created by non-ferrous metallurgy, *Rev. Environ. Sci. Biothechnol.* **6**:231-259.

Kozlowski, T.T., 2000, Responses of woody plants to human-induced environmental stresses: issues, problems, and strategies for alleviating stress, *Crit. Rev. Plant Sci.* **19**:91-170.

Macnair, M., 1993, The genetics of metal tolerance in vascular plants, *New Phytologist* **124**:541-559.

Mankovska, B., Seinnes, E., 1995, Effects of pollutants from an aluminum reduction plant on forest ecosystems, *Sci. Total Environ.* **163**:11-23.

Orr, H.A., Unckless, R.L., 2008, Population extinction and the genetics of adaptation, *Am. Nat.* **172**:160-169.

Peterson, C.H., Rice, C.D., Short, J.W., Esler, D., Bodkin, J.L., Ballachey, B.E., and Irons, D.B., 2003, Long-term ecosystem response to the Exxon Valdez oil spill, *Science* **302**:2082-2086.

Pitelka, L.F., 1988, Evolutionary responses of plants to anthropogenic pollutants, *Trends Evol. Ecol.* **3**:233-236.

Prus-Glowacki, W., Wojnjcka-Poltorak, A., Oleksyn, J., Reich, P.B., 1999, Industrial pollutants tend to increase genetic diversity: evidence from field-grown European Scots pine, *Water, Air, and Soil Pollution* **116**:395-402.

Real, A., Sundell-Bergman, S., Knowles, J.F., Woodhead, D., Zinger, I., 2004, Effects of ionizing radiation exposure on plants, fish and mammals: relevant data for environmental protection, *J. Radiological Protection* **24**:A123-A137.

Scock, A.V., Glasoun, I.N., Samoshkin, E.N., 2005, Influence of radioactive contamination on pollen viability and anomaly in Scots pine from Bryansk region, *Forest J.* **5**:7-11.

Shevchenko, V.A., Pechkurenkov, V.L., and Abramov, V.I., 1992, *Radiation Genetics of Natural Populations: Genetic Consequences of the Kyshtym Accident,* Nauka Publishers, Moscow. 221 p. (in Russian)

Syomov, A.B., Ptitsyna, S.N., Sergeeva, S.A., 1992, Analysis of DNA strand break induction and repair in plants from the vicinity of Chernobyl, *Sci. Total Environment* **112**:1-8.

Theodorakis, C.W., 2001, Integration of genotoxic and population genetic endpoints in biomonitoring and risk assessment, *Ecotoxicology* **10**:245-256.

Valladares, F., Gianoli, E., Gomez, J.M., 2007, Ecological limits to plant phenotypic plasticity, *New Phytologist* **176**:749-763.

Walbot, V., 1985, On the life strategies of plants and animals, *Trends in Genetics* **1**:165-170.

Whitham, T.G., Bailey, J.K., Schweitzer, J.A., Shuster, S.M., Bangert, R.K., LeRoy, C.J., Lansdorf, E.V., Allan, G.J., DiFazio, S.P., Potts, B.M., Fischer, D.G., Gehring, C.A., Lindroth, R.L., Marks, J.C., Hart, S.C., Wimp, G.M., and Wooley, S.C., 2006, A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems, *Nature Reviews Genetics* **7**:510-523.

Zhivotovsky, L., 1980, An index of intrapopulation diversity, *J. General Biology* **41**:828-836. (in Russian)

AQUATIC BIOTA WITHIN THE CHERNOBYL ACCIDENT EXCLUSION ZONE: CONSEQUENCES OF THE LONG-TERM RADIATION EXPOSURE

DMITRI GUDKOV*, ELENA DZYUBNKO,
NATALIA SHEVTSOVA, NATALIA POMORTSEVA
Institute of Hydrobiology, Geroyev Stalingrada Ave. 12, 04210 Kiev, Ukraine

SERGEY KIREEV, ALEXANDER NAZAROV
Chernobyl Radioecological Centre, Shkolnaya Str. 6, 07720 Chernobyl, Ukraine

Abstract. The effects of chronic radiation exposure on aquatic biota within the Chernobyl accident exclusion zone during 1998-2009 were studied. The absorbed dose rate for hydrobionts registered in range from 1.3 mGy/year to 3.4 Gy/year. The heightened chromosomal aberration rate in the embryo tissue of snails (up to 27 %) and in the root meristems of higher aquatic plants (up to 18 %) was determined. In hemolymph of snails from contaminated lakes the quantity of death cells averages 36-44 %; the part of phagocytic cells averages 41-45 %, as well as decrease of the young amoebocytes quantity to 10-20 %. In peripheral blood of fish the high rate of abnormal red cells (up to 29 ‰) as different type of invaginations, ramifications, micronuclei etc. was marked. The high level of parasitic fungi and gall-producing arthropods of the common reed in the most contaminated lakes within the exclusion zone was registered. Above mentioned phenomenon may testify upon the decreasing of the parasitical stability of plant under impact of long-term radiation exposure.

Keywords: Chernobyl NPP accident; radioactive contamination; aquatic ecosystems; hydrobionts; absorbed dose rate; chromosomal aberrations; haematological indices; parasitical instability

* To whom correspondence should be addressed. Dmitri Gudkov, Freshwater radioecology Dept., Institute of Hydrobiology, Geroyev Stalingrada Ave. 12, 04210 Kiev, Ukraine; e-mail: digudkov@svitonline.com

1. Introduction

In spite of 25 years, past after the Chernobyl NPP accident in 1986, self-purification of closed water bodies in the Chernobyl exclusion zone, defined as a roughly circular area of 30-km radius around the destroyed unit, is extremely slow process. Therefore, ecosystems of the majority of lakes, dead channels and crawls possess high level of radionuclide contamination of all the components.

The basic problems of radiation safety of the Chernobyl exclusion zone concern radionuclide wash-off with surface drainage water to river network, their export outside the exclusion zone and affection of the water quality in the Dnieper River. Undoubtedly one of the most important and still insufficient studied problems of aquatic ecosystems within the exclusion zone is research of chronic impact of ionizing radiation on non-human biota.

Thus the investigation of biological effects of long-term exposure on hydrobionts, inhabiting the radioactive contaminated water bodies, has a theoretical and applied importance for ecological hazard understanding, associated with changing of environmental radioactivity state due to human activity.

Our main tasks were: (1) dose rate estimation due to external and internal sources of irradiation for different groups and species of hydrobionts; (2) evaluation of cytogenetical, hematological and parasitological effects dynamics due to long-term radioactive impact on hydrobionts in conditions of water bodies within the Chernobyl exclusion zone.

2. Materials and methods

Our researches were carried out during 1998-2009. The water bodies of research were the flood plain reservoirs of the Pripyat River - Azbuchin Lake, Yanovsky, Dalekoye-1 Lake, Glubokoye Lake as well as Uzh River and Pripyat River within the Chernobyl accident exclusion zone. The results of the cytogenetical and haematological analyses compared to the data received for hydrobionts from the control lakes, located in the neighbourhood of the Kiev City: Vyrlitsa, Opechen', Pidbirna, Goloseevo as well as Kiev Storage Reservoir.

External gamma irradiation dose rate was measured by DKS-01 dosimeter and by Na-I field radiometer SRP-68-03. The estimation of the internal dose rate for snails was carried with use of dose conversion coefficients (Handbook for assessment, 2003). The ^{137}Cs content was measured by γ-spectrometry

complex: PGT IGC-25 detector (France), "Nokia LP 4900 B" analyser ("Nokia", Finland), low-volt feeding source – crate NIM BIN, amplifier NU-8210 ("Elektronicus Merokeszulekek Gyara", Hungary) and 100 mm thickness leaden protection. The ^{90}Sr content was measured on low-background NRR-610 β-radiometer ("Tesla", Czech). Minimal detectable activity was 0.04 Bq under 1000 s sample exposition. ^{238}Pu and $^{239+240}Pu$ content in electrolytic samples was determined by α-spectrometric tract by NUC-8192 impulse analyser ("Elektronicus Merokeszulekek Gyara", Hungary). The ^{241}Am content was measured by x-ray-spectrometric line including x-ray detector EG&G Ortec LOAX-51370/20 CFG-SU-GMX ("EG&G Ortec", USA) and analyser "Nokia LP 4900 B". The results were measured in Bq/kg at natural humidity and the mistake of estimated radionuclide concentration fell within 15-20%.

The chromosomal aberration rate was measured in embryo cells of gastropod pond snails (*Lymnaea stagnalis*) by the standard anaphase method (Pausheva, 1974) and in the apical root meristems of the four species of higher aquatic plants: common reed (*Phragmites australis*), arrowhead (*Sagittaria sagittifolia*), flowering rush (*Butomus umbellatus*), fresh-water soldier (*Stratiotes aloides*), narrow-leaved cat's-tail (*Typha angustifolia*), broad-leaved cat's-tail (*Typha latifolia*), branched bur-reed (*Sparganium erectum*), rush flower (*Butomus umbellatus*) and manna (*Glyceria maxima*) by the modified method (Shevtsova et al., 2005). Haematological studies were carried out in mantle liquid of gastropod snails (*Lymnaea stagnalis*) by the analysis of dead cells, young amoebocytes and phagocytic cells quantity (Majone et al., 1987; Dzyubo and Romanova, 1992). The rate of abnormal red cells as different type of invaginations, ramifications, micronuclei, amitosis etc. was analysed in blood of pike (*Esox lucius*), perch (*Perca fluviatilis*), roach (*Rutilus rutilus*), redeye (*Scardinius erythropthalmus*) and crucian carp (*Carassius carassius*) from the most contaminated lakes of the exclusion zone.

3. Results and discussion

3.1. CHROMOSOMAL ABERRATION RATES

The freshwater snails have great importance for the processes of radionuclide biogenic migration in aquatic ecosystems. Due to ability to accumulate practically all of radionuclides which registries in water these invertebrates can be considered on the one hand as bio-indicators of radioactive contamination of aquatic ecosystems and from another hand - as organisms which can take active part in the processes of radionuclide redistribution in hydrobiocenosa. In this part of studies was evaluated the cytogenetical effects level in embryo tissue of

gastropod snail as chromosomal aberration rate, considering it as reaction of snails on radiotoxicological condition of environment.

The absorbed dose rate for snails from lakes within the Chernobyl exclusion zone was registered in the range from 0.8 to 3.4 Gy year^{-1}. The highest rate was found in snails from lakes Dalekoye-1 and Glubokoye located within the dammed territory on the left-bank flood lands of the Pripyat River, the lowest - from the Pripyat River and Uzh River. Molluscs from the control lakes were characterised by absorbed dose rate about 0.3 mGy year^{-1}. The rate of chromosomal aberration was found in snails from lakes Dalekoye-1 and Glubokoye - 21-22 %. In the embryo tissue of snails from Yanovsky Crawl the chromosomal aberration rate was about 18 % and in Azbuchin Lake - about 23 %. About 3.3 % of aberrant cells were registered in snail's embryo from the Pripyat River and in snails of Uzh River the aberration rate was about 2.3 %. The rate of chromosomal aberration for snails from the control lakes was about 1.1-2.0 % (Fig. 1).

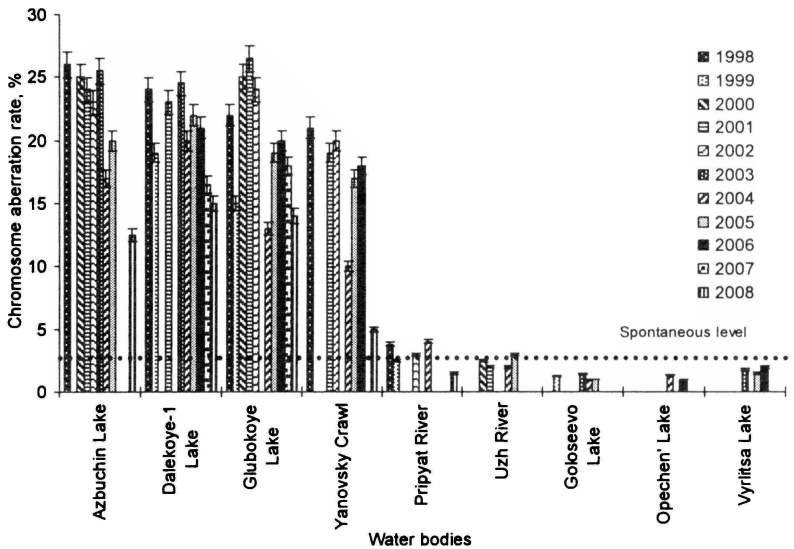


Figure 1. Chromosomal aberration rate in pond snail's embryos in water bodies within the Chernobyl exclusion zone and control lakes within the Kiev City area.

During 1998-2008 a tendency to decrease of chromosomal aberration level in molluscs from all lakes of the exclusion zone was registered. The probabilistic prediction of the chromosomal aberration rate for gastropod snails in lakes of the Chernobyl exclusion zone have shown that spontaneous mutagenesis level (2.0-2.5 %) (Tsytsugina, 1998) can be reach in Azbuchin Lake and Yanozsky Crawl in 2020s-2030s and in Dalekoye-1 Lake and Glubokoye Lake - in 2060s-2070s.

The studies of the different species of plants within the exclusion zone have revealed a numerous morphological anomalies as repeated organs, gigantism or dwarf, underdevelopment or sterility of reproductive organs, excessive branching, growth inhibition of the secondary points of growth etc. All of this variety of plant anomalies of development is testify that the vegetation within the exclusion zone has undergone to strong damage of the genotype, which consequence is the long genetic instability and thus increased variability of many species. The spontaneous rate of aberrant cells for higher aquatic plants from the control lakes does not increase 2.0-2.5 %. We found 7.5 % aberrant cells in common reed of Yanovsky Crawl. The highest rate of chromosomal aberration was registered in plants from Azbuchin, Glubokoye and Dalekoye-1 lakes - 9.0 %, 10.8 % and 17.8 % respectively. In comparison, the data received for reed from Goloseevo Lake amount to 1.0 %. The rate of chromosomal aberration in reed from closed water bodies within the left-banked flood plain of the Pripyat River was in 5-8 times higher than spontaneous mutagenesis level.

During 2008 a sufficiently comprehensive cytogenetical data concerning rate of aberrant cells In root meristems of six species of higher aquatic plans from different water bodies within the exclusion zone, as well as from the part of Kiev Storage reservoir (near vlg Strakholesye) adjacent to the exclusion zone as a control (Table 1).

The positive correlation between absorbed dose and rate of aberrant cells of apical root meristems of the common reed and embryos of the gastropod pond snail was found. According to our data this dependence more corresponds to a power-mode function (Fig. 2).

3.2. HEMOTOLOGICAL EFFECTS

Hematopoietic and immune system of animals are the most sensitive ones to the impact of ionizing radiation. Molluscs is one of the first group of animal that have got cell immunity during the evolution. The protective function has the cells of mantle liquid (hemolymph), which peculiar to high proliferation, heterogeneity and sensitivity to radiation impact. The most functional and active elements of hemolymph of the snails are the granular amoebocytes, which have morphological and quantitative reaction on the physiological changes of organism. The decrease of adsorbed dose rate coses the decrease of young amoebocytes quantity in hemoliph. The decrease of total agranulocyte quantity in cell population occurs due to decrease of amoebocytes quantity and due to increase of granulocyte quantity, which involves in phagocytic reaction.

Table 1. Average rate of aberrant cells in root meristem of higher aquatic plants of water bodies within the Chernobyl exclusion zone and Kiev Storage Reservoir in 2008

Water body	Species	Quantity of analyzed roots	Quantity of analyzed ana-, telophases	Rate of aberrant cells, %
Glubokoye Lake	*Stratiotes aloides*	8	1098	11.8 ± 1.4
	Sagittaria sagittifolia	15	2684	11.8 ± 1.1
	Phragmites australis	26	8048	7.6 ± 0.6
	Glyceria maxima	7	897	7.6 ± 1.6
	Sparganium erectum	6	1244	7.5 ± 1.2
	Typha angustifolia	9	1026	6.0 ± 1.1
Dalekoye Lake	*Sparganium erectum*	11	1654	7.1 ± 1.4
	Glyceria maxima	11	1209	7.0 ± 1.0
	Butomus umbellatus	10	1288	6.5 ± 0.9
	Phragmites australis	30	9260	5.7 ± 0.6
	Typha angustifolia	8	1152	5.2 ± 0.9
Azbuchin Lake	*Stratiotes aloides*	9	1065	10.3 ± 1.6
	Glyceria maxima	10	2218	6.1 ± 0.9
	Butomus umbellatus	11	1128	5.9 ± 0.4
	Phragmites australis	29	7620	5.7 ± 0.6
	Typha angustifolia	12	1522	4.4 ± 0.7
Yanovsky Crawl	*Stratiotes aloides*	6	698	6.7 ± 0.9
	Sagittaria sagittifolia	14	1365	6.1 ± 0.6
	Glyceria maxima	9	976	5.2 ± 0.2
	Phragmites australis	24	8080	4.0 ± 0.3
	Butomus umbellatus	11	954	3.2 ± 0.4
	Typha angustifolia	6	868	3.6 ± 0.9
Krasnensky Dead Channel	*Glyceria maxima*	5	1452	6.1 ± 1.5
	Phragmites australis	9	2644	4.2 ± 0.5
	Typha latifolia	8	964	4.2 ± 1.0
Kiev Storage Reservoir (vlg Strakholesye)	*Glyceria maxima*	10	2384	2.1 ± 0.6
	Phragmites australis	10	2314	1.6 ± 0.1
	Typha angustifolia	9	1008	1.6 ± 1.0

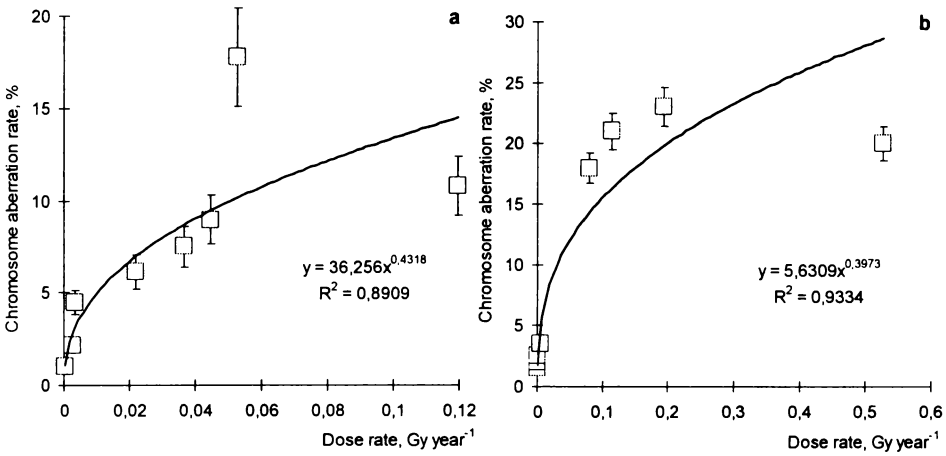


Figure 2. The dependence of chromosomal aberration rate from absorbed dose rate in cells of the common reed (a) and embryos of the gastopod pond snails (b) from water bodies within the Chernobyl exclusion zone.

In hemolymph of snails from Dalekoye-1 Lake, Azbuchin Lake and Glubokoye Lake the quantity of dead cells averages 36.2 %, 39.2 % and 43.8 % respectively, the part of phagocytic cells averages 44.3 %, 41.2 % and 45.0 %, as well as decrease of the young amoebocytes quantity to 13.2 %, 20.1 % and 9.5 % respectively (Fig. 3).

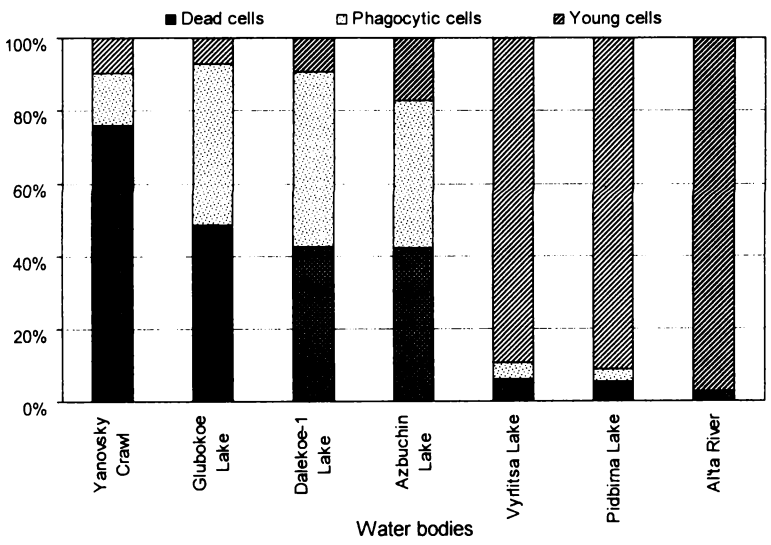


Figure 3. Ratio of different types of amoebocytes in the mantle liquid of snails in water bodies within the Chernobyl exclusion zone and control lakes within the Kiev City area.

The insignificant quantity of abnormal cells and micronuclei has been observed here as well. In conditionally "clean" water bodies the part of dead cells averages from 2.2 to 5.3 % and the quantity of phagocytic was at level 3.0-4.2 %. The quantity of young amoebocytes has increased here to 79.7-89.6 %.

Fishes is object of special interest at the study of chronic radiation impact on aquatic species as occupying in aquatic ecosystems top trophic levels and characterized by comparative high radio-sensitivity. However, radiobiological researches of fishes in the reservoirs of the Chernobyl exclusion zone were limited mainly by the analysis of morphometric indexes, including fluctuating asymmetry of pair organs, and also estimation of the state of the reproductive system of representatives of ichthyofauna mainly in the Chernobyl NPP cooling pond. Unfortunately, hematopoietic and immune system remained out of attention of researchers both for fishes of the Chernobyl NPP cooling pond and other reservoirs of the exclusion zone, characterized by the extremely low rates of natural purification and by increased chronic radiation dose rates on hydrobionts.

The comparative leukogram of peripheral blood analysis of fishes from the lakes of the Chernobyl exclusion zone shows the presence of increased part of lymphocytes, presence of pseudobasophiles and foamy cells, as well as low maintenance of mature neutrophils, due to young granulocytes (mainly myelocytes and promyelocytes), that can testify to probable adaptation of white blood to the long-term radiation exposure in low doses. Correlation of red blood cells to leucocytes and thrombocytes of fishes from the exclusion zone is higher, than in the control Kiev Storage Reservoir.

Drawing attention the high rate of red cells aberrations and abnormalities in peripheral blood of fishes from the lakes within the exclusion zone, where dose rate on the fish organisms due to incorporated radionuclides on three orders higher in comparison with background water bodies – 20 μGy h-1 and 0.01 μGy h-1 respectively. It can testify to certain mutagenous of environment and possible display of radiation-induced genetic instability of fishes in the conditions of chronic radiation impact. Micronuclei and double-nucleus red cells in the blood of control fishes of the Kiev Storage Reservoir are not discovered. Making a point of the amount of red cells with atypical shape of nucleus as different type of invaginations, ramifications etc. as well as cells without nucleus in the blood of fishes from the lakes of the exclusion zone - from 10 to 60 times exceeding a similar index for fishes from the control reservoir and reference (Fig. 4).

The atypical shape of red cell nucleus in blood of healthy fishes, from data of row of authors, meets with the frequency 0,4‰. The increase of frequency of red cells with the deformed nucleus (invagination of nuclear envelope) is estimated by different authors as degenerative changes of red cells, arising up

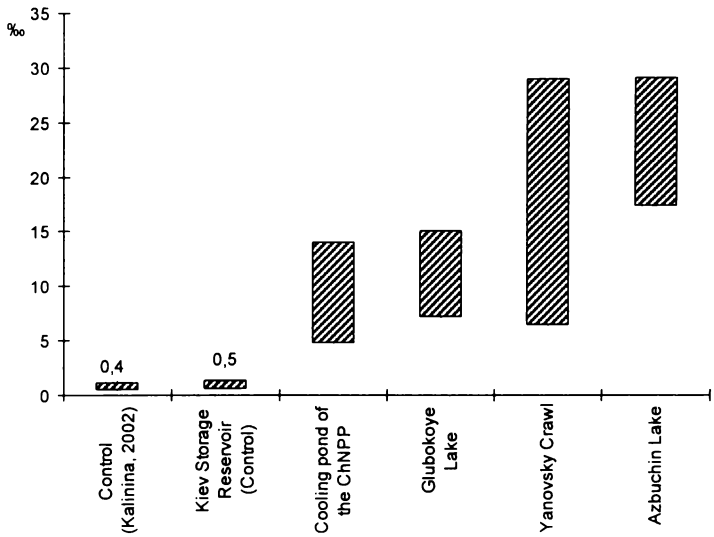


Figure 4. Part of red cell abnormalities in peripheral blood of fishes from the Chernobyl exclusion zone.

as a result of negative action of environmental factors on the organism of fishes (Kalinina, 2002; Lugas'kova, 2003).

The analysis of the conducted researches allows to assume that the qualitative indexes of red cells of peripheral blood of fishes are more sensible to chronic radiation influence in comparison with the elements of white blood and can be used for conducting of the haematological monitoring of radioactive contaminated water bodies.

3.3. ARTHROPOD-BORNE AND PARASITICAL FUNGI DISEASES

In reservoirs with the increased level of radioactive contamination (lakes of the dammed territory of the left-bank flood plain of the Pripyat River) the high level of the common reed damage by gall-producing arthropods, in particular by mites *Steneotarsonemus phragmitidis* since 2000 is observed. This phenomenon for the first time was registered at the territory of Ukraine within the Chernobyl exclusion zone (Gudkov et al., 2005). We suppose the scales and speed of distribution of this phenomenon in reservoirs of the exclusion zone deserve the special attention. As the common reed is almost cosmopolitan it is quite logical to predict wide moving of mites in other reservoirs, which the Polesye region (woodlands) is so rich. Thus if in 2000 and 2001 the damaged individual registered only in one of seven reservoirs of sampling in the exclusion zone - Dalekoye-1 Lake, during 2002-2009 the damaged individuals of the common reed began to meet in all other researched water objects. At that if in some

reservoirs we fond a single affected individuals only, in Yanovsky Crawl and Azbuchin Lake the described phenomenon quickly has received distribution and in 2005 the share of damaged plants was accordingly 74 % and 32 %.

The highest percent of affected plants observed in Dalekoye-1 Lake (practically 100 %), located on the dammed territory of Krasnensky floodlands. This territory is characterized by the maximal density of radioactive contamination in the exclusion zone. The specific activity of radionuclides in the reed's tissue (at natural humidity) during the researched period reached to 10000 Bq/kg for 137Cs and 2000 Bq/kg for 90Sr (Gudkov, 2006). At that the absorbed dose, caused by external gamma-radiation and radionuclides incorporated in meristem tissue of plants, was reached more than 4.0 Gy/year during last 10-15 years after Chernobyl accident. As have shown cytogenetical studies the rate of chromosomal aberration in cells of meristem tissue of the common reed in Dalekoye-1 Lake reaches to 18 % and is maximal among the investigated reservoirs of the exclusion zone (Shevtsova and Gudkov 2009). The damage events of common reed by larvae of gall fly of family Chloropidae, genus Lipara has been registered as well.

The influence of parasitic fungi Claviceps purpurea (ergot) lesions on the seed production of the common reed was determined. The positive correlation between registered abnormalities and parasitic fungi lesions of the common reed with levels of radiation exposure on plants, sampled from lakes within the Chernobyl exclusion zone was registered. Registered high level of parasitic fungi lesions ratio for the common reed plants sampled from the lakes of the left-bank dammed floodplain of the Pripyat River, which are the most radioactive contaminated water bodies of the exclusion zone. Such sugnificant damage of the common reed's panicles by the parasitical fungi in lakes of the Krasnensky flood land was observed on the background of the most low parameters of seed production in water bodies of the exclusion zone.

The increase of the parasitic fungi lesions ratio simultaneous the enhancement of absorbed dose rate of ionizing radiation, which may conclude of chronic low-dose radiation influence upon the populations of the common reed within the Chernobyl exclusion zone, was determined. At that the Pirson correlation coefficient for the parasitic fungi lesions ratio and absorbed dose rate of ionizing radiation was 0.913 and error coefficient was 0.030.

Relation of potential seed production and effective seed output is one of the significant parameter characterizing rate of reproductive performance suppression of plant. Thus for the cultural cereal explorers observed complete or partial sterility (Grodzinsky et al., 1991) but for the common reed we found that panicle sterility ratio does not exceed 72 percents. In normal case 1 panicle produces about 5,000 viable seeds (Dubina et al., 1993) but in our case even potential seed production was much lesser. Above mentioned phenomenons

may testify upon the decreasing of the parasitical stability of the common reed under impact of long-term irradiation

4. Conclusion

Different radiation effects of ionizing radiation on hydrobionts within the Chernobyl exclusion zone have been registered in post-accident period. Some of these effects appear shortly, while an increasing importance is expected by the remote consequences - genetic damages induced by a long-term irradiation. These remote consequences are a long-drawn realization of changes in molecules of heredity, where the initial molecular damages have a latent period without any display and can be transferred through the many generations of cells to be a reason of genome instability in future.

The absorbed dose rate for hydrobionts of litoral of the researched water bodies within the Chernobyl exclusion zone during 1998-2009 was registered in a range 1.3 mGy year-1 - 3.4 Gy year-1. The highest levels were registered in lakes of the dammed territory of the left-bank floodplain of the Pripyat River - Glubokoye Lake and Dalekoye-1 Lake, the lowest one - for running water objects. The ratio of doses, caused by an external and internal irradiation of hydrobionts in different reservoirs, essentially varies and depends on the contents of gamma-emitting radionuclides in bottom sediments of littoral zone and soils of shoreline. At their high level of radionuclide contamination up to 95 % of radiation dose can form due to external sources and only 5 % due to radionuclides, incorporated in the tissues. The rate of external dose on hydrobionts of the same water body can change in range of tree exponents and depend from radioactive contamination level of ecological niche. At present time the main dose-formed radionuclide in the majority water bodies within the exclusion zone is 90Sr, which part of total internal radiation dose amount 90-95 %.

The long-term impact of low dose irradiation in aquatic ecosystems, especially in lakes within the inner (10-km) Chernobyl exclusion zone exhibits in increased level of chromosomal aberrations and, connected with it, in reproductive death of cells. Cytogenetical research of hydrobionts in the exclusion zone testify to a high level of chromosomal aberration in embryo tissues of gastropod snails and in root meristems of higher aquatic plants in the most contaminated lakes. High chromosomal aberration rate in tissue of hydrobionts from the closed water bodies of the exclusion zone repeatedly exceeds a spontaneous mutagenesis level for aquatic biota and can be display of radiation-induced genetic instability.

Haematological research of hydrobionts in the exclusion zone shows essential changes of hemolymph structure of molluscs and high amount of red

cells with atypical shape of nucleus as different type of invaginations, ramifications etc. as well as cells without nucleus in the blood of fishes from the water bodies with high levels of radioactive contamination that allows to assume that the qualitative indexes of red cells of peripheral blood of fishes are more sensible to chronic radiation influence in comparison with the elements of white blood.

For the common reed in lakes of the inner exclusion zone, the high level of affection by parasitic fungi Claviceps purpurea and by gall-producing arthropods, in particular by mites Steneotarsonemus phragmitidis (sometimes up to 100 % of a vegetative population of lake), was discovered. During 2002-2009 affection by mites quickly propagated in other closed reservoirs of the exclusion zone, essentially reducing rates of growth, seed efficiency and bioweight of plants. Now there are no bases finally to approve, that the damage of a reed causes by the impact of ionizing radiation, however we are anxious about the fact, that this mite species for the first time is registered in Ukraine within the Chernobyl exclusion zone, in the territory which is the most contaminated by radionuclides. In this connection it is supposed, that one of the possible reasons of a total plants disease can be a loss of them a parasitical stability in conditions of chronic radiation influence.

Acknowlegement

This study was financially supported by the Ukraine Ministry for Emergency Situations and by the National Academy of Sciences of Ukraine (Projects 0101U004987, 0102U004665 and 0102U003541). The authors also wish to thank the personnel of Radioanalytical Laboratory of the State Specialised Scientific and Production Enterprise "Chernobyl Radioecological Centre" for the radionuclides measuring procedure.

References

Dubina, D.V., Stoyko, S.M. and Sytnik, K.M, 1993, Macrophytes - indicators of environmental changes. Naukova Dumka, Kiev (Rus).

Dzyubo, S.M. and Romanova, L.G., 1992, Amoebocyte morphology in hemoliph of Japanese scallop. *Cytology* **10**: 52-58 (Rus).

Grodzinsky, D.M., Kolomiets, K.D., Kutlakhmedov, Yu.A., Bulakh, A.A., Dmitriev, A.P., Khomlyak, M.N., Bubryak, I.I., Zezina, N.V., Mikheev, A.N. and Kravets, A.P. (1991) Anthropogenic radioactive anomaly and plants, Lybid', Kiev (Rus).

Gudkov, D.I., Uzhevskaya, C.F., Nazarov, A.B., Kolodochka, L.A., Dyachenko, T.N., and Shevtsova, N.L., 2006, Lesion in common reed by gall-producing arthropods in water bodies of the Chernobyl NPP exclusion zone. *Hydrobiological Journal* **42**(1): 82-88.

Gudkov, D.I., Kuzmenko, M.I., Derevets, V.V. and Nazarov, A.B., 2005, Aquatic ecosystems within the Chernobyl NPP exclusion zone: The latest data on radionuclide contamination and absorbed dose for hydrobionts. In: Equidosimetry - Ecological Standartization and Equidosimetry for Radioecology and Environmental Ecology, F. Brechignac and G. Desmet (Eds.), Series C: Environmental Security, Springer, Dordrecht, 2, 333-342.

Handbook for assessment of the exposure of biota to ionising radiation from radionuclides in the environment, 2003, J. Brown, P. Strand, A. Hosseini, P. Børretzen (Eds.). Project within the EC 5th Framework Programme, Contract № FIGE-CT-2000-00102. Stockholm, Framework for Assessment of Environmental Impact.

Kalinina, M.V., 2002, Feature of young chum salmon blood as indicator water bodies contamination by heavy metals. Proc. Int. Conf. "New technologies for the protection of biodiversity in aquatic ecosystems", 27-29 May, 2002, Moscow, 123 (Rus).

Lugas'kova, N.V., 2003, Species specific of cytogenetical stability of fish in condition of eutrophic water body. *Ecology* **3:** 235-240 (Rus).

Majone, F., Brunetti, R., Gola, I. and Levis, A.G., 1987, Persistence of micronuclei in the marine mussel, Mytilus galloprovincialis, after treatment with mitomycin. *Mutat. Res.* **191**(3-4): 157-161.

Pausheva, Z.P., 1974, Practical work on cytology of plants. Kolos, Moscow (Rus).

Shevtsova, N.L., Gudkov, D.I., Stoyko, Yu.A. and Syvak, E.V., 2005, To the method of determination of chromosome damages of higher aquatic plants at the example of common reed and arrowhead. *Scientific Acta of the Ternopil State Teacher's Training University* **26**(3): 478-479 (Rus).

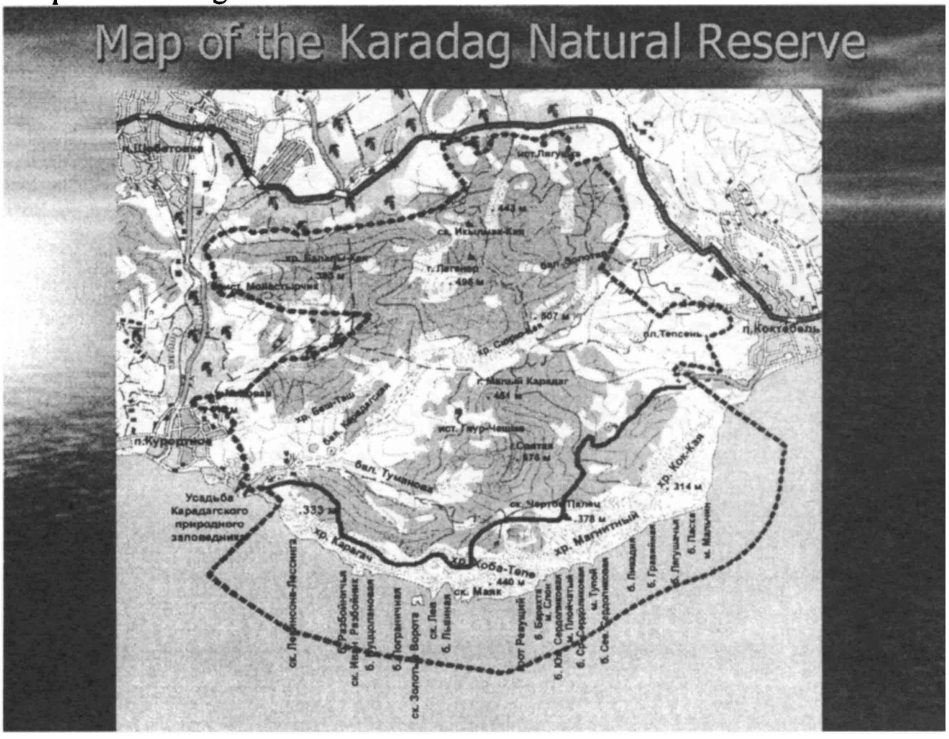
Shevtsova, N.L. and Gudkov, D.I., 2009, Cytogenetic effects of long-term radiation on higher aquatic plants within the Chernobyl accident Exclusion Zone. *Radioprotection* **44**(5): 937-940.

Tsytsugina, V.G., 1998, An indicator of radiation effects in natural populations of aquatic organisms. *Radiat. Protect. Dosim.* **75**(1-4): 171-173.

THE KARADAG NATURE RESERVE OF THE NAS OF UKRAINE

ALLA L. MOROZOVA, NATALIE S. KOSTENKO
National Karadag Nature Rreserve NASU, Feodosiya, Ukraine

The Karadag Nature Reserve of the National Academy of Sciences of Ukraine was established on Aug. 9, 1979 by decision № 386 of the Council of Ministers of the USSR on the site of the T.I. Vyazemsky Karadag Biological Station, founded in 1914 (and since 1963 called the Karadag Department of the Institute of Biology of Southern Seas, Academy of Sciences of USSR). The total area of the Reserve is 2,874.2 hectares including 809.1 hectares of the Black Sea. It occupies a Karадag Mountain Area.

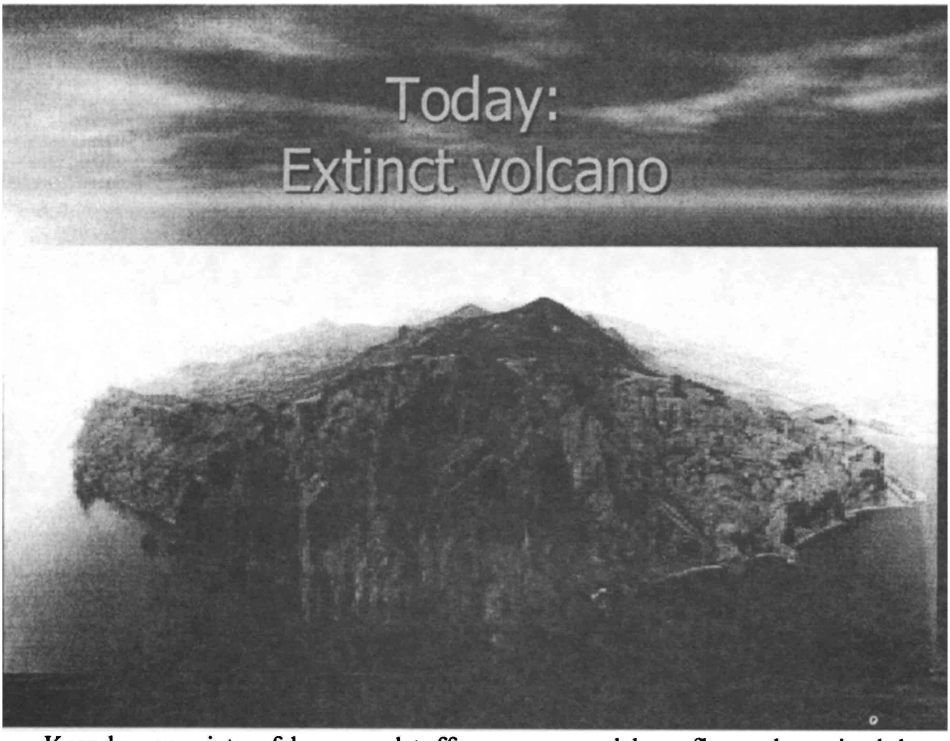


The history of the Karadag Biological Station is connected with the names of many Russian and Soviet scientists. Here worked such prominent

researchers as geologists A.P. Pavlov, F.U. Levinsong-Lessing, A.E. Fersman, and D.E. Sokolov, botanist D.P. Syreyschikov, zoologist I.I. Puzanov, hydrobiologists and directors of the station Prof. V.L. Pauli and Prof. K.A. Vinogradov, physiologists E.M. Kreps and G.E. Shulman, and many others.

The Karadag Mountain Area is located in the eastern part of the Main Ridge of the Crimean Mountains in the border area of Feodosia in the district of the Autonomous Republic of Crimea (Ukraine).

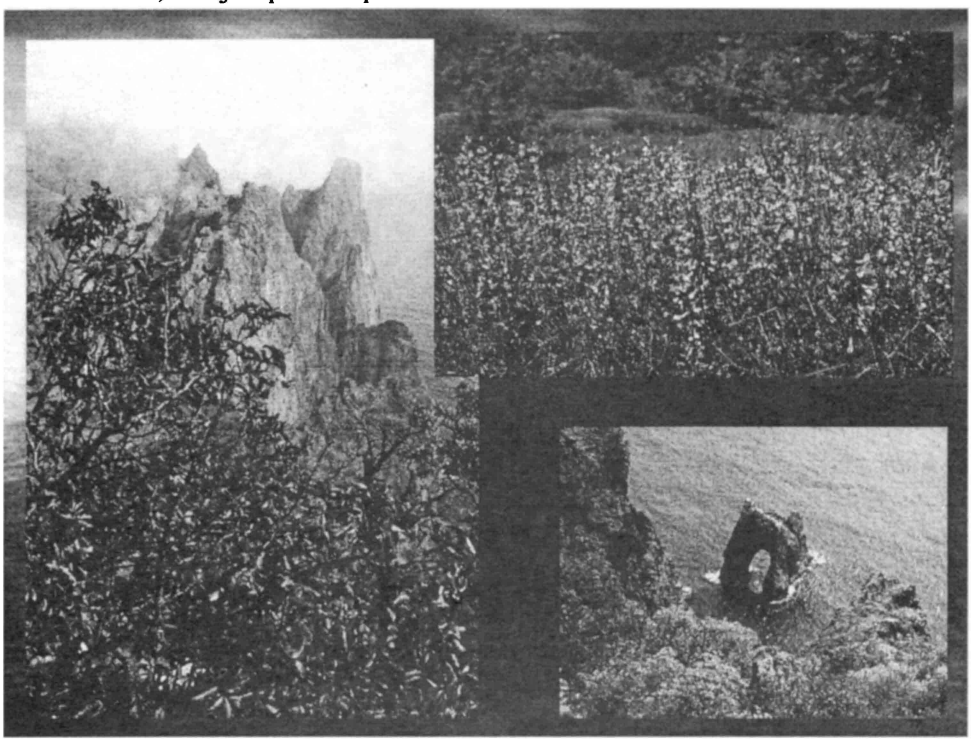
Karadag originated as a dormant underwater volcano of the Jurassic period, which was raised to the surface by subsequent geological processes along with erosion of softer structures. Volcanic rocks compose Mt. Svyataya (height 576m) and the Beregovoy Range, which includes several mountain ranges: Karagach (333m), the Haba-Tepe (440m), Magnitny Range (378m), Kok-kaja (314m), and several dome-shaped summits.



Karadag consists of lavas and tuffs, magma and lava flows, breccia dykes, mineral veins, and volcanic bombs. The basic forms of weathering (exotic buttes, towers, poles, spades) are very common. One can find about 50 minerals that are rare derivatives of quartz.

A compound of forest (oak fluffy oriental hornbeam, juniper, high forest, etc.), forest-steppe, and sub-Mediterranean vegetation are typical. Flora is represented by approximately 3000 species of plants. Among the 1,176

vascular plants, 53 endemics are known, three with restricted localization (hawthorn Poyarkovo, Eremurus Junge and Anthemis Tranzscheliana), and hundreds of rare and endangered species. Some 80 species of plants are recorded in the Red Book of Ukraine, 33 species in the European Red List, 19 species in the Red List of the International Union for Conservation of Nature (IUCN), eight species in the List of the Berne Convention, 23 species in the International Convention CITES, and one kind of moss in the Red Data Book of European bryophytes. The large variety of plant communities include broad-leaved forests, herb-feather-grass steppe, shiblyak and friganoid steppe communities, and juniper and pistachio-oak woodlands.



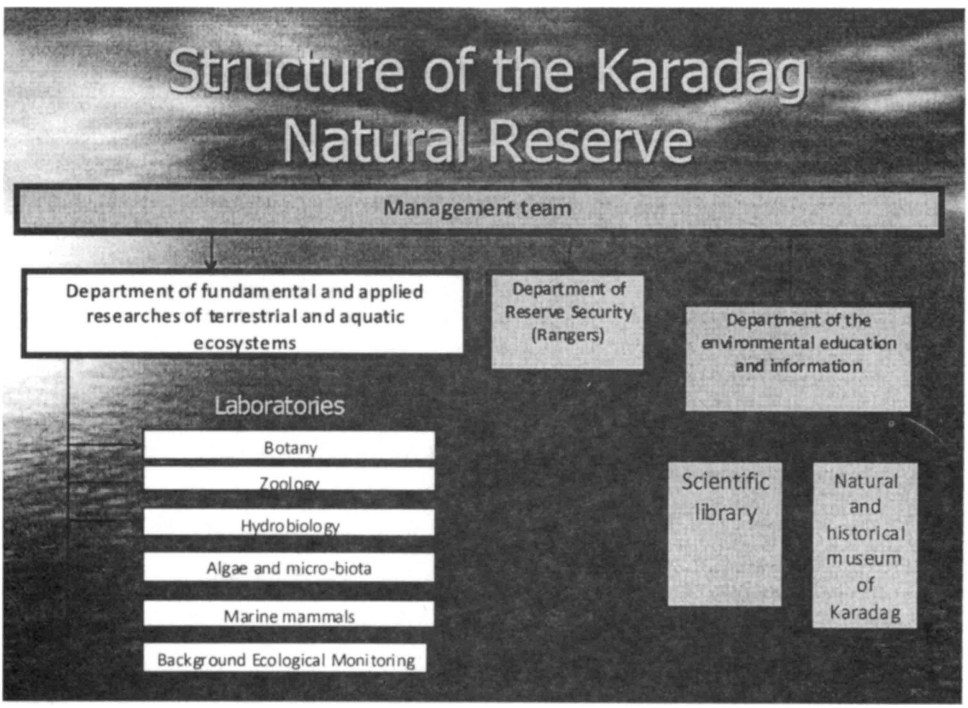
There are more than 5500 species in the fauna of the Reserve. Of these, 135 are in the Red Book of Ukraine, 75 in the list of the Bonn Convention, 196 in the Berne Convention, 53 in the CITES convention, 22 in the list of the IUCN, and 29 in the European Red List. Within the Reserve there are 35 species of mammals, 236 species of birds, and 232 species of spiders. The discovery and description of new genera and species of animals within the Reserve continues. Foxes, wild pigs, deer, stone martens, squirrels, rabbits, hedgehogs, small shrews, small bats, Crimean lizards, rock lizards, and Mediterranean geckos can be found. Among the birds are jays, chaffinches, oxeyes, pheasants, starlings, and blackbirds. The rare animals of the Reserve include leopard whip

snakes, peregrine falcons (listed in the IUCN Red List), green cormorants, the empuza mantis, the ascalaphus fly, and various carabid beetles (included in the Red Book of Ukraine).

Within the Reserve there are places where one can encounter the ancient Mediterranean representatives of the animal kingdom, relics of the Jurassic period, such as soil mites which amount to 300 species. Many rare species of birds use the Karadag Reserve for the winter stay; these include field harriers, black vultures, and great bustards. Migrating yellow herons, serpent eagles, golden eagles, the rare black stork, and vultures are recorded.

The sea organisms of the Reserve reflect the great variety of the flora of the Black sea and currently number 556 species, or 31% of the flora of the Black Sea, and 1050 species of fauna, or 43% of the entire Black Sea fauna. Forests of red, green and brown algae serve as breeding grounds for many fish species: Black Sea scad, Black Sea goatfish, tarwhine, grouper, etc. Altogether, there are 114 species of fish and over 500 species of benthic animals in the sea areas. Among the mammals there are three species of dolphins in the Red Data Book of Ukraine: a bottlenose dolphin, the common dolphin endemic to the Black Sea, and porpoises (sea pigs).

The Reserve has one of Europe's largest colonies of bats, represented by a three-color myotis, a species protected by the Bern and Bonn Conventions and



included in the Red Data Book of Ukraine.

Scientific work in the Reserve is aimed at studying the biodiversity of coastal ecosystems of the south-eastern Crimea. The territory of the Reserve is one of the major preservation centers of biological diversity of the Crimea. In 2001, the complex of plants and animals as well as the old book and manuscript fund of the library of the Reserve were declared a National Treasure of Ukraine.

The "Aquatic-rock complex of Karadag" was included in the list of Wetlands of International Importance (Ramsar Convention) in 2004.

The Reserve is a scientific institution, the territory of which is important for basic researches in the natural sciences conducted by diverse experts from academic institutions of Ukraine and Russia and students of establishments of higher education; an educational base for training (a popular place for practical training); an interesting object of environmental education for numerous visitors who can learn about the Reserve using the special permitted routes of ecological trails, and can visit the Museum of Karadag.

The volcanic component of the geological structures, the rare mineral and petrographic varieties, complex and exotic terrain of Karadag, landscape beauty, proximity to marine waters, unique biocenoses and ecological complexes, and the immediate vicinity of the cultural heritage landmarks in the area are important reasons for the proposed inclusion of this unique natural complex in the World Heritage List.

METHODS FOR PREDICTING ^{137}CS CONTAMINATION LEVELS OF SOIL SUITABLE TO OBTAIN PLANT AND FODDER PRODUCTS IN COMPLIANCE WITH THE ADOPTED STANDARDS

ALEXEY V. PANOV*, RUDOLF M. ALEXAKHIN, ANNA A. MUZALEVSKAYA
Russian Institute of Agricultural Radiology and Agroecology (RIARAE), Russia, 249032, Obninsk, Kievskoe shosse, 109 km.

Abstract. Using southern districts in the Kaluga region affected by the Chernobyl accident as an example, a comparative analysis has been made of estimated levels of 137Cs contamination of agricultural lands with data of real measurements. The estimated data which consider only the radionuclide decay are quite reliable, however for better accuracy scales of agrotechnical countermeasures need to be considered.

Keywords: radio nuclides; radioactive contamination; contamination density; protective measures

1. Introduction

At all stages after a radiation accident the basis to assess the radioecological situation in the agricultural complex and planning of agricultural production in accordance with the adopted standards are data on radionuclide contamination of soils[1]. Following the Chernobyl accident the results of radiological survey of the agricultural land have become the basic information for decision making on the affected land remediation[2]. It should be noted that measures of the large-scale radiological survey of agricultural lands are rather expensive, laborious, and are usually held in rounds, once every 4-5 years, on the same territory[3]. With this in mind, methods for predicting radionuclide contamination of agricultural lands have recently come into use when planning farming on the Chernobyl affected lands[4].

* To whom the correspondence should be addressed: Alexey Panov

In 2009, Atlas of the present and predicted (till 2056) aspects of impacts of the Chernobyl NPP accident for Russia and Belarus was released, where with some settlements as an example, principles are justified for prediction of ^{137}Cs and ^{90}Sr contamination levels of territories considering only decay of these radionuclides[5]. This approach is quite adequate for mapping, but how much accurate it is for predicting radionuclide contamination of a specific site (arable land, meadow, pasture) is still a question.

As was apparent after investigations following the Chernobyl accident, reduction in the contamination density of farm lands with time is influenced by a number of factors other than radionuclide decay:

- radionuclide migration in soil[6];
- protective agrotechnical measures such as plowing of agricultural lands which results in radionuclide redistribution in the soil profile[7];
- part of radionuclides over a long period of time can be removed with plant and fodder products[8].

Estimation of the impact of all these disregarded factors on the prediction accuracy of radionuclide contamination of farm lands is essential for both optimization of the radiological situation and planning of agricultural production in the affected regions.

The objective of the present paper is a comparative analysis of the predicted values of ^{137}Cs contamination density of farm lands estimated for different periods after the Chernobyl NPP accident and real measurements, as well as evaluation of the role of factors influencing the accuracy of these predictions.

2. Methodology

In 2007, in the context of Atlas preparation[5], specialists from the RIARAE and Kaluga center "Agrochemradiology" carried out a radiological survey of agricultural lands on 36 farms in three southern districts in the Kaluga region affected by the Chernobyl accident. On these farms 155 plots (135 arable land and 20 pastures) were monitored. The total surveyed area was 7.9 thousand hectares, with 90% of it being an arable land (Table 1). The area of plots varied

Table 1. Characteristics of the study districts in the Kaluga region

District	Number of farms	Arable land		Hayland and pastures	
		Number of plots	Area, ha	Number of plots	Area, ha
Zhizdra	11	41	1933	3	317
Ulianovsk	15	53	2320	11	341
Khvastovichi	10	41	2753	6	219

from 2 to 250 ha, averaging some 52 ha. The criterion for selection of plots was relatively uniform level of ^{137}Cs contamination.

On the each study plot soil samples were collected in accordance with the methodology described in[9] and ^{137}Cs concentrations were measures in the samples. Based on this information, the density of plot contamination in 2007 was estimated by the formula:

$$Q_i = A \cdot h \cdot d \cdot 10^{-3}, \text{ kBq/m}^2, \quad (1)$$

where Q_i is the soil contamination density (the radionuclide inventory in the arable 0-20 cm layer per 1 m^2), kBq/m^2; A is the radionuclide concentration in soil, Bq/kg; h is the depth of arable horizon, cm; d is the specific mass of soil, g/cm^3; 10^{-3} is the coefficient to convert Bq/m^2 to kBq/m^2.

Previously, in various periods after the Chernobyl accident (1992-2005), the same plots were also subject to radiological survey which was accompanied by the study of soil properties (estimation of agrochemical parameters and mechanical composition) and collection of data on the application of protective and remedial measures on these farm lands[10]. Based on the collected information during the initial radiological survey, forecasts were made of soil contamination levels by ^{137}Cs (Q_r) in 2007. In this case an expression was used that takes into account only decay of the given radionuclide:

$$Q_r(t) = Q_{t_1} \cdot \exp\left(\frac{(-0.693 \cdot \Delta t)}{T_{1/2}}\right), \text{ kBq/m}^2, \quad (2)$$

where Q_{t_1} is the density of ^{137}Cs contamination of farm lands in the year of the first radiological survey, kBq/m^2; Δt is the time (number of years) from the first radiological survey till 2007; $T_{1/2}$ is the ^{137}Cs half-life equal to 30.17 years.

The estimated for 2007 data on ^{137}Cs contamination of agricultural lands were then compared with the data of real measurements carried out in 2007.

3. Results and discussion

The comparative analysis has demonstrated that estimated levels of ^{137}Cs contamination of the study plots in 2007 differed from the real (measured) ones by 12% towards larger values (Fig. 1). The correlation between the estimated and actual data was rather high (r=0.87). Since the predicted values which took into account only ^{137}Cs decay were overestimated, it was suggested that in real conditions measurement of this parameter could be also influenced by other factors (^{137}Cs migration in the soil and trophic chains, specific features of the

agricultural practice, application of countermeasures). To find out the level of influence of these factors between pairs of estimated (Q_r) and measured (Q_i) values for ^{137}Cs contamination of plots in 2007, the ratio (Q_r/Q_i) was determined, the resulting data were divided into groups for each study parameter (factor) and data samplings were statistically processed. Evidently, the closer to unity is the ratio (Q_r/Q_i), the more accurate is the prediction based only on the consideration of ^{137}Cs decay. If the ratio (Q_r/Q_i) differs from unity, the measurement of ^{137}Cs contamination density is influenced by another factor in addition to the radionuclide decay.

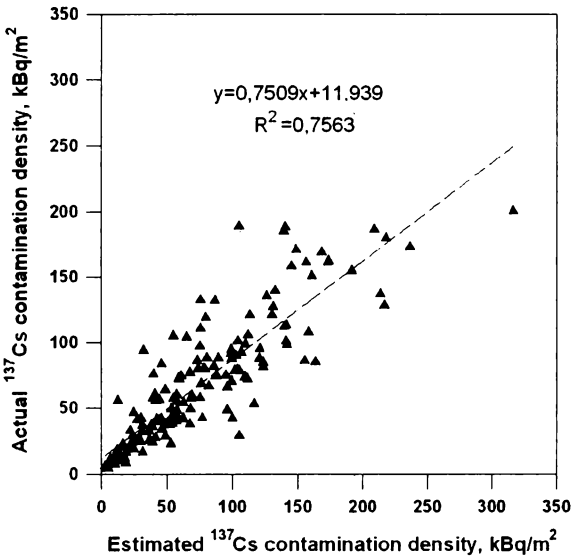


Figure 1. Field of regression between estimated and actual ^{137}Cs contamination density of farm lands.

Classification of (Q_r/Q_i) data by the dates of the first radiological survey of the plots has identified two groups of results obtained in different periods after the Chernobyl accident: 1992-1994 and 1999-2005 (Fig. 2). It is suggested that with time part of radionuclides are removed from the soil with the agricultural produce. Then the ratio (Q_r/Q_i) for 1992-1994 will differ from unity more than that for 1999-2005. However, as seen from Fig. 2, the time factor (annual removal of the radionuclide with products) did not produce significant effect on the accuracy of estimations. Except for the 1992 survey data, the other results from comparison showed a high correlation coefficient (0.72-0.95) and insignificant scattering in (Q_r/Q_i). The mean estimated to actual values for ^{137}Cs contamination (except for 1992 and 2001) were close to 1 and ranged between 0.96 and 1.1. Significant differences in mean values in 1992 and 2001 are explained by small samplings. In these years only 7 plots were surveyed, whereas in the other time their number varied from 11 to 35. In 1992, considering large data scatter from the (Q_r/Q_i) mean, methods of soil sampling

and ^{137}Cs measurement were probably violated. Hence, it may be concluded that ^{137}Cs is annually removed from the soil with phytomass in negligible amounts, thereby producing no significant effect on the prediction accuracy of cesium contamination of the agricultural land within both small and large time spans after radioactive fallout (15 years and more).

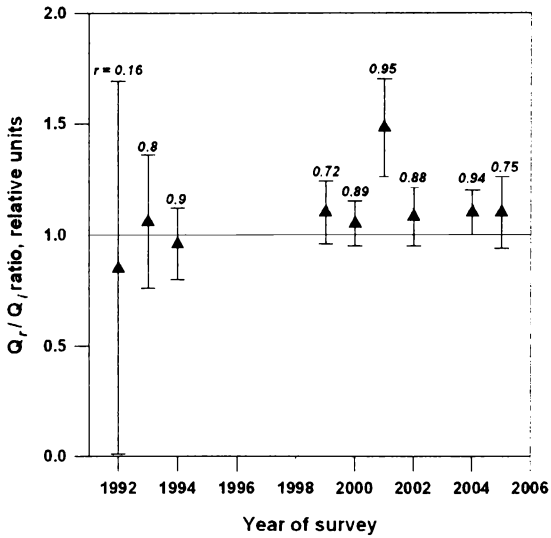


Figure 2. Dependence of the ratio of estimated to actual ^{137}Cs contamination density of farm lands on the time of initial survey (numerical values – correlation coefficient *r*).

Table 2 Dependence of estimated to measured ratio of ^{137}Cs contamination density of plots on soil properties and type of agricultural land

Classification	Geometric mean, Q_r/Q_i	95% confidence interval	Correlation coefficient	Number of plots
Soil mechanical composition*				
Sandy, sandy loam	1.06	0.15	0.90	46
Light-, mediun loam	1.05	0.07	0.85	108
Type of agricultural land				
Arable	1.06	0.06	0.87	135
Haylands and pastures	1.08	0.31	0.85	20

* - 1 plot of 155 on peat land was not considered

Classification of the study plots by soil mechanical composition did not not reveal any influence of this factor on the accuracy of predictions (Table 2). The ratio of estimated to measured cesium contamination densities of farm lands differed from unity by 5-6% for both soil groups typical for the given region which is well within the standard system of measurement errors. For a long time after radioactive fallout on both sandy and loamy soils the bulk ^{137}Cs is in

the upper 20 cm layer, migration of this radionuclide has a local pattern and it does not leave the top horizon of the soil cover.

Division of the study plots into the types of agricultural land has demonstrated that on arable land predictions proved to be more accurate than on meadow-pasture lands. For arable land, the ratio of estimated to measured data on ^{137}Cs contamination was nearest to unity at a small confidence interval (Table 2). On meadow-pasture lands this ratio was somewhat higher. On the one hand, it could be associated with greater removal of ^{137}Cs radionuclides with fodder compared with plant products produced on arable land. On the other hand, active application of agroameliorative measures on meadow-pasture lands could be a potential reason responsible for the difference between the estimated and actual ^{137}Cs depositions.

Based on the available data on the application of countermeasures on the study plots, effects of these have been assessed on the accuracy of ^{137}Cs levels estimation for the agricultural land. In the period of investigation (1992 - 2005), 30% of the study plots received a range of agrochemical and agrotechnical measures aimed at increasing productivity of the agricultural land and decreasing ^{137}Cs uptake by plants, namely application of increased rates of potassium fertilizers, liming and use of rock phosphates. Mineral fertilizing was accompanied by soil replowing, deeper than in the usual practice. This caused redistribution of radionuclides in the top soil. Classification of plots into two groups, with and without countermeasures, showed that the ratio (Q_r/Q_i) amounted to 1.03 in the latter case and 1.15 with countermeasure application.

A better insight into the effects of countermeasures on the estimation accuracy of ^{137}Cs contamination of the agricultural land can be gained from the soil agrochemical properties changeable in response to countermeasures. Thus, on the study plots located in the southern districts in the Kaluga region in the absence of countermeasures average pH varies between 4.4 and 5.1 and the mean weighted content of mobile potassium ranges from 7.6 to 9.3 mg/100 g soil[10]. Agrochemical measures reduce soil acidity and increase soil content of mobile potassium. Since mineral fertilizing of the agricultural land was accompanied by agrotechnical works, the dynamics of soil agrotechnical parameters can be used as an indicator of scales and effectiveness of countermeasures.

All the study plots were divided into 3 groups by soil agrochemical parameters influenced by countermeasures. Treating soil acidity as one of these parameters it should be noted that in the absence of countermeasures (pH 4.0-5.2) the accuracy of prediction proved to be the highest (Q_r/Q_i=0.97). With the decrease in soil acidity caused by liming the reliability of predictions dropped since the (Q_r/Q_i) value grew to 1.11-1.14 (Fig. 3-A).

The same situation is reported for the parameter describing soil content of mobile potassium. The application of increased rates of potassium fertilizers which caused increment in the fraction of mobile potassium to 17-35 mg/100 g soil the prediction accuracy fell by 17% (Fig. 3-B). Naturally, the estimation accuracy was influenced by the scales of agrotechnical works (deep replowing) which have resulted in redistribution of radionuclides to the lower (25-40 cm) soil layers rather than mineral fertilizing. This in turn contributed to the reduction in ^{137}Cs contamination density on the plots.

It should be concluded that the farm lands in the southern districts of the Kaluga region affected by the Chernobyl accident saw smaller scales of countermeasures compared to the Bryansk region[6,10]. It cannot be ruled out that at larger scales of countermeasures the reported regularities in reducing accuracy of predictions of ^{137}Cs contamination of farm lands could have been more pronounced.

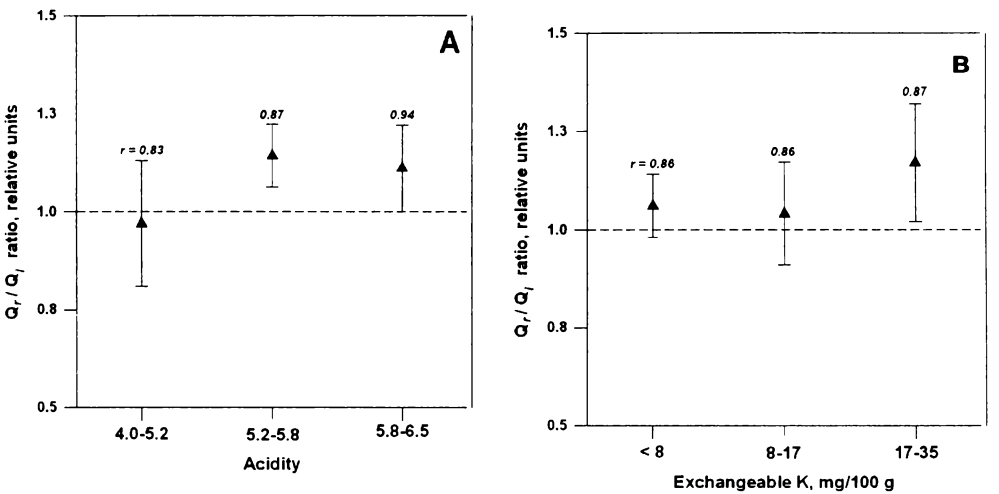


Figure 3. Dependence of the ratio of estimated to actual ^{137}Cs contamination density of farm lands on soil agrochemical properties: A – acidity and B – content of exchangeable potassium (numerical values – correlation coefficient *r*).

Consequently, it is concluded that long-term prediction of ^{137}Cs levels on farm lands can be reasonably accurate based only on the radionuclide decay. In this case the estimation error is within 5-8%. Despite the fact that on meadow-pasture lands ^{137}Cs removal with fodder products is slightly higher than with plant stuffs produced on arable land, transfer of this radionuclide with phytomass doe not produce noticeable effect on the reliability of predicted values. With time after radioactive fallout ^{137}Cs is neither removed from the soil

with agricultural produce nor migrate into the deeper horizons. The bulk of the radionuclide is deposited in the top 20 cm soil independent of the mechanical composition. At the same time estimated values are always higher than the actual data. In addition to radionuclide decay, predictions of ^{137}Cs levels on farm lands must take into account a factor of countermeasure application. On plots which saw agrotechnical works part of radionuclides are transferred to the deeper soil layers, thereby resulting in reduced contamination density of the agricultural land. Therefore, on these plots estimated values for ^{137}Cs contamination need to be reduced by 15-20% dependent on the scale of agrotechnical measures.

REFERENCES

1. Instructions and methodological guides on evaluation of the radiation situation in the contaminated area. - M.: USSR Goskomhydromet, 1989, 117 p.
2. G. T. Vorobiov, D. E. Guchanov, Z. N. Markina, et al. Radioactive contamination of soils in the Bryansk region. – Bryansk: Grani, 1994, 148 p.
3. P. V. Prudnikov, S. V. Karpechenko, A. A. Novikov, et al. Agrochemical and agroecological condition of soils in the Bryansk region. - Bryansk: Publisher "Klintsy municipal printing house", 2007, 608 p.
4. A. V. Panov, A. A. Muzalevskay, R. M. Alexakhin, et al // *Radiatsionnaya Gigiena.* 2008. V.1. №2. PP. 4-13.
5. Atlas of the present and predicted aspects of the Chernobyl accident impacts in the affected areas of Russia and belarus / Eds. Yu.A. Izrael and I.M. Bogdevich. – Moscow-Minsk: Foundation "Infosfera"–NIA-Priroda, 2009, 138 p.
6. Twenty Years After the Chernobyl Accident: Past, Present And Future / Ed. E. B. Burlakova - Nova Publishers, 2006, 358 p.
7. Agricultural radioecology / Eds. R. M. Alexakhin and N. A. Korneev. - M.: Ekologia, 1992, 400 p.
8. I. V. Gulyakin, E. V. Yudintseva, L. L. Gorina. // *Agrochimia.* 1975. №7. PP. 12-19.
9. Methodology to survey agricultural lands affected by radioactive contamination. – Obninsk: RIARAE, 2007, 28 p.
10. V. G. Dubovaya. Analysis of factors responsible for contamination levels of farm products and justification of countermeasures in the long term after the Chernobyl accident (illustrated by contaminated districts of the Kaluga region) / Candidate thesis – Obninsk, 2001, 28 p.

ВЕРНАДСКОЛОГИЯ: РОЛЬ В ФОРМИРОВАНИИ МОРСКОЙ РАДИОХЕМОЭКОЛОГИИ И В РЕАЛИЗАЦИИ ПРОГРАММЫ УСТОЙЧИВОГО РАЗВИТИЯ АКВАТОРИЙ

Г.Г. Поликарпов, В.Н. ЕГОРОВ, С.Б. ГУЛИН

Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского НАН Украины, отдел радиационной и химической биологии, 99011, Севастополь, Украина

Резюме. Созданием учения о биосфере и ноосфере, разработкой идеи о живом веществе, рождением радиогеологии и биогеохимии радиоэлементов В.И. Вернадский заложил фундамент современной радиационной и химической биологии моря, включающей в себя целый комплекс научных дисциплин - радиоэкологию, радиохемоэкологию, молисмологию, экзобиологию - и биологические принципы экоэтики, а также основы принципиального решения задач обеспечения устойчивого развития акваторий Черного моря с применением биофизической теории минерального обмена морских организмов. Представленная статья – синтез отдельных работ, написанных Г.Г. Поликарповым и В.Н. Егоровым в качестве научных статей-комментариев к подготавливаемому в перспективе тому В.И. Вернадского «Живое вещество», и материалов С.Б. Гулина по радиотрассерам и «геохимическим часам».

1. Введение

Многогранное и обширное научное наследие академика В.И. Вернадского, гения в области естествознания, послужило основой для создания многих современных научных областей, в том числе радиационной и химической биологии моря, в состав которой в настоящее время входят радиоэкология, молисмология, экзобиология и биологические принципы экоэтики (Поликарпов, 2010; Polikarpov, 2008). После открытия в 1896 г. А. Беккерелем явления естественной радиоактивности (Adloff, 1997) последовали не только медицинские и физиологические работы по биологическому действию ионизирующих излучений радия и других природных радиоэлементов, но и биогеохимические исследования

нахождения, распределения и миграции этих радиоэлементов в природе – на суше, в морях и океанах (Поликарпов, 1999, 2005).

В России и Украине - С.-Петербурге, Москве, Киеве, Симферополе - В.И. Вернадский был первым из ученых, кто находился и активно действовал у самых истоков ядерных наук. Именно благодаря, прежде всего, В.И. Вернадскому, в связи с его научными контактами и его прямым сотрудничеством в Париже с Пьером и Марией Кюри, Россия и Украина оперативно включились в разработку, начатую учеными Франции, проблем радиоактивности, охватывающих также исследования радиоактивности окружающей природной среды (Polikarpov, 1997). Науке России и Украины, а также бывшего СССР в целом (1918-1991 гг.), необычайно повезло в том отношении, что молодой, 25-летний, разносторонне одаренный естествоиспытатель В.И. Вернадский, хранитель Минералогического кабинета С.-Петербургского университета, весьма продуктивно осуществил уже в 1888-1890 гг. продолжительную научную командировку-экспедицию в западную Европу (Германию, Швейцарию, Францию и Англию). Во время этой миссии и своих исследований в Англии (в 1889 г.) молодой ученый был удостоен избрания его членом-корреспондентом Британской ассоциации наук. Широко известно, что впоследствии он был избран академиком Российской, Украинской, Французской и других Академий наук. В 1916-1923 гг. [курсив наш - ГП] «... *я ни одного дня не терял, охваченной этой идеей* [«... выразить в единой формуле биогеохимическую энергию роста и размножения организмов, общую для всех организмов, и связать ее с их заселением планеты» (Вернадский, 1965, с. 292)] *в моих переездах из тогдашнего Петрограда в Полтаву, Киев, Ростов-на-Дону, Новочеркасск (тогдашний Екатеринодар), Ялту, Севастополь, Симферополь, Москву, Брно, Париж*» (Вернадский, 1965, с. 293).

Идеи В.И. Вернадского, как всегда, остаются весьма перспективными, животрепещущими и стимулирующими поиски в науке. Более полувека (1956-2011 гг.) его идеи посильно разрабатываются и служат научным ориентиром в исследованиях отдела радиационной и химической биологии ИнБЮМ НАНУ. Ниже приводятся и обсуждаются некоторые из его основных идей.

2. Истоки и основания современной радиоэкологии и радиационной экологии в трудах В.И. Вернадского

2.1. ФУНДАМЕНТ ДЛЯ РАДИОЭКОЛОГИИ

Своими пионерскими работами (Вернадский, 1910, 1921, 1932, 1933, 1940) в области созданных им морской радиогеологии и морской биогеохимии радиоэлементов, изучающих естественные радиоэлементы и их биогенную миграцию, В.И. Вернадский сформировал научный фундамент для современной радиоэкологии (Кузин, Передельский, 1956) и ее научной сердцевины - радиационной биогеоценологии (Тимофеев-Ресовский, 1957, 2009). А на примере изучения радия и двух видов ряски в Киевских прудах им введена в науку мера накопительной (в отношении радиоэлемента) способности гидробионтов, выраженная соотношением концентраций радиоэлемента в водном организме и окружающей его водной среде (Вернадский, 1929, 1930). Это соотношение впоследствии нашло широчайшее применение в радиационной гидробиологии, пресноводной и морской радиоэкологии, получив название *коэффициента накопления (concentration factor)* радионуклидов, а также их изотопных и неизотопных носителей (Тимофеев-Ресовский, 1957, 2009; Тимофеева-Ресовская, Попова, Поликарпов, 1958; Трапезников А.В., Молчанова И.В., Караваева Е.Н., Трапезникова В.Н., 2007; Поликарпов, 1964; Polikarpov, 1966).

На Урале в лаборатории Н.В. Тимофеева-Ресовского с 1947 г. использовался термин «радиационная биогеоценология», предложенный им еще ранее – в его работах 1941 и 1942 гг. в Берлин-Бухе (Тимофеев-Ресовский, 2009). В общирной американской сводке - книге “Radioactivity and Health: A History” (Stannard, 1988) сообщается: «1950 год – начинает употребляться термин «радиоэкология»» (с. 751), а также: «Термин радиоэкология или радиационная экология вошел в употребление независимо и одновременно в Соединенных Штатах и в Советском Союзе (Whicker and Schultz 1982, Vol. I)» (Stannard, 1988, p. 790).

Как известно, В.И. Вернадский ввел понятие «концентрационных функций» живого вещества: «Концентрационной функцией живого вещества я называю те процессы живого организма, которые сводятся к избирательному выбору организмом из окружающей среды определенных химических элементов. Концентрационными функциями первого рода я называю захват живым веществом тех химических элементов, соединения которых встречаются в теле всех без исключения живых организмов. Концентрационные функции второго рода характеризуют некоторые определенные группы живых веществ, а в других могут совсем не

находиться. Концентрация организмами – выбор из окружающей среды процессами жизни – определенных элементов, составляющих тело и ткани животных и растений, бросается в глаза и есть наиболее яркое проявление вещественного характера в явлениях жизни. Она создает совокупность живых организмов, т.е. живое вещество» (Вернадский, 1965, с. 247)». В.И. Вернадский (1965, с. 273) говорит также о биогенной миграции 3-го рода, вызываемой человеческим разумом и трудом, резко отделяющим *Homo sapiens* от всего живого вещества. Разумеется, этими функциями вместе охватываются, наряду с химическими элементами, их изотопы, нуклиды, включая радиоизотопы и радионуклиды, а также радиоэлементы. Так выявляется роль живого вещества в миграции и распределении радиоэлементов в биосфере, происходит изменение живым веществом физико-химической формы и состояния радионуклидов в природных средах.

Нельзя не отметить здесь труднейшую проблему, поставленную В.И. Вернадским на дальнейшую перспективу, а именно: «В радиогеологических и биогеохимических процессах, связанных с живым веществом, мы ясно видим, что живое вещество может выбирать из них определенные изотопы, т.е. различать атомы разного строения и веса в одном и том же химическом элементе. Мы выходим здесь из мира химических явлений и переходим в мир атомов – радиогеологических и радиохимических явлений» (Вернадский, 1965, с. 318).

Один из наших учителей-последователей В.И. Вернадского - Н.В. Тимофеев-Ресовский весьма точно и емко назвал все громадное научное наследие В.И. Вернадского *вернадскологией.* На базе этого наследия информация определена как основа жизни (Корогодин, Корогодина, 2000). Недавно предложено научно-философское название, объединяющее наследие В.И. Вернадского и Н.В. Тимофеева-Ресовского – *биогеософия* (Шакиров, Ильязов, 2010).

В отделе радиационной и химической биологии Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Национальной академии наук Украины изначально, с 1956 г. (в то время это была Севастопольская биологическая станция им. А.О. Ковалевского Академии наук СССР), на самом высоком почетном месте всегда находится портрет академика В.И. Вернадского, а под ним - портреты его современников, сторонников и последователей – учителей од0ного из нас: профессоров В.С. Елпатьевского (Саратов), Б.Н. Тарусова (Москва), Н.В. Тимофеева-Ресовского и Е.А. Тимофеевой-Ресовской (Урал), И.Н. Верховской (Москва). Продолжая и разрабатывая идеи В.И. Вернадского и его последователя Н.В. Тимофеева-Ресовского, один из авторов этих строк организовал в 1956-57 гг. первую на Черном море (и одну из первых в

мире) лабораторию морской радиобиологии и сформировал в самом начале 1960-х гг. морскую радиоэкологию - новую научную дисциплину (Поликарпов, 1964; Polikarpov, 1966), ставшую приоритетом науки бывшего СССР и его составной части – Украинской ССР. А недавно большой коллектив названного выше отдела, руководимого в настоящее время д.б.н. С.Б. Гулиным, опубликовал крупную монографию «Радиоэкологический отклик Черного моря на чернобыльскую аварию» (Поликарпов и Егоров, ред., 2008). Во всех работах этого отдела красной нитью и последовательно проходят имя и научные идеи академика В.И. Вернадского.

Современную радиоэкологию мы рассматриваем как научную дисциплину, изучающую закономерности взаимодействия между живым веществом и радионуклидами (включая их ионизирующие излучения) в условиях биосферы и ноосферы. В этом процессе *живое вещество* (наряду с биокосным и косным веществом), выступает в качестве *объекта*, накапливающего и переносящего (вместе с физическими факторами: гравитацией, течениями и т.п.), а также трансформирующего радионуклиды (при участии и химических факторов). При этом *радионуклиды* выступают в качестве *субъекта,* накапливаемого, переносимого и трансформируемого живым, биокосным и косным веществом, физическими и химическими факторами. С другой стороны, *живое вещество* - одновременно суб*ъект* действия *ионизирующих излучений радионуклидов*, а *радионуклиды – объект*, действующий на *живое вещество ионизирующими излучениями.* Иными словами, происходит непрерывный двусторонний процесс взаимодействия *живого вещества и радионуклидов* (с участием и их ионизирующих излучений).

В связи с этим, по аналогии с радиохимией и радиационной химией, вслед за А. Ааркрогом (Aarkrog, Polikarpov, 1996) мы предлагаем различать в *общей радиоэкологии*: (1) собственно *радиоэкологию*, занимающуюся изучением процессов воздействия живого вещества на радионуклиды, т.е. их накоплением, миграцией и трансформацией, и (2) *радиационную экологию,* исследующую действие ионизирующей радиации радионуклидов на живое вещество (Поликарпов, 2005).

2.2. РАДИАЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ

В.И. Вернадский прозорливо уделял особое внимание роли «естественной радиоактивной энергии» в жизнедеятельности организмов: «... биологи не учитывают всюду присутствующий источник энергии во всех организмах, для каждого из них характерный по величине продукт, который не принимается биологами во внимание. Это радиоактивная энергия,

характерная для каждого организма, как показали работы Биогеохимической лаборатории. ... Дело ближайшего будущего выяснить значение для организмов этой формы энергии. Какое ее проявление? В физиологии животных и растений эта энергия не учитывается и все эксперименты поставлены в такие условия, что она всегда присутствует и, очевидно, проявляется. Как - мы не знаем. Эту поправку нужно вносить во все опыты физиологов» (Вернадский, 1965, с. 233).

Впоследствии были предприняты дорогостоящие попытки учеными разных стран и, в особенности, французскими учеными, по выявлению биологической роли натурального космического фона и, более того, значительно более низких, чем натуральный фон, мощностей доз проникающей радиации в условиях защиты от космических лучей в толще низкорадиоактивных горных пород, а также поставлены опыты с уменьшенным содержанием ^{40}K в мышцах. Результаты оказались неопределенными. Поэтому в сводках на эту тему (Поликарпов, 1964, 2008; Polikarpov, 1978, 1998) было предложено, при описании концептуальной модели хронического действия различных мощностей ионизирующих излучений от наименьших до максимальных в биосфере (рис. 1), назвать *зоной неопределенности* зону действия самых низких мощностей доз, которые значительно ниже естественного фона, а зону этого фона – *зоной радиационного благополучия.*

В отделе радиационной и химической биологии ИнБЮМ НАНУ весомый вклад в изучение зон *физиологической маскировки*, *экологической маскировки* и *поражения экосистем* в условиях аварии на ЧАЭС внес большой коллектив ученых, в том числе В.Г. Цыцугина, Г.Е. Лазоренко, Н.Н. Терещенко, Н.Ю. Мирзоева и другие (Поликарпов Г..Г. и Егоров В.Н., ред., 2008). На этом рисунке величина мощности дозы альфа-излучения ^{210}Po оценена с учетом коэффициента качества, равного 20. На Черном море в названном выше отделе ИнБЮМ НАНУ ведутся приоритетные многолетние и всесторонние исследования накопления и миграции ^{210}Po в морских экосистемах, а также дается оценка радиобиологическому действию альфа-излучения этого наибольшего дозообразователя среди всех естественных радиоактивных веществ (Лазоренко, 2008; Lazorenko, Polikarpov, Osvath, 2003).

Таким образом, в развитие идеи В.И. Вернадского о возможном влиянии ионизирующего излучения природной радиоактивности на живые организмы создана на основе достижений современной радиационной экологии концептуальная модель хронического действия ионизирующего излучения во всем возможном диапазоне доз, создаваемых источниками ионизирующего излучения как природного, так и антропогенного происхождения (Polikarpov, 1998). Она позволяет в

различных ситуациях оперативно анализировать материалы по радиационной обстановке и определять или прогнозировать степень радиационной опасности для живых организмов и их сообществ в условиях постоянного (хронического) их облучении. Эта концептуальная модель служит также научно-теоретической базой для дальнейшего развития *эквидозиметрии* ионизирующих излучений и всех других повреждающих факторов физической, химической и биологической природы (Поликарпов и Егоров, ред.., 2006; Fuma & Polikarpov, 2010).

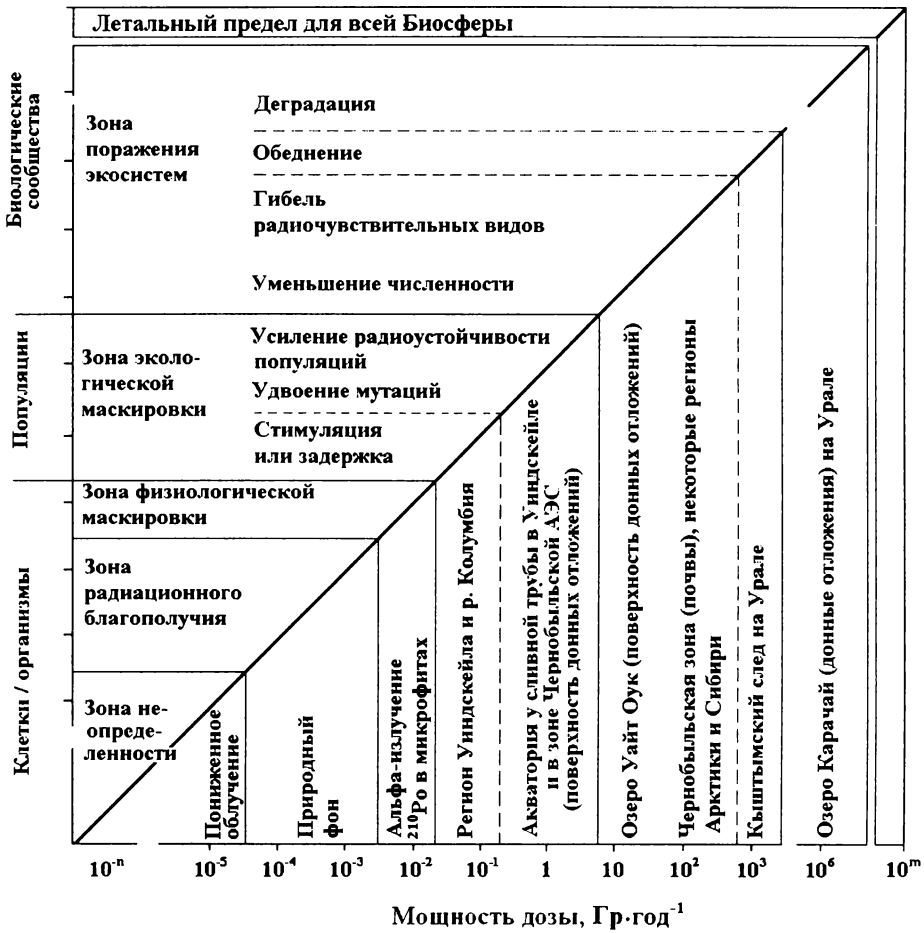


Рис. 1. Зоны мощностей доз ионизирующих излучений и их действие в биосфере (Polikarpov, 1998)

3. Биофизическая теория минерального обмена, молисмология и их практическая значимость

Научное наследие академика Владимира Ивановича Вернадского настолько велико, что до сих пор продолжается осмысливание его монографических трудов «О химическом строении Земли и ее окружения» (1965), о «Живом веществе» (1978) и о «Живом веществе и биосфере» (1994). Его геохимические концепции внесли важный вклад и в разработку проблемы устойчивого развития морских акваторий в условиях их антропогенного радиоактивного и химического загрязнения, а также в формирование принципов современной морской молисмологии - науки о загрязнении.

В последние десятилетия антропогенное поступление в окружающую среду химических элементов и соединений, в том числе и радионуклидов, в ряде случаев превысило потоки их естественной ассимиляции в геологических депо, что привело к повышению концентраций этих веществ в морской среде до уровней, при которых они стали оказывать негативное воздействие на морские ресурсы. Проблема загрязнения морей и океанов впервые остро обсуждалась на конференции ООН по окружающей человека среде в Стокгольме в 1972. г. Объединенной группой экспертов по научным аспектам загрязнения морской среды (IMKO, 1977) была принята формулировка «Загрязнение означает внесение человеком прямо или косвенно веществ или энергии в морскую среду (включая эстуарии), в результате чего возникают такие пагубные последствия, как ущерб живым ресурсам, опасность для здоровья человека, помехи для морской деятельности, включая рыболовство, ухудшение качества потребляемой морской воды и эстетических благ», которая охватила все множество негативных проявлений воздействия этого фактора. В последующие годы в основных океанографических научных центрах мира были развернуты исследования разнообразных видов загрязнений и их воздействие на морскую среду и ее население. Эта деятельность координировалась множеством региональных и международных программ и перед наукой встала задача определения способности гидросферы, как и биосферы в целом, выдерживать антропогенный пресс, который в ряде случаев уже превзошел масштабы природных геохимических явлений.

В решении поставленной проблемы огромное влияние оказали идеи академика В.И.Вернадского о биосфере Земли. Он писал: «В науке нет до сих пор ясного сознания, что явления жизни и явления мертвой природы, взятые с геологической, то есть планетарной точки зрения, являются проявлениями единого процесса» (Вернадский, 1994, с.12).

Главенствующее значение в протекании геохимических процессов он отводил живому веществу. Он называл «живым веществом» совокупность всех живых организмов, включая человека, участвующих в геохимических процессах (Вернадский, 1965а, с. 324; 1977, с. 217) К нему он также относил заведомо безжизненную материю, трупы, отбросы, выделения, экскременты, прилегающие части воздуха, воды и почвы (Вернадский, 1977, с. 178). Он отмечал: «В живой материи как бы подготовляется их судьба в будущем в земной коре» (Вернадский, 1965, с.61). «Живые организмы непрерывно извлекают химические элементы из земной коры и возвращают их в нее вновь, до известной степени превращая их в новые соединения, неустойчивые вне среды их образования. Это производится организмами двояким путем – частью путем природного обмена, когда организмы проводят химические элементы через свои тела, частью путем изменения природных соединений без проведения их через собственные тела. Это последнее явление очень ярко представлено в геохимической работе человечества – таковой является вся его техническая деятельность, создающая современную цивилизацию» (Вернадский, 1978, с. 136). «Влияние человечества отличается, во-первых, интенсивностью все увеличивающегося с ходом времени своего геологического эффекта и, во-вторых, тем влиянием, которое он производит на все живые вещества» (Вернадский, 1978, с.46).

Идеи академика В.Н. Вернадского нашли широкое применение в Отделе радиационной и химической биологии Институте биологии южных морей им. А.О. Ковалевского НАН Украины при изучении биогеохимических циклов. На основе представлений В.Н. Вернадского, круговорот химических веществ в биосфере определяется их поступлением из геологических депо в результате выветривания из земной коры и добычи полезных ископаемых, трансформацией физико-химических форм под воздействием природных факторов и технологической деятельности человечества, синтезом не существующих в природе химических соединений и их техническим и бытовым использованием, депонированием в формируемых на суше геологических структурах и поступлением в моря и океаны. В морской среде они претерпевают превращения в таком высокоактивном физико-химическом реакторе, каковым является морская вода, мигрируют по акваториям в результате гидрофизических процессов, сорбируются и поглощаются живым и косным веществом и многократно переносятся по трофическим цепям. В конечном итоге, глобальный биогеохимический цикл завершается их поступлением в геологические депо в составе донных осадков.

По современным представлениям биогеохимические циклы химических элементов в морской среде формируются за счет механизмов, представленных на рис. 2.

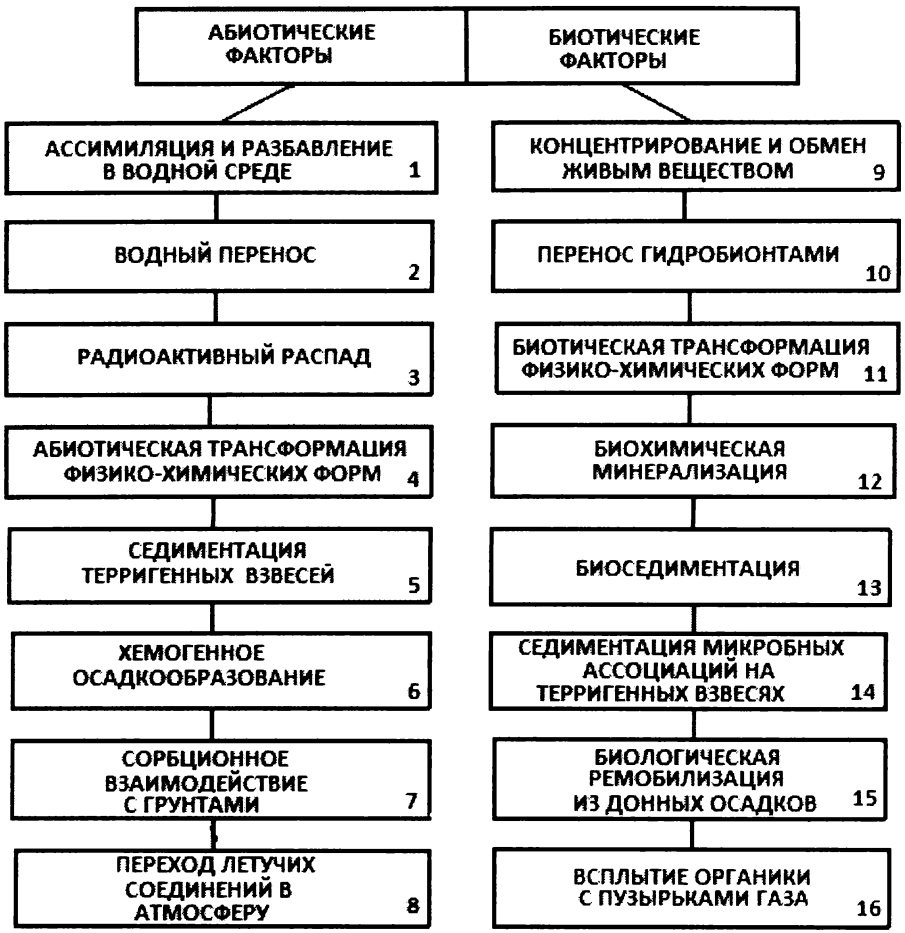


Рис. 2. Факторы формирования бигеохимических циклов химических веществ в морской среде (Поликарпов, Егоров, 1986)

Изучение влияния отмеченных абиотических и биотических факторов является центральной задачей практически всех профильных океанографических учреждений. Прогресс в этой области связан с

применением современных технических средств изучения морской среды, использования аналитических методов и балансового моделирования. Разрабатываются радиотрассерные методы изучения биокеанографических характеристик акваторий. Интенсивность вертикального водообмена при крупномасштабном осреднении определялась по изменению в 1987-2000 гг. профилей распределения постчернобыльских радионуклидов ^{90}Sr и ^{137}Cs в воде (Egorov et al., 2001). Для определении скорости их элиминации из фотического слоя нашел применение уран-ториевый метод (Gulin S., 2000). Для определения скорости осадконаконакопления, датировки донных осадков на полувековом масштабе времени и оценки потоков загрязняющих веществ в толщу донных отложений (рис.3) были разработаны так называемые «геохимические часы» (Gulin S., 2000a).

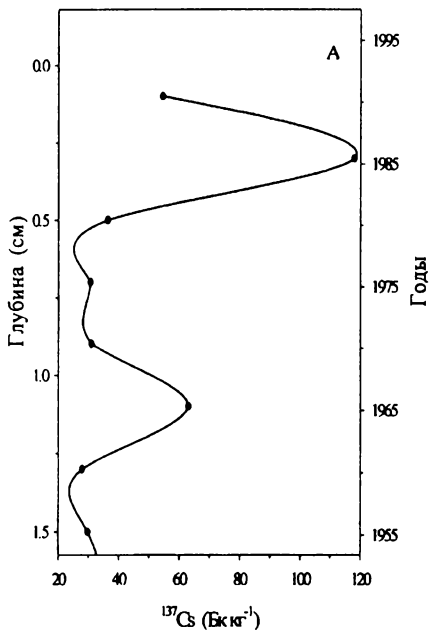


Рис.3. Вертикальное распределение ^{137}Cs в донных отложениях глубоководной части Черного моря в июне 1993 г.

Сущность этого метода заключается в том, что измеряются вертикальные профили изменения концентрации в ^{137}Cs в толще донных отложений и в них определяются пики, связанные с повышенным поступлением этого радионуклида в донные осадки в период максимальных атмосферных выпадений в 1964 г. в результате испытаний ядерного оружия, а также после аварии на Чернобыльской атомной радиостанции в 1986 г. Толщина слоя донных осадков между пиковыми значениями содержания ^{137}Cs позволяет определить скорость осадконакопления и оценивать потоки депонирования загрязняющих веществ.

Для изучения динамических характеристик биотических взаимодействий между живым веществом и радиоактивными и химическими компонентами морской среды нашли широкое применение балансовые методы, базирующиеся на использовании данных природных наблюдений, результатов экспериментов с радиоактивной меткой, а также методов математического

моделирования (Поликарпов, Егоров, 1986). Генеральная концепция этих работ вытекает из высказанной академиком В.И.Вернадским гипотезы о том, что «жизнь, живое вещество, как бы само создает себе область жизни» (Вернадский, 1965а, с. 241). Поэтому основной целью этих исследований была задача проверки его гипотезы о том, что в процессе воспроизводства живого вещества воспроизводятся и условия его обитания. В.И.Вернадский отмечал, что «живое вещество действует в геохимических процессах земной коры своей массой, своим химическим составом и своей энергией» (Вернадский, 1978, с.289). Поэтому для количественной реализации его гипотезы потребовалось создание основанной на результатах наблюдений полуэмпирической биофизической теории, описывающей кинетические характеристики минерального и радиоизотопного обмена морских организмов и косного вещества в морской среде в масштабе времени протекания метаболических, сорбционных процессов и трофических взаимодействий, совместимой параметрически с современными теориями описания баланса вещества и энергии в морских экосистемах.

При разработке этой теории (Поликарпов, Егоров, 1986) были определены многие закономерности геохимических взаимодействий морских организмов в морской среде которые или вытекали из идей, или были предсказаны академиком В.И. Вернадским. В.Н. Егоровым было установлено, что метаболическое поглощение химических элементов и их изотопных и неизотопных носителей гидробионтами непосредственно из водной среды осуществляется в соответствии метаболическими реакциями первого или нулевого порядков и описывается уравнением Михаэлиса – Ментен (Паттон, 1967), и а поглощение элементов – химических аналогов, например Sr и Ca, а также Cs и K, идет пропорционально показателям их геохимического сходства (Егоров и др., 1989). Определено, что при значительном превышении концентрации изотопных и неизотопных носителей в водной среде сверх уровня, характеризуемого константой Михаэлиса – Ментен, метаболические реакции концентрирования изменяются с первого порядка на нулевой (Поликарпов, Егоров, 1986). Стационарные уровни сорбционного концентрирования элементов гидробионтами и косным веществом определяются в соответствии с уравнением Ленгмюра (Несмеянов, 1978). При пищевом пути минерального питания гидробионтов усвоение химических элементов пропорционально их биологической значимости и составляет только часть от количества вещества пищи, используемого на соматический и генеративный рост организмов (Поликарпов, Егоров, 1986). Химическое лимитирование процессов роста и размножения морских организмов разных таксономических групп и трофических

уровней идет в соответствии с уравнениями Дагдейла (Dugdale 1967) и Друпа (Droop, 1974). В результате изучения В.Н. Егоровым кинетических характеристик прижизненного выделения химических веществ гидробионтами в опытах с радиоактивной меткой было установлено, что их выведение морскими организмами идет в соответствии с метаболическим реакциями первого порядка, а значения показателей скорости не зависят от пути поступления изотопных и неизотопных носителей в гидробионты, а также от их содержания в водной среде (Поликарпов, Егоров, 1986). Недавно был обнаружен механизм регулирования обмена бурых водорослей применительно к условиям фосфатной гиперэвтрофикации морской среды, заключающийся в повышении деэвтрофирующей способности водорослей по мере увеличения степени фосфорной гиперэвтрофикации вод (Поповичев, Егоров, 2009).

При изучении поглощения и выведения меченых ^{131}I иодидов и иодатов зелеными водорослями получено, что они по-разному накапливали одновалентную и пятивалентную физико-химические формы йода, а выводили их в одновалентной форме, то есть в процессе йодного обмена водорослями происходило уменьшение валентности продуктов их метаболизма (Поликарпов, Егоров и др., 1985). Этим самым, была подтверждена выдвинутая академиком В.И.Вернадским гипотеза о возможности биотического изменения физико-химических форм пребывания химических элементов в морской среде (Вернадский, 1994, с.58-59).

За последние десятилетия В.Н. Егоровым были экспериментально определены константы скоростей обмена ^{22}Na, ^{32}P, ^{54}Mn, ^{59}Fe, ^{60}Co, ^{65}Zn, ^{86}Rb, ^{90}Sr, ^{106}Ru,^{109}Cd, ^{131}I, ^{144}Cr, ^{137}Cs, и ^{203}Hg рядом видов бактерий, водорослей, животных планктонного комплекса, моллюсков и рыб экосистем Средиземноморского бассейна, а также Тихого, Индийского и Атлантического океанов. Для ряда элементов различной биологической значимости им были определены параметры уравнений Михаэлиса-Ментен и Ленгмюра, а также зависимости их параметров от удельной поверхности, размерных характеристик морских организмов и концентрации элементов – химических аналогов в водной среде (Поликарпов, Егоров, 1986). Это позволило В.Н. Егорову приступить к этапу исследований, связанному с изучением на математических моделях взаимодействия живого вещества радиоактивными и химическим загрязнениями морской среды на популяционном и экосистемном уровнях.

Структура модели экосистемы фотического слоя показана на рис. 4.

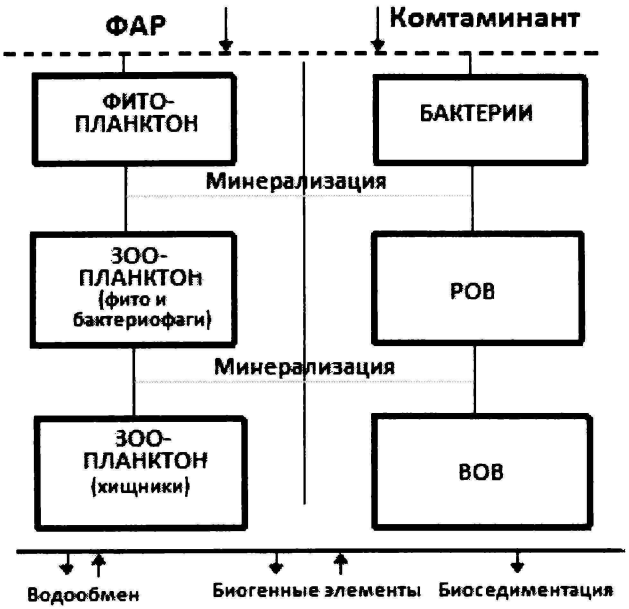


Рис. 4. Структура модели взаимодействия фотического слоя с радиоактивными и химическими веществами в морской среде (Поликарпов, Егоров, 1986)

Взаимодействие между ее компонентами ее структуры было описано балансовыми равенствами по веществу, энергии, лимитирующим биогенным элементам и загрязнителям водной среды с использованием с современных представлений о минеральном и радиоизотопном обмене и трофодинамике морских организмов, сорбционных взаимоотношениях между живым и косным веществом, а также с учетом интенсивности седиментационных и гидродинамических процессов. В целом в данной модели учитывались 1-3 и 5 абиотические и 9-10 и 12-13 факторы (рис.2) формирования биогеохимических циклов.

Численные эксперименты на модели показали, что при низких уровнях концентрирующей способности гидробионтов содержание загрязнителя в воде фотического слоя (Q) лимитировалось только его водообменом с подстилающими водами и в целом линейно росло во времени (рис5, 1). При относительно значимых (рис.5, 2), или высоких (рис5, 3) значениях коэффициентов накопления загрязнителя гидробионтами все параметры модели с течением времени выходили на стационарные или автоколебательные режимы (Поликарпов, Егоров, 1986). При этом наблюдались режимы биотического кондиционирования водной среды в отношении содержания загрязнителя за счет его биоседиментационного выноса из фотического слоя. **Это однозначно подтвердило блестящее**

предвидение академика В.И.Вернадского (Вернадский, 1965, с 241) **о том, что в процессе воспроизводства живого вещества воспроизводятся и условия его обитания.**

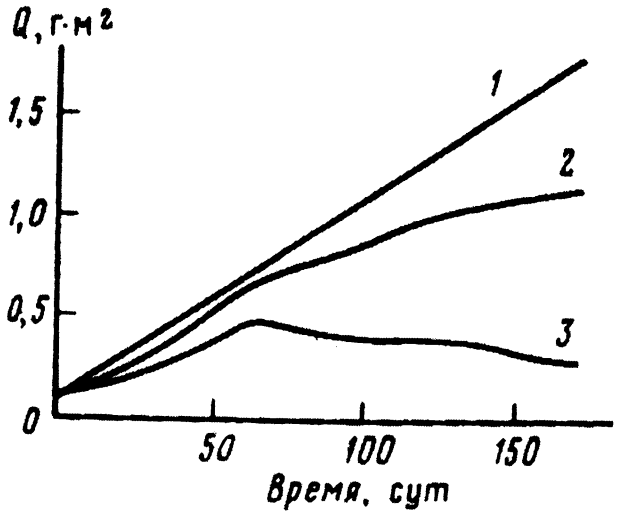


Рис. 5. Изменение количества загрязнителя в воде фотического слоя Q (г $м^{-2}$) при относительно низких (1), средних (2) и высоких (3) коэффициентах накопления загрязнителя компонентами экосистемы.

Понимание этого обстоятельства открыло пути к поиску методов определения способности морской среды к самоочищению и к началу восьмидесятых годов были приняты термины для ее оценки, такие, как ассимиляционная (National, 1979; Израэль, Цыбань, 1983) и экологическая (Поликарпов, Егоров, 1981) емкость, количественной мерой которых был поток, который может изыматься из пространственно ограниченной части морской экосистемы в результате гидродинамических и биогеохимических взаимодействий.

Анализ численных экспериментов на модели (рис. 4) также показал, (Поликарпов, Егоров, 1896) что применительно к различным условиям биологической продуктивности экосистемы и воздействия потоков загрязняющих веществ наблюдались различные стационарные состояния системы биоседиментационного кондиционирования фотического слоя (рис. 6). Интервалу относительно низких потоков антропогенного загрязнения вод соответствовала зона биотического кондиционирования морской среды (рис.6а), а потокам более интенсивного загрязнения - зона потери устойчивости системы биотического самоочищения вод. На представленном рисунке видно, что

в зоне биотического кондиционирования морской среды предельные значения коэффициентов накопления гидробионтами не изменялись (рис. 6b), а концентрация загрязнителя в них росла пропорционально увеличению его содержания в воде (рис. 6c). В зоне потери устойчивости биотического самоочищения вод стационарные значения коэффициентов накопления снижались (рис 6b), а концентрация загрязнителя в гидробионтах достигла предельного уровня (рис. 6c).

С точки зрения современных биофизических представлений о кинетических закономерностях минерального обмена (Паттон, 1968), интервалу изменения значений концентрации загрязнителя в воде, в пределах которого коэффициент накопления постоянен, а содержание загрязнителя в организмах изменяется пропорционально изменению концентрации загрязнителя в воде, соответствует первый порядок метаболических реакций, а интервалу изменения концентрации загрязнителя в воде, в пределах которого коэффициент накопления гидробионтов снижается, а концентрация загрязнителя не изменяется, соответствует нулевой порядок метаболических реакций. Отсюда следует, что зоне потери устойчивости системы биотического кондиционирования вод соответствует изменение метаболических реакций морских организмов в отношении поглощения и выведения загрязнителя с первого на нулевой. Представленные на рис. 5 и 6 материалы в целом показывают, что молисмологические **критерии для определения допустимого антропогенного пресса должны охватывать как санитарные нормы предельно допустимого загрязнения гидробионтов, так и биопродукционные, трофические и метаболические характеристики компонентов морских экосистем.**

Известно, что основным требованием устойчивого развития регионов является необходимость поддержания равновесия между использованием и воспроизводством их ресурсов. Применительно к решению проблемы устойчивого развития морским акваторий в условиях антропогенного загрязнения вод с учетом смысла, вкладываемого в термин «Загрязнение», основные критерии должны нормировать предельно допустимые потоки так, чтобы они компенсировались потоками гидродинамического и биогеохимического самоочищения морской среды, а концентрация загрязняющих веществ во всех компонентах экосистем, включая население, не превышала санитарных норм и рекреационных качеств территорий. Тогда отложив это значение на оси ординат рис. 6а, можно на оси абсцисс определить поток биотического самоочищения вод.

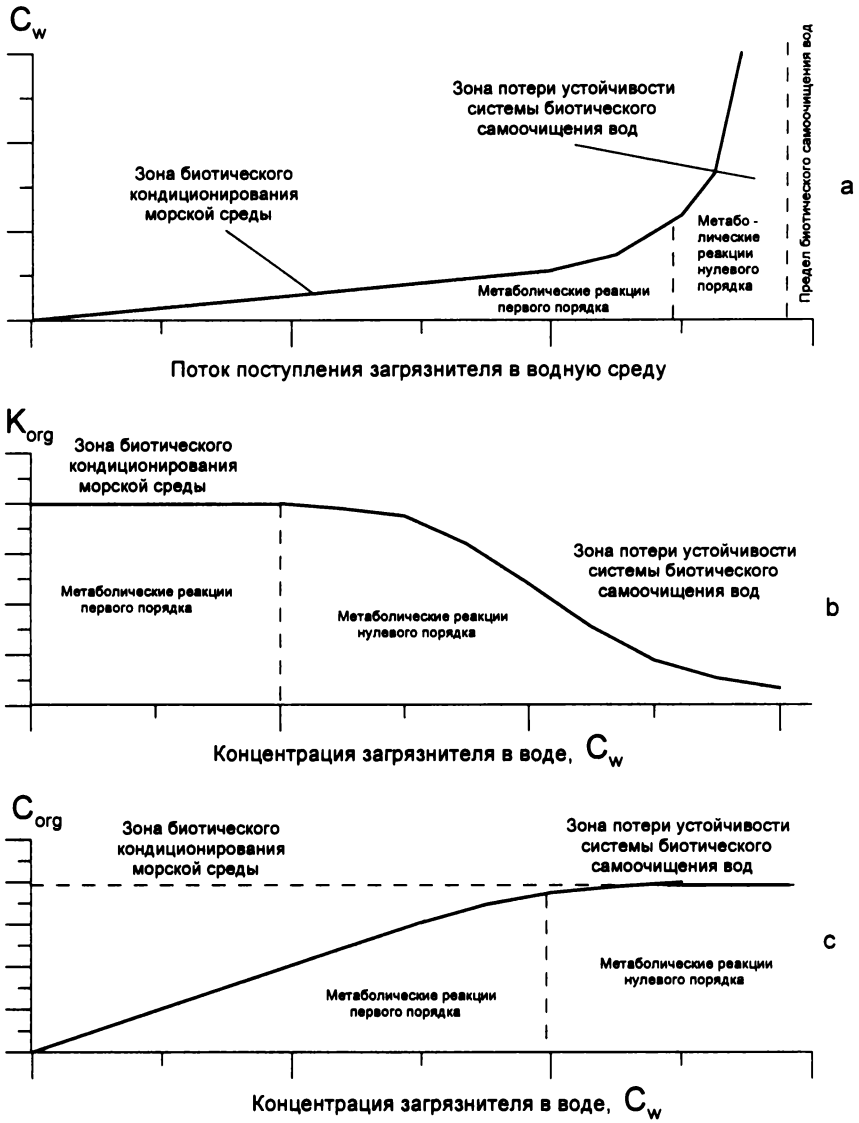


Рис. 6. Изменение стационарных уровней концентрации загрязнителя в воде фотического слоя C_w (a), коэффициентов накопления (b) и концентрации загрязнителя в гидробионтах (c) в результате функционирования экосистемы фотического слоя в условиях воздействия потока антропогенного загрязнения вод.

По оценкам специалистов (Зайцев, Поликарпов, 2002) наиболее неблагоприятная экологическая обстановка в Черном море зафиксирована в так называемых критических зонах, экологические процессы в которых

протекают в условиях, когда антропогенный пресс превышает биотическое кондиционирование морской среды в результате протекания природных биогеохимических циклов. В результате содержание в них загрязняющих веществ превышают природные уровни и в критических зонах могут проявляться вызванные этим негативные экологические последствия. Акватории критических зон расположены в приустьевых участках впадающих в море рек, в районах сброса технических и сточных вод, рядом с расположенными на берегах крупными населенными пунктами и, как правило, совпадают по терминологии академика В.И.Вернадского с зонами сгущений живого вещества (Вернадский, 1994, с. 388). Поэтому меры по поддержанию устойчивого развития критических зон должны в значительной степени базироваться на биогеохимических критериях нормирования потоков антропогенного загрязнения вод. Исследования, выполненные на концептуальной базе представлений В.И.Вернадского (Вернадский, 1994, с. 414) о геохимической роли живого вещества в морской среде позволили разработать биогеохимические критерии для определения периода круговорота радиоактивных и химических загрязнений в морской среде, оценки радиоемкости донных осадков, расчета пределов интенсивности биотической трансформации физико-химических форм неорганических загрязнений в водной среде и определения предельных потоков седиментационного депонирования загрязняющих веществ в толще донных отложений (Егоров, 2001).

Применимость такого подхода можно проиллюстрировать на примере нормирования потока ртути в акватории севастопольских бухт (рис. 7-8).

На рис. 7 показаны результаты многолетних наблюдений содержания ртути в воде Северной бухты Севастополя. На графике видно, что в 1988-1990 гг. концентрация Hg в воде превышала санитарно допустимую норму (ПДК). В 1991 г было отмечено резкое снижение концентрации Hg, связанное со снижением промышленной активности в регионе, которая была отслежена также и 1998 г. На рис. 7a, 7b и 7c видно, что концентрация ртути в мидиях и донных отложениях зависела от ее концентрации в воде.

Проведенная на рис. 8 сплошной линией аппроксимационная кривая свидетельствовала, что зависимость между концентрацией ртути в донных осадках и воде с достаточной степенью адекватности описывалась уравнением Ленгмюра, указывающей, что при концентрации ртути в воде свыше уровня 50 нг $л^{-1}$ достигалось сорбционное насыщение ($C_{насыщ}$)

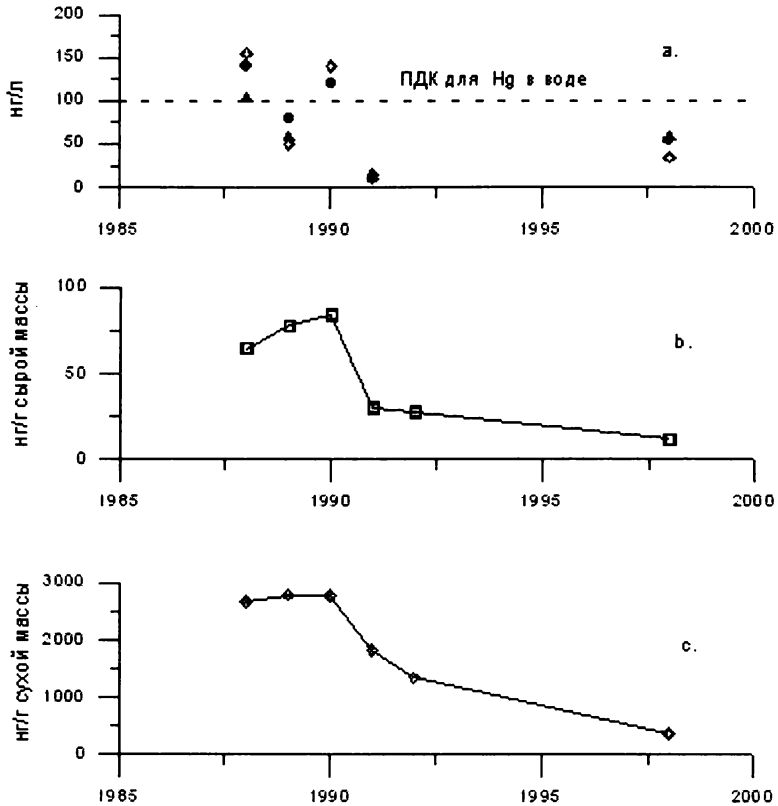


Рис. 7. Изменение концентрации Hg в воде (a), мидиях (b) и поверхностном слое донных отложений (c) Севастопольской бухты (Костова и др., 2001)

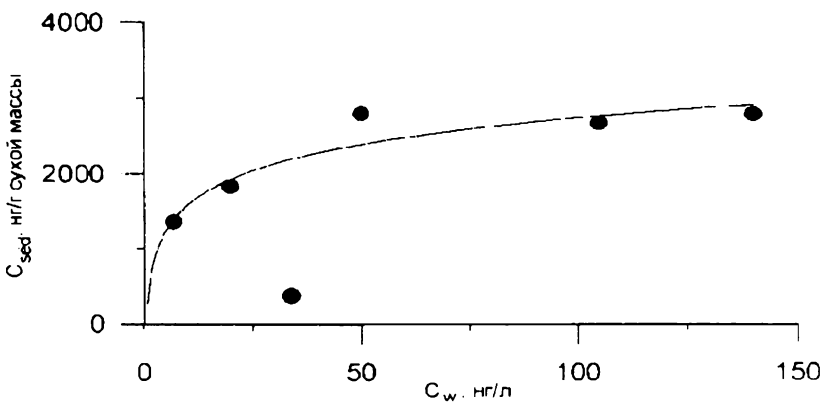


Рис. 8. Зависимость изменения концентрации Hg в донных отложениях (C_{sed}) от концентрации ртути в воде (C_w) севастопольской бухты (Егоров, 2001)

донных осадков ртутью, что ограничивало максимальный поток седиментационного самоочищения севастопольской бухты от этого высокотоксичного загрязнителя вод. Это легко проследить по данным, представленным на рис. 9.

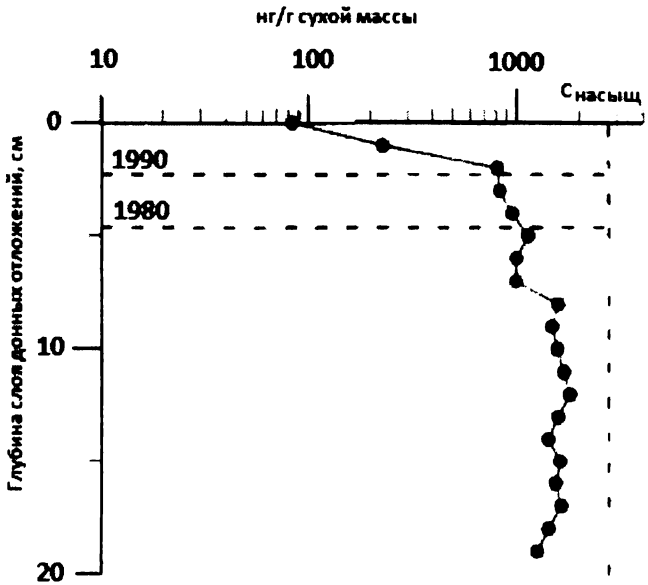


Рис. 9. Изменение концентрации Hg в толще донных отложений по глубине (Егоров, 2001)

Расчеты показали, что при концентрации ртути в поверхностном слое донных осадков севастопольской бухты в 1999 г., равной 369 нг $г^{-1}$ (Костова и др, 2001), и скорости седиментации донных отложений 0.24 см $год^{-1}$, или 607 г грунта $м^{-2}$ $год^{-1}$ (Жерко, Гулин С. И др., 2001) поток депонирования ртути в этом году составил 224 мкг $м^{-2}$ $год^{-1}$. При сорбционном насыщении донных осадков до уровня $C_{насыщ}$ =2740 нг $г^{-1}$ предельный поток элиминации ртути из вод севастопольской бухты был равен 1660 мкг $м^{-2}$ $год^{-1}$, что явилось практически первой пригодной для биогеохимического нормирования оценкой максимально возможного самоочищения вод. Проведенная на рис. 8 сплошной линией аппроксимационная кривая свидетельствовала, что зависимость между концентрацией ртути в донных осадках и воде с достаточной степенью адекватности описывалась уравнением Ленгмюра, указывающей, что при концентрации ртути в воде свыше уровня 50 нг $л^{-1}$ достигалось сорбционное насыщение ($C_{насыщ}$) донных осадков ртутью, что ограничивала максимальный поток седиментационного самоочищения

севастопольской бухты от этого высокотоксичного загрязнителя вод. Это легко проследить по данным, представленным на рис. 9. Расчеты показали, что при концентрации ртути в поверхностном слое донных осадков севастопольской бухты в 1999 г., равной 369 нг $г^{-1}$ (Костова и др, 2001), и скорости седиментации донных отложений 0.24 см $год^{-1}$, или 607 г грунта $м^{-2}$ $год^{-1}$ (Жерко, Гулин С. И др., 2001) поток депонирования ртути в этом году составил 224 мкг $м^{-2}$ $год^{-1}$. При сорбционном насыщении донных осадков до уровня $C_{насыщ}$ =2740 нг $г^{-1}$ предельный поток элиминации ртути из вод севастопольской бухты был равен 1660 мкг $м^{-2}$ $год^{-1}$, что явилось практически первой пригодной для биогеохимического нормирования оценкой максимально возможного самоочищения вод.

Продемонстрированные материалы в целом позволяют заключить, что учение академика Вернадского о живом веществе в биосфере оказало определяющее влияние на решение проблем устойчивого развития морских акваторий при антропогенном воздействии загрязняющих веществ. Их развитие на концептуальной базе представлений В.Н.Вернадского позволило разработать применимые для практических целей биогеохимические критерии нормирования потоков антропогенного загрязнения морской среды.

4. Фундамент и перспектива для экзобиологии

Академик В.И. Вернадский обогатил науку разработкой таких важнейших обобщающих идей, как идея о *геологической вечности жизни* на Земле, а также на других планетах и в Космосе, и идея о *всюдности жизни* с учетом *предела жизни в биосфере.* «Весьма возможно, все как будто на это указывает, что в древних каустобиолитах сохраняются способные к возобновлению споры в латентном состоянии в течение миллионов и сотен тысяч лет. Я ставлю эту проблему как таковую; требуется экспериментальная проверка» (Вернадский, 1965, с. 220). *Всюдность жизни* прослеживается во всех природных средах на Земле от любых низких до биологически переносимых высоких температур. Давление жизни, обеспечивающее постоянно предельную заполненность живым веществом всех жидких и твердых сред (и, тем самым, постоянство массы живого вещества на протяжении всей истории Земли) на поверхности и на всех глубинах нашей планеты при всех низких (вплоть до абсолютного нуля) и высоких, но биологически переносимых, температурах и при любом газовом составе сред. «*Стратисфера* – осадочная оболочка – образуется главным образом морскими и океаническими отложениями» (Вернадский, 1965, с. 85). «Стратисфера – оболочка осадочных пород – в значительной мере явно биогенного

происхождения и находится очень часто, может быть, всегда, в верхней своей части в области подземного, живого вещества (частью в форме латентной жизни), т. е. в биосфере» (Вернадский, 1965, с. 83). Физическими факторами (высоким давлением, высокой температурой, горячими газами и т.д.) «... неизбежно создается нижняя граница стратисферы. Стратисфера переходит в метаморфическую оболочку» (Вернадский, 1965, с. 84). Уже на небольшой относительно глубине [«Средний термический градиент – 1° на 30 м ...» (Вернадский, 1965, с. 94)] температура приближается к 100°С, при которой живые вещества неизбежно отсутствуют (Вернадский, 1965, с. 84). По-видимому, *предел жизни в биосфере*, в ее глубинах кладет высокая температура и переход воды в горячие пары (Вернадский, 1965, с. 79). В.И. Вернадский вводит понятия *кислородной поверхности* окислительной биосферы и *нижней границы биосферы вообще,* т.е. включая восстановительную биосферу. «Удобно называть нижнюю границу свободного кислорода – O_2 – *кислородной поверхностью* /2/. Ниже ее резко меняется живое вещество» (Вернадский, 1965, с. 76). « Неизбежно существует *нижняя граница биосферы* в области, в которой по условиям температуры, химической активности и физического состояния вещества явления жизни иметь место не могут» (Вернадский, 1965, с. 83).

В.И. Вернадский настойчиво повторяет идею большого принципиального значения в науке – идею о возможности неопределенно долгой латентной жизни спор на больших глубинах нашей планеты (курсив наш – Г.П.): «Так как с углублением к центру планеты температура понижается [«... но это наблюдается ниже биосферы ...» (Вернадский, 1965, с. 83)], возможно, что так называемая *латентная жизнь спор* может сохраняться на больших глубинах *неопределенно долгое время*» (Вернадский, 1965, с. 83).

В связи с этим, из числа наших работ, непосредственно разрабатывающих идеи В.И. Вернадского, а именно: о всюдности жизни и давлении жизни - приведем кратко результаты наших совместных работ двух коллективов ИнБЮМ НАН Украины – его отдела радиационной и химической биологии (Севастополь) и его Одесского Филиала (Зайцев и др., 2007, 2008; Zaitsev & Polikarpov, 2008).

В наших исследованиях найдены в глубоководных сероводородных илах Черного моря покоившиеся там в течение заметного времени споры аэробов - сухопутных, пресноводных и морских растений. Возраст донных осадочных слоев (мощностью в 1,5-5 см), в которых покоились споры, определен С.Б. Гулиным, ОРХБ ИнБЮМ, и составил 25-50 лет. В ОФ ИнБЮМ НАНУ под руководством ак. НАНУ Ю.П. Зайцева были проращены споры 14 видов одноклеточных водорослей (морских,

пресноводных, убиквистов), принадлежащих к отделам Bacillariophyta, Dinophyta, Chlorophyta, Cyanophyta, Chrysophyta и Silicoflagellata, также 7 видов грибов (в том числе, наземных) отдела Ascomycota и формальной группы Anamorphic Fungi. Эти споры проросли в адекватной им аэробной и освещаемой (для фотосинтетиков) питательной среде (Зайцев и др., 2008; Zaitsev & Polikarpov, 2008). Приведенные выше факты говорят о том, что правило всюдности жизни на нашей планете в отношении именно аэробов связано с их покоящимися спорами и цистами, способными весьма длительное или, по выражению В.И. Вернадского (1965), «неопределенно долгое время» (Вернадский, 1965, с. 83) переносить самые неблагоприятные условия (предельно низкие температуры, агрессивную среду) в состоянии анабиоза в «ожидании своего часа» - условий, необходимых для активной жизнедеятельности аэробов. В нашем случае принцип «всюдности» проявился в *латентной жизни* - выживании аэробов, благодаря анабиозу, в совершенно непригодных условиях для их активной жизни и размножения.

Что касается давления жизни со стороны аэробов, представленных в рассматриваемых условиях сероводородных глубин Черного моря только жизнеспособными покоящимися спорами и цистами, то, очевидно, что оно там равно нулю в связи с их недеятельным состоянием. Любое количество «спящих» спор и цист не меняет состояния отсутствия давления жизни с их стороны. Поэтому там нет освоения, колонизации, чуждой среды, непригодной для обитания животных и растений-аэробов. Однако, разумеется, там существует предельно сильное конкурентное давление жизни со стороны эволюционно более древних форм жизни - анаэробов - друг на друга. Таким образом, речь идет о геологической вечности жизни для *свободно живущих аэробов* только в аэробной среде, а для аэробов, находящихся на стадии *покоящихся спор и цист*, - и в анаэробной среде.

Кстати, в одном из недавних изданий обратило на себя внимание утверждение (курсив наш – Г.П.), что «... в донних відкладах Чорного моря на глибинах 600-2250 метрів...» «... *сірководневий шар* ***населений*** *різноманітною і переважно ендемічною* ***фауною***» (Біологія, 2008, с. 446). Учитывая то обстоятельство, что науке не известны факты такого рода (Fenchel & Finlay, 1995; Sorokin, 2002), мы выполнили плановые экспедиционные исследования, включающие в себя поиски ***фауны*** – живых животных в ***сероводородных глубинах Черного моря***. Принцип *всюдности* активной размножающейся *жизни,* возможной **только** в адекватных условиях обитания, и правило *давления жизни* В.И. Вернадского подтвердились и в этом случае, а именно: в полном соответствии со средой обитания – отсутствием кислорода и агрессивностью среды для животных – в названных выше

сероводородных глубинах нами зарегистрированы: (а) ***только осевшие из верхних кислородсодержащих слоев («дождь трупов») безжизненные останки представителей аллохтонной фауны***, а кроме них – (б) только автохтонные микробы-анаэробы, жизнеспособные и размножающиеся в своей среде обитания (Зайцев и др., 2007). Иными словами, как это и было известно уже давно, в Черном море аэробы живут и размножаются в аэробной среде (Зернов, 1934; Константинов, 1986; Groves & Hint, 1980). Короче говоря, процитированное выше чисто умозрительное представление, что в глубинах Черного моря якобы «... *сірководневий шар* ***населений*** ... ***фауною***» (Біологія, 2008, с. 446), **потеряло свою эмпирическую опору в данных** (Sorokin, 2002; Зайцев и др. 2007, 2008) и основанных на них научных представлениях (Zaitsev & Polikarpov, 2008).

Как отмечалось выше, по обобщению В.И. Вернадского, во всей истории Земли не было периодов полного отсутствия жизни (Вернадский, 1965). Рассматриваемые в этом разделе вопросы, связаны с *экзобиологией*, изучающей поведение живого вещества в неадекватных земных (например, сероводородных глубинах Черного моря для аэробов) и в космических условиях. Сероводородная глубоководная котловина Черного моря предложена нами в качестве перспективного полигона для научных исследований в области экзобиологии и глубоководной радиохемоэкологии (Поликарпов, 2010). Одной из проблем экзобиологии, как известно, служит «...определение пределов и изучение механизмов выживаемости земных организмов в экстремальных условиях окружающей среды...» (Рубин, 1978). Экстремальные условия для аэробов имеются в обширной сероводородной зоне Черного моря, справедливо считающейся мертвой зоной для обитания и размножения свободно живущих животных, растений и микробов-аэробов. Как уже указывалось, за всю историю исследований не было случаев нахождения в сероводородной толще и донных отложениях батиали Черного моря населяющих их живых животных и живых растений (Зайцев, Поликарпов, Егоров и др., 2007, 2008).

Приведенные материалы, а также работы по глубоководной радиохемоэкологии (Поликарпов, 1987, Поликарпов и Егоров, ред., 2008), позволяют рекомендовать батиаль Черного моря в качестве полигона для дальнейшего изучения радиохемоэкологии и экзобиологии аэробов с учетом как геологической продолжительности и сохранности их покоящихся стадий, так и возраста «захороняющих» их донных отложений. Наряду с ценностью этих сведений для космической биологии, они важны также для понимания и предвидения возможных процессов массового (пусть крайне редкого, но вероятного на масштабе геологической истории Земли) возвращения в окислительную среду

биосферы многих видов после их длительных периодов анабиоза на стадии спор и цист. Представляет принципиальный интерес оценить значение явления долговременных огромных фондов спор и цист для динамики биосферы и ее частей, а также сформулировать возможные геологические, гидрофизические или иные механизмы возвращения из этих фондов «захороненных» спор и цист в окислительную биосферу и их последствия для эволюционного процесса на нашей планете. Здесь отметим лишь, что, кроме землетрясений, такую роль в Черном море могут играть попадания в него астероидов (Schuiling, Cathcart & Badescu, 2007).

Что касается зоопаразитов-«анаэробов» и их дыхания, то все известные зоопаразиты-«анаэробы» входят в состав внутренней среды свободноживущих дышащих кислородом хозяев-аэробов. Гибнет от кислородного удушья хозяин–аэроб – погибает и полностью зависящий от кислородного дыхания этого хозяина-аэроба его не дышащий непосредственно кислородом паразит-«анаэроб». Поэтому по отношению к кислороду корректнее рассматривать **единую *аэробную* систему**: хозяин-аэроб **вместе** с его «анаэробным» зоопаразитом, абсолютно зависимым от хозяина-аэроба во всем, включая дыхание хозяина-аэроба кислородом. Обнаруженное итальянскими и датскими учеными (Danovaro, Dell'Anno, Pusceddu, Gamby, Heiner, Kristensen, 2010) кажущееся исключение в отношении Metazoa (3 вида рода Loricifera), обитающих в бескислородной среде в глубинах Средиземного моря, лишь подтверждает общее правило. Дело в том, что найденные ими Metazoa-"анаэробы" ***лишены митохондрий***, вместо которых функционируют гидрогеносомнообразные органеллы, ассоциированные с *анаэробами прокариотами-эндосимбионтами.* Иными словами, перед нами не отдельные, самостоятельные, виды Metazoa, а эволюционно слаженные **надорганизменные *анаэробные* системы,** включающие в себя как доминирующих в них в энергетическом отношении прокариотов-анаэробов, так и «модифицированных» организмов Metazoa.

В.И. Вернадский вносит полную ясность и в этот вопрос, считая независимыми от свободного кислорода только анаэробных микробов, бактерий и грибов: «Независимо от хлорофильных растений, от свободного кислорода существует мир *микробов и бактерий, грибов*, которые являются или паразитами хлорофильного или животного вещества, или используют энергию биогенных минералов и горных пород, например, нефтей (Вернадский, 1956).

Предвидение В.И. Вернадского способности живого вещества, в частности, микроорганизмов, неопределенно долго пребывать в покоящемся состоянии в виде спор в неблагоприятных условиях блестяще

подтвердили недавние исследования университета Ньюкастл (Hubert et al., 2010). В вечной мерзлоте донных отложений на морском дне близ Шпицбергена были найдены споры термофильных бактерий – предположительно обитателей нефтяных пластов или теплых обедненных кислородом грунтов на дне глубин океанов, которые, будучи, вероятно, занесены течениями, пролежали здесь 100 миллионов лет, и, после нагревания до требуемых ими 50^0 С, возвратились к активной жизни. С учетом стадии покоящихся спор, эти бактерии оказались организмами с самым длительным жизненным циклом среди всех организмов на нашей планете, изученных до сих пор. Таким образом, внесен значительный вклад в современную экзобиологию бактерий.

5. Основания для экоцентризма и экоэтики

Гений академика В.И. Вернадского обогатил науку идеями о *ноосфере* (Вернадский, 1965, с.323-330). Мощно звучит его научно обоснованное предсказание и призыв к человечеству: «В геологической истории биосферы перед человеком открывается огромное будущее, ***если он поймет это и не будет употреблять свой разум и свой труд на самоистребление***» (Вернадский, 1965, с. 327). Он воздавал должное разуму и труду человека (полужирный шрифт наш – Г.П.): «… все человечество, вместе взятое, представляет ничтожную массу вещества планеты. **Мощь его связана** не с его материей, но **с его мозгом, с его разумом и направленным этим разумом трудом**» (Вернадский, 1965, с. 237). И подчеркивал, что «Человечество, взятое в целом, становится мощной геологической силой» (Вернадский, 1965, с. 328) и что «… человеческий разум и воля способны целиком переработать всю окружающую его природу» (Вернадский, 1965, с. 272). И он же предостерегал от недальновидного применения разрушительной мощи техники и химии в биосфере. Исторически «Первым явилось открытие пороха еще в XIV веке, чрезвычайно увеличивавшее силу цивилизованного человечества и положившее конец подчинению его жизни опасностям диких зверей. Человек почувствовал себя царем природы» (Вернадский, 1965, с. 275). «Сейчас, когда **человек захватил весь земной шар**, приходится регулировать улов, так как **средства истребления превышают прирост**. Так же, как и на суше, но в меньшем масштабе, меняется видовой состав нужных человеку форм природы» (Вернадский, 1965, с. 221). «**Фактом является вмешательство организованного человеческого разума**, направляющего силу человека и его знания в эту сторону и этим **нарушающего энергетический характер окружающего, в данном случае планеты**» (Вернадский, 1965,

с. 274). «**Лик планеты – биосфера – химически резко меняется человеком сознательно и главным образом бессознательно**» (Вернадский, 1965, с. 328).

Таким образом, ноосфера в настоящее время нам представляется, как сфера обладающих разумом (видовоцентрических, т.е. эгоистичных по отношению к другим видам в природе) живых существ – человечества. Оно ничтожно мало по общей массе по сравнению с другими компонентами живого вещества биосферы, однако стало грозной геологической силой, сопоставимой по его воздействию на биосферу с самыми грандиозными силами природы. Видовоцентричность вида *Человек разумный* оправдывала себя, как оправдывает остальных живых существ, в борьбе за существование до той поры, пока человечество не стало оказывать неадекватное негативное воздействие на природу с применением техники. Биосфера стала преобразовываться им в Ноосферу. «В ноосфере геологическая роль человека ведущая» (Вернадский, 1965). «Братья наши меньшие» - растения и животные – становились и все более становятся лишними на своих территориях и в акваториях. Но с их вытеснением из природы в биосфере нарастает дальнейшее нарушение экологического равновесия. *H. sapiens* **является неотъемлемой частью природы, а не ее царем.** Встает вопрос об ответственности *H. sapiens* перед живой природой. В деградирующей природе человечество само неизбежно обречено на вымирание.

Животные имеют свои отшлифованные естественным отбором правила поведения с особями внутри своего вида, группы, стаи и т.п. на основе инстинкта и зачатков сознательной деятельности, т.е. своего рода этику сложных взаимоотношений. Человек, как существо животного происхождения, - из высокоразвитого отряда приматов класса млекопитающих – тем более вооружен этическими правилами поведения внутри своего вида, племени, рода, государства и т.д. Только в ноосфере, благодаря развитию разума, и в связи с осознанием людьми своей грозной разрушительной силы общебиосферного значения, а также в значительной степени на основании идей В.И. Вернадского, появляется необходимость в экоцентрическом сознании роли человечества, имя которому дано в самом конце прошлого века профессором Отто Кинне (Kinne, 1997) – *экологическая этика* (*экоэтика*), для гармонизации отношений биосферы, как целого, и человечества, как его неотъемлемой части (Кінне, 2002; Кинне, 2003; Полікарпов, Терещенко, 2008).

В случае игнорирования человечеством экологической этики его будущие поколения окажутся под нарастающей угрозой экологического наказания вплоть до исчезновения вида *H. sapiens* (Рис. 10).

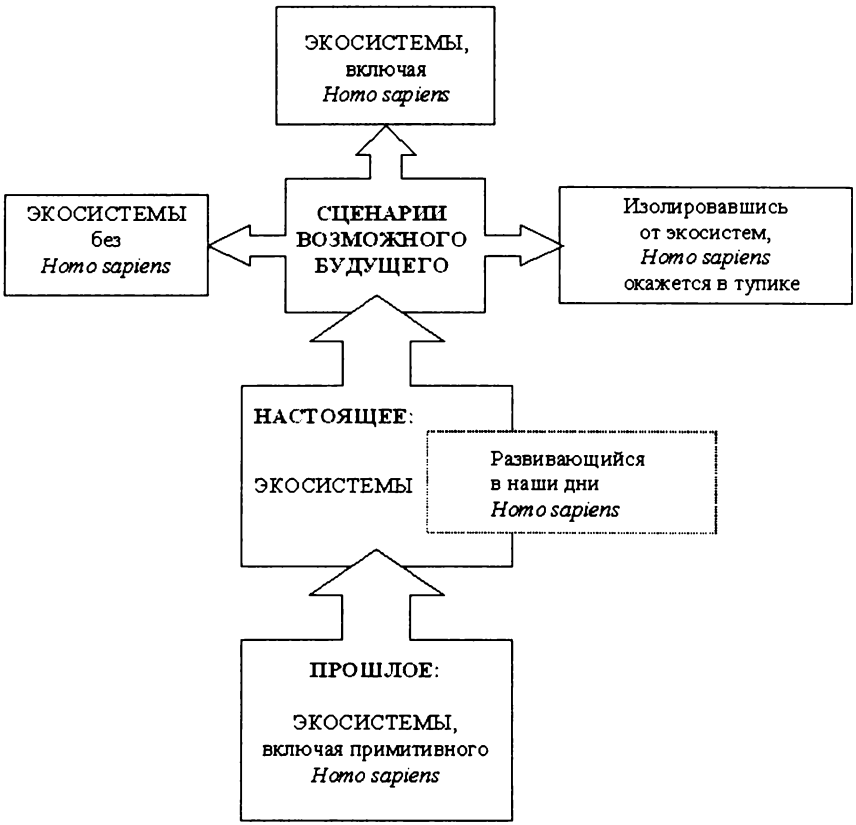


Рис. 10. Прошлое, настоящее и альтернативы будущего развития *H. sapiens* (вне экосистем или вернувшегося в экосистемы) (Поликарпов, 2006)

Отсылаем читателя к литературе о Международном Союзе Экоэтики (МСЭЭ), который возглавляют президент МСЭЭ проф. О. Кинне, его вице-президент ак. НАНУ Г.Г. Поликарпов и его второй вице-президент по работе с молодежью Л.П. Марчукова, а в пределах Украины - координатор МСЭЭ в этой стране к.б.н. Н.Н. Терещенко, о принципах, задачах и глобальной роли МСЭЭ (Кинне, 2003; Полікарпов, Терещенко, 2008).

Заключительное слово

Изложенные выше исследования по созданию новой области науки – морской радиоэкологии (Г.Г. Поликарпов) и разработка биофизической теории минерального обмена морских организмов, а также количественная реализация концепции академика В.И.Вернадского о единстве процессов воспроизводства живого вещества и условий его

обитания (В.Н. Егоров), вошли в цикл работ Института биологии южных морей НАН Украины, удостоенных государственной премии Украины в области науки и техники за 2007 г. (Витяг, 2007).

В заключение приводим слова о значении личности, идей и работ великого ученого – академика В.И. Вернадского, сказанные первым автором данной публикации на Генеральной ассамблее Международного союза радиоэкологии в Бергене, Норвегия, 18 июня 2008 г. (Алексахин, 2009; Информация, 2009; Международная конференция, 2008; Хроника и информация, 2008): «Все, связанное с именем Владимира И. Вернадского – одного из наиболее выдающихся естествоиспытателей, учителя моих учителей, вызывает во мне глубочайшее уважение. Как и многие его последователи, я горжусь тем, что принадлежу к его крупнейшей международной научной школе. Всю мою жизнь я имею честь работать в Национальной академии наук Украины, созданной ее первым Президентом - Владимиром Ивановичем Вернадским 27 ноября 1918 г. и которую в настоящее время успешно возглавляет ее Президент Борис Евгеньевич Патон, оказывающий большую поддержку радиоэкологии» (Хроника и информация, 2008).

Литература

Алексахин Р.М. Золотая медаль имени В.И. Вернадского – Г.Г. Поликарпову // Новости науки. Организация науки. Экология // Природа. – 2008. - № 10. – С. 83.

Біологія, с.446 // Національна Академія наук України. 1918-2008. До 90-річчя від дня заснування / Голов. ред. Б.Є. Патон. – К.: Вид-во КММ, 2008. – 624 с.

Вернадский В.И. О необходимости исследования радиоактивных минералов Российской империи. – СПб, 1910. - 54 с.

Вернадский В.И. О необходимости изучения явлений радиоактивности Южного берега Крыма // Изв. Росс. Акад. наук, Сер. 6. – 1921. - Т. 15, № 1-18. - С. 403-408.

Вернадский В.И. О концентрации радия живыми организмами // Докл. АН СССР. - 1929. - Сер. А, № 2. - С. 33-34.

Вернадский В.И. Торий или мезоторий в морской воде // Природа. – 1932. - № 5. - С. 413-426.

Вернадский В.И. Геохимия, биогеохимия и радиология на новом этапе. Извлечение из отчета о заграничной командировке 1932 г. // Вестник АН СССР. – 1933. - № 11. - С. 17-24.

Вернадский В.И. Биогеохимические очерки. 1922-1932 гг. - М.: Изд. АН СССР, 1940. – 249 с.

Вернадский В.И. Химическое строение Земли и ее окружения. - М.: Изд-во «Наука», 1965. - 175 с.

Вернадский В.И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. - М.: Изд-во «Наука», 1965а. – 374 с.

Вернадский В.И. Живое вещество. - М.: Изд-во «Наука», - 1978. - 358 с.

Вернадский В.И. Живое вещество и биосфера. – М.: Изд-во «Наука», 1994. - 672 с.

Витяг з Указу Президента України від 10 грудня 2007 року, №1191/2007.

Егоров В.Н. Нормирование потоков антропогенного загрязнения черноморских регионов по биогеохимическим критериям // Экология моря. - 2001.- Вып. 57. - С. 75-84.

Егоров В.Н., Демина Н.В., Кулебакина Л.Г. Математическое описа-ние кинетики обмена элементов - химических аналогов морскими макрофитами. Изв. АН СССР. Сер. Биол. 1989. - № 1. - С. 79-87.

Жерко Н.В., Гулин С.Б., Егоров В. Н., Малахова Л.В. Полихлорбифенилы в компонентах экосистемы Севастопольской бухты. Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и ком-плексное использование ресурсов шельфа: Сб. науч.тр.- Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2001. - С. 153-158.

Зайцев Ю.П.. Поликарпов Г.Г. Экологические процессы в критических зонах Черного моря: синтез результатов двух направлений исследований с середины XX до началаXXI веков // Морской экологический журнал, № 1, Т. 1, 2002. - С. 33- 55.

Зайцев Ю.П., Поликарпов Г.Г., Егоров В.Н., Александров Б.Г., Гаркуша О.П., Копытина Н.И., Курилов А.В., Нестерова Д.А., Нидзвецкая Л.М., Никонова С.Е., Поликарпов И.Г., Поповичев В.Н., Руснак Е.М., Стокозов Н.А., Теплинская Н.Г., Теренько Л.М. Средоточие останков оксибионтов и банк живых спор высших грибов и диатомовых в донных отложениях сероводородной батиали Черного моря // Доповіді НАН України. – 2007. - № 7. – С. 159-164.

Зайцев Ю.П., Поликарпов Г.Г., Егоров В.Н., Гулин С.Б., Копытина Н.И., Курилов А.В., Несторова Д.А., Нидзвецкая Л.М., Поликарпов И.Г., Стокозов Н.А., Теплинская Н.Г., Теренько Л.М. Биологическое разнообразие оксибионтов (в виде жизнеспособных спор) и анаэробионтов в донных осадках сероводородной батиали Черного моря // Доповіді НАН України. – 2008. - № 5. – С. 168-173.

Израэль Ю.А.. Цыбань А.В. Об ассимиляционной емкости Мирового океана. – Океанология, 1983, Т. 272, № 3, с. 703-705.

Информации. О награждении Г.Г. Поликарпова золотой медалью В.И. Вернадского. Речь Геннадия Григорьевича Поликарпова при вручении ему золотой медали В.И. Вернадского Международного Союза Радиоэкологии (Перевод с английского языка Г.Г. Поликарпова) // Биология моря. – 2009. - Т. 35, № 1. - С. 80-82.

Кинне О. (Kinne O.) // Международный союз экоэтики. Дополненный и заново отредатированный текст по экоэтике, 01.05.2002. Перевод на русский язык с английского *И.Г. Поликарпова* (Крымское Отделение EEIU) // EEIU Brochure. - Russian Translation. — Oldendorf/Luhe: Inter-Research, 2003. - 8 p.

Кінне О. (Kinne O.) // Міжнародна спілка екологічної етики. Доповнений текст по екоетици: 01.05.2002. Переклад на українську мову з англійської *Терещенко Н.Н.* (Севастополь, EEIU) // EEIU Brochure. Ukrainian Translation. - Inter-Research. – Oldendorf/Luhe. – 2002. - 8 p.

Корогодин В.И., Корогодина В.Л. Информация как основа жизни. – Изд. Центр «Феникс». – Дубна. – 2000. – 208 с.

Костова С.К., Поповичев В.Н., Егоров В.Н. Многолетние исследова-ния загрязнения ртутью севастопольских бухт (Черное море). Экология моря. – 2001. – Вып.56. – С. 99–103.

Кузин А.М., Передельский А.А. Охрана природы и некоторые вопросы радиоактивно-экологических свіязей // Охрана природы и заповедное дело в СССР. - Бюлл. 1. - М.: Изд-во «Наука», 1956. - С. 65-78.

Лазоренко Г.Е. Распределение природного радионуклида ^{210}Po в компонентах экосистемы Черного моря // Радиоэкологический отклик Черного моря на Чернобыльскую аварию / Под ред. Г.Г. Поликарпова и В.Н. Егорова. – Севастополь: ЭКОСИ–Гидрофизика, 2008. – Гл. 4. – С. 311-337.

Международная конференция. Речь Г.Г. Поликарпова при вручении ему золотой медали имени В.И. Вернадского Международного союза радиоэкологии (18 июня 2008 г., Берген, Норвегия) // Радиационная биология. Радиоэкология. – 2008. – Т. 48. № 5. – С. 635-637.

Несмеянов А.Н. Радиохимия. – М.: Химия, 1978. – 560 с.

Паттон А. Энергетика и кинетика биохимических процессов. – М.: Мир, 1968.-159 с.

Поликарпов Г.Г. Радиоэкология морских организмов / Под ред. В.П. Шведова. - М.: Атомиздат, 1964. – 295 с.

Поликарпов Г.Г. Необходимость формирования глубоководной морской радиоэкологии и развития радиоэкологических исследований в промежуточноц зоне река-море // Информ. Бюлл. Научного Совета АН СССР по проблеме радиобиологии. – 1987. - № 34. – С. 18-21.

Поликарпов Г.Г. Морская радиоэкология в академиях наук России и Украины (1896-2004 гг.) // Проблемы радиоэкологии и пограничних дисциплін – Екатеринбург: ИЭРЖ УрО РАН, 2005. - Вып. 6. – С. 4-23.

Поликарпов Г.Г. Радиационная экология как научная основа радиационной защиты биосферы и человечества // Проблемы радиоэкологии и пограничних дисциплин. – Екатеринбург: ИЭРЖ УрО РАН, 2006. - Вып.8. - С. 3-28.

Поликарпов Г.Г. Перспективный полигон зкзобиологических и радиохемоэкологических исследований в батиали Черного моря исы) // VI съезд по радиационным исследованиям радиобиология, радиоэкология, радиационная безопасность) (Москва, Россия 25 - 28 октября 2010 г.). - Тез. докл.- Том II (секции VIII-XIV). - 2010. - С. 62.

Поликарпов Г.Г., Егоров В.Н. Морская динамическая радиохемоэкология.- М., 1986. 177 с.

Поликарпов Г.Г., Егоров В.Н. Здатність морських екосистем до відалення радіоактивних і хімічних забруднень з фотичного шару. Вісн.АН УРСР.- 1981.- № 2.- С.73-81.

Поликарпов Г.Г., Лазоренко Г.Е., Егоров В.Н., Кулев Ю.Д. Математическое описание кинетики взаимодей-ствия поверхностного слоя донных отложений с радионуклидами в водной среде. Доклады НАНУ. - 1995. - № 5 - С. 148-152

Поликарпов Г.Г., Егоров В.Н., ред. // Радиоэкологический отклик Черного моря на чернобыльскую аварию / *Поликарпов Г.Г., Егоров В.Н., Гулин С.Б., Стокозов Н.А., Лазоренко Г.Е., Мирзоева Н.Ю., Терещенко Н.Н., Цыцугина В.Г., Кулебакина Л.Г.,Поповичев В.Н., Коротков А.А., Евтушенко Д.Б., Н.В. Жерко.* – Севастополь: НПЦ «ЭКОСИ-Гидрофизика», 2008. – 666 с.

Поликарпов Г.Г., Егоров В.Н., Зесенко А.Я., Светашева С.К. Количественная оценка трансформации химических форм йода массовыми морскими водорослями. Вісник АН УРСР, № 11 1985. С. 32-38.

Полікарпов Г., Терещенко Н. Міжнародна спілка екологічної етики: перший ювілей і підсумки діяльності // Вісник НАН України. - 2008. - № 5. – С. 52-53.

Поповичев В. Н., Егоров В. Н. Кинетические закономерности фосфорного обмена черноморской бурой водоросли *Cystoseira barbata.* // Морской Экологический Журнал, 2009. – Т. 3 - № 1. - С. 55-66.

Рубин А.Б. Экзобиология // БСЭ, Т. 29. - М., Изд-во «Советская Энциклопедия», 1978. - С. 591.

Тимофеев-Ресовский Н.В. Применение излучений и излучателей в экспериментальной биогеоценологии // Ботан. журн. - 1957. - Т. 42, № 2. - С. 161-194.

Тимофеев-Ресовский Н.В Избранные труды / Под ред. О.Г. Газенко и В.И. Иванова. - М.: Наука, 2009. – 211 с.

Тимофеева-Ресовская Е.А., Попова Э.И., Поликарпов Г.Г. О накоплении пресноводными организмами химических элементов из водних растворов. I. Концентрация радиоактивных изотопов фосфора, цинка, стронция, рутения, цезия и церия различными видами пресноводных моллюсков // Бюлл. МОИП, Отд. Биологии. - 1958. - Т. 63. - С. 65-78.

Хроника и информация. Золотая медаль им. В. И. Вернадского Международного союза радиоэкологии присуждена академику Г.Г. Поликарпову. Short oration by Gennady G. Polikarpov during receiving the V. I. Vernadsky IUR Award: Gold medal & Diploma (Bergen, Norway, 18 June 2008 // Морський екологічний журнал. - 2008. – Т. VII, № 3. – С. 97-98.

Шакиров Ф.Х., Ильязов Р.Г. Биогеософия – алгоритмы модернизации / Казань: Идель-пресс, 2010. – 360 с.

Aarkrog A., Polikarpov G.G. Development of radioecology in East and West // Radioecology and the Restoration of Radioactive-Contaminated Sites / NATO ASI, Ser. 2. – Environment. – 1996. – Vol. 13. – P. 17-29.

Adloff J.P. The centennial of the discovery of radioactivity // Proc. Intern. Symp. «Radionuclides in the Oceans» RADOC 96-97 (Cherbourg-Octeville, (France), 7-11 Oct. 1996). - Part 1: Inventories, behaviour and processes / Eds. P. Germain, J.C. Guary, P. Guéguéniat, H. Métivier. – Radioprotection–Colloques. – 1997. – Vol. 32, C2. – P C2-3 – C2-11.

Danovaro R., Dell'Anno A., Pusceddu A., Gambi C., Heiner I. & Kristensen R.M. The first metazoan living in permanently anoxic conditions // BMC Biology. 2010. – Vol. 8, # 30. – 27 p. Article URL http://www.biomedcentral.com/1741-7007/8/30.

Droop M.R. The nutrients status of algae cells in contiuous culture. – Journ. Mar. Biol. Ass. UK., 1974, v. 55, N2 , p. 541-545.

Dugdale R.C. Nutrients limitation in the sea: dynamics, identification and significance. – Limnol. Oceanogr. , 1967, N 12,. P. 685-695.

Egorov V.N., Stokozov N.A., Mirzoyeva N.Yu. Long-term post-chernobyl ^{90}Sr and ^{137}Cs profiles as the indicators of the large scale vertical mixing in the Black Sea // Intern. Conf. IAEA, Vienna, Austria, 23-27 April, 2001. - P. 182-184.

Fenchel T. & Finlay B.J. Ecology and Evolution in Anoxic Worlds. – Oxford, New York, Tokyo: Oxford University Press, 1995. – 276 p.

Fuma S. & Polikarpov G.G. Comparative Risk Assessment Between Ionising Radiation and Other Stressors. Working Group under the chairmanship of the IUR President Dr. F. Brechignac, International Union of Radioecology, France, 2010. – P. 8.

Gulin S.B. (2000). Recent changes of biogenic carbonate deposition in anoxic sediments of the Black Sea: sedimentary record and climatic implication. *Marine Environmental Research,* 49/4, pp. 319-328.

Gulin S.B. (2000a). Seasonal changes of ^{234}Th scavenging in surface water across the western Black Sea: an implication the cyclonic circulation patterns. *Journal of Environmental Radioactivity*, 51/3, pp. 335-347.

Hubert C., Arnosti C., Brüchert V., Loy A., Vandieken V., Jørgensen B. B. Thermophilic anaerobes in Arctic marine sediments induced to mineralize complex organic matter at high temperature // Environmental Microbiology. April 2010. – Vol. 12, Issue 4, P. 1089 – 1104.

IMCO/FAO/UNESCO/WMO/WHO/IAEA/UN Joint Group of Experts on the Scientific Aspects of Marine pollution (GESAMP). Reports and Studies, N 7. United Nations, New York, 1977. – 35 p.

Kinne O. Eco-Ethics International Union. Eco-ethics further developed text 01.05.2002. English // EEIU Brochure. – Oldendorf/Luhe: Inter-Research. – 2002. – P. 1 – 6.

Lazorenko G.E., Polikarpov G., Osvath I. Doses to the Black Sea fishes and mussels from naturally occurring radionuclide ^{210}Po // Intern. Conf. on Protection of the Environment from Effects of Ionizing radiation (Stockholm (Sweden), 6-10 Oct. 2003): Contributed papers. – Stockholm: IAEA-IUR, 2003. – P. 242 – 244.

National Oceanic and Atmospheric Administration. Capacity of U– S coastal waters for pollutans. Proc.of Workshop at Crystal Mountains , Wash., July 29 – August 4, 1979.

Polikarpov G..G.. Radioecology of Aquatic Organisms / Eds. V. Schultz, A. Klement, Jr. – Amsterdam: North-Holland Publ. Co. – New York: Reinhold Book Div., 1966. – 314 p.

Polikarpov G..G.. H. Becquerel - P. & M. Curie - V. Vernadsky and marine radioecology studies in Russia and Ukraine // Proc. Intern. Symp. «Radionuclides in the Oceans» RADOC 96-97 (Cherbourg-Octeville, (France), 7-11 Oct. 1996). - Part 1: Inventories, behaviour and processes / Eds. P. Germain, J.C. Guary, P. Guéguéniat, H. Métivier. – Radioprotection– Colloques. - 1997. - Vol. 32, C2. – P. C2-13.

Polikarpov G..G.. Conceptual model of responses of organisms, populations and ecosystems to all possible dose rates of ionizing radiation in the environment // Radiation Protection Dosimetry. - 1998. - V. 75, Iss. 1-4. - P. 181-185.

Polikarpov G..G.. The future of radioecology: in partnership with chemo-ecology and eco-ethics // J. Environ. Radioactivity. - 2001. - Vol. 53, № 1. – P. 5-8.

Schuiling R.D., Cathcart R.B. & Badescu V. Asteroid impact in the Black Sea: a black scenario // In: S.J. Rzoska and V.A. Mazur (eds,), Soft Matter under Exogenic Impacts. – 2007. – Springel. – P. 1-8.

Sorokin Y.I. The Black Sea: Ecology and Oceanology. – Leiden: Backhnys Publishers. - 2002. – 875 p.

Stannard J.N. Radioactivity and Health: A History. Ed. by R.W. Baalman, Jr. – DE88013791 (DOE/RL/01830-T59), National Technical Information Service, Battelle Memorial Institute. – Springfield, Virginia. – 1988. – 1963 p.

Whicker F.W. & Schultz V. Radioecology: Nuclear energy and the environment, Vol. I. – Boca Raton, Fla: CRC Press, Inc. – 1982. - 212 p.

Zaitsev Yu.P., Polikarpov G..G.. Recently discovered new biospheric pelocontour function in the Black Sea reductive bathyal zone // J. Black Sea/Mediterranean Environ. – 2008. - Vol. 14, № 3. – P. 151-165.

ECOLOGICAL RISK ASSESSMENT TO BENTHIC BIOCENOSES

VICTORIA G. TSYTSUGINA
The A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, NAS, Nakhimovv prospect,2, Sevastopol,99011, Ukraine

Abstract. On the basis of experimental data and cytogenetic studies of marine and freshwater invertebrates natural populations it was shown that different species had approximately equal part (%) of full value posterity at the same average level of chromosome mutagenesis for populations, independing on deleterious factors and females fecundity. This phenomenon made it possible to calculate specimens reproductive contribution for species with different females fecundity and to assess expected reduction of population adaptive potential and the increase of ecological risk at different levels of population damage. It is suggested that the adaptation to pollution will be more effective in populations with high female fecundity. Adaptive possibilities of populations and the resistance of posterity were considered as a alternative properties of populations Ranges of chromosome mutagenesis critical levels for different hydrobionts taxons were determined. An algorithm of ecological risk assessment to benthic communities was proposed.

Keywords: benthic communities, pollution, fecundity, adaptation, ecological risk assessment.

1. Introduction

Approaches to ecological risk assessment are based mainly on "dose (concentration) – effect" dependencies [1]. But the most constructive and adequate approach to ecological risk assessment is the study of adaptive potential of natural populations. It is known that genetic variability and adaptive possibility are connected with effective population size (i.e. the number of specimens which breed and determine genetic structure of next posterities). Effective population size depends on the dispersion of reproductive contribution of specimens. Increasing of reproductive contribution dispersion leads to decreasing of effective population size and adaptive potential [2]. For

the assessment of specimens reproductive contribution a number (%) of posterity with spontaneous mutagenesis (up to 2% cells with chromosome aberrations [3]) may be used as the criterion of full value posterity because one with higher number of cells with chromosome aberrations is less viable [4]. Proceeding from data on the number (%) of full value posterity in population and the mean fecundity of females it is possible to calculate the number of full value posterity per a female (i. e. reproductive contribution). Obviously the increase of ecological risk may be expected if there is less than one full value embryo (or larva) per a female. The average levels of chromosome mutagenesis in populations inducing such effect may be considered as critical ones.

2. Adaptive populations' possibilities

2.1. ADAPTIVE POTENTIAL OF HYDROBIONTS POPULATIONS WITH DIFFERENT FEMALES FECUNDITY

2.1.1. *Experimental data*

Experimental data on separate and combined effect of ionizing radiation and chemical mutagens on the posterity of *Chaetogammarus olivii* (Amphipoda) and *Idothea baltica* (Isopoda) females with different fecundity (5, 20 and 40 eggs) have shown that approximately equal part (%) of full value embryos at the same average level of chromosome mutagenesis for populations was observed, independently of the eggs number and a type of injure factors (Table 1) [4].

2.1.2. *Natural populations*

This data were compared with the results of cytogenetic studies of embryos and larvas in natural invertebrates populations (20 marine and freshwater species from 11 taxons of coelenterates, annelids, mollusks, arthropods) from different biotopes in 1975 – 2003 [3, 5 , 6] (Table 2). These species have the fecundity from several eggs to hundreds ones. In Table 2 it can be seen that (such as in experiments) different species had approximately equal part (%) of full value posterity at the same average level of chromosome mutagenesis for populations.

The observed phenomenon makes it possible to calculate reproductive contribution of specimens for species with different fecundity as well as to assess expected reduction of population adaptive potential and the increase of ecological risk at different levels of environmental pollution.

Table 1. Part (%) of full value crustacean posterity at the same average level of chromosome mutagenesis (experimental data)

Mutagen	Mean number of cells with chromosome aberrations, %	Species	Mean fecundity of females (number of eggs)	Number of embryos with spontaneous mutagenesis, (%)
^{90}Sr		*Chaetogammarus olivii*	40	19
^{137}Cs		*Chaetogammarus olivii*	5	20
$Pb^{(2+)}$		*Chaetogammarus olivii*	40	28
$Pb^{(2+)}$	5.0 ± 0.6	*Chaetogammarus olivii*	5	18
Chlorphene		*Chaetogammarus olivii*	40	30
$Pb^{(2+)}$+ +chlorphene		*Chaetogammarus olivii*	40	30
^{137}Cs+ + chlorphene		*Chaetogammarus olivii*	5	22
^{90}Sr		*Idothea baltica*	20	20
^{90}Sr		*Chaetogammarus olivii*	40	5
^{90}Sr		*Chaetogammarus olivii*	5	5
^{90}Sr+^{137}Cs+ $Pb^{(2+)}$+ +chlorphene	8.0 ± 08	*Chaetogammarus olivii*	40	5
^{90}Sr		*Idothea baltica*	40	8

Table 3 presents the results of such calculations for females with different fecundity (5, 20, 50, 100 eggs) at the mean number cells with chromosome aberrations from 1.5 to 8.5%.

It can be seen that the reduction of adaptive possibility may be expected in populations with low fecundity of females (5 eggs) already at environmental pollution inducing in the mean 6% cells with chromosome aberrations (less than one full value embryo per a female). Obviously the adaptation to pollution will be more effective in populations with higher female fecundity (20 – 100 eggs) even at higher mean level of damage.

3. Adaptive populations' possibilities and posterity resistance

On the other hand, it was shown on *Chaetogammarus olivii* (as a example) that the posterity of females with high fecundity is less resistant to deleterious effect [7]. Populations of the Black Sea Amphipoda produce 3-4 generations a year

Table 2. Part (%) of full value posterity in natural hydrobionts populations

Species	Habitat	Mean number of cells with chromosome aberrations, %	Number of embryos (larvas) with spontaneous chromosome mutagenesis,%
Polydora ciliata	Black Sea		95
Glaucus sp.	Indian Ocean		91
Mytilus galloprovincialis	Black Sea		88
Chaetogammarus olivii	Black Sea		76
Idothea baltica	Black Sea	1.5 ± 0.5	82
Idothea metallica	Atlantic Ocean		80
Melita palmata	Aegean Sea		85
Mysidacea gen. sp.	Black Sea		83
Decapoda gen. sp.	Atlantic Ocean		85
Pterocuma pectinata	Black Sea		65
Dikerogammarus	Dnieper Riv., Kakhovsky reserv.		60
haemobaphes	Dnieper Riv.,Kiev reservoir	2.5 ± 0.5	56
Pontogammarus crassus	Dnieper Riv., Kremenchug reserv.		56
Pontogammarus robustoides	Atlantic Ocean		65
Decapoda gen. sp.			
Glaucus sp.	Indian Ocean		40
Melaraphe neritoides	Black Sea		43
Anchylomera Brossevilei	Indian Ocean		50
Chaetogammarus olivii	Black Sea		44
Idothea baltica	Black Sea		45
Pontogammarus crassus	Dnieper Riv., Kakhovsky reservoir	4.0 ± 0.6	40
Pontogammarus crassus	Dnieper, Kiev reservoir		45
Pontogammarus crassus	Dnieper Riv., Kremechug reserv.		18
Pontogammarus robustoides	Dnieper Riv., Kremenchug reserv.		13
Pontogammarus robustoides	Dnieper Riv., Kakhovsky reserve.	6.0 ± 0.8	11
Podon polyphaemoides	Black Sea		15
Velella velella	Pacific Ocean		5
Monodacna caspia	Black Sea	8.3 ± 1.3	6
Gammarus lacustris	10- km Ch NPP zone		3

[8]. The 1st and the most numerous generation appears in spring, the 2nd – in summer, the 3rd - in autumn and the 4th one – at the end of a year. The life span of these crustaceans is 6 – 10 months. Crustaceans of the 1st and the 2nd

generations breed in summer and autumn, the 3rd, the 4th and partly the 2nd generations – in winter and spring. Depending on water temperature the time needed for maturation varies from 1.5 to 3 months. Maturation of these crustaceans is faster in summer and autumn; therefore the size of females during reproduction is always smaller than in winter and spring. Big individuals of the 3rd and 4th generations with the length of 6 – 10 mm dominate in

Table 3. Reproductive contribution calculated for females with different fecundity

Mean level of chromosome mutagenesis,%	Number of posterity with spontaneous mutagenesis, %	Mean fecundity of females (number of eggs)	Number of posterity with spontaneous mutagenesis per a female
		5	4
		20	16
1.5 ± 0.5	80	50	40
		100	80
		5	3
2.5 ± 0.5	60	20	12
		50	30
		100	60
		5	2
4.0 ± 0.6	40	20	8
		50	20
		100	40
		5	0.75
6.0 ± 0.8	15	20	3
		50	7.5
		100	15.0
		5	0.25
8.5 ± 0.5	5	20	1.0
		50	2.5
		100	5.0
>10	no		

the population in winter and spring months. They are the main reproduction fund for the spring breeding. They are going to die in May after finishing reproduction. Radical change of age and size composition of the population happens in this period. Females of 4 – 5 mm length dominate in the population of the crustaceans at the end of May and the beginning of June. They are crustaceans of the 1st generation of the current year. Already bigger females of the 2nd and the 3rd generations of 5 - 6 mm size dominate in late autumn.

Experiments with acute г-irradiation were carried out in different seasons: in spring (April) when females producing large amount of eggs breed and in summer (June) when in population there are only females with low fecundity [7]. In Table 4 it can be seen that the posterity of females with high fecundity demonstrates less resistance to the irradiation. It is possible that age physiological peculiarities of parents contribute to definite extent into this difference.

Table 4. Cytogenetic effect of acute г- irradiation (5 Gy) on posterity of *Chaetogammarus olivii* females with different fecundity

Mean fecundity of females (number of eggs)	Mean number of cells with chromosome aberrations, %	Lim
40	35.7 ± 2.0	20.0 - 53.6
5	15.5 ± 1.0	3.6 - 30.0

However, the main cause apparently is as follows. As it was shown in the work [8]., fecundity of females depends on their size. The relation is expressed by the power function with the index of extent, equaled to 3, and the constant to 0.0409. Small females with the size of 3-4 mm produce averagely three eggs, bigger females (5 - 6 mm) – 12 eggs and the biggest females (7 – 10 mm) – 40-50 eggs. The relation between sizes of females and their fecundity is observed for other groups of Crustacea, specifically, for Cumacea, Mysidacea and some others. Radioresistance of posterity depends, apparently, on fecundity of females and is decreased significantly for big females, producing large amounts of eggs. It is obvious, that fecundity of females and resistance of posterity compensate each other. Maximum adaptation of each generation is reached in such a way. The alternative (number of embryos – embryos'

resistance) is solved differently in different seasons. In spring., in a decisive time for a population, when a radical change of its composition occurs, the winter big crustaceans of older age groups, making up the base of the population and its main reproductive fund for spring reproduction, completely realize their biotic potential before their mass death, producing a numerous, though less resistant posterity. In May-June young females of the 1st generation produce a small number of eggs, significantly more resistant ones. The alternative is solved in this case for the benefit of greater life ability of a small number of individuals.

From the data obtained it might be inferred that obviously higher resistance posterity in populations with low females fecundity and more wide adaptive possibility of populations with high females fecundity can be considered as a alternative properties of populations with different females fecundity.

As a model of such alternative the analysis of cytogenetic study of *Ch. olivii* population in the sewage region may be discussed. The adaptation of this population to pollution is accompanied by growing of non-specific resistance to high damage by incorporated ^{90}Sr (22 MBq/l) [7].

In order to assess adaptive possibility of this population in different seasons when females with high or low fecundity breed calculations of specimen reproductive contribution were made (Table 5). The results show that the posterity of females with high fecundity (40 eggs) is less resistant but amount of full value embryos per a female is 5 times more than this in females with low fecundity. This example clearly demonstrates that though the resistance of the posterity in populations with low fecundity of females may be high but chances on the adaptation in populations with high females fecundity will be obviously greater.

Table 5. Reproductive contribution of *Chaetogammarus olivii* specimens under the action of ^{90}Sr

Mean fecundity of females (number of eggs)	Mean number of cells with chromosome aberrations, %	Number of embryos with spontaneous mutagenesis, %	Number of embryos with spontaneous mutagenesis per a female
5	8.7 ± 1.0	15	0.75
40	9.2 ± 1.2	10	4.0

4. An algorithm of ecological risk assessment to biocenoses (communities)

Of the basis of the benthic invertebrates fecundity [9 – 13] as well as of the calculations of specimens reproductive contribution at the different average numbers of chromosome aberrations for populations we determined ranges of chromosome mutagenesis critical levels for the basic macrozoobenthic taxons (Fig. 1). It can be seen that variations of critical levels are different. These ranges are more wide in taxons with greater species difference in females fecundity. Lower levels are determined for small crustaceans..
The results obtained allow an algorithm of ecological risk assessment to biocenoses (communities) to be proposed (Fig. 2).

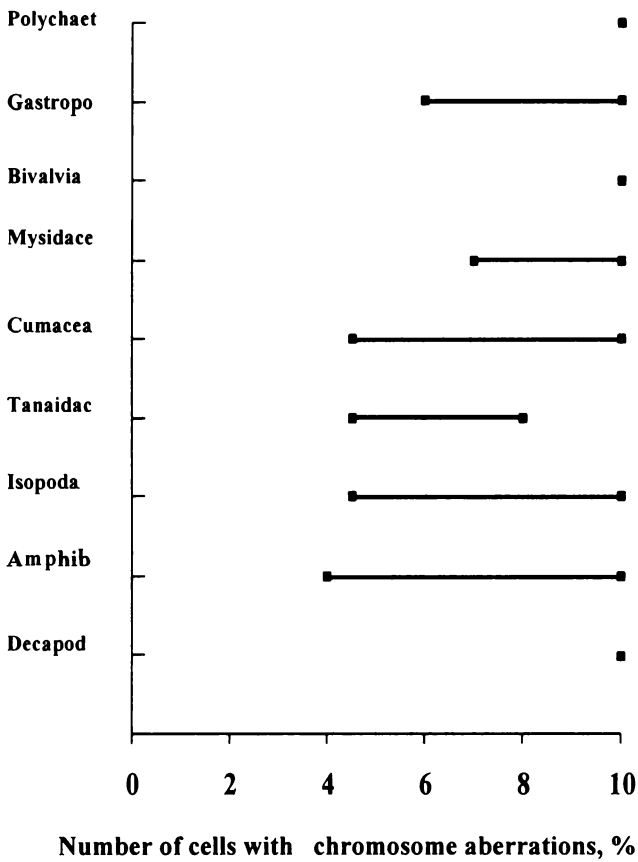


Figure 1 Ranges of chromosome mutagenesis critical levels for different taxons

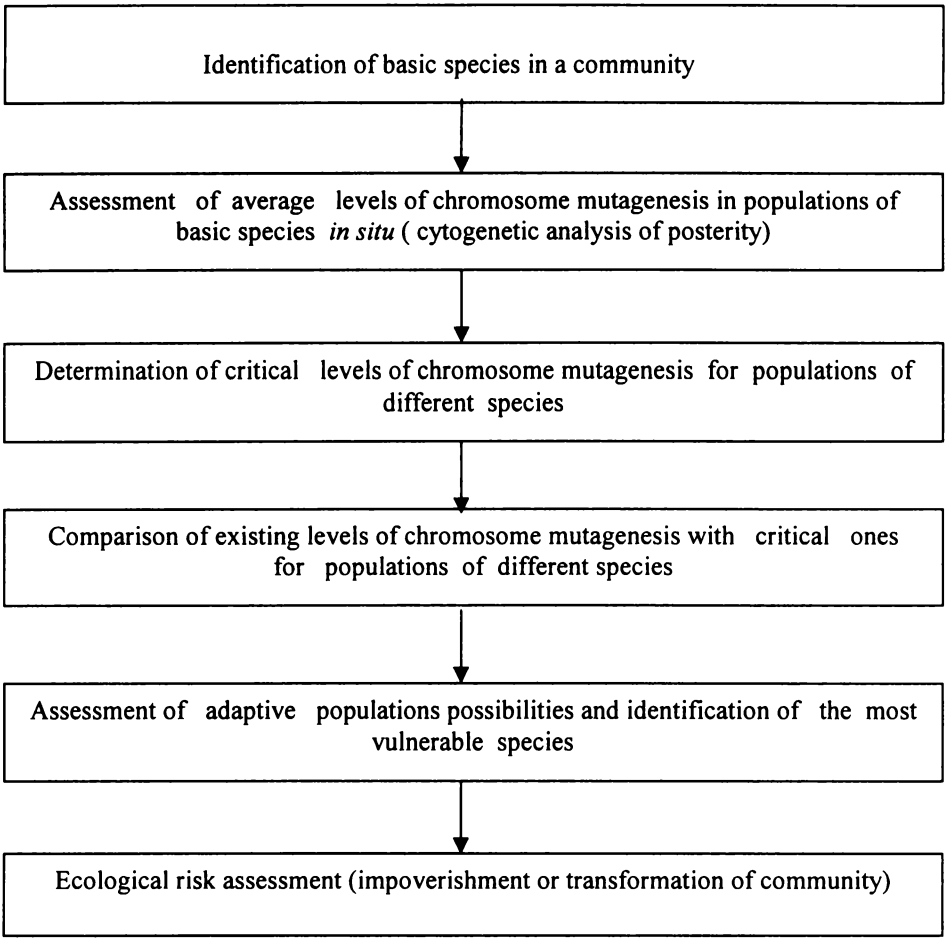


Figure 2. An algorithm of ecological risk assessment to benthic communities

5. Conclusion

On the basis of experimental data and the results of cytogenetic studies of marine and freshwater invertebrates populations (coelenterates, annelids, mollusks, crustaceans) approaches to ecological risk assessment to the benthic biocenoses (communities) were development.

References

1. D. Jones, S. Domotor, K. Higley, D. Kocher, G Bilyard. Principles and issues in radiological ecological risk assessment.// J. Environ. Radioactivity. **60**, 19 – 39. (2003).
2. J.F. Crow, M. Kimura. An introduction to populations genetic theory. New-York: Harper and Row. 430 p. (1970).
3. V.G. Tsytsugina. Chromosome mutagenesis in population of aquatic biota in the Black Sea, Aegean Sea and Danube and Dnieper Rivers, 1986 - 1989 Proc. of Seminar on comparative assessment of the environmental impact of radionuclides released during three major nuclear accidents: Kyshtym, Windscale, Chernobyl. Luxembourg, 1- 5 October 1990. **II**. 895 - 904. (1990).
4. V.G Tsytsugina, G.G. Polikarpov. Assessment of expected reduction of crustacean populations adaptive possibilities at different levels of deleterious action Mar. Ecol. J. **5** (1). 92 - 98 (2006). (in Russian).
5. V.G Tsytsugina. Chromosome variability in marine organisms under natural conditions (on the problem of biological effect of contaminants). Proc. of the Int. Symp. Interaction between water and living matter, 6-10 October 1979. Moscow:, "Nauka". **II**. 94 - 98. (1979).
6. *Tsytsugina V.G. Polikarpov G.G. The estination of the Chernobyl accident influence on the natural populations of the Black Sea basin hydrobionts by cytogenetic criteria.* 20 years of the Chernobyl accident: Past, Present and Future / eds. E.B. Burlakova and V.I. Naidich./ New York: Nova Science Publ. Inc, Chapter 16. – 287 – 383. (2006).
7. V.G. Tsytsugina, G.G. Polikarpov. Pecularities of generative structure of hydrobionts populations and their radiosensitivity Proc. of Topical Meeting. Mol – Belgium, 01 – 05 June. IUR.. 3 - 11. (1998).
8. Greze I.I. Amphipods of the Black sea and their biology. Kiev: Naukova Dumka, 150 p. (1977) (in Russian).
9. Z.A. Vinogradova. Biology of the Black Sea mollusks. Trudy Karadag. biolog. stancii., 9. 100 – 159 (1950) (in Russian).
10. Z.A. Vinogradova. Fecundity of the Beack Sea Decapodia., Trudy Karadag. biolog. stancii., 11. 69 - 91(1951), (in Russian).
11. D. Reish. The life history of the polychaetous annelid Neanthes caudate (delle Chiaje) including a summary of development in the Family Nereidae Pacific Science. 11. 216 - 228. (1957).
12. E.B. Makkaveeva. Invertebrates of the Black Sea macropnytes. Kiev: Naukova Dumka. 150 p. (1977).
13. J .F. Grassle, J. P. Grassle. Analysis of existing information on susceptability of deep - sea animals / Contaminant levels and relative sensitivities to contaminants in the deep - sea communities. NOVA Techical Memorandum NOS OMA 26 (Rockville. MD). (1986).

ЭВОЛЮЦИЯ

EVOLUTION

RECENT INSERTS OF TRANSPOSABLE ELEMENTS AFFECT STRUCTURE AND FUNCTIONS OF HUMAN GENOME

ANTON BUZDIN*, MARIA SUNTSOVA, OLGA BANTYSH, ELENA ALEKSANDROVA, ANASTASIA ZABOLOTNEVA, ELENA GOGVADZE
Shemyakin-Ovchinnikov Institute of Bioorganic Chemistry, Miklukho-Maklaya 16/10, Moscow 117997, Russia. E-mail: bu3din@mail.ru

NURSHAT GAIFULLIN
Lomonosov Moscow State University,Lomonosovsky pr., 31-5, Moscow 119192, Russia

Abstract. Transposable elements (TEs) are selfish fragments of DNA able to reproduce themselves into the host genomes. TEs typically occupy ~40-50% of the mammalian genomes. In our studies, we focus on evolutionary recent TE inserts that appeared in the DNA of human ancestor lineage after divergence with the chimpanzee ancestry, *i.e.* less than ~6 million years ago. These human specific elements (hsTEs) represent only a minor fraction of the whole TE cargo of the human genome. hsTEs are represented by the four families called HERV-K(HML-2), L1, Alu and SVA. The number of human specific copies for HERV-K(HML-2), L1, Alu and SVA families is approx. 150, 1200, 5500 and 860 copies per genome, respectively. Taken together, hsTEs shape ~6.4 megabases of human DNA, which is about 6-times lower than what is occupied by the human specific simple nucleotide polymorphisms, and 23-times smaller than the overall length of human specific deletions and duplications. However, although modest in terms of genomic proportion, hsTEs should be regarded as the perspective candidates for being molecular genetic agents of human speciation. Unlike most of random mutations and duplications, each novel insert of hsTE has provided to the recipient genomic locus a set of functional transcriptional factor binding sites positively selected during the TE evolution. For example, clusters of novel inserts of Alu elements may serve as CpG islets, SVA elements provide functional splice sites and polyadenylation signals, whereas L1 and HERV-K(HML-2) elements donate enhancers, promoters,

* To whom correspondence should be addressed

splice sites and polyadenylation signals. Significant proportion of the human-specific genomic deletions, duplications and translocations has been also generated due to ectopic recombinations between the different individual TE inserts. Among the other, we report for the first time a detailed functional characteristics of the HERV-K(HML-2) hsTEs done at the genome-wide level. We have identified 65 active *in vivo* human specific promoters contributed by these elements. We also identified three cases of the hsTE -mediated human specific transcriptional regulation of functional protein-coding genes taking part in brain development during embryogenesis. We found ~180 human specific polyadenylation signals transferred by the SVA elements into the introns of known functional genes. Scaling of these data to the total number of the hsTEs predicts that hundreds of human genes are regulated by these elements. Finally, we discovered the first exclusively human specific TE family, represented by ~80 members formed by a combination of a part of a CpG islet of human gene *MAST2* and of the 3'-terminal part of an SVA retrotransposon. According to our estimates, this family, termed CpG-SVA, was far more active than the ancestral SVA family. Our data indicate that *MAST2* regulatory sequence was recruited during the evolution to provide effective CpG-SVA transcription in human testicular germ-line cells.

Keywords: human evolution; genetic instability; transposable elements; human specific promoters; antisense transcripts; regulation of gene expression; brain development; hybrid family of retrotransposons

1. Introduction

1.1. RECENT EVOLUTION OF THE HUMAN GENOME

1.1.1. Major genetic differences between humans and chimpanzees

Understanding of the genetic basis that accounts for the obvious differences in phenotypes of humans and their closest relatives, chimpanzees, is one of the most interesting tasks of modern life sciences. This task is also challenging, mostly due to strikingly high similarities in their genome structure and organization (consortium, 2005; Cooper et al., 2003; Osada and Wu, 2005; Sakaki et al., 2003). Indeed, an average divergence between human and chimpanzee DNAs is about 1.24% (Ebersberger et al., 2002), being as low as only 0.5% in protein coding regions (Goodman, 1999). Human and chimpanzee ancestor lineages diverged relatively recently in evolution, approximately 6

million years ago (Haile-Selassie, 2001). At present, we still don't know exactly what genetic traits make us humans, but a number of functionally important differences between human and great ape genomes have been identified. In general, they can be classified into the four major groups:

(i) diverse chromosomal organization, including deletions, inversions, duplications and translocations

(ii) variations in copy number, genomic localization and functional status among the pre-existing common sequences

(iii) differences in protein coding regions

(iv) lineage-specific genomic insertions of transposable elements (TEs).

1.1.2. Non-TE differences

Millions of mutated loci, mostly single nucleotide polymorphisms (SNPs), are known to be polymorphic in humans. However, they should not be considered here due to the lack of a functional role in human speciation for these sequences, which are presented only in a fraction of human population. Human and chimpanzee genomes, both approximately $3 \cdot 10^9$ base pairs in size, share ~98.8% sequence identity (Ebersberger et al., 2002), thus making identification of functional human-specific sequences finding the needle in a haystack. Theoretically, recent success in human and chimpanzee DNA sequencing projects (consortium, 2005; Ruvolo, 2004) has provided an instrument for the direct comparison of genomes with the subsequent association of genomic changes with interspecies differences at the level of protein expression. However, in practice the chimpanzee genome draft, currently available in public databases, is not sufficiently accurate for such a comprehensive study (Chen et al., 2007), altough many successful large-scale bioinformatical screenings have been performed (Hahn and Lee, 2006; Lee et al., 2007; Pollard et al., 2006; Prabhakar et al., 2006). A plenty of lineage-specific substitutions, deletions, insertions, duplications, expressed pseudogenes, anonymous RNAs, transposable elements have been identified nowadays, but the omnibus study still remains to be done.

Cytogenetic differences. The comparison of human and African great ape karyotypes using fluorescent in situ hybridization has revealed the most important lineage-specific distinction, which is the fusion in human lineage of two ancestral chromosomes (human chromosome 2), corresponding to chimpanzee chromosomes 12 and 13 (Yunis and Prakash, 1982). Other major points are numerous changes in centromeric and telomeric regions (Horvath et al., 2000; Meneveri et al., 1995; Nickerson and Nelson, 1998; Royle et al., 1994) and lineage-specific rearrangements and amplifications of several gene families in non-recombining parts of Y chromosome (Glaser et al., 1998). Apart from translocations, insertions and deletions have together given rise to at least

150 Mb of genomic DNA sequence that is either present or absent in humans as compared to chimpanzees, according to the recent estimation by Kehrer-Sawatzki and Cooper (Kehrer-Sawatzki and Cooper, 2007). Interestingly, mostly chromosome ends were the "hot spots" of recent genome evolution (Kakuo et al., 1999).

Emerging or inactivation of functional genes. Few functional genes are known to distinguish human and ape DNA. First of all, this is the functional deletion of an exon within the protein coding sequence of human gene *CMP* for syalic acid hydroxylase. Mutation caused by the human specific insertion of an Alu retroelement into 92 bp-long *CMP* exon, disrupted normal open reading frame for this enzyme and resulted in the lack of N-glycolyl neuraminic acid (Neu5Gc) on a surface of human cell membranes (Chou et al., 1998; Irie et al., 1998). Neu5Gc, thus, is replaced in humans by its precursor, N-acetyl neuraminic acid (Neu5Ac). This absense of Neu5Gc is the major biochemical distinction between human and chimpanzee, which, theoretically, may influence intercellular interactions and embryo development. Some other ancestor genes, mostly encoding olfactory receptors (Gilad et al., 2003), have been lost or pseudogenised in the human lineage due to premature stop codon accumulations (Hahn and Lee, 2006; Wang et al., 2006). On the contrary, transcribed human specific sequence termed *c1orf37-dup* gene, encoding for short transmembrane protein of unknown function, is selectively expressed in several human tissues including brain (Yu et al., 2006). Also, a number of new copies of genes involved in immune response such as leukocyte receptors or antigens, have been acquired, lost or mutated during the recent human lineage evolution (Gagneux and Varki, 2001). Finally, Pollard *et al.* (Pollard et al., 2006) recently reported a novel human specific gene *HAR1F* for a putative regulatory RNA that is expressed specifically in the developing human neocortex from 7 to 19 gestational weeks, a crucial period for cortical neuron specification and migration.

Gene duplications. Gene duplications may influence cell physiology by providing additional copies of transcribed genes, thus escaping the original qualitative control of gene expression. For example, 7-11 copies of the olfactory receptor gene *OR-A* reside in human DNA, whereas the chimpanzee genome posesses only one copy of that gene. Different human copies are transcribed with different specificities, depending on their new genomic context (Lane et al., 2001; Trask et al., 1998). Similarly, eight genes for keratinocyte growth factor KGF were mapped in human DNA, in contrast to only five copies in the chimpanzee (Zimonjic et al., 1997).

Lineage specific nucleotide substitutions. Millions of human specific single nucleotide substitutions, short deletions, duplications or microsatellite amplifications have been documented to the date (Kehrer-Sawatzki and Cooper,

2007; Sakaki et al., 2003). Many of them have been mapped in the regulatory genomic regions or in protein coding sequences. For example, chimpanzee dopamin receptor gene *D4* has 12 bp long deletion, as compared with its human ortholog (Livak et al., 1995). However, the biological significance of these numerous changes accounting for a total of ~36 megabases in our DNA (mostly single nucleotide substitutions) is still unclear.

Differences in gene expression. Identifying differentially transcribed sequences may be a better solution for the direct finding of functional genes that might be involved in human speciation (Enard et al., 2002; Fu et al., 2007). For example, Nadezhdin *et al.* managed to identify differential transcription of a gene for transthyretin, the carrier of thyroid hormones, in the cerebella of humans and chimpanzees (Nadezhdin et al., 2001). However, one has to compare samples from the same sex/physiological state groups of tissue donors. Due to an extremely limited number of the available chimpanzee tissue specimens, no reliable comparizon has been made so far, and the observed interspecies differences in gene expression remain frequently less in amplitude than the intraspecies ones (Enard et al., 2002).

1.1.3. Insertions of transposable elements

TEs are DNA fragments, capable of self-reproducing and changing their location into the host genome, *i.e.* to transpose. These selfish repetitive elements proliferate either directly via their DNA copies (DNA transposons), or through RNA intermediates (retroelements) utilizing the mechanism termed 'reverse transcription' and the RNA-dependant DNA polymerase enzyme, called reverse transcriptase (RT). The newly formed DNA copy of the element then integrates into the genome, using a combination of host and self-encoded proteins, depending on the TE origin (Buzdin, 2006). Retroelements, which constitute >42% of human DNA, are the only class of TEs, able to transpose in mammals (Buzdin, 2004; Sverdlov, 2000). Four retroelement families (L1, Alu, SVA and HERV-K(HML-2)) were transpositionally active after the divergence of human and chimpanzee ancestries, thus forming relatively modest fraction of human-specific inserts (~7800 copies (Mills et al., 2006), compared to a total of ~3 millions of human retroelements (Lander et al., 2001; Venter et al., 2001)).

Together, human specific retroelements constitute approximately 6.4 megabases of the human DNA (Figure 1), which is 6-fold lower than that formed by short nucleotide substitutions, and 23-fold lower than human specific deletions/duplications. However, such a modest proportion is somewhat compensated by the active role of functional Genome Res.hapers that is being played by human retrotransposons (Buzdin, 2004; Deininger et al., 2003; Sverdlov, 1998; Sverdlov, 2000; Wessler, 1998). TEs are known to be recombination hot spots (e.g., human specific Alu-Alu recombinations resulted

in deletion of at least 400 kb of human DNA (Sen et al., 2006)). It is known that retroelements can modify the activity of pre-existing human genes (Brosius, 1999b; Buzdin, 2004; Deininger et al., 2003; van de Lagemaat et al., 2006). At least one third of all human specific retroelements has been mapped whithin or close to genes (Mills et al., 2006). Therefore, REs may well be one of the causative agents responsible for the phenotypic differences between *Homo sapiens* and its closest relatives, *Pan paniscus* and *Pan troglodytes* chimpanzees. These differences can be envisioned to arise not from the appearance of any new and/or disappearance of old genes but due to variations in the regulation of some genes common for the related species.

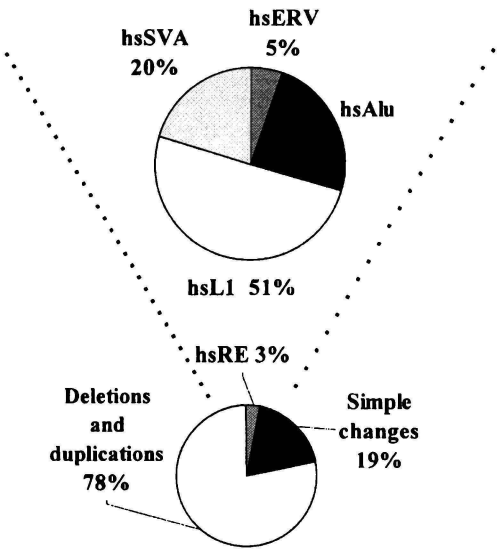


Figure 1. Endogenous retroviruses occupy ~5% of the DNA shaped by human specific transposable elements, which, in turn, form only 3% of the total lineage specific DNA.

The first group, (~1200 human specific members), is the L1 family of authonomous retrotransposons. The full-length primate L1s are about 6 kb long elements encoding two open reading frames, for RT/integrase and RNA binding protein. However, L1 inserts are mostly 5'-truncated deficient copies originated, most probably, due to abortive reverse transcription (Boissinot et al., 2000). The next two groups, Alu (~300 bp long) and SVA (~1.5 kb in size) retroposons, are non-authonomous TEs that recruit "heterologous" RT of the L1 origin for their own proliferation (Wang et al., 2005). These two groups, presented in human DNA by ~5500 and ~860 lineage-specific copies, respectively, lack any protein coding genes and can be regarded as the parasites of L1 retrotranspositional machinery (Buzdin, 2004). Finally, authonomous

HERV-K (HML-2) endogenous retroviruses are the most complex group of human TEs. They harbor three typical retroviral functional genes and one additional gene encoding for a small regulatory protein.

1.2. TRANSPOSABLE ELEMENTS AS GENOME RES.HAPERS

Repetitive sequences occupy a huge fraction of essentially every eukaryotic genome. Repetitive sequences cover more than 50% of mammalian genomic DNAs, whereas gene exons and protein coding sequences occupy only ~3% and 1%, respectively. Numerous genomic repeats include genes themselves. Those generally encode "selfish" proteins necessary for the proliferation of TEs in the host genome. The major part of evolutionary "older" TEs accumulated mutations over time and fails to encode functional proteins. However, repeats have important functions also on the RNA level (Gogvadze and Buzdin, 2009). Repetitive transcripts may serve as multifunctional RNAs by participating in the antisense regulation of gene activity and by competing with the host-encoded transcripts for cellular factors. Moreover, polymorphic intron-located L1 and Alu elements have been shown recently to decrease transcription of the corresponding alleles when compared to the expression of retroelement-free alleles (Lebedev et al., 2007; Ustiugova et al., 2006; Ustyugova et al., 2006). In addition, genomic repeats include regulatory sequences like promoters, enhancers, splice sites, polyadenylation signals and insulators, which actively reshape cellular genome and transcriptome.

1.2.1. TEs as transcriptional promoters

Whole-genome analysis revealed that about 25% of all human promoters contain REs in their sequence (van de Lagemaat et al., 2003). Moreover, 7-10% of experimentally characterized transcription factor binding sites (TFBS) were shown to be derived from repetitive sequences including simple sequence repeats and transposable elements (Polavarapu et al., 2008). TFBS that originated from repeats evolve more rapidly than non-repetitive TFBS but still show signs of sequence conservation on functionally critical bases. Such rapidly evolving TFBS are likely to direct species-specific regulation of gene expression, thus participating in evolutionary process (Fig. 2).

In the majority of examples reported to date, REs act as alternative promoters, but may also represent the only known promoter for some human genes. For example, L1 and Alu sequences act as the unique promoter for *HYAL-4* gene, necessary for hyaluronan catabolism (van de Lagemaat et al., 2003). The application of novel high-throughput techniques such as cap

analysis of gene expression (CAGE) and paired-end ditag (PET) sequencing recently revealed 51197 endogenous retrovirus (ERV)-derived promoter sequences. In 1743 cases, ERVs were located in gene proximal or 5' untranslated regions. 114 ERV-derived transcription start sites drive transcription of 97 human genes, producing chimeric transcripts initiated within LTR and read-through into known gene sequences (Conley et al., 2008b).

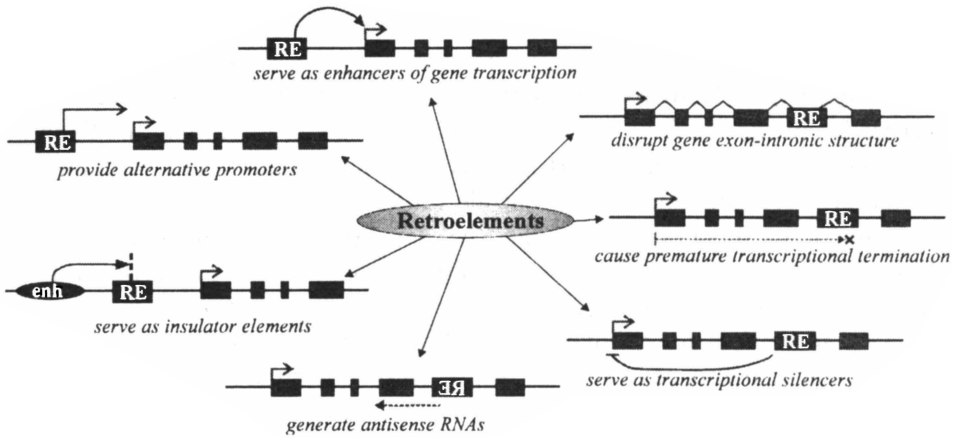


Figure 2. Different mechanisms of RE influence on gene transcription.

1.2.2. TEs as transcriptional enhancers

There are many examples of TE enhancer activity in human tissues *in vivo*. For example, the ERV9 LTR element upstream of the DNase I hypersensitive site 5 (HS5) of the locus control region in the human β-globin cluster is responsible for controlling expression of this cluster in erythroid cells (Long et al., 1998). The enhancer of human apoliprotein A was shown to reside within LINE element (Yang et al., 1998). Alu sequence is a part of enhancer element located in the last intron of the human CD8 alpha gene (Hambor et al., 1993).

1.2.3. TEs as the alternative splice sites

Apart from the modulation of transcription, TEs can also regulate splicing of pre-mRNA. In a genome wide comparison of the genomes of human and mouse, a total of 3,932,058 and 3,122,416 transposable elements have been identified in human and mouse, respectively. Interestingly, 60% of transposons in human are located in intronic sequences, whereas introns occupy only 24% of the genome (Sela et al., 2007). All TE families in human can „exonize", *i.e.* be included in the exons of mature mRNA. TEs that are shared between human

and mouse exhibit the same percentage of exonization in the two species, but the exonization level of a primate-specific retroelement Alu is far greater than that of other human transposons. This results in a higher overall level of transposon exonization in human than in mouse (1,824 exons compared with 506 exons, respectively) (Sela et al., 2007). Alus are the most abundant repetitive elements in the human genome. The major burst of *Alu* retroposition took place 50–60 million years ago and has since dropped to a frequency of one new retroposition for every 20–125 new births (Batzer et al., 1993; Cordaux et al., 2006). Alus are presented by more than 1.1 million of copies (Chen et al., 2009), and over 0.5 million of them reside in introns of human protein coding genes (Levy et al., 2008). Almost all Alu-derived exons are alternatively spliced. Alu-derived exons typically have significantly weaker splicing signals compared to non-repetitive constitutively spliced exons and other alternatively spliced exons. However, at least six Alu-containing exons (in genes *FAM55C*, *NLRP1*, *ZNF611*, *ADAL*, *RPP38* and *RSPH10B*) are constitutively spliced in human tissues (Lin et al., 2008; Makalowski et al., 1994; Sorek et al., 2002).

In some genes, Alu elements strikingly increased the average amount of sequence divergence between human and chimpanzee up to more than 2% in the 3'-UTRs. Moreover, 20 out of the 87 transcripts carrying Alu insert either in the 5'- or in the 3'-UTR contained more than 10% structural divergence in length. In particular, two-thirds of this structural divergence was found in the 3'-UTRs, and variable transcription start sites were conspicuous in the 5'-UTRs (Sakate et al., 2007). In both 5'- and 3'-UTR sequences, presence of an Alu element may be important for post transcriptional regulation of gene expression, for example by affecting protein translation, alternative splicing and mRNA stability (Hasler et al., 2007). Alu exonization might have played a certain role in human speciation. For example, there is a muscle-specific inclusion of an Alu-derived exon in mRNA of gene *SEPN1* (gene implicated in a form of congenital muscular dystrophy), which appeared due to a human-specific splicing change after the divergence of humans and chimpanzees (Lev-Maor et al., 2008). The second example is the above mentioned functional deletion of an exon of human gene *CMP* for syalic acid hydroxylase.

Overall, the proportion of proteins with TE-encoded exons (approximately 0.1%), although probably underestimated, is much less than what the data at transcript level suggest (approximately 4%)(Gotea and Makalowski, 2006).

1.2.4. TEs as providers of polyadenylation signals

mRNA polyadenylation is an essential step for the maturation of almost all eukaryotic mRNAs, and is tightly coupled with termination of transcription in defining the 3'-end of genes. A polyadenylation signal (AAUAAA) nearby the 3' end of pre-mRNA is required for poly(A) synthesis. The protein complex

involved in the pre-mRNA polyadenylation is coupled with RNA polymerase II during the transcription of a gene, and only RNA polymerase II – products are terminally polyadenylated with the remarkable exception of two polyadenylated polymerase III – transcribed RNAs (Borodulina and Kramerov, 2008). Autonomous retrotransposons encode proteins and utilize functional poly(A) signals at the 3'-termini of their genes. Therefore, insertions of these elements in genes in the sense orientation can influence the expression of neighboring genes by providing new poly(A) signals. For example, 5' LTR of the retrovirus HERV-F may function as the alternative polyadenylation site for gene *ZNF195* (Kjellman et al., 1999). Human genes *HHLA2* and *HHLA3* utilize HERV-H LTRs as the major polyadenylation signals (Mager et al., 1999). Recently it was estimated that ~8% of all mammalian poly(A) sites are associated with TEs (Lee et al., 2008).

In general, there is a clearly seen strong negative selective pressure on the intron-located autonomous TE inserts oriented in the same transcriptional direction as the enclosing gene (Buzdin, 2007; Cutter et al., 2005; van de Lagemaat et al., 2006; Wheelan et al., 2005; Zemojtel et al., 2007). Indeed, all protein-coding intronic retroelements (including LINEs and LTR retrotransposons) oriented sense to gene transcription are underrepresented in all investigated genomes compared to statistically expected ratio of sense/antisense inserts. In contrast, non-autonomous retroelements like Alu don't employ polyadenylation of their transcripts and, thus, may have only casual AAUAAA sequences. However, such poly(A) signals are very weak and are highly affected by the surrounding sequence (Roy-Engel et al., 2005).

1.2.5. TEs as the antisense transcriptional regulators

It has been demonstrated that TE inserts in gene introns are preferentially fixed in the antisense orientation relatively to enclosing gene transcriptional direction (Medstrand et al., 2002; van de Lagemaat et al., 2006). Therefore, promoters of the intronic TEs may drive transcription of the RNAs that are complementary to gene introns and/or exons. Moreover, some retrotransposons are also known to possess bidirectional promoter (Copeland et al., 2007; Domansky et al., 2000; Dunn et al., 2006; Feuchter and Mager, 1990; Huh et al., 2008; Matlik et al., 2006), and even downstream insertions of these elements relatively to genes may result in production of the antisense RNAs. Recently applied CAGE technology identified 48718 human gene antisense transcriptional start sites within transposable elements (Conley et al., 2008a).

One possible mechanism of the antisense regulation on the pre-mRNA level is connected with the generation of alternatively spliced mRNAs. It has been shown previously that antisense transcripts can inhibit splicing of pre-mRNA *in vitro* and *in vivo* (Galante et al., 2007). The possible mechanism involves

pairing of antisense transcript and a sense target RNA with the formation of double-stranded RNA that could induce the spliceosome to skip the paired region, thus forming an alternatively spliced transcript. This would result in the formation of non-functional RNAs containing multiple premature transcription termination codons. Normally, such RNAs are immediately degraded in the cytoplasm by nonsense-mediated decay machinery (Fasken and Corbett, 2005). Alternatively, antisense transcript basepairing to the target RNA can lead to its rapid enzymatic degradation directly in the nucleus.

1.2.6. TEs as recombination agents

Recombination is a powerful factor of evolution that produces genetic variability by using reshuffling of already existing blocks of biological information (Makalowski, 2000). Because of their high copy number and sequence similarity, TEs are the ideal substrates for illegitimate homologous recombination, also called ectopic recombination. The chance that an ectopic recombination will occur depends on the number of homologous sequences and on the length of the elements (Boissinot et al., 2006; Song and Boissinot, 2007). Recombination causes genetic rearrangements that can be deleterious, advantageous or null. Alu-derived ectopic recombination generated 492 human-specific deletions, the distribution of which is biased towards gene-rich regions of the genome (Sen et al., 2006). Finally, L1s were shown to join DNA breaks by inserting into the genome through endonuclease-independent pathway, thus participating in DNA double-strand breaks repair (Morrish et al., 2002).

1.2.7. TE-transduction of the flanking sequences

The ability to transduce 3'-flanking DNA to new genomic loci was firstly shown for the L1 elements (Goodier et al., 2000; Moran et al., 1999; Pickeral et al., 2000). L1s have a rather weak polyadenylation signal; therefore, RNA polymerase sometimes gets through it and terminates an RNA synthesis on any polyadenylation site located downstream. It was estimated that ~20% of all L1 inserts contain transduced DNA at the 3'ends. The length of these sequences varies from few bases to over 1 kb. Taken together, such transduced DNA makes up ~0.6-1% of the human genome. Therefore, L1-mediated transductions have the potential to shuffle exons and regulatory sequences to new genomic sites.

Recently it was shown that SVA elements are also able to transduce downstream sequence and it was estimated that about 10% of human SVA elements were involved in DNA transduction events (Ostertag et al., 2003; Wang et al., 2005). Moreover, SVA-mediated transduction can serve as a previously uncharacterized mechanism for gene duplication (Xing et al., 2006).

It the latter case new sequences may appear either on the 5'- or on the 3' terminus of an SVA (5' and 3' SVA transduction, respectively). 3' Transduction mechanism is similar to that proposed for L1 retrotransposon. The size of genomic sequence transferred in such a way may differ from several base pairs to over 1.500 bp. The most striking example is the transduction of a whole gene *AMAC* (acyl-malonyl condensing enzyme 1) in the great ape genomes (Xing et al., 2006). Due to SVA 3' transduction, human genome has two additional copies of *AMAC*.

Another kind of transduction results in attaching of new sequences to the 5' end of an SVA. TE transcription initiation may proceed from any promoter located upstream in the genomic sequence. In this case termination of transcription and RNA processing usually occur using normal polyadenylation signal of a TE. This results in a mature RNA having on its 5' end an additional copy of flanking genomic sequence and a copy of RE at its 3' end. Subsequent reverse transcription and integration into the genome of a nascent cDNA result to a new RE genomic insert carrying 5' transduced part (Brosius, 1999a).

2. Results

2.2. DISCOVERY OF NEW HUMAN TE FAMILIES

2.2.1. RNA recombination-derived TEs

A typical LINE element encodes two proteins: ORF1p that is a RNA binding protein which likely helps reverse transcription as a nucleic acid chaperone (Martin, 2006), and ORF2p, the reverse transcriptase and the endonuclease (Kazazian, 2004). Due to a 'cis-preference', the enzymatic machinery of a retrotransposition-competent LINE predominantly transposes its own copies (Wei et al., 2001). However, LINEs are also able to mediate the transposition of other sequences, mostly non autonomous elements termed SINEs, but also cDNAs originating from different cellular RNAs, leading to the formation of processed pseudogenes (Dewannieux et al., 2003). Recently, we have shown that LINEs are involved in the formation of bi- and tripartite chimeric retrogenes during reverse transcription in many genomes including human and fungi (Buzdin et al., 2003a; Buzdin et al., 2002; Buzdin et al., 2005; Fudal et al., 2005; Gogvadze et al., 2005). Bipartite chimeric retrogenes with an unusual structure were identified in three mammalian and in one fungal genomes (Figure 3).

A total of 82, 116, 66 and 31 elements were found in human, mouse, rat and rice blast fungus *Magnaporthe grisea* DNAs, respectively (Buzdin et al., 2003a; Buzdin et al., 2002; Fudal et al., 2005; Gogvadze et al., 2005). These elements are composed of DNA copies from cellular transcripts either directly fused to

each other or more frequently fused to the 3' part of a LINE retrotransposon. The various cellular transcripts found in these chimeras correspond to messenger RNAs, ribosomal RNAs, small nuclear RNAs, and 7SL RNA.

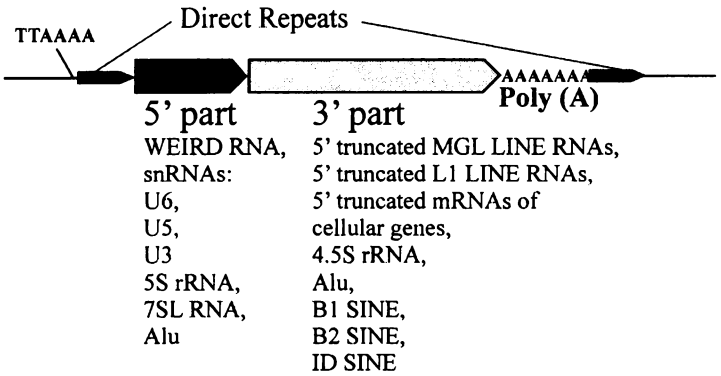


Figure 3. Schematic representation of the bipartite chimeric retrogenes. Inserts are flanked by 10-20 bp long genomic direct repeats.

The chimeras have the following common features: (*i*) 5'-parts are full-length copies of cellular RNAs; (*ii*) 3'-parts are 5'-truncated copies of the corresponding RNAs (mostly LINEs); (*iii*) sites of these truncations occur at random in the corresponding RNA; (*iv*) both parts are directly joined with the same transcriptional orientation; (*v*) chimeras have a poly (A) tail at their 3' end, and (*vi*) chimeras are flanked by short direct repeats.

The last structural feature demonstrate that these elements were transposed as bipartite DNA copies. Indeed, mammalian chimeras carried at their 5' ends a T_2A_4 hexanucleotide or its variants (Buzdin et al., 2003a; Buzdin et al., 2002; Gogvadze et al., 2005) that correspond to the T_2A_4 genomic site used by LINEs to initiate reverse transcription on oligo (A) motifs and separate newly inserted DNA by short tandem repeats (Jurka, 1997). The simultaneous integration of both parts of these chimeras was further supported by the data came from PCR-based evolutionary insertion polymorphism assay (Buzdin et al., 2003a; Buzdin et al., 2002).

This suggests that these bipartite elements are generated by a specific active mechanism. It frequently combines functional cellular transcripts that have nothing in common with transposable elements (Buzdin et al., 2007). Many of the chimeras can be considered as new genes, as they were shown to be transcribed, some of them in a tissue-specific manner (Buzdin et al., 2003a; Gogvadze et al., 2007; Gogvadze and Buzdin, 2005; Gogvadze et al., 2005). Later on, in the mammalian and fungal genomes we found also the tripartite

chimeras of a similar structure (Gogvadze et al., 2007). We further proposed that these chimeric retrogenes were generated through a mechanism involving RNA recombination during the reverse transcription of cellular RNAs (Fig. 4). This model includes a switch from the nascent cDNA serving as template for the reverse transcription of the 3' part of the chimera to another RNA template corresponding to the 5' part, followed by the chimera integration into the host genome (Buzdin, 2004).

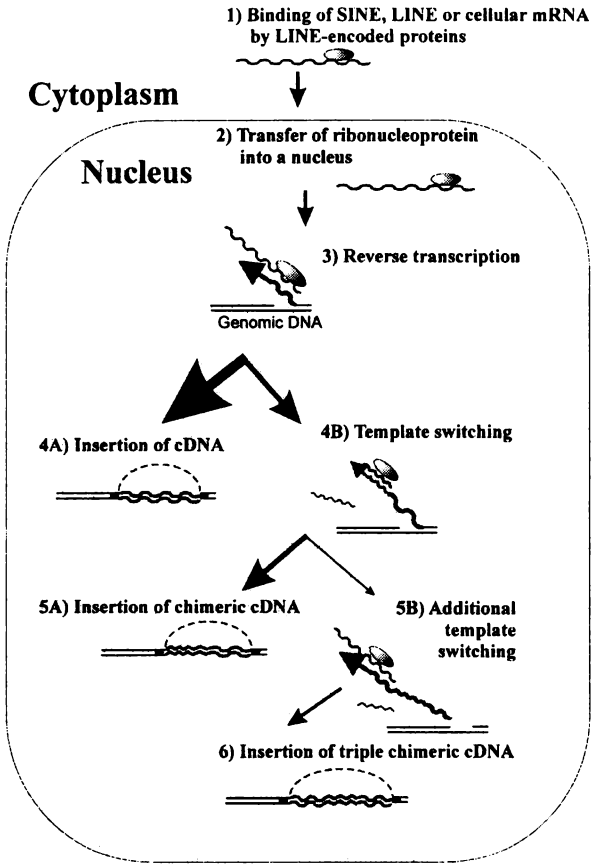


Figure 4. Mechanism for the chimeras' formation using LINE enzymatic machinery. (Step 1) LINE pre-integration complex binds LINE, SINE or RNA in the cytoplasm. (Step 2) The resulting ribonucleoprotein is transferred to the nucleus. (Step 3) Reverse transcription of the bound RNA primed by a genomic DNA single-stranded break (target site primed reverse transcription). (Step 4A) Successful integration of the reverse transcribed cDNA copy into the genomic DNA. (Step 4B) Switch of templates on another RNA during the reverse transcription. (Step 5A) Integration of the chimera formed into genomic DNA. (Step 5B) The second template switch to another RNA with subsequent DNA reparation mediates formation of a tripartite chimeric retrogene insertion flanked by short direct repeats. The normal LINE integration pathway is: steps (1)- (2)- (3)- (4A).

Although RT main enzymatic activity is the continuous synthesis of the cDNA on RNA template, RT is able to switch templates during reverse transcription. For example, in retroviruses, RT jumps from one site of the RNA template to another site, are necessary for the synthesis of LTRs. Moreover, as retroviral particles usually contain two independent RNA molecules (Temin, 1993), the high template switch frequency significantly increases the retroviral diversity through recombination between these RNAs (Kandel and Nudler, 2002). These recombination events most probably account for the mosaic structure of most retroviruses (Jamain et al., 2001; Swanstrom et al., 1983).

This model for the chimera formation was further supported by results obtained with human L1 LINE element using an elegant experimental system of retrotransposition *in vitro* (Gilbert et al., 2005). The authors managed to characterize 100 *de novo* retrotransposition events in HeLa cells. Importantly, one insert (1%) represented a newly formed chimera similar to those we identified in human genome, consisting of a full length U6 snRNA fused to a 5' truncated L1. Similar results were obtained *in vivo* with a transgenic mouse model for L1 retrotransposition by Babushok and coauthors that characterized 33 novel retrotransposition events. 13% of these events likely result from template switching during reverse transcription (Babushok et al., 2006). Interestingly, it has been recently postulated that RT template jumps from LINE RNA to host genomic DNA might facilitate integration and, thus, could be normally required for successful LINE retrotransposition (Babushok et al., 2006; Bibillo and Eickbush, 2004).

Besides generating chimeric retrogenes, template switching events during LINE reverse transcription could give rise to chimeric SINE elements (Nishihara et al., 2006) and to mosaic rodent L1 structures, likely resulting from RNA recombination between L1 templates (Brosius, 1999a; Hayward et al., 1997). Evolution of certain LINE families might also involve RNA-RNA recombination, resulting in the fusion of the 3' part of a LINE to a new sequence at their 5' end, as suggested by the observation that the 5'-untranslated regions of human, murine, rat and rabbit L1 families are not homologous to each other (Furano, 2000). Interestingly, RT encoded by another member of LINE superfamily - R2 from arthropods, was documented to jump from one template to another *in vitro*, with R2-R2 chimeras being formed (Bibillo and Eickbush, 2004).

Furthermore, it is speculated that LTR-containing retrotransposons and SINEs themselves represent chimeric elements (Kramerov and Vassetzky, 2001; Kramerov and Vassetzky, 2005; Malik and Eickbush, 2001; Ohshima et al., 1996). A phylogenetic analysis of the ribonuclease H domain revealed that LTR-containing retroelements might have been formed as a fusion between DNA transposon and non-LTR retrotransposon (Malik and Eickbush, 2001). tRNA-derived SINEs likely descended from retroviral strong-stop DNAs (Ohshima et al., 1996). They consist of two regions: a conservative, including a tRNA promoter and a core domain, and a variable one similar to 3'-terminal sequence of different LINE families. The core domain of tRNA-like SINEs has conservative regions similar to fragments of lysine tRNA-primed retroviral LTRs. On the basis of these structural peculiarities it was suggested that tRNA-derived SINEs emerged due to the integration of retroviral strong-stop DNA into the LINE 3'-terminal part. The RE formed could be transcribed by RNA polymerase III and spread through the genome. Such a mechanism of SINE formation could also explain how these elements can transpose in the genome. Namely, it seems very likely that they recruited the enzymatic machinery from LINEs through a common "tail" sequence (Ohshima et al., 1996).

2.2.2. Human-specific hybrid family CpG-SVA

Detailed structural analysis of the human specific SVA retrotransposons revealed 76 elements of an unusual structure. At the 5' termini these elements carried copies of the first exon of *MAST2* gene, whereas at the 3' end - SVA retrotransposon sequences. The border between exonic and SVA parts was located exactly between canonical acceptor splice site AG from exonic part and non-canonical donor splice-site CC from SVA-part (396 position in the SVA consensus sequence). Lengths of both parts of chimeric elements significantly varied: from 35 to 383 bp for the 5'-terminal part and from 662 to 4255 bp for the 3' terminal part. The border between the two parts was constant in all the chimeras (Figure 5). On the 3' terminus, the chimeras harbored a poly (A) sequence of variable length. These bipartite elements were flanked by 12-18 bp long direct repeats. In one case the length of direct repeats was unusually big (131 bp). Presence of the direct repeats surrounding chimeric inserts suggets implication of L1 retrotranspositional machinery in their formation, whereas poly (A) sequence indicates that retrotransposed RNA was transcribed by RNA polymerase II. The identified family of chimeric REs was called "CpG-SVA" because its 5' terminal part complementary to the first exon of *MAST2* gene included a CpG island sequence. CpG-SVA elements were found only in human genomic DNA, whereas separately both SVA retrotransposons and *MAST2* exon sequence exist in the genomes of all great apes. Therefore, CpG-

SVA may be regarded as a new human specific family of retrotransposons (Bantysh and Buzdin, 2009).

Two other papers describing the same family of hybrid retrotransposons (CpG-SVA) have been simultaneously published, where this family was termed either "MAST2-SVA" (Hancks et al., 2009) or "SVA-F1" (Damert et al., 2009).

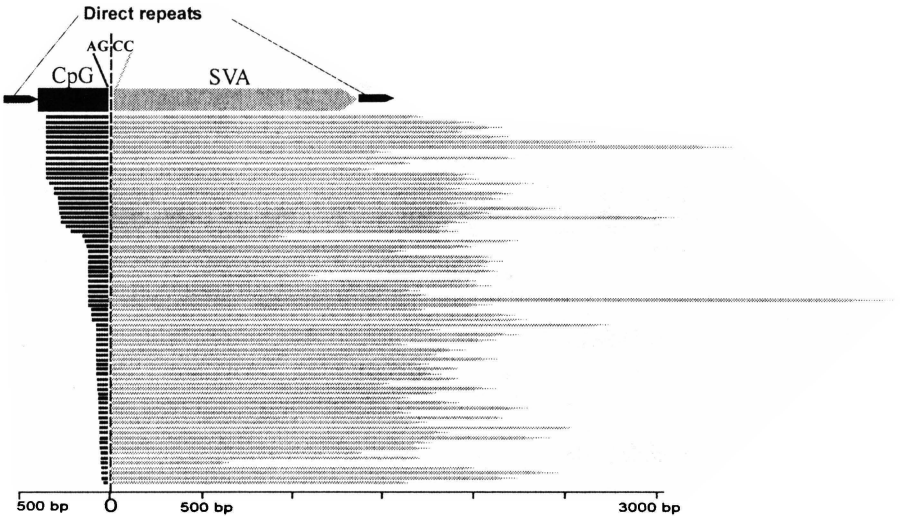


Figure 5. Structure of chimeric CpG-SVA retrotransposons. CpG-SVA Inserts are flanked by direct repeats. Lengths of 5' terminal (exonic) part vary from 35 to 383 bp, lengths of 3' (SVA-derived) part vary from 662 to 4255 bp. 5' Terminal parts are homologous to the first exon of *MAST2* gene, 3' terminal parts - to SVA retrotransposon. Junction point between the two parts is identical in all CpG-SVA elements (canonical splice acceptor site AG from the side of exonic part and non-canonical splice donor site CC from the side of SVA). All SVA fragments start from the position 396 of the SVA consensus sequence.

Basing on the structural features of the identified CpG-SVA family members, we purposed a mechanism for their formation (Fig. 6). At the first stage, SVA retrotransposon most probably has inserted into the first intron of *MAST2* gene in the sense orientation. After that there was formed an aberrant RNA driven by *MAST2* promoter and terminally processed using SVA polyadenylation signal. This RNA was further spliced which resulted in a fusion of the first exon of *MAST2* with a 3'-terminal fragment of an SVA (starting from 393 nucleotide of the SVA consensus sequence). This spliced chimeric RNA was then reverse transcribed by the L1 retrotranspositional machinery followed by integration of a nascent cDNA into the genome. This resulted to emerging of the master copy of CpG-SVA inserted into human DNA and flanked by direct repeats. The newly Inserted CpG-SVA element appeared to be transcriptionally active, possible due to the enclosed CpG-islet, and gave rise to a new family of REs.

This hypothesis is supported by the observation that there is the canonical *MAST2* gene acceptor splice site AG of on the border between the *MAST2*- and SVA-derived fragments. The putative donor splice site CC whithin an SVA is not canonical, what may be explained by the peculiarities of *MAST2* exon-intronic structure where non-canonical splice sites form the majority (Fig. 6).

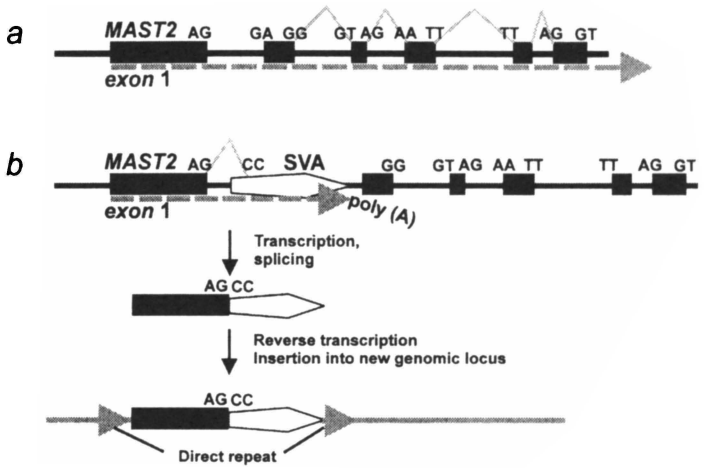


Figure 6. Proposed mechanism of CpG-SVA family formation. a – schematic representation of genomic locus comprising human gene *MAST2*. Dotted arrow designates transcriptional direction, exons and splice sites are shown. b – Insert of an SVA retrotransposon in the sense orientation has changed gene exon-intronic structure and gave rise to aberrantly spliced mRNA polyadenylated at SVA sequence. Copy of this mRNA has inserted into a new locus of human genome and gave rise to CpG-SVA family that continued proliferation in human DNA. However, the ancestral allele of *MAST2* gene comprising SVA insert was lost due to the negative selection.

Interestingly, at present there is no fixed SVA insert into *MAST2* gene intron in the human genome. Apparently, an ancestral allele containing the above SVA element in gene intron was eliminated by the negative selection as it could not provide functional *MAST2* mRNA formation because of the aberrant splicing of transcripts and/or preliminary polyadenilation on the SVA sequence.

We have found among the CpG-SVA elements several cases of 5' and 3' transduction of unrelated genomic DNA, proven by the mapping of the enclosing direct repeats. As in the classical 3' transduction mechanism, it is likely that the downstream genomic fragments were captured due to "getting through" of SVA polyadenilation signals by the RNA polymerase II complex with the subsequent termination on any downstream sequence. In case of 5' CpG-SVA transduction, there was apparently transcription of CpG-SVA elements initiated from upstream genomic promoters. Overall, we identified 18

and 11 cases of the 5' and 3' CpG-SVA transductions, respectively. The size of transferred genomic sequence differed from 8 to 854 bp for 5'- and from 141 to 734 bp for 3' transduction events. Remarkably, four CpG-SVA elements contained both 5' and 3' transduced sequences. These four elements were highly identical and consisted of 364 bp long *MAST2* exon and 2143-3361 bp long SVA sequences. SVA length variations were caused by the Instability its internal satellite repeat modules. The double transducer CpG-SVAs were flanked by Alu sequence (member of evolutionally ancient AluSc family) at the 5'-termini and by the 400 bp long sequence including evolutionally ancient AluSp element at the 3' ends. These structure similarities evidence common ancestry of these four elements from a single progenitor CpG-SVA element.

Once the exonic parts of the chimeras varied in length, but not in their primary structure, the SVA-derived parts had very different both lengths and primary structure. In the SVA parts there were different genetic changes like insertions, deletions, duplications, quantitative changes in tandem repeat composition and even insertions of retrotransposons. Together with the presence of transduced genomic sequences, this enabled us to construct phylogenetic tree for the members of CpG-SVA family to trace their reciprocal neighborhood. According to the primary structure similarity, CpG-SVA elements were grouped into three major branches (Fig. 3). Interestingly, although there was a kind of correlation between the size of "exonic" part and sequence localization on the tree, all three above brunches contained elements having exonic parts of very different lengths. There was also no connection between the position on a tree and lengths of the SVA parts. In several cases different tree brunches were including elements with the exactly same lengths of exonic part. For example, brunch 2 contained one CpG-SVA element with 364 bp long exonic part, whereas brunch 1 – five such elements. Exonic parts of seven elements from brunch 2 and of one element from brunch 3 were 148 bp long. There were also similar coincidences for the lengths 64, 76, 88 and 361 bp. These coincidences of exonic part sizes evidence that there were multiple independent events when CpG-SVA elements with identical exonic parts were formed.

The observed peculiarities of distribution of lengths of CpG-SVA exonic parts may be explained by the following factors: (1) there could be multiple functional transcription start sites whithin CpG-SVA, or (2) in some cases reverse transcription of the CpG-SVA RNA could terminate before the complete copying of the template has finished. The resulting shortened CpG-SVA inserts could, in turn, generate new elements having even shorter exonic parts, etc.

What are the functions of exonic part of CpG-SVA? Considering that (1) the first exon of *MAST2* gene includes CpG island, (2) CpG islands usually play

major roles in gene transcriptional regulation, and (3) *MAST2* is strongly upregulated in testis, It can be hypothesized that the exonic part provides increased transcription of CpG-SVA family members in testis. This may be benificial for the CpG-SVA famly as it facilitates fixation of new inserts in the genome. To be fixed, RE insertion must occur into germ line cells, *e.g.* those localized in testis. Indeed, in terms of proliferation in the genome, the evolutionary young family CpG-SVA should be considered as very successful one: offsprings of only one among more than 1000 SVA copies that resided in human DNA at that time (i.e. < 0.1%) have generated 76 new fixed inserts (~9% of all 860 human specified SVA elements) (Bantysh and Buzdin, 2009). Experimental investigation of this hypothesis will be a matter of our further studies.

2.3. FUNCTIONAL CHARACTERIZATION OF A FAMILY OF HUMAN SPECIFIC ENDOGENOUS RETROVIRUSES HERV-K(HML-2)

2.3.1. Identification of human specific promoters

Promoter activity of human specific LTRs was investigated in both *in vitro* and *in vivo* assays. In transient transfection experiments with the luciferase or GFP reporter genes, the same human specific element from contig L47334 displayed very low promoter activity in three of the ten cell lines tested, moderate activity (10-20% of the SV40 early promoter) was observed in six cell lines and, finally, the maximal value of ~100% of SV40 promoter activity was obtained in Tera-1 cells, similarly to the above enhancer activity tests (Domansky et al., 2000). In the experiments by Lavie et al (Lavie et al., 2005), five human specific proviral 5' LTRs have demonstrated the promoter strengths as high as 5-15% of the cytomegalovirus (CMV) promoter activity in Tera-1 cells (AP000776 – 15% of CMV promoter expression, AC025757 – 9%, AC072054 – 8%, AC025420 – 6% and AL590785 – 5%). The authors have demonstrated that the promoter activities of these elements directly depend on the methylation status of their CpG dinucleotides. Interestingly, the same five LTRs were strongly transcriptionally repressed in T47D cells (Lavie et al., 2005).

In *in vivo* experiments, 5' RACE (rapid amplification of cDNA ends) – based mapping of transcriptional start sites for five actively transcribed human specific LTRs provided evidence for the presence of two functional promoter regions within the LTR sequence (Kovalskaya et al., 2006). Both promoters posess TATA box motif and other upstream regulatory sequences. The first promoter was the canonical element located in the LTR U3 region, whereas the second one was mapped in the very 3' terminus of the LTR R region. Both promoters appeared to be active in solitary LTRs and in full-length proviruses.

Surprisingly, this second non-canonical element was even more active than the classical U3-located retroviral promoter. Therefore, the R region is excluded from most transcripts initiated on LTRs, whereas a classical retroviral life cycle model implies that the transcription is driven from between the LTR U3 and R elements (first promoter), and the R transcript is a 5'-terminal component of the newly synthesized proviral RNA. Such a mode of proviral DNA transcription is a basis of the life cycle that provides the possibility of template jumps during proviral RNA reverse transcription. A shift of the transcriptional start site can be explained by the presence of at least two alternative promoters within the LTR, one of which is normally used for viral gene expression, and the other for transcription of retrotransposition-competent copies of the integrated provirus. The latter type of transcripts is supposed to be far less abundant, what basically corresponds to the above observations. It should be mentioned that alternative promoters with unknown functions were found earlier for many other retrotransposons (Buzdin, 2004; Deininger et al., 2003; Nigumann et al., 2002). Recently, we performed the comprehensive study of the expression of human specific LTRs *in vivo* in human germ-line tissue (testicular parenchyma) and in the corresponding tumor (seminoma) sampled from the same patient (Buzdin et al., 2006a). These were chosen because of markedly high endogenous retroviral transcriptional activity in germ-line cells, which is most probably needed to make *de novo* retroviral integrations inheritable (Lower et al., 1996; Prudhomme et al., 2005). To this end, a new experimental technique that makes it possible to detect repetitive element own promoter activity has been developed (Buzdin et al., 2006b). This technique, termed GREM (genomic repeat expression monitor), combines the advantages of 5'-RACE and nucleic acid hybridization techniques. GREM is based on hybridization of total pools of cDNA 5' terminal parts to genome wide pools of repetitive elements flanking DNA, followed by selective PCR amplification of the resulting hybrid cDNA-genome duplexes. A library of cDNA/genomic DNA hybrid molecules obtained in such a way can be used as a set of tags for individual transcriptionally active repetitive elements (Buzdin et al., 2006b). The method is both quantitative and qualitative, as the number of tags is proportional to the content of mRNA driven from the corresponding promoter active repetitive element. The GREM outcome was a set of amplified cDNA/genomic DNA heteroduplexes, below referred to as Expressed LTR Tags (ELTs), which were further cloned and sequenced. This study was the first detailed characterization of the functional promoters provided by a particular group of genomic repetitive elements. The data obtained in such a way suggest that at least 45% of human specific LTRs possessed promoter activity, and a total of 60 new human promoters have been identified. Individual LTRs were expressed at markedly different levels ranging from ~0.001 to ~3% of the housekeeping beta-actin gene transcript level.

Although HS elements formed several subclusters on a phylogenetic tree (Buzdin et al., 2003b; Medstrand and Mager, 1998), no clear correlation between LTR primary structure and transcriptional activity was found. In contrast, the LTR status (solitary, 5' or 3' proviral) was an important factor affecting LTR activity: promoter strengths of solitary and 3' proviral LTRs were almost identical in both tissues, whereas 5' proviral LTRs displayed higher promoter activity (~2-fold and ~5-fold greater in testicular parenchyma and seminoma, respectively). These data suggest that a proviral sequence harbors some yet unknown downstream regulatory elements that provide significantly higher 5' LTR expression, especially in seminoma (Buzdin et al., 2006a; Buzdin et al., 2006b). Another important factor affecting promoter activity was the LTR distance from genes: the relative content of promoter-active LTRs in gene-rich regions was significantly higher than in gene-poor genomic loci.

The data obtained suggest also a selective suppression of transcription in both tissues for proviral 3' LTRs located in gene introns. Such a transcriptional suppression might be aimed at silencing of the proviral gene expression in gene-rich regions. In testicular parenchyma, the promoter strength of intronically located solitary LTRs was also significantly decreased. This may suggest yet unknown mechanism(s) for selective suppression of "extra" promoters generated due to mutations or viral integrations and located within gene introns or very closely to genes. Such a mechanism might minimize possible destructive effects of undesirable transcription. Many transcriptionally competent LTRs were mapped near known human genes, and as many as 86-90% of all genes located in close proximity to promoter active LTRs are known to be transcribed in testis. However, in general no clear-cut correlation was observed between transcriptional activities of genes and closely located LTRs (Buzdin et al., 2006a). Overall, LTRs provided at least 60 functional human specific promoters for host non-repetitive DNA, that are transcribed at different levels ranging from ~0.001 to ~3% of beta-actin transcript level.

2.3.2. Antisense regulation of functional genes by the human specific HERV-K(HML-2) elements

Later on, we reported the first evidence for the human specific antisense regulation of gene activity occurring due to promoter activity of HERV-K(HML-2) endogenous retroviral inserts (Gogvadze and Buzdin, 2009; Gogvadze et al., 2009). Human-specific LTRs located in the introns of genes *SLC4A8* (for sodium bicarbonate cotransporter) and *IFT172* (for intraflagellar transport protein 172) *in vivo* generate transcripts that are complementary to

exons whithin the corresponding mRNAs in a variety of human tissues (Fig. 7). As shown by using 5'RACE technique (rapid amplification of cDNA ends), in both cases the LTR-promoted transcription starts whithin the same position of the LTR consensus sequence, which coincides with the previously reported HERV-K (HML-2) LTR transcriptional start site (Kovalskaya et al., 2006).

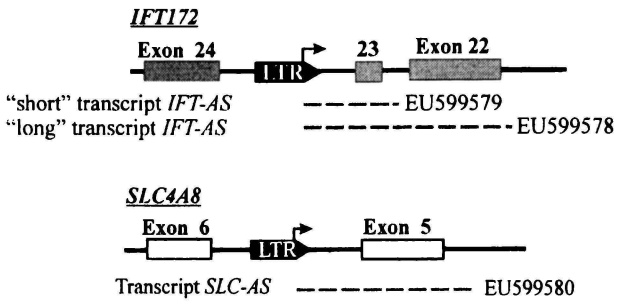


Figure 7. Types of the antisense transcripts found and their corresponding accession numbers.

The effect of the antisense transcript overexpression on the mRNA level of the corresponding genes was investigated using quantitative real-time RT-PCR. Almost four-fold increase in *SLC-AS* expression led to 3.9-fold decrease of *SLC4A8* mRNA level, and overexpression of *IFT-AS* transcript 2.9-fold reduced the level of *IFT172* mRNA. In all cases the level of the antisense RNAs in the transfected cells was close to or lower than in many human tissues (Gogvadze et al., 2009). Similarly, intronically-located representatives of an LTR retrotransposon family from rice genome called Dasheng likely regulate tissue-specific expression of several adjascent functional genes *via* antisense transcripts driven by the LTRs (Kashkush and Khasdan, 2007).

2.3.3. Enhancer activity of human specific HERV-K(HML-2)

HERV-K (HML-2) LTR sequence harbors a complete set of regulatory elements required for regulation of the retroviral transcription *in vivo* and include a functional enhancer element including multiple transcription factor binding sites. HERV-K (HML-2) LTR enhancer activity was extensively studied *in vitro*, mostly for non-human specific members (Domanskii et al., 2002; Illarionova et al., 2007; Ruda et al., 2004), with the only exception of the human specific solitary LTR from the genomic contig L47334 (Ruda et al., 2004). In transient transfection experiments on a panel of 10 mammalian cell lines, this LTR has demonstrated enhancer activity only in Tera-1 human testicular embryonal carcinoma cells (thus showing ~8-fold increase in

luciferase expression, as compared to control plasmid lacking the enhancer element) (Ruda et al., 2004).

In our recent studies, we found that ~ one-third of all human specific HERV-K (HML-2) LTRs are located in the close gene neighborhood. Nine such elements reside in the upstream regions of known human genes, close to transcriptional start site (*i.e.* at the distance less than 5 kb). In our experiments, three elements over nine have shown a strong enhancer effect in cell culture tests (up to 9-fold increase in transcriptional activity). However, only one element, located upstream human gene *PRODH*, has demonstrated a correlation between the enhancer activities *in vitro* and *in vivo*. In the case of two other elements, the LTR inserts were deeply methylated in all the investigated tissues. In contrast, the LTR from *PRODH* region was mostly unmethylated in genomic DNAs of human brain and spinal cord. Our further studies revealed that the LTR enhancer activity is fully regulated by the methylation: the higher is the level of the methylation, the weaker is the LTR enhancer activity, and vice versa. Importantly, *PRODH* promoter is unmethylated in all the tissues, and this gene is transcribed predominantly in the central nervous system (CNS). In the experiments with the mouse brain progenitor cells, we have shown that *in vitro* the LTR insert has a strong enhancer activity on the *PRODH* promoter, thus 5-fold increasing transcriptional level of a reporter gene. Furthermore, we have identified a family of transcriptional factors SRY/SOX, that are the most likely candidates for being the LTR activity mediators in germ cells and in the CNS.

PRODH encodes a CNS-specific isoform of the proline dehydrogenase. Unlike the liver isoform, *PRODH* is involved not only in the proline catabolism, but, mostly, in the synthesis of neuromediators like dopamine, GABA, aspartate and glutamate. The deficiency in PRODH activity causes first-type hyperprolinemia, that is frequently linked with severe cognitive disorders and CNS malfunctions, and, in several documented cases, with schizophrenia. Due to its important functions, *PRODH* expression is tightly regulated in human brains, and its expression profile in humans has little in common with the rodent ones. It should be noted, that *PRODH* promoter sequence itself is highly conserved among the mammalians, and the major structural distinction of the *PRODH* upstream region in human, rat, mouse and chimpanzee is the presence of the HERV-K (HML-2) LTR insert in human.

3. Concluding remarks

Thus, the detailed analysis of a small fraction of human specific transposable elements revealed that they may regulate our genes by acting both in *cis* (as promoters and enhancers) and in *trans* (as antisense regulators and

RNA recombination hotspots). At least three genes have been identified that are the subjects of a human-specific regulation by the TEs. Considering that only a relatively small portion of the human specific TEs was thoroughly analyzed to the date (~2% of all human specific TEs), one can expect that in the future the detailed genome-wide functional characterization of all human-specific TEs will make it possible to identify tens- or hundreds of genes having unique for human expression profiles. This knowledge, hopefully, at least partly will help us to answer the question "What makes us humans?" ... On the molecular level, of course.

Acknowledgments

The authors were sponsored by the Russian Foundation for Basic Research grants 09-04-12302 & 10-04-00593-a, by the President of the Russian Federation grant MD- 480.2010.4 and by the Program "Molecular and Cellular Biology" of the Presidium of the Russian Academy of Sciences. A.Buzdin presentation was supported by the NATO fellowship.

References

Babushok, D. V., Ostertag, E. M., Courtney, C. E., Choi, J. M., and Kazazian, H. H., Jr. (2006). L1 integration in a transgenic mouse model. *Genome Res.*. **16,** 240-250.

Bantysh, O. B., and Buzdin, A. A. (2009). Novel family of human transposable elements formed due to fusion of the first exon of gene MAST2 with retrotransposon SVA. *Biochemistry (Moscow)* **74,** 1393-1399.

Batzer, M. A., Schmid, C. W., and Deininger, P. L. (1993). Evolutionary analyses of repetitive DNA sequences. *Methods Enzymol.* **224,** 213-232.

Bibillo, A., and Eickbush, T. H. (2004). End-to-end template jumping by the reverse transcriptase encoded by the R2 retrotransposon. *J. Biol. Chem.* **279,** 14945-14953.

Boissinot, S., Chevret, P., and Furano, A. V. (2000). L1 (LINE-1) retrotransposon evolution and amplification in recent human history. *Mol. Biol. Evol.* **17,** 915-928.

Boissinot, S., Davis, J., Entezam, A., Petrov, D., and Furano, A. V. (2006). Fitness cost of LINE-1 (L1) activity in humans. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* **103,** 9590-9594.

Borodulina, O. R., and Kramerov, D. A. (2008). Transcripts synthesized by RNA polymerase III can be polyadenylated in an AAUAAA-dependent manner. *RNA* **14,** 1865-1873.

Brosius, J. (1999a). Genomes were forged by massive bombardments with retroelements and retrosequences. *Genetica* **107,** 209-238.

Brosius, J. (1999b). RNAs from all categories generate retrosequences that may be exapted as novel genes or regulatory elements. *Gene* **238,** 115-134.

Buzdin, A. (2006). Transposable elements and their use for target site specific gene delivery. *Current Pharmacogenomics* **4,** 1-8.

Buzdin, A. (2007). Human-specific endogenous retroviruses. *ScientificWorldJournal* **7,** 1848-1868.

Buzdin, A., Gogvadze, E., Kovalskaya, E., Volchkov, P., Ustyugova, S., Illarionova, A., Fushan, A., Vinogradova, T., and Sverdlov, E. (2003a). The human genome contains many types of chimeric retrogenes generated through in vivo RNA recombination. *Nucleic Acids Res.* **31,** 4385-4390.

Buzdin, A., Gogvadze, E., and Lebrun, M. H. (2007). Chimeric retrogenes suggest a role for the nucleolus in LINE amplification. *FEBS Lett.* **581,** 2877-2882.

Buzdin, A., Kovalskaya-Alexandrova, E., Gogvadze, E., and Sverdlov, E. (2006a). At least 50% of human-specific HERV-K (HML-2) long terminal repeats serve in vivo as active promoters for host nonrepetitive DNA transcription. *J. Virol.* **80,** 10752-10762.

Buzdin, A., Kovalskaya-Alexandrova, E., Gogvadze, E., and Sverdlov, E. (2006b). GREM, a technique for genome-wide isolation and quantitative analysis of promoter active repeats. *Nucleic Acids Res.* **34,** e67.

Buzdin, A., Ustyugova, S., Gogvadze, E., Vinogradova, T., Lebedev, Y., and Sverdlov, E. (2002). A new family of chimeric retrotranscripts formed by a full copy of U6 small nuclear RNA fused to the 3' terminus of 11. *Genomics* **80,** 402-406.

Buzdin, A., Ustyugova, S., Khodosevich, K., Mamedov, I., Lebedev, Y., Hunsmann, G., and Sverdlov, E. (2003b). Human-specific subfamilies of HERV-K (HML-2) long terminal repeats: three master genes were active simultaneously during branching of hominoid lineages(small star, filled). *Genomics* **81,** 149-156.

Buzdin, A., Vinogradova, T., Lebedev, Y., and Sverdlov, E. (2005). Genome-wide experimental identification and functional analysis of human specific retroelements. *Cytogenet. Genome Res..* **110,** 468-474.

Buzdin, A. A. (2004). Retroelements and formation of chimeric retrogenes. *Cell. Mol. Life Sci.* **61,** 2046-2059.

Chen, C., Ara, T., and Gautheret, D. (2009). Using Alu elements as polyadenylation sites: A case of retroposon exaptation. *Mol. Biol. Evol.* **26,** 327-334.

Chen, F. C., Chen, C. J., Li, W. H., and Chuang, T. J. (2007). Human-specific insertions and deletions inferred from mammalian genome sequences. *Genome Res.* **17,** 16-22.

Chou, H. H., Takematsu, H., Diaz, S., Iber, J., Nickerson, E., Wright, K. L., Muchmore, E. A., Nelson, D. L., Warren, S. T., and Varki, A. (1998). A mutation in human CMP-sialic acid hydroxylase occurred after the Homo-Pan divergence. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* **95,** 11751-11756.

Conley, A. B., Miller, W. J., and Jordan, I. K. (2008a). Human cis natural antisense transcripts initiated by transposable elements. *Trends Genet.* **24,** 53-56.

Conley, A. B., Piriyapongsa, J., and Jordan, I. K. (2008b). Retroviral promoters in the human genome. *Bioinformatics* **24,** 1563-1567.

consortium, C. s. a. a. (2005). Initial sequence of the chimpanzee genome and comparison with the human genome. *Nature* **437,** 69-87.

Cooper, G. M., Brudno, M., Green, E. D., Batzoglou, S., and Sidow, A. (2003). Quantitative estimates of sequence divergence for comparative analyses of mammalian genomes. *Genome Res.* **13,** 813-820.

Copeland, C. S., Mann, V. H., and Brindley, P. J. (2007). Both sense and antisense strands of the LTR of the Schistosoma mansoni Pao-like retrotransposon Sinbad drive luciferase expression. *Mol Genet Genomics* **277,** 161-170.

Cordaux, R., Hedges, D. J., Herke, S. W., and Batzer, M. A. (2006). Estimating the retrotransposition rate of human Alu elements. *Gene* **373,** 134-137.

Cutter, A. D., Good, J. M., Pappas, C. T., Saunders, M. A., Starrett, D. M., and Wheeler, T. J. (2005). Transposable element orientation bias in the Drosophila melanogaster genome. *J. Mol. Evol.* **61,** 733-741.

Damert, A., Raiz, J., Horn, A. V., Lower, J., Wang, H., Xing, J., Batzer, M. A., Lower, R., and Schumann, G. G. (2009). 5'-Transducing SVA retrotransposon groups spread efficiently throughout the human genome. *Genome Res.* **19,** 1992-2008.

Deininger, P. L., Moran, J. V., Batzer, M. A., and Kazazian, H. H., Jr. (2003). Mobile elements and mammalian genome evolution. *Curr. Opin. Genet. Dev.* **13,** 651-658.

Dewannieux, M., Esnault, C., and Heidmann, T. (2003). LINE-mediated retrotransposition of marked Alu sequences. *Nat. Genet.* **35,** 41-48.

Domanskii, A. N., Akopov, S. B., Lebedev Iu, B., Nikolaev, L. G., and Sverdlov, E. D. (2002). [Enhancer activity of solitary long terminal repeat of the human endogenous retrovirus of the HERV-K family]. *Bioorg. Khim.* **28,** 341-345.

Domansky, A. N., Kopantzev, E. P., Snezhkov, E. V., Lebedev, Y. B., Leib-Mosch, C., and Sverdlov, E. D. (2000). Solitary HERV-K LTRs possess bi-directional promoter activity and contain a negative regulatory element in the U5 region. *FEBS Lett.* **472,** 191-195.

Dunn, C. A., Romanish, M. T., Gutierrez, L. E., van de Lagemaat, L. N., and Mager, D. L. (2006). Transcription of two human genes from a bidirectional endogenous retrovirus promoter. *Gene* **366,** 335-342.

Ebersberger, I., Metzler, D., Schwarz, C., and Paabo, S. (2002). Genomewide comparison of DNA sequences between humans and chimpanzees. *Am. J. Hum. Genet.* **70,** 1490-1497.

Enard, W., Khaitovich, P., Klose, J., Zollner, S., Heissig, F., Giavalisco, P., Nieselt-Struwe, K., Muchmore, E., Varki, A., Ravid, R., Doxiadis, G. M., Bontrop, R. E., and Paabo, S. (2002). Intra- and interspecific variation in primate gene expression patterns. *Science* **296,** 340-343.

Fasken, M. B., and Corbett, A. H. (2005). Process or perish: quality control in mRNA biogenesis. *Nat. Struct. Mol. Biol.* **12,** 482-488.

Feuchter, A., and Mager, D. (1990). Functional heterogeneity of a large family of human LTR-like promoters and enhancers. *Nucleic Acids Res.* **18,** 1261-1270.

Fu, N., Drinnenberg, I., Kelso, J., Wu, J. R., Paabo, S., Zeng, R., and Khaitovich, P. (2007). Comparison of protein and mRNA expression evolution in humans and chimpanzees. *PLoS One* **2,** e216.

Fudal, I., Bohnert, H. U., Tharreau, D., and Lebrun, M. H. (2005). Transposition of MINE, a composite retrotransposon, in the avirulence gene ACE1 of the rice blast fungus Magnaporthe grisea. *Fungal Genet. Biol.* **42,** 761-772.

Furano, A. V. (2000). The biological properties and evolutionary dynamics of mammalian LINE-1 retrotransposons. *Prog. Nucleic Acid Res. Mol. Biol.* **64,** 255-294.

Gagneux, P., and Varki, A. (2001). Genetic differences between humans and great apes. *Mol. Phylogenet. Evol.* **18,** 2-13.

Galante, P. A., Vidal, D. O., de Souza, J. E., Camargo, A. A., and de Souza, S. J. (2007). Sense-antisense pairs in mammals: functional and evolutionary considerations. *Genome Biol.* **8,** R40.

Gilad, Y., Man, O., Paabo, S., and Lancet, D. (2003). Human specific loss of olfactory receptor genes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* **100,** 3324-3327.

Gilbert, N., Lutz, S., Morrish, T. A., and Moran, J. V. (2005). Multiple fates of L1 retrotransposition intermediates in cultured human cells. *Mol. Cell Biol.* **25,** 7780-7795.

Glaser, B., Yen, P. H., and Schempp, W. (1998). Fibre-fluorescence in situ hybridization unravels apparently seven DAZ genes or pseudogenes clustered within a Y-chromosome region frequently deleted in azoospermic males. *Chromosome Res.* **6,** 481-486.

Gogvadze, E., Barbisan, C., Lebrun, M. H., and Buzdin, A. (2007). Tripartite chimeric pseudogene from the genome of rice blast fungus Magnaporthe grisea suggests double template jumps during long interspersed nuclear element (LINE) reverse transcription. *BMC Genomics* **8,** 360.

Gogvadze, E., and Buzdin, A. (2009). Retroelements and their impact on genome evolution and functioning. *Cell. Mol. Life Sci.* **66,** 3727-3742.

Gogvadze, E., Stukacheva, E., Buzdin, A., and Sverdlov, E. (2009). Human specific modulation of transcriptional activity provided by endogenous retroviral inserts. *J. Virol.* **83,** 6098-6105.

Gogvadze, E. V., and Buzdin, A. A. (2005). New mechanism of retrogene formation in mammalian genomes: in vivo recombination during RNA reverse transcription. *Mol. Biol. (Mosk)* **39,** 364-373.

Gogvadze, E. V., Buzdin, A. A., and Sverdlov, E. D. (2005). Multiple template switches on LINE-directed reverse transcription: the most probable formation mechanism for the double and triple chimeric retroelements in mammals. *Bioorg. Khim.* **31,** 82-89.

Goodier, J. L., Ostertag, E. M., and Kazazian, H. H., Jr. (2000). Transduction of 3'-flanking sequences is common in L1 retrotransposition. *Hum. Mol. Genet.* **9,** 653-657.

Goodman, M. (1999). The genomic record of Humankind's evolutionary roots. *Am. J. Hum. Genet.* **64,** 31-39.

Gotea, V., and Makalowski, W. (2006). Do transposable elements really contribute to proteomes? *Trends Genet.* **22,** 260-267.

Hahn, Y., and Lee, B. (2006). Human-specific nonsense mutations identified by genome sequence comparisons. *Hum. Genet.* **119,** 169-178.

Haile-Selassie, Y. (2001). Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. *Nature* **412,** 178-181.

Hambor, J. E., Mennone, J., Coon, M. E., Hanke, J. H., and Kavathas, P. (1993). Identification and characterization of an Alu-containing, T-cell-specific enhancer located in the last intron of the human CD8 alpha gene. *Mol. Cell Biol.* **13,** 7056-7070.

Hancks, D. C., Ewing, A. D., Chen, J. E., Tokunaga, K., and Kazazian, H. H., Jr. (2009). Exon-trapping mediated by the human retrotransposon SVA. *Genome Res.* **19,** 1983-1991.

Hasler, J., Samuelsson, T., and Strub, K. (2007). Useful 'junk': Alu RNAs in the human transcriptome. *Cell. Mol. Life Sci.* **64,** 1793-1800.

Hayward, B. E., Zavanelli, M., and Furano, A. V. (1997). Recombination creates novel L1 (LINE-1) elements in Rattus norvegicus. *Genetics* **146,** 641-654.

Horvath, J. E., Viggiano, L., Loftus, B. J., Adams, M. D., Archidiacono, N., Rocchi, M., and Eichler, E. E. (2000). Molecular structure and evolution of an alpha satellite/non-alpha satellite junction at 16p11. *Hum. Mol. Genet.* **9,** 113-123.

Huh, J. W., Kim, D. S., Kang, D. W., Ha, H. S., Ahn, K., Noh, Y. N., Min, D. S., Chang, K. T., and Kim, H. S. (2008). Transcriptional regulation of GSDML gene by antisense-oriented HERV-H LTR element. *Arch. Virol.* **153,** 1201-1205.

Illarionova, A. E., Vinogradova, T. V., and Sverdlov, E. D. (2007). Only those genes of the KIAA1245 gene subfamily that contain HERV(K) LTRs in their introns are transcriptionally active. *Virology* **358,** 39-47.

Irie, A., Koyama, S., Kozutsumi, Y., Kawasaki, T., and Suzuki, A. (1998). The molecular basis for the absence of N-glycolylneuraminic acid in humans. *J. Biol. Chem.* **273,** 15866-15871.

Jamain, S., Girondot, M., Leroy, P., Clergue, M., Quach, H., Fellous, M., and Bourgeron, T. (2001). Transduction of the human gene FAM8A1 by endogenous retrovirus during primate evolution. *Genomics* **78,** 38-45.

Jurka, J. (1997). Sequence patterns indicate an enzymatic involvement in integration of mammalian retroposons. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* **94,** 1872-1877.

Kakuo, S., Asaoka, K., and Ide, T. (1999). Human is a unique species among primates in terms of telomere length. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* **263,** 308-314.

Kandel, E. S., and Nudler, E. (2002). Template switching by RNA polymerase II in vivo. Evidence and implications from a retroviral system. *Mol. Cell* **10,** 1495-1502.

Kashkush, K., and Khasdan, V. (2007). Large-scale survey of cytosine methylation of retrotransposons and the impact of readout transcription from long terminal repeats on expression of adjacent rice genes. *Genetics* **177,** 1975-1985.

Kazazian, H. H., Jr. (2004). Mobile elements: drivers of genome evolution. *Science* **303,** 1626-1632.

Kehrer-Sawatzki, H., and Cooper, D. N. (2007). Structural divergence between the human and chimpanzee genomes. *Hum. Genet.* **120,** 759-778.

Kjellman, C., Sjogren, H. O., Salford, L. G., and Widegren, B. (1999). HERV-F (XA34) is a full-length human endogenous retrovirus expressed in placental and fetal tissues. *Gene* **239,** 99-107.

Kovalskaya, E., Buzdin, A., Gogvadze, E., Vinogradova, T., and Sverdlov, E. (2006). Functional human endogenous retroviral LTR transcription start sites are located between the R and U5 regions. *Virology* **346,** 373-378.

Kramerov, D. A., and Vassetzky, N. S. (2001). Structure and origin of a novel dimeric retroposon B1-diD. *J. Mol. Evol.* **52,** 137-143.

Kramerov, D. A., and Vassetzky, N. S. (2005). Short retroposons in eukaryotic genomes. *Int. Rev. Cytol.* **247,** 165-221.

Lander, E. S., Linton, L. M., Birren, B., Nusbaum, C., Zody, M. C., Baldwin, J., Devon, K., Dewar, K., Doyle, M., FitzHugh, W., Funke, R., Gage, D., Harris, K., Heaford, A., et al. (2001). Initial sequencing and analysis of the human genome. *Nature* **409,** 860-921.

Lane, R. P., Cutforth, T., Young, J., Athanasiou, M., Friedman, C., Rowen, L., Evans, G., Axel, R., Hood, L., and Trask, B. J. (2001). Genomic analysis of orthologous mouse and human olfactory receptor loci. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* **98,** 7390-7395.

Lavie, L., Kitova, M., Maldener, E., Meese, E., and Mayer, J. (2005). CpG methylation directly regulates transcriptional activity of the human endogenous retrovirus family HERV-K(HML-2). *J. Virol.* **79,** 876-883.

Lebedev, Y. B., Amosova, A. L., Mamedov, I. Z., Fisunov, G. Y., and Sverdlov, E. D. (2007). Most recent AluY insertions in human gene introns reduce the content of the primary transcripts in a cell type specific manner. *Gene* **390,** 122-129.

Lee, J., Cordaux, R., Han, K., Wang, J., Hedges, D. J., Liang, P., and Batzer, M. A. (2007). Different evolutionary fates of recently integrated human and chimpanzee LINE-1 retrotransposons. *Gene* **390,** 18-27.

Lee, J. Y., Ji, Z., and Tian, B. (2008). Phylogenetic analysis of mRNA polyadenylation sites reveals a role of transposable elements in evolution of the 3'-end of genes. *Nucleic Acids Res.* **36,** 5581-5590.

Lev-Maor, G., Ram, O., Kim, E., Sela, N., Goren, A., Levanon, E. Y., and Ast, G. (2008). Intronic Alus influence alternative splicing. *PLoS Genet.* **4,** e1000204.

Levy, A., Sela, N., and Ast, G. (2008). TranspoGene and microTranspoGene: transposed elements influence on the transcriptome of seven vertebrates and invertebrates. *Nucleic Acids Res.* **36,** D47-52.

Lin, L., Shen, S., Tye, A., Cai, J. J., Jiang, P., Davidson, B. L., and Xing, Y. (2008). Diverse splicing patterns of exonized Alu elements in human tissues. *PLoS Genet.* **4,** e1000225.

Livak, K. J., Rogers, J., and Lichter, J. B. (1995). Variability of dopamine D4 receptor (DRD4) gene sequence within and among nonhuman primate species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* **92,** 427-431.

Long, Q., Bengra, C., Li, C., Kutlar, F., and Tuan, D. (1998). A long terminal repeat of the human endogenous retrovirus ERV-9 is located in the 5' boundary area of the human beta- globin locus control region. *Genomics* **54,** 542-555.

Lower, R., Lower, J., and Kurth, R. (1996). The viruses in all of us: characteristics and biological significance of human endogenous retrovirus sequences. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* **93,** 5177-5184.

Mager, D. L., Hunter, D. G., Schertzer, M., and Freeman, J. D. (1999). Endogenous retroviruses provide the primary polyadenylation signal for two new human genes. *Genomics* **59,** 255-263.

Makalowski, W. (2000). Genomic scrap yard: how genomes utilize all that junk. *Gene* **259,** 61-67.

Makalowski, W., Mitchell, G. A., and Labuda, D. (1994). Alu sequences in the coding regions of mRNA: a source of protein variability. *Trends Genet.* **10,** 188-193.

Malik, H. S., and Eickbush, T. H. (2001). Phylogenetic analysis of ribonuclease H domains suggests a late, chimeric origin of LTR retrotransposable elements and retroviruses. *Genome Res.* **11,** 1187-1197.

Martin, S. L. (2006). The ORF1 Protein Encoded by LINE-1: Structure and Function During L1 Retrotransposition. *J. Biomed. Biotechnol.* **2006,** 45621.

Matlik, K., Redik, K., and Speek, M. (2006). L1 antisense promoter drives tissue-specific transcription of human genes. *J. Biomed. Biotechnol.* **2006,** 71753.

Medstrand, P., and Mager, D. L. (1998). Human-specific integrations of the HERV-K endogenous retrovirus family. *J. Virol.* **72,** 9782-9787.

Medstrand, P., van de Lagemaat, L. N., and Mager, D. L. (2002). Retroelement distributions in the human genome: variations associated with age and proximity to genes. *Genome Res.* **12,** 1483-1495.

Meneveri, R., Agresti, A., Rocchi, M., Marozzi, A., and Ginelli, E. (1995). Analysis of GC-rich repetitive nucleotide sequences in great apes. *J. Mol. Evol.* **40,** 405-412.

Mills, R. E., Bennett, E. A., Iskow, R. C., Luttig, C. T., Tsui, C., Pittard, W. S., and Devine, S. E. (2006). Recently mobilized transposons in the human and chimpanzee genomes. *Am. J. Hum. Genet.* **78,** 671-679.

Moran, J. V., DeBerardinis, R. J., and Kazazian, H. H., Jr. (1999). Exon shuffling by L1 retrotransposition. *Science* **283,** 1530-1534.

Morrish, T. A., Gilbert, N., Myers, J. S., Vincent, B. J., Stamato, T. D., Taccioli, G. E., Batzer, M. A., and Moran, J. V. (2002). DNA repair mediated by endonuclease-independent LINE-1 retrotransposition. *Nat. Genet.* **31,** 159-165.

Nadezhdin, E. V., Vinogradova, T. V., and Sverdlov, E. D. (2001). Interspecies subtractive hybridization of cDNA from human and chimpanzee brains. *Dokl. Biochem. Biophys.* **381,** 415-418.

Nickerson, E., and Nelson, D. L. (1998). Molecular definition of pericentric inversion breakpoints occurring during the evolution of humans and chimpanzees. *Genomics* **50,** 368-372.

Nigumann, P., Redik, K., Matlik, K., and Speek, M. (2002). Many human genes are transcribed from the antisense promoter of L1 retrotransposon. *Genomics* **79,** 628-634.

Nishihara, H., Smit, A. F., and Okada, N. (2006). Functional noncoding sequences derived from SINEs in the mammalian genome. *Genome Res.* **16,** 864-874.

Ohshima, K., Hamada, M., Terai, Y., and Okada, N. (1996). The 3' ends of tRNA-derived short interspersed repetitive elements are derived from the 3' ends of long interspersed repetitive elements. *Mol. Cell Biol.* **16,** 3756-3764.

Osada, N., and Wu, C. I. (2005). Inferring the mode of speciation from genomic data: a study of the great apes. *Genetics* **169,** 259-264.

Ostertag, E. M., Goodier, J. L., Zhang, Y., and Kazazian, H. H., Jr. (2003). SVA elements are nonautonomous retrotransposons that cause disease in humans. *Am. J. Hum. Genet.* **73,** 1444-1451.

Pickeral, O. K., Makalowski, W., Boguski, M. S., and Boeke, J. D. (2000). Frequent human genomic DNA transduction driven by LINE-1 retrotransposition. *Genome Res.* **10,** 411-415.

Polavarapu, N., Marino-Ramirez, L., Landsman, D., McDonald, J. F., and Jordan, I. K. (2008). Evolutionary rates and patterns for human transcription factor binding sites derived from repetitive DNA. *BMC Genomics* **9,** 226.

Pollard, K. S., Salama, S. R., Lambert, N., Lambot, M. A., Coppens, S., Pedersen, J. S., Katzman, S., King, B., Onodera, C., Siepel, A., Kern, A. D., Dehay, C., Igel, H., Ares, M., Jr., Vanderhaeghen, P., and Haussler, D. (2006). An RNA gene expressed during cortical development evolved rapidly in humans. *Nature* **443,** 167-172.

Prabhakar, S., Noonan, J. P., Paabo, S., and Rubin, E. M. (2006). Accelerated evolution of conserved noncoding sequences in humans. *Science* **314,** 786.

Prudhomme, S., Bonnaud, B., and Mallet, F. (2005). Endogenous retroviruses and animal reproduction. *Cytogenet. Genome Res..* **110,** 353-364.

Roy-Engel, A. M., El-Sawy, M., Farooq, L., Odom, G. L., Perepelitsa-Belancio, V., Bruch, H., Oyeniran, O. O., and Deininger, P. L. (2005). Human retroelements may introduce intragenic polyadenylation signals. *Cytogenet. Genome Res..* **110,** 365-371.

Royle, N. J., Baird, D. M., and Jeffreys, A. J. (1994). A subterminal satellite located adjacent to telomeres in chimpanzees is absent from the human genome. *Nat. Genet.* **6,** 52-56.

Ruda, V. M., Akopov, S. B., Trubetskoy, D. O., Manuylov, N. L., Vetchinova, A. S., Zavalova, L. L., Nikolaev, L. G., and Sverdlov, E. D. (2004). Tissue specificity of enhancer and promoter activities of a HERV-K(HML-2) LTR. *Virus Res.* **104,** 11-16.

Ruvolo, M. (2004). Comparative primate genomics: the year of the chimpanzee. *Curr. Opin. Genet. Dev.* **14,** 650-656.

Sakaki, Y., Watanabe, H., Taylor, T., Hattori, M., Fujiyama, A., Toyoda, A., Kuroki, Y., Itoh, T., Saitou, N., Oota, S., Kim, C. G., Kitano, T., Lehrach, H., Yaspo, M. L., et al. (2003). Human versus chimpanzee chromosome-wide sequence comparison and its evolutionary implication. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* **68,** 455-460.

Sakate, R., Suto, Y., Imanishi, T., Tanoue, T., Hida, M., Hayasaka, I., Kusuda, J., Gojobori, T., Hashimoto, K., and Hirai, M. (2007). Mapping of chimpanzee full-length cDNAs onto the human genome unveils large potential divergence of the transcriptome. *Gene* **399,** 1-10.

Sela, N., Mersch, B., Gal-Mark, N., Lev-Maor, G., Hotz-Wagenblatt, A., and Ast, G. (2007). Comparative analysis of transposed element insertion within human and mouse genomes reveals Alu's unique role in shaping the human transcriptome. *Genome Biol.* **8,** R127.

Sen, S. K., Han, K., Wang, J., Lee, J., Wang, H., Callinan, P. A., Dyer, M., Cordaux, R., Liang, P., and Batzer, M. A. (2006). Human genomic deletions mediated by recombination between Alu elements. *Am. J. Hum. Genet.* **79,** 41-53.

Song, M., and Boissinot, S. (2007). Selection against LINE-1 retrotransposons results principally from their ability to mediate ectopic recombination. *Gene* **390,** 206-213.

Sorek, R., Ast, G., and Graur, D. (2002). Alu-containing exons are alternatively spliced. *Genome Res.* **12,** 1060-1067.

Sverdlov, E. D. (1998). Perpetually mobile footprints of ancient infections in human genome. *FEBS Lett.* **428,** 1-6.

Sverdlov, E. D. (2000). Retroviruses and primate evolution. *Bioessays* **22,** 161-171.

Swanstrom, R., Parker, R. C., Varmus, H. E., and Bishop, J. M. (1983). Transduction of a cellular oncogene: the genesis of Rous sarcoma virus. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* **80,** 2519-2523.

Temin, H. M. (1993). Retrovirus variation and reverse transcription: abnormal strand transfers result in retrovirus genetic variation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* **90,** 6900-6903.

Trask, B. J., Friedman, C., Martin-Gallardo, A., Rowen, L., Akinbami, C., Blankenship, J., Collins, C., Giorgi, D., Iadonato, S., Johnson, F., Kuo, W. L., Massa, H., Morrish, T., Naylor, S., Nguyen, O. T., Rouquier, S., Smith, T., Wong, D. J., Youngblom, J., and van den Engh, G. (1998). Members of the olfactory receptor gene family are contained in large blocks of DNA duplicated polymorphically near the ends of human chromosomes. *Hum. Mol. Genet.* **7,** 13-26.

Ustiugova, S. V., Amosova, A. L., Lebedev Iu, B., and Sverdlov, E. D. (2006). [A tissue-specific decrease in the pre-mRNA level of L1- and alu-containing alleles of human genes]. *Bioorg. Khim.* **32,** 103-106.

Ustyugova, S. V., Lebedev, Y. B., and Sverdlov, E. D. (2006). Long L1 insertions in human gene introns specifically reduce the content of corresponding primary transcripts. *Genetica* **128,** 261-272.

van de Lagemaat, L. N., Landry, J. R., Mager, D. L., and Medstrand, P. (2003). Transposable elements in mammals promote regulatory variation and diversification of genes with specialized functions. *Trends Genet.* **19,** 530-536.

van de Lagemaat, L. N., Medstrand, P., and Mager, D. L. (2006). Multiple effects govern endogenous retrovirus survival patterns in human gene introns. *Genome Biol.* **7,** R86.

Venter, J. C., Adams, M. D., Myers, E. W., Li, P. W., Mural, R. J., Sutton, G. G., Smith, H. O., Yandell, M., Evans, C. A., Holt, R. A., Gocayne, J. D., Amanatides, P., Ballew, et al. (2001). The sequence of the human genome. *Science* **291,** 1304-1351.

Wang, H., Xing, J., Grover, D., Hedges, D. J., Han, K., Walker, J. A., and Batzer, M. A. (2005). SVA elements: a hominid-specific retroposon family. *J Mol. Biol.* **354,** 994-1007.

Wang, X., Grus, W. E., and Zhang, J. (2006). Gene losses during human origins. *PLoS Biol.* **4,** e52.

Wei, W., Gilbert, N., Ooi, S. L., Lawler, J. F., Ostertag, E. M., Kazazian, H. H., Boeke, J. D., and Moran, J. V. (2001). Human L1 retrotransposition: cis preference versus trans complementation. *Mol. Cell Biol.* **21,** 1429-1439.

Wessler, S. R. (1998). Transposable elements and the evolution of gene expression. *Symp. Soc. Exp. Biol.* **51,** 115-122.

Wheelan, S. J., Aizawa, Y., Han, J. S., and Boeke, J. D. (2005). Gene-breaking: a new paradigm for human retrotransposon-mediated gene evolution. *Genome Res.* **15,** 1073-1078.

Xing, J., Wang, H., Belancio, V. P., Cordaux, R., Deininger, P. L., and Batzer, M. A. (2006). Emergence of primate genes by retrotransposon-mediated sequence transduction. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* **103,** 17608-17613.

Yang, Z., Boffelli, D., Boonmark, N., Schwartz, K., and Lawn, R. (1998). Apolipoprotein(a) gene enhancer resides within a LINE element. *J. Biol. Chem.* **273,** 891-897.

Yu, H., Jiang, H., Zhou, Q., Yang, J., Cun, Y., Su, B., Xiao, C., and Wang, W. (2006). Origination and evolution of a human-specific transmembrane protein gene, c1orf37-dup. *Hum. Mol. Genet.* **15,** 1870-1875.

Yunis, J. J., and Prakash, O. (1982). The origin of man: a chromosomal pictorial legacy. *Science* **215,** 1525-1530.

Zemojtel, T., Penzkofer, T., Schultz, J., Dandekar, T., Badge, R., and Vingron, M. (2007). Exonization of active mouse L1s: a driver of transcriptome evolution? *BMC Genomics* **8,** 392.

Zimonjic, D. B., Kelley, M. J., Rubin, J. S., Aaronson, S. A., and Popescu, N. C. (1997). Fluorescence in situ hybridization analysis of keratinocyte growth factor gene amplification and dispersion in evolution of great apes and humans. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* **94,** 11461-11465.

FACULTATIVENESS PRINCIPLE AND GENERALIZED APPROACH TO THE GENOME AND HEREDITARY VARIABILITY

MICHAEL GOLUBOVSKY
Department Molecular Cell Biology, University of California, Berkeley, CA 94720, USA, E-mail: mdgolub@berkeley.edu

Abstract. Facultativeness in the genome structure and function reflects the general principle of the life organization and evolution: *the unity of the whole and the freedom of the parts.* The genome or cell hereditary system codes, maintains and transfers the hereditary information in both structurally and dynamically. Generalized genome concept presents a genome as an ensemble of both obligate and facultative elements. Template processes (Replication, Transcription and Translation) and Basic genetic processes (Repair, Recombination and Segregation) are capable of functional facultativeness and dynamic (epigenetic) alterations. It is reasonable to discriminate between three kinds of heritable changes - mutations, variations and epigenetic alterations. Structural genome facultativeness is expressed as a subdivision of cell DNA and RNA elements on two subsystems: Obligate genetic elements (OGE) and Facultative genetic elements (FGE). FGE include various kinds of repeated sequences, mobile elements, amplicons, inserted viral and foreign DNA, B-chromosomes, plasmids and cytobionts. The number and intracell topography of FGE varies from cell to cell, in different tissues and individuals. Changes in structure or order of OGE are mostly correspond to classical mutations. For diverse changes in number or cell/tissue topography of FGE (as it is well known for mobile elements) the term *variations* seems appropriate. Mutations and variations significantly differ on the character and mode of their occurrence. Variations may occur simultaneously in many cells/individuals and are induced by non-mutagenic factors. Spontaneous hereditary changes in nature usually occur in the system ENVIRONMENT – FGE – OGE via two-step mechanism. FGE are the first to react to both internal and external environmental challenges. Then their activation induces gene/chromosomal mutations. Both variations and epigenetic alterations (epimutations) may have non-mendelian features, occur simultaneously in many individuals, sometimes reminding phenomenon of inheritance of acquired characteristics.

Keywords: genome, facultative elements, mutation, variation, epigene, heritable changes.

1. Introduction

The genome, which in the broad sense is the cell's hereditary system, codes, stores and transfers information both structural and dynamic ways. Thus we need discriminate between different forms of structural heritable changes of genome and dynamic ones (or epigenetic). Amusing absence of the strict correlation of DNA content in the haploid nuclear DNA content with taxonomic status of species and 2-10 fold differences in genome size in closely related species was called in 1970s the "C- value paradox" (Gregory, 2001; King and Stansfield, 2002). It appears that in most eukaryotes protein-coding sequences constitute only small part of nuclear DNA. For example, in humans they occupy less than 5% of the haploid nuclear DNA. Other parts comprise regulatory DNA regions (about 15% of genomic DNA) and diverse kinds of repeated sequences including mobile elements (International Human Genome Sequencing Consortium, 2001). The recent study of 270 human individuals from four populations in Europe, Africa and Asia revealed a total of 1,447 copy number variable regions covering 360 megabase or about 12% of the genome. These variable regions contained hundred genes, functional elements, segmental duplications and repeats (Redon, Ishikawa, Fich et al., 2006).

To describe such unusual eukaryote genome organization and its variability we suggest to discriminate between two genome subsystems: OGE or Obligate Genetic Elements (genes and their families) and FGE or Facultative Genetic Elements. FGE are predominant fraction in the genome content of most eukaryotes. FGE include various kinds of repeats, mobile elements, amplicons, viral and foreign DNA, B-chromosomes, plasmids an nuclear/cytoplasmic cytobionts. The number and intracell topography of FGE varies from cell to cell, in different tissues and individuals. Mutations in their classical Morgan's sense (point and chromosmal) are mainly changes in the OFG subsystem. Various changes in the number or cell topography of facultative elements were coined as *variations* (Golubovsky, 2000; Golubovsky and Manton, 2005).

Mutations and variations tremendously differ in the rate of their occurrence, level of genotype/environmental dependence, stability and pattern of genome topography. FGE are the first to react to genetic background or environmental challenges. They constitute an operational genome memory. Activation of OFG leads directly or undirectly to both gene mutations and chromosome rearrangements. The process of occurrence of heritable changes in nature has two-step pattern being mainly mediated by mobile elements and other members of FGE. Recurrent global and local bursts of definite mutations in wild Drosophila populations observed during long-term observations (Berg 1982) appeared to be result of activation and insertion of diverse mobile elements (Golubovsky, 1980; Golubovsky and Belyaeva, 1985). In the case of

P-M hybrid dysgenesis in Drosophila multibreak rearrangements occurr mostly in the sites of insertions of P-mobile elements (Berg et al., 1981; Kim, 1981). Similarly, in the species *D. virilis*, that normally has very stable karyotype, activation and amplfication of *Penelope* mobile element in the situation of hybrid dysgenesis is accompanied by multisite rearrangements. Important that about 50% of them discriminate various species of this Drosophila subgenera (Evgen'ev et al., 2000). Such facts indicate on involvement of mobile elements in the speciation process

Subdivsion of the hereditary system on Obligate and Facultative subsystems reflects the universal principle in organization and evolution of life organisms: the unity of the whole and the freedom of the parts. Or similarity in design but differences in details. FFG elements may be mobile regulators of gene expression in many chromosomal sites. Thus chromosome/cell topography of FGE may predetermine the direction of genomic evolutionary changes. In this paper we discuss how diverse interactions in the OFG and FGE subsystems lead to non-canonical (non-mendelian) heritable changes.

Facultativeness characterizes also the function of two triades of genetic processes universal for all living organisms. 1) Template processes – Replication, Transcription and Translation and 2) Basic genetic processes - Recombination, Repair and Segregation. These two triades determine coding, maintenance and transfer of genetic information during individual development and during inter-generation transmission.

Dynamic aspects of coding, storage and transfer of genetic information are called epigenetic. The spectrum of epigenetic changes is wide: from the transformation of serotypes in paramecium to chromosomal and gene imprinting. The terminology in this field is not yet stabilized. We argue a heuristic value of an epigene concept developed both in theoretical ad experimental aspects (Tchuraev, 2000).

2. Facultativeness of structure and function of the genome

2.1. GENOME AND CELL INFORMATION SYSTEM

The term "genome" was coined by cytologist Winkler in 1920 to designate the haploid set of chromosome for a species. The term was used for an analysis of allopolyploid species or for such mutations as an amplification in chromosome numbers. Then its meaning has widened to include the entire hereditary constitution of the cell: both structural and dynamic modes of coding, storage and transfer of species-specific hereditary information.

Necessity of including in the genome concept of stochastic dynamics comes from the discovery of regulatory genes and specific chromosome sequences (like enhancers) that control the level and stability The genome contains not only blueprints, but a coordinate program of protein synthesis and cell function. The holistic aspects of species-specific hereditary systems might be viewed metaphorically as the structural design of a temple that cannot understood by studying separate breaks – genes – at a fixed point in time. The discoverer of the operon the principles of gene regulation entitled their classical paper as "Teleonomic mechanisms in cellular metabolism, growth and differentiation" (Mono, Jacob 1961). To preserve intracellular homeostasis and the adaptive response of he genome to environmental challenges, they emphasized the biological purposefulness or teleonomy of cell's regulatory systems. Recent molecular discoveries of signal transduction pathways and chromosome organization has shifted focus from genes as units of inheritance and function to the genome as a complex dynamic system.

The cell's abilty to analyze external and internal conditions (and to control growth, movement and differentiation) can be compared to an information computing network and check-points. By means of signal transduction pathways a cell receives external signals and transmits, amplifies and directs them internally. The seventeen discovered pathways are highly conserved in nematodes, flies and vertebrates (Nebert, 2002).

Each pathways includes signal accepting receptor, membrane or cytosolic proteins including kinases and phosphatases to convey the signal and key transcription factors capable of switching its state, activating or suppressing transcription of definite genes.

DNA repair systems remove damages. Multiple proofreading mechanisms recognize and remove errors that occur during DNA replication or due to mutagens. Repair systems allow cells not be passive victims of random physical and chemical forces. They control the level of mutability by modulating repair system activity (Caporate, 2000).

Mobile genetic elements found now in all eukaryotic genomes, can move from one chromosomal position to another and induce chromosome rearrangements (review: Kazazian, 2004). ME contain genetic punctuation signs (promoters, enhancers, stop signals of transcription etc.) that regulate expression of genes and promote an appearance of new constructs. The term "Natural Genetic Engineering" coined by Shapiro (1999, 2002) emphasizes that biotechnology uses the same enzymes (nucleases, ligases, reverse transcriptases and polymerases) that living cells use to reshuffle the genome and its function. Though ME are repetitive and dispersed on different chromosomes, they can be activated simultaneously by cell signal (e.g., HSP90,

the genetic "capacitor") resulting in outbreaks of non-random genetic variability.

2.2. GENOME STRUCTURE: OBLIGATE AND FACULTATIVE ELEMENTS

The eukaryotic genome can be naturally subdivided on two subsystems: Obligate and Faculative genetic elements. FGE include the hierarchy of intra and extra chromosomal elements in nucleus and cytoplasm. Nuclear FGE comprise a highly repeated and nucleated DNA sequences, pseudogenes and retrotranscripts, transposons, amplcons and even an additional or B-chromosome. In cytoplasm FGE include plasmids, amplified rod and circular segments, and endosymbionts (Figure 1).

OGE and FGE exhibit different patterns of heritable changes. Mutations in their classical sense are changes in structure, position and number of genes. These events are connected with OGE. Diverse changes with FGE are titled as *variations*. Let'see human genome (International Human Genome, 2001). Coding sequences comprise less than 5% of all DNA; 15-20% is connected with gene/chromosome activity regulations. FGE occupy about 50% of the genome and include highly repetitive sequences, duplication of chromosome segments and distinct ME of four types: three kinds of retroelements (LINE, SINE and Alu) and one class of transposons. Segmental duplications of 1-200 kb blocks are a remarkable feature of the human genome and comprise about 3,3 % of all DNA. Other repetitive elements are simple sequence repeats (SSRs) : a short repeat units or microsatelite (1-11 b.p) and longer SSR as minisatellites (14-500 b.p). SSR comprising ~3% of the genome are important in human genetic studies because they show a higher degree of length polymorphism in populations and promote to molecular localization. The genome includes also several families of human endogenous retroviruses dispersed on chromosomes (Kazazian, 2004). The LINE-1 retrotransposon, L1, has in the human genome 3000-5000 full length copies and 500,000 truncated copies, ~ 15-17% of the genome. About million copies of Alu retrotransposons comprise 10-12% of the genome. One of every 100-200 human births has a de novo Alu insertion. A similar rate is found for L1. More thirty L1–mediated insertion mutations leading to diseases were observed (hemophilia A and B, thalassemia , DMD).

Changes in number and chromosome topography of intra-cell population of FGE are drastically different from gene mutations. Jacob and Wollman (1961) were the first who studied similar hereditary changes in the system phage -bacteria and called them as variations. It became clear now that variations in eukaryotes are frequent phenomena and embrace diverse

changes in an intra-cell populations of diverse FGE. Typical example is the phenomenon of hybrid dysgenesis established in Drosophila. In F1 hybrid from crosses of paternal P-stock containing active P-transposons with females of M-stocks devoid of P-active copies of cytoplasmc repressor mass P-transpositions occur in the germ line accompanied by multiple insertion mutations and rearrangements. Their incidence in F1 progeny of dysgenic crosses may reach about 10%.

Chromosomal breaks in the cases of P-M hybrid dysgenesis are ordered and site specific: they occur near P-site localization. Multisite inversions occur in dysgenic hybrids as often as single ones (Berg et al., 1980; Lim, 1981). Activation of diverse of ME in nature result in mutation burst of definite genes in distant natural populations (Golubovsky, Belyaeva 1985).

Variations or hereditary changes in the FGE subsystem may be induced by non-mutagenic environmental factors such as interline crosses, food/temperature fluctuations.

There is a two-step mechanism of spontaneous mutation process in nature (Figure1). First, an activation of mobile elements (significant part of FGE) in a reply on diverse environment challenges. Second, insertional mutations and chromosome rearrangements.

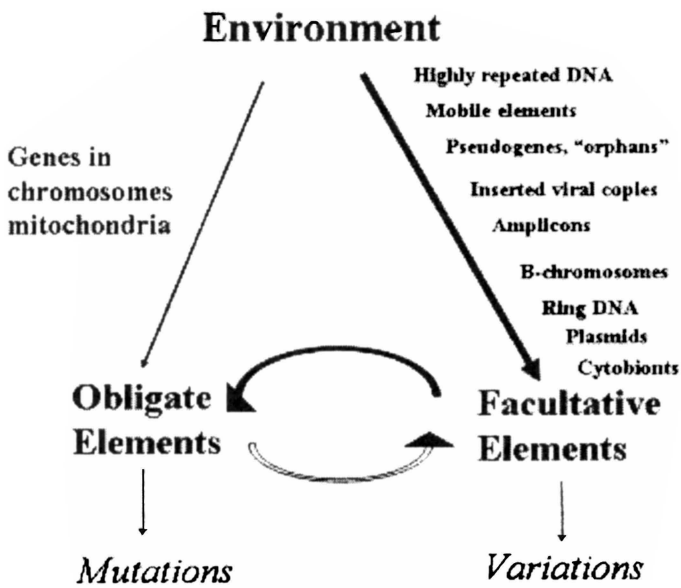


Figure 1. Obligate an Facultative elements of the genome and two types of hereditary changes: mutations and variations. Arrow indicates of the link, while their width corresponds to the intensity of their force.

Typical example of variation are changes in the ratio of OGE and FGE. These changes accompany phenomenon of amplification of definite chromosomal segments during development or an adaptation of somatic cells to drugs that block cell division.

Amplified segments or ampliconsmight be as tandem duplications or be transformed into plasmids or even mini-chromosomes capable to autonomous replication in cytoplasm. Both the number and topography of amplicons varies over cell lines. Amplification of chromosomal segments containing *myc* oncogene occurs in 25% human neuroblastomas. The exact number of amplified segments cannot be determined even in daughter cloned cells (Khesin, 1984).

2.3 TEMPLATE AND BASIC GENETIC PROCESSES AND FACULTATIVENESS

An occurrence and fixation of new hereditary information are realized via two triades of genetic events acting both in prokaryotes and eukaryotes: template and basic genetic processes. Template processes include Replication, Transcription and Translation. Basic genetic processes include Recombination, Repair and Segregation (Golubovsky 2000, 2005). To be hereditary, all DNA changes need go through template and basic genetic processes. Among the 4228 genes of bacteria *E.coli* the number of genes involved in these processes are following. Replication, recombination and DNA repair – 115 (2.7%). Transcription, synthesis and modification of RNA – 55 (1,3%). Translation and post-translation protein modification – 182 (4,2%). Ribosomal r-RNA synthesis- 21 and tRNA – 86 genes (Blattner, Plunket, et al., 1997).

There are a lot of examples of facultativeness in function of template and basic genetic processes. First, facultative hyper=replication or under-replication of chromosome segments enriched by DNA repeats (heterochromatin areas). Amplification is another example of facultative local DNA hyper-replication during development or environmental challenges.

Near 60% of genes in humans are capable to alternative transcription and alternative splicing, depending on specific tissue or cell/tissue physiology. This ability is based on existence of two or more promoters and exon/intron structure of eukaryotic genes. Thus, in humans due to an alternative gene splicing there are average of 2,6 transcripts per gene.

Facultative translation is well established in yeast. Thus, in the presence of protein Sup35 which control a subunit of the translation termination complex and exhibit prion traits, ribosomes begin to read through stop codons an appreciable fraction in time. This releases a hidden genetic variation and creates

a variety of new phenotypes especially in the stress conditions (Tyedemers, Madariaga and Lindquist, 2008).

DNA repair is the main guardian of diverse errors and damages of DNA structure.

In addition to normal mechanisms of the repair process there are facultative ones: photoreactivation, excision and postreplicative repair. Facultative recombination includes such its variants as site-specific recombination and replicative transposition of LTR-containing mobile elemens. Segregation process as the necessary final of both mitotic and meiotic divisions might be also facultative as in the case of some genetic factors like Segregation Distrortion or some chromosmal rearrangements (Khesin, 2004).

3. Dynamic inheritance and the logic of an epigene

Dynamic aspects of coding, storage and transfer of genetic formation are called as an epigenetic. The spectrum of epigenetic inheritance is wide: from the transformation of serotypes in the paramecium to gene and chromosome iimprinting. The term "epigenotype' was introduced in 1960s. Holiday (1987, 1990) first used the term "epimutation" and indicated on variations in DNA methylation profile as the main its source in diverse organisms.

Since the middle of 1970s the concept of an *epigene* as a unit of epigenetic inheritance is developing. This fruitful idea was experimentally validated by artificial epigene synthesis (Tchuraev, 2000, 2009). The epigene is an auto-regulatory hereditary unit, a genetic system with cyclic links or feedback, having two or more functional states and capable of maintain each other over cell generations. A one–component epigene is shown on Figure 2. Feedback might be positive as in the system bacteria-phage with autoregulatory *c1* gene function. The state of *c1* gene determines the option between lambda phage lysogenic or lythic regimes. Similarly, transposons *P* in Drosophila and *Ac* and *Spm* in corn are organized as epigenes with positive auto-regulation.

Figure 2 shows possibility of stochastic switching (trans-activation) from inactive to an active epigene state in cell epiheterozygotes. Such switching represent an epimutation with non-mendelian inheritance.

Noteworthy, if we have five independent epigens in the genome, the cell may have 64 potential variants of phenotype without any structural changes in DNA sequences.

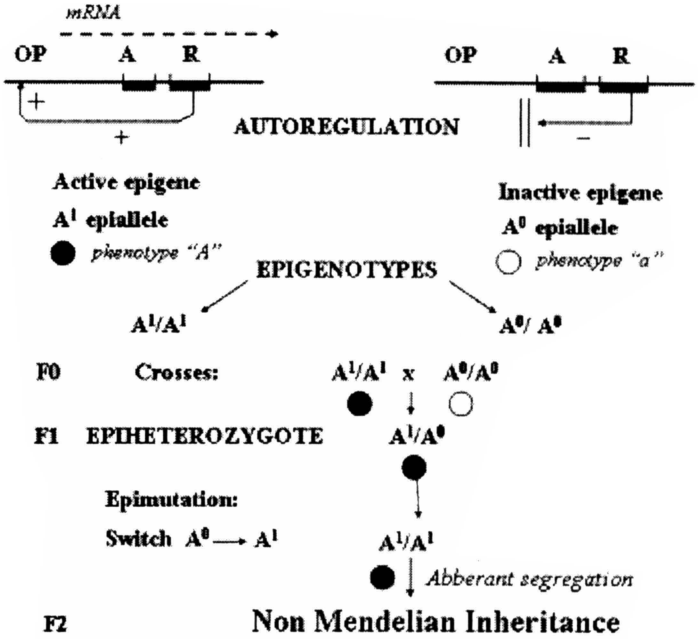


Figure 2. A scheme of an epigene. Epigenes constitute autoregulatory feed back links via DNA binding proteins. The figure shows the positive auto-regulation at the transcription level. A^1 and A^0 designate active and non-active states of the epigene. Crosses may result in epimutation in the progeny of F1 epiheterozygotes.

4. Conclusion

The presented generalized approach to the genome organization and function posits a division of the genome on two subsystems OGE and FGE and assumes at least three types of heritable changes: mutations, variations and epigenetic alterations. Heritable changes of diverse facultative genome elements or variations occur simultaneously in many individuals. They might be site specific and are induced by various weak non-mutagenic environmental factors as temperature, interpopulation crosses or nutritional shifts ("genotrophs" in plants). The same is right for an epigenetic alterations.

Activation of mobile elements in nature results in mutation bursts: insertion –connected gene mutations and rearrangements. Insertion mutations in Drosophila embraces about 70% of spontaneous visible mutations. Facultativeness principle and generalized approach to the genome organization

and function have an important implications. We indicate only on necessity a three-generation approach in demography and epidemiology. (Golubovsky, 2005; Golubovsky, Menton, 2005).

References

Berg, R. L., 1982, Mutability changes in *Drosophila melanogaster* population of Europe, Asia and North America and probable mutability changes in human populations in the USSR, *Jpn. J. Genet*, **57**:171-183.

Berg, R. L., Engels W. R., and Kreber R. A., 1980, Site-specific X-chromosome rearrangements from hybrid dysgenesis in Drosophila melanogaster, *Science*, **210** (4468):427-429.

Blattner, F. R., Plnkett, G. et al., 1997, The complete genome sequence of Escherichia coli K12. *Science*, **227**:1453-1462.

Caporate, L. H., 2000, Mutation is modulated:implication for evolution. *Bioessays*, **22**:388-395.

Evgen'ev, M. B., Zelentsova H., Poluectova H., Lyozin, G. T. Velikovskaya, V. V., Pyatkov, K. L, Kidwell, M. G. 2000, Mobile elements and chromosome evolution in the virilis group of Drosophila, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, **97**:11337-11342.

Golubovsky, M. D., 1980, Mutation process and microevolution, *Genetica*, **52/53**:139-149.

Golubovsky, M. D., 2000, *A Century of Genetics:Evolution of Ideas and Concepts*. Borey, St. Petersburg (Russia).

Golubovsky, M. D. and Belyaeva E. S., 1985, Mutation outburst in nature and mobile genetic elements: study of a series of alleles in the singed bristle locus in *Drosophila melanogaster*, *Genetika* (Moscow), **21**(10):1662-1670.

Golubovsky M. D., and Manton, K. G. 2005a, A three-generation approach in biodemography is based on the developmental profile and the epigenetics of female gamets. 2005, *Frontiers Biosci.* 10:187-191

Golubovsky, M. D., and Manton, K. G., 2005b, Genome organization and three kinds of heritable changes: general description and stochastic factors (Review). *Frontiers Biosc.* **10**:335-344.

Holiday, R., 1987, The inheritance of epigenetic defect. *Science* **238** :163-170.

Gregory, T.R. 2001, Coincidence, coevolution, or causation? DNA content, cell size, and the C-value enigma. *Biological Reviews.* ***76(1)***:65-101.

International Human Genome Sequencing Consortium: Initial Sequencing and Analysis of the Human Genome, 2001. *Nature*, **409**:860-921

Kazazian, H. 2004, Mobile elements: drivers of genome evolution. *Science*, **303**: 1626-1632.

Khesin, R. B. *Genome Inconstancy*, 2004, Moscow Nauka (in Russian).

King, R. C. and Stansfield, 2002, *A Dictionary of Genetics*, 6th ed. Oxford Univ. Press.

Lim, J. K., 1981, Site-specific intrachromosomal rearrangements in *Drosophila melanogaster* : cytogenetic evidence for transposable elements, *Cold Spring Harb Symp Quant Biol*, **45**:553-560

Mono, J., Jacob F., 1961, General conclusion: teleonomic mechansms in a cellular metabolism, growth and differentiation. In : *Cold Spring Harbor Symp Quant. Biol.*, **26**:389-401

Nebert, D. W., 2002, Transcription factors and cancer: an overview, *Toxicology*, **181**:131-141.

Redon, R., Ishikawa, S., Fitch, K. R., et al. 2006, Global variation in copy number in the human genome, *Nature*, **444**:444-454.

Shapiro, J., A., 1999, Genome system architecture and natural genetic engineering in evolution, *Annals NY Acad Sci.*, **870**:21-35

Shapiro, J.A., 2002, Genome organization and reorganization in evoluton:formatting for computation and function. *Annals NY Acad Sci.*, **981**:11-134.

Tchuraev, R. N., Stupak, . V., Tropnia, T. S., and Stupak, E.,Epigenes:design and construction of new hereditary units. 2000. *FEBS*, **486(3)** : 200-202

Tchuraev , R.N. and Galimzyanov, A.V. 2009, Gene and epigene network: two levels of organizing of hereditary system. *J Theor.Biol*, **259(4):**659-669.

Tyedmers, J, Madariaga M, L., and Lindquist S. 2008, Prion switching in response to environmental stress, *PLoS* Biology, **6**(11):2605-2614.

PARALLELISMS DURING MAJOR EVOLUTIONARY TRANSITIONS

ALEXANDER V. MARKOV*
Borissiak Paleontological Institute, Profsoyuznaya 123, 117997 Moscow, Russia

Abstract. Parallel evolution is generally regarded as important evidence of directionality and predictability of macroevolutionary trends. Paleontological data imply that multiple parallelisms are typical during major evolutionary transitions (aromorphoses). This pattern reveals itself in numerous transitional fossils with mosaic distribution of ancestral and derived characters. The typical examples include: (i) 'ornithization' of theropods, a process during which different avian characters evolved independently in several clades of theropod dinosaurs; (ii) 'arthropodization', a major evolutionary transition from wormlike ancestors to typical arthropods; (iii) 'hominization', or parallel evolution of derived 'human' characters in different lineages of australopithecines; (iv) 'mammalization' of theriodonts, which involved parallel acquisition of various derived mammalian features in different lineages of theriodont reptiles; and many others. The same pattern of numerous homoplasies can be observed in smaller-scale evolutionary processes, e.g., during adaptive radiations of closely related founder populations on different islands or isolated lakes. This pattern tend to obscure phylogenetic relationships between taxa and impair the applicability of cladistic procedures based on parsimony analysis. The fact that parallelisms are an ubiquitous feature of major evolutionary transitions implies that evolution in general is largely constrained and canalized by multiple genetic, ecological, morpho-physiological and developmental limitations.

Keywords: parallelism, homoplasy, adaptive radiation, aromorphosis, paleontology, directionality of evolution

1. Introduction

The ratio between randomness and directionality in evolution remains one of the most controversial questions in evolutionary theory. Parallel and convergent evolution is generally regarded as important evidence of directionality and partial predictability of macroevolutionary trends. Paleontological data imply that multiple parallelisms represent a typical feature of major evolutionary transitions (aromorphoses) and adaptive radiations (Romer, 1949; Krassilov, 1977; Tatarinov, 1987). Generally, the more we know about some particular transition, the more apparent it is that many important features of the derived taxon evolved independently in more than one subclade within the ancestral clade. This pattern reveals itself in numerous transitional fossils with mosaic distribution of ancestral and derived characters.

Different derived characters that comprise an aromorphosis sometimes develop almost simultaneously in several lineages, or they can appear at different times and even in different order. Derived characters gradually accumulate, until they all are combined together in one or few lineages. These lineages then will be considered as belonging to a new, 'higher' evolutionary grade (Tatarinov, 1987). The formation of a new evolutionary grade thus often have the appearance of a directed, regular process, which may even look 'teleological' (aiming for a goal).

Here, I discuss several examples from the fossil record showing that multiple homoplasies during the formation of a new major taxon are typical rather than exceptional. Further I consider several cases of recent and ongoing adaptive radiations and discuss possible explanations of the observed pattern.

2. Examples from the fossil record

2.1. 'MAMMALIZATION' OF THERIODONT REPTILES

The evolutionary transition from theriodonts to mammals (Late Permian – Triassic) took about 30 to 40 million years and was accompanied by successive acquisition of derived 'mammalian' characters (e.g., superior nasal conchae, molars with three tubercules, vibrissae, enlarged brain hemispheres, soft lips and lip muscles, jaw joint between *dentale* and *squamosum,* three bones in the middle ear) in several different lineages of theriodonts and early mammals. This pattern was called 'mammalization' of theriodonts (Tatarinov, 1976); the term highlights the parallel development of similar derived characters in different lineages. Later research confirmed multiple homoplasies at the base of

mammalian phylogenetic tree, particularly in the evolution of the middle ear (e.g., Luo et al., 2007).

2.2. 'ORNITHIZATION' OF THEROPODS

'Ornithization' was a process during which avian characters (e.g., pennaceous feathers) evolved independently in several clades of theropod dinosaurs (Kurzanov, 1987). Like 'mammalization', the 'ornithization' took several tens of million years (Late Jurassic to Late Cretaceous).

For many decades, the only known transitional fossil filling the gap between 'reptiles' and birds was *Archaeopteryx*, one of the most famous transitional animals, that lived about 150 million years ago. As long as *Archaeopteryx* remained the only fossil with combination of reptilian and avian traits, the origin of birds seemed to be a straightforward, linear process: dinosaurs gave rise to *Archaeopteryx*, which then gave rise to real birds (Ornithura).

During the last three decades a great number of new transitional fossils were discovered, which, instead of further clarifying the situation, made it much more complicated and confused (this is a typical story in paleontology). *Archaeopteryx* is no longer alone. A variety of feathered creatures with different combinations of reptilian and avian characters was found in the Jurassic and Cretaceous rocks of China, Mongolia, South and North America and other regions. Some of them, like *Confuciusornis* and *Enantiornis*, are related to *Archaeopteryx* and usually classified as birds, although it is still disputed exactly how closely they are related to modern birds (Chiappe, 1995; Kurochkin, 1995; Fountaine et al., 2005; Walker et al., 2007).

Moreover, there are many transitional fossils that are classified as dinosaurs, but have a number of avian characters, including feathers. Apparently, many small coelurosaurian dinosaurs were acquiring different avian characters at different times. Feathers were quite common among coelurosaurs (Turner et al., 2007). Feathers probably evolved for thermoregulation; some species (e.g., *Epidexipteryx hui*) apparently used their large, brightly coloured feathers to attract mates in the way modern birds of paradise do (Zhang et al., 2008).

A very typical pattern during the ornithization was the mosaic distribution of morphological characters among clades. For instance, *Epidexipteryx* is "characterized by an unexpected combination of characters seen in several different theropod groups, particularly the Oviraptorosauria" (Zhang et al., 2008). Such a combination apparently implies multiple homoplasies and mosaic distribution of characters.

Feathers, that originally evolved for maintaining body temperature and attracting mates, eventually were used for gliding and flight. Recently paleontologists discovered several species of astonishing four-winged

dinosaurs, e.g., *Anchiornis* who lived a little earlier than *Archaeopteryx* (Hu et al., 2009), and *Microraptor*, who lived some 30 million years later. *Microraptor* was probably a good flyer; it had large pennaceous feathers both on its hind limbs and forelimbs (Hone et al., 2010). Flying or gliding forms evolved independently in several different lineages of coelurosaurs, e.g., in Troodontidae, Dromaeosauridae, and Aviale (a clade containing *Archaeopteryx*, several other fossil genera, and Ornithura). Some dinosaur species even may have secondarily lost the ability to fly (Turner et al., 2007; Hu et al., 2009).

2.3. 'ARTHROPODIZATION'

The similar pattern of mosaic distribution of characters and parallel acquisition of advanced traits revealed itself during the 'arthropodization', an evolutionary transition from wormlike ancestors to typical arthropods (Cisne, 1974; Tatarinov, 1987; Ponomarenko, 2004). Until recently, arthropods were thought to be descended from polychaetes. However, paleontological (as well as molecular) data provided no support to this hypotheses. Instead of predicted transitional forms between polychaetes and arthropods, numerous bizarre fossils were discovered with unexpected combinations of derived arthropod characters and ancestral characters of wormlike animals, probably not related to polychaetes.

Some fossils from the latest Precambrian (Ediacaran period) superficially resemble the expected transitional forms between polychaetes and arthropods. For instance, *Spriggina* has a crescent-shaped head similar to that of some trilobites, and long segmented polychaete-like body. However, its segmentation is very different from that of either arthropods or polychaetes: the segments of the body alternate along the midline, as if the left side of the body was shifted half a segment forwards or backwards relative to its right side (Fedonkin, 1998). Such 'alternating bilateral symmetry' is not found in polychaetes and arthropods, and is very difficult to explain in terms of comparative anatomy and embryology of extant invertebrates. This unusual symmetry is present in many other Ediacaran animals. The relationship between these forms and annelids or arthropods is not clear (Fedonkin, 1985, 1998).

Cambrian faunas of soft-bodied arthropod-like creatures also did not provide any simple picture. The most well-known finds of these animals came from the Middle Cambrian Burgess Shale (Canada) (Gould, 1989; Briggs et al., 1995). One of these forms, *Hallucigenia*, was especially difficult to understand. The first fossils of *Hallucigenia* seemed to have three appendages on each segment: two hard spines and one soft tentacle. There was no "alternating" symmetry typical of the Ediacaran animals: *Hallucigenia* has normal bilateral symmetry, but three appendages per segment are probably even more bizarre

than alternating limbs. It was originally suggested that *Hallucigenia* walked on paired spines and had a single row of soft tentacles sticking from its back. Later it became clear that there were two tentacles per segment rather than one. This discovery resulted in a more credible reconstruction. The animal has been turned upside down and put on its paired tentacles, so that hard spines turned into protective appendages, like the spines of a sea urchin. In this position, *Hallucigenia* vaguely resembles Onychophorans (Gould, 1992). Other animals similar to Onychophorans were found in Burgess Shale (e.g., *Aysheaia*).

Another bizarre Middle Cambrian animal, *Anomalocaris*, was originally described as several different animals. Its oral disc was thought to be a strange jellyfish with an opening in the middle; sharp teeth were later discovered at the edge of the opening. Other fossils, originally described as shrimps, turned out to be paired appendages located near the mouth. Only when some better preserved specimens were found, it became possible to reconstruct this strange carnivore. Its segmented body had flat swimming lobes, located ventrally, but no segmented legs typical of arthropods. The only pair of large segmented appendages for grasping prey was near the mouth.

The soft-bodied fauna of Burgess Shale and other Cambrian localities contains a variety of animals with different combinations of 'arthropod' characters. For instance, there is *Opabinia*, apparently a relative of *Anomalocaris*, but with five eyes rather than two, a strange flexible proboscis, and no segmented limbs (Gould, 1989; Briggs et al., 1995). There are also *Anomalocaris*-like forms with biramous limbs (a typical arthropod feature) on the trunk segments, e.g., *Schinderhannes* from the Early Devonian of Germany (Kühl et al., 2009).

Paleontologists are trying to reconstruct the most plausible phylogenetic tree of the early arthropods based on the parsimony principle, which implies that the number of homoplasies should be minimized. But it appears to be not possible to remove all homoplasies from such trees. This is why in papers describing transitional fossils we often read either about "an unexpected combination of characters seen in several different groups" (Zhang et al., 2008), or about polyphyletic origin of some important morphological traits, e.g., biramous limbs of arthropods (Daley et al., 2009). Apparently, different arthropod characters evolved independently in different lineages, a process that resulted in mosaic distribution of derived traits among basal arthropods and their ancestors (Tatarinov, 1987; Ponomarenko, 2004).

2.4. 'HOMINIZATION' OF AUSTRALOPITHECINES

Parallel evolution of derived 'human' characters in different lineages of australopithecines represents another example of multiple homoplasies during a

major evolutionary transition. As long as the fossil finds were scarce, human evolution was thought to be a straightforward, linear process (exactly like the origin of birds, see above). The discoveries made during the last two decades showed that human evolution was not linear. Hominids were a diverse group, and their evolution was accompanied by multiple homoplasies (McHenry, 1994; Lockwood and Fleagle, 1999, 2007). For example, it turned out to be extremely difficult to find out which of the australopithecine species gave rise to the genus *Homo*. Several species currently compete for the role of the human ancestor: *Kenyanthropus platyops*, *Australopithecus afarensis*, *A. africanus*, and recently discovered *A. sediba*, to name just a few. Each of these species has some advanced 'human' characters combined with some ancestral 'ape-like' ones. Once again we see multiple homoplasies and mosaic distribution of derived characters. The recent discoveries demonstrate that 2.5 – 1.8 million years ago in South and East Africa there were several populations of advanced australopithecines that probably experienced similar selection pressures and were evolving generally in the same direction, though with different speed. Some of these populations probably could interbreed with each other, while others could have been partially or completely isolated. The borderline between 'apes' (australopithecines) and 'humans' (*Homo*) currently looks more blurred and arbitrary than ever (Berger et al., 2010).

2.5. 'EXOCYCLIZATION' OF ECHINOIDS

Irregular echinoids (Irregularia) are a subclass of Echinoidea adapted to sediment-feeding and burrowing lifestyle, which evolved secondary bilateral symmetry. In regular echinoids (Regularia), the periproct (flexible plated membrane carrying the anus in its center) is situated on top of the test and is surrounded by ten apical plates (apical system).

In the Jurassic period in several lineages of regular echinoids the periproct started to move backwards. This trend was triggered by the evolution of sediment feeding, because it is extremely maladaptive for a sediment feeder to have periproct on top of the test: such position of the anus increases the probability of repeated swallowing of the same particles of sediment.

Posterior shift of the periproct required a large-scale transformation of the apical system. This resulted in major changes of the test architecture, because the distal edges of apical plates function as growth zones where new plates of the test are produced during ontogeny. In different lineages of sediment-feeding echinoids these transformations were different. The ancient connection between the periproct and the apical system could not be abandoned at one stroke. The necessity to shift the periproct backwards resulted in origination of several

aberrant forms with various additional plates; in one lineage (Spatangacea) the apical system was ruptured into two separate parts.

Eventually the complete separation of the periproct from the apical system occurred independently in at least five separate lineages. This evolutionary transition has been called 'exocyclization', because apical system with periproct inside is called 'endocyclic', while apical system that does not surround the periproct is called 'exocyclic' (Solovjev and Markov, 2004).

Other spectacular paleontological examples of parallel evolution include adaptive radiations of mammals on isolated continents (e.g., Simpson, 1980), "angiospermization", or parallel development of characters typical of angiosperms in different lineages of the Mesozoic gymnosperms (Krassilov, 1977; Ponomarenko, 1998), and Cambrian radiations of agnostids (Trilobita) and archaeocyaths. In the last two cases the homoplasies are so abundant that some paleontologists find it more practical to use 'periodic tables' of species instead of conventional hierarchical classifications or tree-like phylogenetic reconstructions (Rozanov, 1973; Naimark, 2011).

3. Examples from the recent and ongoing adaptive radiations

Parallel evolution takes place not only during major transitions. It appears to be a common feature of adaptive radiations of any scale. The same pattern of numerous homoplasies can be observed during adaptive radiations of closely related founder populations on different islands or isolated lakes.

One beautiful example concerns the parallel evolution of finches (*Nesospiza*) on two small islands in the Tristan da Cunha archipelago in the South Atlantic Ocean. Each of the two small islands (Inaccessible and Nightingale) has two varieties (incipient species) of finches: one with larger beak, specialized for feeding on the large seeds of the local tree, and another with smaller beak, specialized for feeding on the small seeds of the local grass. Ornithologists originally thought, based on morphology, that small-beaked finches from both islands are closely related to each other, and so are the two large-beaked finches. However, the genetic analysis demonstrated that each of the four varieties of finches is most closely related to the second variety from the same island, rather than to the variety with the same morphology from another island. In this case, parallel speciation of finches was obviously driven by: (i) similar ecological situation on the two islands (each island has a pair of distinct ecological niches); 2) similar ancestry: both islands were originally colonized by the same species of finches from the continent (Ryan et al., 2007).

Another example is presented by the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) which has diverged into two distinct forms, benthic and pelagic,

independently in each of the seven different lakes in British Columbia. This parallel adaptive radiation took place over the past 10,000 years (Rundle et al., 2000; Boughman et al., 2005).

Interesting example of parallel evolution was described recently in the Aral sea which is rapidly drying out. The sea has divided into two isolated basins: the Greater and Lesser Aral. Salinity has increased greatly in both basins, driving many species to extinction, but some bivalves survived and started to evolve rapidly. All suspension-feeding molluscs died out, whereas many sediment-feeders survived. They started to diverge and to occupy vacant niches. Burrowing sediment-feeders of the genus *Cerastoderma* started to move onto the surface of the sea bottom and turn into suspension feeders. The shell morphology changed accordingly. Interestingly, this process went on in a similar way in both isolated basins. Now this unique natural experiment came to an end because the salinity in the Greater Aral became to high for any molluscs to survive (Andreeva and Andreev, 2003).

4. Discussion

4.1. CONSTRAINTS AND CHANNELING OF EVOLUTION

The reasons underlying this ubiquitous pattern of multiple homoplasies during adaptive radiations are poorly understood, although some plausible hypotheses can be proposed. The fact that parallelisms represent a common feature of major evolutionary transitions and adaptive radiations implies that evolution in general is largely constrained and canalized by multiple genetic, ecological, morpho-physiological, and developmental limitations (Beldade et al., 2002; Brakefield and Roskam, 2006).

Mutations may be random, but selection is definitely not, so it is expected that genetic and phenotypic variation in closely related populations (species) under similar selection pressures should be limited, predictable, and similar between populations. This predictability and similarity of variation reveals itself in Vavilov's law of homologous series in heritable variation.

This pattern may be related to some kind of general law of the development of complex systems. A complex system, such as an organism (or its developmental 'program'), a system consisting of several interconnected blocks or elements, can exist in several stable states, but the number of such states is limited, and their nature is determined by the properties of the elements and their interactions (Meyen, 1975; Tatarinov, 1987).

Evolutionary arms race between competing lineages that evolve in parallel can account for the similarity of selection pressures acting upon them, and it

also may facilitate the emergence of a positive feedback in the process of parallel evolution (e.g., when a predator evolves faster gait, prey will evolve faster gait too, and so other predators will experience stronger selection pressure for faster gait) (Ponomarenko, 1998, 2004).

4.2. HOMEOTIC MUTATIONS

The mutations of regulatory genes may play an important role in major evolutionary transitions. Homeotic mutations can result in major morphological novelties. Is it absolutely inconceivable that such a mutation could instantly transform, for example, *Anomalocaris*, with only one pair of segmented limbs, which evolved specifically for grasping prey, into a form like *Schinderhannes*, with small segmented limbs on each segment of the body? And if so, could such mutation happen independently in several different lineages?

Such events probably happen sometimes. One possible example was found in the early evolution of mammals. Modern mammals have no lumbar ribs, while the earliest mammals had them. During the early evolution of mammals, *lumbar ribs were lost and then sometimes acquired again, in several different* lineages. It was shown experimentally that a loss-of-function mutation of the homeotic gene *Hox10* restores lumbar ribs in modern mouse. It is suggested that "the loss or gain of *Hox* gene function to pattern the vertebral identities is a plausible mechanism for homoplasy of lumbar ribs in early mammals" (Luo et al., 2007).

4.3. HYBRIDIZATION AND LATERAL GENE TRANSFER

There is no direct evidence of lateral gene transfer causing homoplasies during the adaptive radiations. But there is a related possibility which appears to be more plausible: episodic hybridization as means of genetic exchange between rapidly diverging lineages (Seehausen, 2004).

Studies of ongoing rapid adaptive radiations (e.g., lake Tana barbs, cichlids of the Great African lakes, etc.) showed that morphological and ecological divergence, facilitated by behavioural isolation mechanisms, may proceed much faster than the development of genetic incompatibility. For instance, lake Tana barbs started to diverge 10,000 – 25,000 years ago, and by now there are 15 distinct morphotypes, considered by some ichthyologists as 15 separate species (de Graaf et al., 2010). The morphological difference between the morphotypes is so great that, if the fossil skeletons of these fishes were found by paleontologists, they would probably describe several distinct genera or even families. However, these morphotypes still can interbreed and produce fertile hybrid offspring (although they probably seldom do it in nature) (Dzerzhinskii

et al., 2007). The same is true for the cichlids from the African Great Lakes. In some cases, even species that diverged 3 – 7 million years ago or more still can interbreed, despite of major morphological differences. Remote hybridization sometimes produces interesting morphological novelties; average amount of phenotypic novelty in F2 hybrids increases with genetic distance (Stelkens, 2009).

Was it also true for ancient adaptive radiations? Could *Anomalocaris* occasionally breed with *Opabinia* to produce a *Schinderhannes*-like hybrid? The idea may be less improbable than it seems at first glance.

4.4. APPLICABILITY OF PARSIMONY PRINCIPLE

Multiple parallelisms near the bases of many major and minor clades tend to obscure exact phylogenetic relationships between taxa and impair the applicability of classic cladistic methods based on parsimony analysis. These methods try to minimize the number of homoplasies, but if homoplasies are typical during adaptive radiations, then why should we consider a tree with minimal number of homoplasies as the most plausible of all trees?

Moreover, parsimony method can greatly exaggerate the "tree-likeness" of phylogenetic reconstructions of adaptive radiations. This point is illustrated by the recent study, in which 12 isolated experimental strains of viruses evolved under 2 distinct sets of conditions. The genomes of the evolved strains were sequenced and compared, and the common procedures of phylogenetic reconstruction unequivocally produced tree-like schemes (Paterson et al., 2010). However, in this case we know the real topology of their phylogeny: it was "star-like", with 12 independent branches diverging from a single ancestral strain. The common stem in the tree-like reconstruction arose as a consequence of several homoplasies in the evolution of all 12 experimental lineages.

It seems perfectly plausible that some adaptive radiations (e.g., of lake Tana barbs, early arthropods during the Cambrian, and early irregular echinoids in the Jurassic) were "star-like" rather than "tree-like". If this is so, then the attempts to obtain a 'completely resolved' dichotomous cladogram may be dramatically misleading.

This work was supported by the Programs of the Presidium of RAS "Biodiversity and the dynamics of gene pools" and "Origin of the Biosphere and the dynamics of geo-biological systems", and Russian Foundation for Fundamental Research (grants 10-05-00342, 09-05-01009).

References

Andreeva, S. I., and Andreev, N. I., 2003, *Evolutsionnye Preobrazovaniya Dvustvorchatyh Molluskov Aralskogo Morya v Usloviyah Ekologicheskogo Krizisa [Evolutionary Changes in Bivalves of the Aral Sea Under Conditions of Ecological Crisis]*, Omsk State Pedagogical Univ. Press, Omsk, 382 p.

Beldade, P., Koops, K., and Brakefield, P. M., 2002, Developmental constraints versus flexibility in morphological evolution, *Nature*. 416:844–847.

Berger, L. R., de Ruiter, D. J., Churchill, S. E., Schmid, P., Carlson, K. J., Dirks, P. H. G. M., and Kibii, J. M., 2010, Australopithecus sediba: A new species of homo-like australopith from South Africa, *Science*. **328**:195–204.

Boughman, J. W., Rundle, H. D., and Schluter, D., 2005, Parallel evolution of sexual isolation in sticklebacks, *Evolution*. **59**:361–373.

Brakefield, P. M., and Roskam, J. C., 2006, Exploring evolutionary constraints is a task for an integrative evolutionary biology, *Am. Nat.* **168** Suppl 6:S4–13.

Briggs, D. E. G., Erwin, D. H., Collier, F. J., 1995, *The Fossils of the Burgess Shale*, Smithsonian Institution Press, 238 p.

Cisne, J. L., 1974, Trilobites and the origin of arthropods, *Science*. **186**:13–18.

Chiappe, L. M., 1995, The first 85 million years of avian evolution, *Nature*. **378**: 349–355.

Daley, A. C., Budd, G. E., Caron, J.-B., Edgecombe, G. D., and Collins, D., 2009, The Burgess Shale anomalocaridid Hurdia and its significance for early euarthropod evolution, *Science*. **323**:1597–1600.

Dzerzhinskii, K. F., Shkil, F. N., Abdissa, B., Zelalem, W., and Mina, M. V., 2007, Spawning of large Barbus (Barbus intermedins Complex) in a small river of the Lake Tana basin (Ethiopia) and relationships of some putative species, *J. of Ichthyology*, **47**(8):639–646.

Fedonkin, M. A., 1985, Precambrian metazoans: the problem of preservation, systematics and evolution, *Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B.* **311**:27–45.

Fedonkin, M. A., 1998, Metameric features in the Vendian metazoans, *Ital. J. Zool.* 68: 11–17.

Fountaine, T. M. R., Benton, M. J., Dyke, G. J. and Nudds, R. L., 2005, The quality of the fossil record of Mesozoic birds, *Proc. R. Soc. London, Ser. B.* **272**:289–294.

Gould, S. J., 1989, *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*, W. W. Norton, N. Y., 347 p.

Gould, S. J., 1992, The Reversal of Hallucigenia, *Natural History*. **101**:12–20.

de Graaf, M., Megens, H.-J., Samallo, J., and Sibbing, F., 2010, Preliminary insight into the age and origin of the Labeobarbus fish species flock from Lake Tana (Ethiopia) using the mtDNA cytochrome b gene, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **54**:336–343.

Hone, D. W. E., Tischlinger, H., Xu, X., Zhang, F., 2010, The extent of the preserved feathers on the four-winged dinosaur Microraptor gui under ultraviolet light, *PLoS ONE*. **5**(2):e9223.

Hu, D., Hou, L., Zhang, L., and Xu, X., 2009, A pre-Archaeopteryx troodontid theropod from China with long feathers on the metatarsus, *Nature*. **461**:640–643.

Krassilov, V. A., 1977, The origin of angiosperms, *The Botanical Review*. **43**(1):143–176.

Kühl, G., Briggs, D. E. G., and Rust, J., 2009, A great-appendage arthropod with a radial mouth from the Lower Devonian Hunsrück Slate, Germany, *Science*. **323**:771–773.

Kurochkin, E. N., 1995, Synopsis of Mesozoic birds and early evolution of Class Aves, *Archaeopteryx*. **13**:47–66.

Kurzanov, S. M., 1987, *Avimimidy i Problema Proiskhozhdenia Ptits [Avimimids and the Problem of the Origin of Birds]*, Nauka, Moscow, 95 p. [In Russian]

Lockwood, C. A., and Fleagle, J. G., 1999, The recognition and evaluation of homoplasy in primate and human evolution, *Amer. J. Phys. Antropology.* **110**:189–232.

Lockwood, C. A., and Fleagle, J. G., 2007, Homoplasy in primate and human evolution, *J. Hum. Evol.* **52**:471–472.

Luo, Z.-X., Chen, P., Li, G., and Chen, M., 2007, A new eutriconodont mammal and evolutionary development in early mammals, *Nature.* **446**:288–293.

McHenry, H. M., 1994, Tempo and mode in human evolution, *PNAS USA.* **91**: 6780–6786.

Meyen, S. V., 1975; Problema napravlennosti evolutsii [The problem of directionality of evolution], in: Vertebrate Zoology, V. 7, VINITI, Moscow, pp. 66–117. [In Russian]

Naimark, E. B., 2011, One hundred species of the genus Peronopsis, *Paleontol. J.*, in press.

Paterson, S., Vogwill, T., Buckling, A., Benmayor, R., Spiers, A. J., Thomson, N. R., Quail, M., Smith, F., Walker, D., Libberton, B., Fenton, A., Hall, N., and Brockhurst, M. A., 2010, Antagonistic coevolution accelerates molecular evolution, *Nature.* **464**:275–278.

Ponomarenko, A. G., 1998, Paleobiology of angiospermization, Paleont. J. **32**(4):325–331.

Ponomarenko, A. G., 2004, Artropodizatsia i eyo ecologicheskie posledstviya [Arthropodization and its ecological consequences], *Ecosystemnye perestroiki i evolutsia biosfery.* **6**:7–22 [In Russian]

Romer, A. Sh., 1949, Time series and trends in animal evolution, in: *Genetics, Paleontology and Evolution*, G. L. Jepsen et al., eds., Princeton Univ. Press, Princeton, pp. 120–130.

Rozanov, A. Yu., 1973, *Zakonomernosty Morphologicheskoi Evolutsii Arheotsiat i Voprosy Yarusnogo Raschleneniya Nizhnego Kembriya [Regularities of Morphological Evolution of Archaeocyaths and the Questions of Stage Partition of the Lower Cambrian]*, Nauka, Moscow, 164 p. [In Russian]

Rundle, H. D., Nagel, L., Boughman, J. W., and Schluter, D., 2000, Natural Selection and Parallel Speciation in Sympatric Sticklebacks, *Science.* **287**:306–308.

Ryan, P. G., Bloomer, P., Moloney, C. L., Grant, T. J., and Delport, W., 2007, Ecological speciation in South Atlantic island finches, *Science.* **315**: 1420–1423.

Seehausen, O., 2004, Hybridization and adaptive radiation, *Trends Ecol. Evol.* **19**(4):198–207.

Simpson, G. G., 1980, *Splendid Isolation: The Curious History of South American Mammals*, Yale Univ. Press, New Haven, 266 p.

Solovjev, A. N., and Markov, A. V., 2004, The early evolution of irregular echinoids, in: *Proceedings of the XI International Echinoderm conference*, Heinzeller, T., and Nebelsick, J. H., eds., Taylor & Francis, Munich, pp. 551–556.

Stelkens, R. B., Schmid, C., Selz, O., and Seehausen, O., 2009, Phenotypic novelty in experimental hybrids is predicted by the genetic distance between species of cichlid fish, *BMC Evol. biol.* **9**:283.

Tatarinov, L. P., 1976, *Morphologicheskaya evolutsia teriodontov i obschie voprosy filogenetiki [Morphological Evolution of Theriodonts and General Questions of Phylogenetics]*, Nauka, Moscow, 257 p. [In Russian]

Tatarinov, L. P., 1987, Parallelizmy i napravlennost evolutsii [Parallelisms and directionality of evolution], in: *Evolutsia i Biotsenoticheskie Krizisy [Evolution and Biocenotic Crises]*, L. P. Tatarinov and A. P. Rasnitsyn, eds., Nauka, Moscow, pp. 124–144. [In Russian]

Turner, A. H., Makovicky, P. J., and Norell, M. A., 2007, Feather quill knobs in the dinosaur *Velociraptor*, *Science.* ***317***:*1721–1723.*

Walker, C. A., Buffetaut, E., and Dyke, G. J., 2007, Large euenantiornithine birds from the Cretaceous of southern France, North America and Argentina, *Geol. Mag.* **144**(6):977–986.

Zhang, F., Zhou, Z., Xu, X., Wang, X., and Sullivan, S., 2008, A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers, *Nature.* **455**:1105–1108.

ПРОСТРАНСТВА ВОЗМОЖНОСТЕЙ ДЛЯ ЭВОЛЮЦИИ

В.В. СУСЛОВ*, Н.А. КОЛЧАНОВ
Институт цитологии и генетики СО РАН, Проспект Академика Лаврентьева, 10, Новосибирск, Россия, 630090

Abstract. Whenever the evolution of biodiversity is spoken of, it is usually linear and divergent. We consider cases of evolution associated with the enumeration of possibility spaces in diverse levels from populations/cenoses to proteins and DNA sequences. A non-zero probability of the full enumeration of possibilities prevents this evolution from being described as absolutely convergent or absolutely divergent, rather this is a divergent-convergent cycle. Like any process in Darwinian evolution, this cycle is indeterministic, that is it can be broken on both convergent and divergent branches as the current vector of selection is replaced by another. Non-trivial evolution problem: reduce the cost of natural selection by letting only those mutations that most promise for fitness. As a non-specific adaptation syndrome, stress provides resistance to several adverse factors (cross-resistance - CR) in a short term; however, it damages in a long term (distress). In hostile environment stress-genes automatically switches. For a small population will be better the optimizing of the stress flow (prolonging the CR, neutralizing distress) by natural selection of the small set of the stress-genes than testing of all mutation in genome in preadaptation search. Phenotypically this process will look as Lamarck's evolution (training ~ stress) but without inheritance of acquired characters.

Ключевые слова: дилемма Холдейна, стресс, адаптация, Дарвинова эволюция, Ламаркова эволюция, закон гомологических рядов Вавилова, эффект Болдуина.

Дилемма Холдейна связывает скорость эволюции с эффективной численностью популяций: для эукариот с характерной эффективной численностью ~ 10 000 особей одновременно эволюционировать может ~ 10 – 15 генов (Ратнер и др., 1985). Отсюда понятна высокая насыщенность геномов полиморфизмами (Суслов и др., 2010), выявленная полногеномными проектами, – отбор просто не успевает очищать популяции. Более того, оказалось, что геном насыщен латентными

* Адрес для переписки: valya@bionet.nsc.ru

регуляторными последовательностями, для функционализации которых достаточно считанных замен. Так изученный in silico полиморфизм –20 (C → A) в регуляторном районе гена ангиотензиногена человека ведет к возникновению нового сайта связывания эстрадиолового рецептора, что повышает риск гипертонии у беременных (Ponomarenko et al., 2003). Разрушение сайта связывания также вероятно: мутация G → A в некодирующем районе гена триптофан 2,3 диоксигеназы, ведущая к синдрому Туретта, связана с разрушением сайта связывания YY1 (Васильев и др., 2000). Белки также несут латентные активные сайты, функционализуемые как аминокислотной заменой (Ivanisenko et al., 2005), так и изменением в спектре наиболее вероятных конформаций глобулы (белковый промискуитет (Nobeli et al., 2009)) в необычных условиях, например изменение pH или концентрации низкомолекулярных лигандов). Физико-химическая база взаимодействия сайтов с мишенями - конформационное соответствие небольших - в пределах десятков мономеров (аминокислот или нуклеотидов) – участков молекул, что делает вероятным параллельное неоднократное возникновение стереохимически сходных молекулярных структур при многократном переборе ограниченного пространства возможных замен. Конвергенция сайтов позволяет ставить под регуляторный контроль негомологичные белки и гены (Суслов и Колчанов, 2009). Анализ графов генных сетей *E.coli* и дрожжей свидетельствует, что их усложнение в ходе дупликаций протяженных участков ДНК (генов или их регуляторных районов) объясняет появление менее половины регуляторных связей (Teichmann and Babu, 2004). Выявление конформационно подобных (вплоть до идентичности) активных сайтов в белках далеких таксонов также говорит за широкое распространение конвергенции небольших участков биополимеров (Иванисенко и др., 2008).

Быстрая адаптивная эволюция наиболее важна для малых популяций периферии ареала вида, живущих на пределе толерантности, или населяющих нестабильный край биотопа, где внешняя среда (и, соответственно, вектор отбора) варьирует очень быстро - сравнимо или быстрее смены поколений. Такой работающий в больших популяциях способ ускорения эволюции, как кратковременное повышение мутабильности либо путем индукции вспышек транспозиций (Bjedov et al. 2003) и инкорпорации экзогенной ДНК (Koonin and Wolf, 2009), либо уменьшением точности систем транскрипции, трансляции и репарации (Torkelson et al., 1997) (пусть даже не в целом по геному, а для отдельных генов (Roberts et al., 2010)), закрыт для малых популяций дилеммой

Холдейна[1]. Тем не менее, случаи аномально быстрой эволюции популяций в пессимальных условиях описаны, причем в одних случаях дивергенция была сравнима с межвидовой (Расницын, 2002), в других (Раушенбах, 1981) быстро эволюционировали малоплодные виды. В последнем случае наблюдался эффект Болдуина (Baldwin, 1896) – динамика эволюционного ответа популяции овец равнинных пород при систематическом отгоне на горные пастбища копировала динамику физиологического ответа на гипоксию: в обоих случаях адаптации за счет клеточного метаболизма формировались на заключительной фазе. Если допустить отбор предсуществующих мутаций (преадаптаций), загадочен низкий уровень преадаптаций клеточного метаболизма в исходной популяции родителей и быстрый отбор сперва в пользу, а затем против явно адаптивной интенсификации гемодинамики.

Наконец, особи краевых зон популяций постоянно осваивают соседние (Мальчевский, 1974, Фридман и Еремкин, 2008), порой пространственно отдаленные эконишы, причем даже в отсутствие жесткой конкуренции в собственных нишах или нишах на сопредельной территории (Osborn, 1934, Симпсон, 1948). Между тем, если реализованная ниша всегда меньше фундаментальной, совпадая с ней лишь в отсутствие неблагоприятных факторов (Hutchinson, 1965), то инвазия в новую нишу будет успешна лишь в случае преадаптации. Но как найти преадаптацию среди множества мутаций, если скорость перебора ограничена дилеммой Холдейна? Иными словами, вселенец оказывается в заведомо худших условиях чем вид-абориген, если конечно его адаптация – не ароморфоз. Но аромофозы редки, требуют долгого генезиса (Северцов, 2008), а инвазия за пределы эконишей – явление, хоть и не массовое[2], но обычное. В.В.Жерихин (2003) объяснил частный случай: инвазия успешна, если

[1] Средовая индукция эпигенетической изменчивости (Колчанов и Суслов, 2008; Чураев, 2006) и мутагенез индуцированный эпигенетикой (Инге-Вечтомов, 2010) попадают под дилемму Холдейна как и классические мутации. Таким образом, с точки зрения эволюции эпигенетическая изменчивость ничем кроме темпов возникновения и реверсий не отличается от генетической (тем более, что обе часто пересекаются и по молекулярно-генетическим механизмам (Инге-Вечтомов, 2010)).

[2] Тот факт, что инвазию ведут единицы (за исключением "волн жизни"), в долговременной перспективе делает их уязвимыми: генофонд популяции-вселенца обеднен по сравнению с аборигенной популяцией (Гребельный, 2008)[7].

вселенцы перехватывают нишу у аборигенов, нарушая ранние стадии сукцессии[1].

Таким образом, геном оказался эволюционно пластичен, регуляторные сайты сравнительно легко появляются и исчезают, что ставит нетривиальные эволюционные задачи: 1) избыточная изменчивость должна быть супрессирована (обнейтралена), чтобы не размыть адаптивный фенотип; 2) в неблагоприятных условиях надо уменьшить пространство перебора, представив отбору наиболее перспективные с точки зрения адаптации варианты. Каким же образом удается длительно сохранять единство фенотипа? В случае эволюции сайтов связывания отбором оценивается функциональный параметр – аффинность, причем одна и та же величина аффинности может быть получена за счет разных комбинаций замен мономеров – признак и генотип оказываются вырожденными относительно друг друга, а ограниченное число комбинаций мономеров задает пространство возможностей (ПВ) для эволюции[2]. Ненулевая вероятность полного перебора этого ПВ не позволяет описать эволюцию в нем как чисто конвергентную или дивергентную – дивергенция последовательностей соответствует началу перебора ПВ, конвергенция – исчерпанию ПВ[3]. Дивергентно-конвергентные циклы в эволюции сайтов ДНК описаны у ТАТА-бокса ВИЧ-1 (Suslov et al., 2010), в эволюции активных сайтов белка – у антигенных детерминант к вирусам гриппа и у родопсинов (Иванисенко и др., 2008). ПВ для эволюции кариотипов формируют распределение гетерохроматина (Воронцов, 1988) или форум-доменов по хромосоме, или

---

[1] Хотя в этом случае замечание С.Д.Гребельного (2008) отпадает, примеры успешных инвазий у Жерихина (2003) часто тоже связаны с ароморфозами (появление цветковых растений, энтомофилия, развитие травянистых форм).

[2] Тогда вырожденность генетического кода к аминокислотам (Ратнер, 1964) - частный случай: пространство возможностей ограничено третьей (или второй и третьей) позицией кодона.

[3] "Цикл" в смысле повторяемости событий, но не в смысле их направленности – мутации в ПВ независимы и не влияют на вероятность друг друга. Как и всякий процесс дарвиновой эволюции, цикл в ПВ индетерминирован, т.е. может быть прерван при изменении вектора отбора или при разрушении нефункционирующего ПВ долгой (около) нейтральной эволюцией. Незаконченный цикл выглядит как дивергентная эволюция. Также он будет выглядеть при бесследном вымирании ряда таксонов-участников, поэтому наиболее подтвержденные примеры дивергентно-конвергентного цикла известны либо из вирусологии (Иванисенко и др., 2008, Suslov et al., 2010), где эволюция протекает крайне быстро и все потомки налицо, либо из палеонтологии таксонов прикрепленных пассивно питающихся форм (брахиоподы (Афанасьева, 1984), археоциаты (Розанов, 1973), растения (Meyen, 1971)), где возможности движущего отбора ограничены.

трехмерным распределением хромосом в ядре (Колчанов и Суслов, 2008). Наконец, ПВ задает структура популяции. В популяции из небольших полуизолятов[1] возможно многократное восстановление характерных комбинаций полиморфизмов. Так, полиморфизмы, характерные для промотора гена tb1, контролирующего развитие початка кукурузы, поодиночке распространены в различных популяциях теосинта. Скрещивая представителей этих популяций, можно воспроизвести формы початка кукурузы, известные по индейскому искусству и археологическим находкам (Wang et al., 1999). В целом, дивергентно-конвергентная эволюция в вырожденных по отношению к фенотипу ПВ молекулярно-генетической, хромосомной или популяционно-ценотической природы хорошо укладывается в рамки Закона гомологических рядов Н.И.Вавилова (1935).

Микрочиповые исследования выявили регулоги (Babu et al., 2004) – небольшие эволюционно консервативные группы коэкспрессирующихся генов. Так, общие регулоги контролируют формирование конечностей имаго насекомых и ложноножек гусениц, в то время как ложноножки личинок пилильщиков имеют общие регулоги с мандибулами. В генных сетях крыльев насекомых и конечностей позвоночных выявлены общие регулоги. В дифференцирующейся плаценте выявлено множество регулогов, регулирующих рост и дифференцировку широкого круга тканей не только у млекопитающих, но и у земноводных, рыб и даже ряда беспозвоночных. Участие общих регулогов в формировании негомологичных признаков предполагает, что геные сети этих признаков возникали комбинаторно: за счет конвергентного появления сайтов связывания шло объединение древних хорошо оттестированных отбором функциональных связок “ген-регулятор+ген-мишень” в новые генные сети. Так, плацента млекопитающих была сформирована из фрагментов генных сетей, регулирующих пролиферацию и даже малигнизацию клеток. Позже, при формировании отрядов плацентарных, шла параллельная эволюционная настройка плацент на характерную репродуктивную стратегию отряда (многоплодие или малоплодие; недоразвитые или зрелорожденные детеныши и т.п.). В итоге, например,

[1] Именно с такой структурой популяции предкового вида Н.И.Вавилов связывал формирование центров видового разнообразия у растений в горных районах (Суслов и, Колчанов 2009). Связь между провинциализацией морских ареалов, формированием биоразнообразия и появлением гомологических рядов выявлена у моллюсков и брахиопод (Афанасьева, 1984).

плаценты лемуров и обезьян дивергировали, а лемуров и непарнокопытных – конвергировали (Суслов и Колчанов, 2009).

Еще один важный механизм обнейтраливания мутаций - реакции гомеостаза в генных сетях: в контуре с отрицательной обратной связью, отслеживающем концентрацию вещества, мутации, ее снижающие, будут скомпенсированы усилением его синтеза (Суслов и Колчанов, 2009). В пессимальных условиях гомеостаз заменяется стресс-реакцией. По Г.Селье (1972), неспецифический адаптационный синдром – стресс – набор стереотипных биохимических и физиологических реакций, обеспечивающий устойчивость организма к различным неблагоприятным факторам (перекрестная резистентность - ПР). Так устойчивость к облучению (редкий стрессор) связана, в частности, с генами оксидативного стресса и генами засухоустойчивости (Azzam, 2010, Storz et al., 2000, Macario et al., 1999) (обычные стрессоры). Генерализованный ответ на такие стрессоры, как гипер- и гипоосмос, низкие и высокие температуры (Macario et al., 1999, Лось, 2007, Кржечковская и др., 2004, Chao et al., 2009), гипоксия, голод и ксенобиотики (Vaquero and Reinberg, 2009, Semenza, 2006) включает общую фракцию генов, причем одни и те же гены могут выполнять разные функции в одной стресс-реакции (Macario et al., 1999, Кржечковская и др., 2004, Chao et al., 2009). Таким образом, изменчивость супрессируется в фазе ПР наиболее неспецифично, но кратковременно - в отличие от гомеостаза, стресс в долговременной перспективе не предусматривает возвращение организма к исходному состоянию (фаза истощения - дистресс). Именно эта фаза и подготовительная фаза тревоги наиболее смертоносны. А в фазе ПР организм может чувствовать себя так комфортно, что положить ее в основу новой эволюционной стратегии. Так, кашалот регулярно пользуется ПР, чтобы питаться на глубине километра в течение часа (Томилин, 1984). Логично, что в крайне неблагоприятной среде (когда нет времени перебирать весь спектр мутаций), в нестабильной среде, или среде, неблагоприятной сразу по нескольким факторам (когда невозможен последовательный поиск мутаций, адаптивных для каждого фактора), для небольшой популяции наиболее перспективными с точки зрения адаптации будут не мутации, обеспечивающие приспособление к конкретному фактору среды, а мутации, оптимизирующие течение стресса (быстрое достижение фазы ПР, купирование дистресса в фазах тревоги и истощения). То есть, в первых поколениях идет адаптация не к среде, а к собственному стресс-ответу организма, за счет тестирования мутаций в

ограниченном наборе генов, экспрессирующихся в ходе стресс-реакции[1]. Лишь затем начинается приспособление к внешней среде — отбор тестирует прочий спектр изменчивости. Возможны также дупликации генов стресса: одна копия отвечает за ПР, другая – специализируется по конкретному стрессору, либо рекрутируется в генные сети онтогенеза. В итоге формируется воронкообразный тренд эволюции: в первых поколениях под отбор попадают гены стресса. С ростом числа поколений набор генов, втянутый в орбиту отбора, расширяется, делая каждую конкретную траекторию эволюции все менее предсказуемой. Такую эволюцию удобно назвать парфорсной (от франц. par force — буквально "через силу"). Фактически из-за функционирования генных сетей стресса, на первой стадии парфорсной эволюции в огромном спектре

---

[1] Отсюда, знаменитое дарвиновское "выживание наиболее приспособленных", рассматриваемое как классический пример тавтологии (Popper, 1976) или "почти тавтологии" (Popper, 1978)[48], остается таковой только в рамках СТЭ, собственно и открывшей эту тавтологию (Fisher, 2000, Haldane, 1935, Waddington, 1960). Действительно, СТЭ определяет приспособленность как репродуктивный успех данного генотипа в *данных* условиях среды. Утилитарная ценность такой оценки вне сомнений (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). Тем не менее, такая оценка приспособленности адекватна далеко не для всех таксонов, хотя бы потому, что многие из них (стрекозы, сухопутные крабы и др. ракообразные, например, *Birgus latro*, проходные рыбы, большая часть земноводных, среди млекопитающих - ластоногие), живут (адаптированы) в одной среде, а размножаются (и живут на ранних стадиях онтогенеза) в другой. Для таких таксонов нет репродуктивного успеха в *данных* условиях среды (они в этих условиях не размножаются, хотя проводят большую часть жизни; для видов, размножающихся однократно – подавляющую часть), поэтому здесь приспособленность как репродуктивный успех можно фактически оценить только интегративно для нескольких сред, либо вообще (Fisher, 2000) post mortem. С точки зрения парфорсной эволюции приспособленность можно оценить непосредственно в данный момент не дожидаясь ни размножения, ни гибели организма, ни оценки вероятности выживания без отбора (нейтральный дрейф, как предлагал К.Поппер (1978)). Более приспособлен тот, кто в *данных* условиях испытывает меньший дистресс. Размножается он в данный момент или нет, не суть важно - он сохраняет ненулевой шанс оставить потомство (что затем будет должным образом оценено СТЭ) уже по той причине, что проживет долго, причем именно низкий уровень дистресса в *данных* условиях среды и увеличивает его шансы прожить дольше, против более стрессированной (= менее приспособленной) особи. Любопытно, что ни сам Ч.Дарвин (1991, 1941), ни его критики-эволюционисты (Baldwin, 1896, Osborn, 1934) в формуле Г.Спенсера "выживание наиболее приспособленных" тавтологии не видели, так как (в отличие от неодарвинистов (Fisher, 2000, Haldane, 1935, Waddington, 1960)), не сводили приспособленность прямо к репродуктивному успеху, допуская возможность иного эмпирического критерия. Однако, предложенные варианты (отделение геммул (Дарвин, 1941), аристогены (Osborn, 1934)) требовали прямого влияния среды на дифференциальное размножение, или на морфогенез, что равносильно механоламаркизму. Искомым неламаркистским критерием приспособленности может быть уровень стрессируемости.

генотипической изменчивости, выделяется ограниченное ПВ, связанное с генами, чья адаптивность уже многократно опробована в филогенезе таксона. Прочие мутации в это время либо обнейтралены, либо не тестируются как несущественные для выживания[1]. На второй стадии это ПВ постепенно расширяется, а связь с генами стресса – постепенно утрачивается.

При заживлении ран запускается формирование волосяных фолликулов (большинство из них резорбируется еще до образования рубца) (Ito et al., 2007). Таким образом, один и тот же комплекс генов оказывается связан и со стрессом, и с ароморфной маммализацией терапсид. Еще более полно в двустадийную схему парфорсной эволюции укладывается эволюция волоконец хлопка – удлиненных клеток, формирующих микроклимат в коробочке. У примитивных хлопков с геномом F и D в формировании волоконца основную роль играют гены стресса - активные формы кислорода размягчают клеточную стенку, позволяя клетке удлиняться. Процесс завершается с повреждением активным кислородом жизненно важных структур клетки (фаза истощения) и волоконце оказывается коротким (Hovav et al., 2008). У азиатских длинноволоконных хлопков A под адаптивную эволюцию попали гены, очищающие клетку от активных форм кислорода. У американских хлопков AD произошло адаптивное перераспределение регуляции формирования волоконца между генами контроля окислительного метаболизма (геном A) и генами нормального онтогенеза (геном D) (Xu et al., 2010, Chaudhary, et al., 2009).

В фазе ПР организм может ненадолго покидать пределы экологической ниши вида[2]. Следовательно, успех вселенцев в борьбе с видами-аборигенами может быть обусловлен отбором на совершенство генных сетей стресса вселенцев. Затрагивая относительно немного генов, такая адаптация может сформироваться сравнительно быстро, причем

---

[1] Эффекты расширения амплитуды изменчивости особей (дестабилизирующий отбор) (Беляев, 1972) и некоторого снижения генетической вариабельности популяции (геностазис) (Маркель, 2008) при стрессе не должны затушевывать главное – данная изменчивость в момент ее возникновения ателична и ее дальнейшая судьба еще будет определена отбором. Напротив, физиологическая стресс-реакция эвтелична. Ее целесообразность (точнее, целесообразность ее кратковременного запуска) уже проверена отбором в филогенезе вида (а для поведенческой компоненты стресса у видов с развитой ЦНС – и в онтогенезе).

[2] Таким образом, схему экологической ниши по G.E.Hutchinson (1965) следует дополнить стресс-периферией, выходящей за рамки фундаментальной эконишн, но доступной лишь субпопуляции стресс-устойчивых особей.

получает объяснение и параллелизм между динамикой эволюционного ответа и динамикой физиологического адаптационного синдрома – в оба процесса вовлечен общий пул координированно экспрессирующихся генов. Кроме того, стереотипность стресс-реакции обеспечивает эволюционный параллелизм в репродуктивно изолированных таксонах. Параллелизм поддерживается минимум на трех уровнях: общность древних генов (Storz et al., 2000, Macario et al., 1999, Chao et al., 2009, Iwahashi et al., 2003, Ishii et al., 2005, Slonczewski and Foster, 1996, Lin et al., 1995), общность функций (Iwahashi et al., 2003, Ishii et al., 2005, Slonczewski and Foster, 1996; Lin et al., 1995) (хотя набор генов, выполняющих одну функцию, может не совпадать) и ограниченный набор рабочих 3D-структур белков[1] (Суслов и Колчанов, 2009; Macario et al., 1999). Наконец, при отборе на оптимизацию стресс-реакции будет стабилизирована норма реакции для модификаций, возникающих в результате работы генных сетей стресса, что внешне будет выглядеть как наследование по Ж.-Б.Ламарку признаков, приобретенных в ходе тренировки органов (тренировка = стресс-реакция). Теория генокопирования модификаций разработана в 30 - 40 гг. XX века в трудах И.И.Шмальгаузена, Е.И.Лукина и В.С.Кирпичникова. Согласно ей отбираются мутации, увеличивающие вероятность формирования адаптивных модификаций (Инге-Вечтомов, 2010). Однако, тестирование модификаций на адаптивность, а затем отбор мутаций-генокопий, согласно дилемме Холдейна, затруднительны для небольшой популяции, существующей на пределе толерантности[2]. Парфорсная эволюция обходит проблему: во-первых, адаптивность стресс-ответа уже многократно опробована в филогенезе таксона (строго говоря, модификация может быть нейтральной или даже умеренно вредной – достаточно, чтобы она была физиологически связана со стресс-реакцией; адаптивность обеспечивается не модификацией, а стресс-реакцией в целом); во-вторых, ПР может дать адаптацию к нескольким факторам.

Д.К.Беляев (1972) впервые отметил важную роль дестабилизирующего эффекта стресса в эволюции гоминид. Однако, у стресса есть и стабилизирующий эффект - способность противостоять нескольким стрессорам в фазе ПР. Поиск “генов очеловечивания”, сочетающих строгую мозг-специфичную экспрессию и адаптивную эволюцию, у

---

[1] Кроме того возможна и общность стрессора (дарвиновская конвергенция) (Slonczewski and Foster, 1996; Lin et al., 1995).

[2] То есть, теория генокопирования работает лишь после того, как вид “накопил” и оттестировал в ходе эволюции достаточный репертуар адаптивных модификаций.

человека дал неожиданные результаты: таких генов немного (причем адаптивная эволюция их под сомнением (Shi et al., 2006)), префронтальная кора консервативнее семенника, печени, почек и сердца[1] по набору регулогов (Khaitovich et al., 2005), а наиболее подвержены адаптивной эволюции гены, сочетающие экспрессию в мозгу с экспрессией еще в нескольких тканях. Сходная ситуация, обнаруженная при изучении эволюции плаценты, позволяет предположить, что и в эволюции мозга важную роль сыграла комбинаторика регулогов, сформировавшая "обслуживающую инфраструктуру" (ОИ) мозга[2]. Фактором, скоординировавшим формирование ОИ, мог быть отбор на оптимизацию стресс-реакции. Популяции предков Homo никогда не были велики и их эволюция была ограничена дилеммой Холдейна. В ходе парфорсной эволюции внешняя среда выступает не столько тестером (как при любом другом виде отбора), сколько стресс-релизером. Адаптация же идет к физиологическим последствиям фазы истощения, к которым мозг, как метаболически затратный орган, особо чувствителен. Формирование ОИ защитило мозг, обеспечив возможность интенсификации его функций, что снова потребовало усиления ОИ. Возникшая положительная обратная связь, в итоге, сделала мыслительную деятельность эндогенным стрессором, а человека – обезьяной, живущей под стрессом собственной мысли.

Благодарности:

Работа поддержана: программа РАН 26, А.II.6, Б.25, Б.27; программа Президиума РАН "Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем"; интеграционный проекты СО РАН 50, 119;

---

[1] Различия паттернов экспрессии у человека и шимпанзе найдено в 32% генов семенника и по ~8% генов других органов, причем в мозгу различия количественно наименьшие. Наибольшее различие выявлено у генов печени. В семеннике и почке адаптивно эволюционировало наибольшее число тканеспецифичных генов (Khaitovich et al., 2005).

[2] Обслуживающая инфраструктура (ОИ) мозга в узком смысле – генные сети метаболизма, путей передачи сигналов, врожденного иммунитета и стресса: экспрессия всех этих генных сетей или их фрагментов не ограничена мозгом и включает разные ткани. В широком смысле ОИ выходит за рамки мозга, включая генные сети пищеварительной системы, связанные с метаболизмом белков и липидов, необходимых в критические периоды онтогенеза мозга. Указанные генные сети (Shi et al., 2006, Khaitovich et al., 2005) обогащены генами, адаптивно эволюционирующими при дивергенции шимпанзе и человека.

госконтракты № П721, №10104-37/П-24/110-323/020610-004, №07.514.11.4003; гранты РФФИ №10-04-01310, 11-06-12006-офи-м-2011.

Литература:

Ратнер, В.А. Жарких, А.А., Колчанов, Н.А. и др. 1985, *Проблемы Теории Молекулярной Эволюции,* Наука, Новосибирск, 260 с.

Суслов, В.В., Пономаренко, П.М., Пономаренко, М.П. и др. 2010, Полиморфизмы ТАТА-боксов генов хозяйственно важных и лабораторных животных и растений, ассоциированные с их селекционно-ценными признаками, *Генетика.* 46(4): 448 – 457.

Ponomarenko, J.V., Merkulova, T.I., Orlova, G.V. et al. 2003, rSNP_Guide, a database system for analysis of transcription factor binding to DNA with variations: application to genome annotation, *NAR.* 31(1): 118 – 121.

Васильев, Г.В., Меркулов, В.М., Кобзев, В.Ф. и др. 2000, Точковые мутации в районе 663-666 п.н. интрона 6 гена триптофаноксигеназы, связанные с рядом психических расстройств, разрушают сайт связывания фактора транскрипции YY1 // *Молекулярная Биология,* 34: 214 – 222.

Ivanisenko, V.A., Pintus, S.S., Grigorovich, D.A. and Kolchanov, N.A. 2005, PDBSite: a database of the 3D structure of protein functional sites, *NAR.* 33(Database issue): D183 – D187.

Nobeli, I., Favia, A.D. and Thornton, J.M. 2009, Protein promiscuity and its implications for biotechnology, *Nat. Biotechnol.* 27(2): 157 – 167.

Суслов, В.В. и Колчанов, Н.А. 2009, Дарвиновская эволюция и регуляторные генетические системы, *Вестник ВОГиС.* 13(2): 410 – 439.

Teichmann, S.A and Babu, M.M. 2004, Gene regulatory network.growth by duplication, *Nat. Genet.* 36(5): 492 – 496.

Иванисенко, В.А., Деменков, П.С., Фомин, Э.С. и др. 2008, Распознавание функциональных сайтов в пространственных структурах белков, в кн. *Системная Компьютерная Биология,* СО РАН, Новосибирск, сс. 231 – 245.

Bjedov, I., Tenaillon, O., Gerard, B. et al. 2003. Stress-induced mutagenesis in bacteria, *Science.* 300(5624): 1404 – 1409.

Koonin, E.V. and Wolf, Y.I. 2009, Is evolution Darwinian or/and Lamarckian? *Biol. Direct.* 11(4): 42.

Torkelson, J., Harris, R.S., Lombardo, M.J. et al. 1997, Genome-wide hypermutation in a subpopulation of stationary-phase cells underlies recombination-dependent adaptive mutation, *EMBO J.* 16(11): 3303 – 3311.

Roberts, S., Yang, Y., Sterling, J. et al. 2010, Damage-induced localized hypermutability, in: *Modern Problems of Genetics, Radiobiology, Radioecology and Evolution,* Dubna, p. 27.

Колчанов, Н.А. и Суслов, В.В. 2008, Кодирование и эволюция сложности биологической организации, в кн. *Эволюция Биосферы и Биоразнообразия*, КМК, М., сс. 60 – 96.

Чураев, Р.Н. 2006, Эпигенетика: генные и эпигенные сети в онто- и филогенезе, *Генетика.* 42(9): 1276 – 1296.

Инге-Вечтомов, С.Г. 2010, Изменчивость, матричный принцип и теория эволюции , в кн. *Чарльз Дарвин и Современная Биология,* Наука, Спб., сс. 49 – 60.

Расницын, А.П. 2002, Процесс эволюции и методология систематики // *Тр. Русс. Энтомол. Общ.* 73: 4 – 21.

Раушенбах, Ю.О. 1981, Закономерности экогенеза домашних животных, *Генетика.* 17(9): 1663 – 1677.

Baldwin, J.A. 1896, New factor in evolution, *Amer. Naturalist.* 30: 441 – 445.

Мальчевский, А.С. 1974, Отношение животных к территории как фактор эволюции (на примере птиц), *Вестник ЛГУ.* сер. Биология. № 3: 5 – 15.

Фридман, В.С. и Еремкин, Г.С. 2008, *Урбанизация «Диких» Видов Птиц в Контексте Эволюции Урболандшафта,* МГУ, М., 139 с.

Osborn, H.F. 1934, Aristogenesis, the creative principle in the origin of species, *Amer. Naturalist.* 68: 193 – 235.

Симпсон, Дж. Г. *Темпы и Формы Эволюции,* 1948, Изд-во Иностранной литературы, М., 369 с.

Hutchinson, G.E. 1965, The niche: an abstractly inhabited hypervolume in: *The Ecological Theatre and the Evolutionary Play,* Yale Univ. Press, New Haven, pp. 26 – 78.

Северцов, А.С. 2008, Причины и условия формирования ароморфной организации, *Ж.О.Б.* 69(2): 94 – 101.

Жерихин, В.В. 2003, Основные закономерности филоценогенетических процессов, в кн. Избранные Труды. КМК, М., сс. 405 – 439.

Гребельный, С.Д. 2008, *Клонирование в Природе.* ЗИН РАН, Спб., 287 с.

Ратнер, В.А. 1964, Принцип связности серий и определение порядка оснований в кодонах, *Биофизика.* 9(5): 621 – 625.

Suslov, V.V., Ponomarenko, P.M., Efimov, V.M. et al. 2010, SNPs in the HIV-1 TATA box and the AIDS pandemic, *JBCB.* 8(3): 607 – 625.

Афанасьева, Г.А. 1984, *Брахиоподы Отряда Chonetida.* дисс. д.б.н. ПИН РАН, М., 290 с.

Розанов, А.Ю. 1973, *Закономерности Морфологической Эволюции Археоциат и Вопросы Ярусного Расчленения Нижнего Кембрия.* Наука, М., 164 с.

Meyen, S.V. 1971, Parallelism and its significance for the systematics of fossil plants, *Geophytology.* 1(1): 34 – 47.

Воронцов, Н.Н. 1988, Постепенное или внезапное видообразование: "или - или" или "и -и", в кн. *Дарвинизм: История и Современность,* Наука, Л., сс. 87 – 103.

Wang, R.L., Stec, A., Hey, J. et al. 1999, The limits of selection during maize domestication, *Nature.* 398(6724): 236 – 239.

Вавилов, Н.И. 1935, *Закон Гомологических Рядов в Наследственной Изменчивости.* Сельхозгиз, М. – Л., 56 с.

Babu, M.M., Luscombe, N.M., Aravind, L. et al. 2004, Structure and evolution of transcriptional regulatory networks, *Curr. Opin. Struct. Biol.* 14(3): 283 – 291.

Селье, Г. 1972. *На Уровне Целого Организма.* Наука, М., 122 с.

Azzam, E. 2010, The impact of bystander effects and adaptive responses in the biological responses to low dose/low fluence ionizing radiation: the modulating effect of linear energy transfer, in: *Modern Problems of Genetics, Radiobiology, Radioecology and Evolution,* Dubna, p. 53.

Storz, H., Hengge-Aronis, G., Yura, T., et al. 2000. *Bacterial Stress Responses.* ASM Press, Washington, 485 p.

Macario, A.J., Lange, M., Ahring, B.K., et al. 1999, Stress genes and proteins in the archaea, *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 63(4): 923 – 967.

Лось, Д.А. 2007, Восприятие стрессовых сигналов биологическими мембранами, в кн. *Проблемы Регуляции в Биологических Системах. Биофизические Аспекты,* НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», М. – Ижевск, сс. 329 – 360.

Кржечковская, В.В., Кубатиев, А.А. и Наумов, Ю.И. 2004. Мембранносвязанный цитохром b5 и метаболизм липидов (реакции, не связанные с участием цитохрома Р-450), *Мембраны, Серия "Критические технологии", ВИНИТИ.* № 2(22): 9 – 21.

Chao, H.F., Yen, Y.F. and Ku, M.S. 2009, Characterization of a salt-induced DhAHP, a gene coding for alkyl hydroperoxide reductase, from the extremely halophilic yeast *Debaryomyces hansenii, BMC Microbiol.* 9: 182.

Vaquero, A. and Reinberg, D. 2009. Calorie restriction and the exercise of chromatin, *Genes Dev.* 23(16): 1849 – 1869.

Semenza, G. L. 2006. Regulation of physiological responses to continuous and intermittent hypoxia by hypoxia-inducible factor 1, *Exp. Physiol.* 91(5): 803 – 880.

Томилин, А.Г. 1984, *Снова в Воду,* Наука, М., 192 с.

Popper, K.R. 1976, Darwinism as a metaphysical research program, in: *Unended Quest.* Open Court, La Salle, pp. 161 – 179; 234 – 235.

Popper, K.R. 1978, Natural selection and the emergence of mind, *Dialectica.* 32: 339 – 355.

Fisher, R.A. 2000, *The Genetical Theory of Natural Selection.* Univ. Press, Oxford, 318 p.

Haldane, J.B.S. 1935, Darwinism under revision, *Rationalist Annual.*: 19 – 29.

Waddington, C.H. 1960, Evolutionary adaptation, in *Evolution after Darwin* Vol. I. *The Evolution of Life,* Univ. Press, Chicago, pp. 381 – 402.

Тимофеев-Ресовский, Н.В., Воронцов, Н.Н. и Яблоков, А.В. 1977, *Краткий Очерк Теории Эволюции,* Наука, М., 297 с.

Дарвин, Ч. 1991, *Происхождение Видов Путем Естественного Отбора.* Наука, СПб., 539 с.

Дарвин, Ч. 1941, *Изменение животных и растений в домашнем состоянии,* ОГИЗ-Сельхозгиз, М. – Л., 619 с.

Беляев, Д.К. 1972, Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при доместикации животных, *Природа.* № 2: 36 – 45.

Маркель, А.Л. 2008, Стресс и эволюция, *Вестник ВОГиС.* 12(1-2): 206 – 215.

Ito, M., Yang, Z., Andl, T. et al. 2007, Wnt-dependent de novo hair follicle regeneration in adult mouse skin after wounding, *Nature.* 447(7142): 316 – 320.

Hovav, R., Udall J.A., Chaudhary, B. et al. 2008, The evolution of spinnable cotton fiber entailed prolonged development and a novel metabolism, *PLoS Genet.* 4(2): e25.

Xu, Z., Yu, J.Z., Cho, J. et al. 2010, Polyploidization altered gene functions in cotton (Gossypium spp.), *PLoS One.* 5(12): e14351.

Chaudhary, B., Hovav, R., Flagel, L. et al. 2009, Parallel expression evolution of oxidative stress-related genes in fiber from wild and domesticated diploid and polyploid cotton (Gossypium), *BMC Genomics.* 10: 378.

Iwahashi, H., Shimizu, H., Odani. M. and Komatsu, Y. 2003, Piezophysiology of genome wide gene expression levels in the yeast *S. cerevisiae, Extremophiles.* 7(4): 291 – 298.

Ishii, A., Oshima, T., Sato,T., et al. 2005, Analysis of hydrostatic pressure effects on transcription in *Escherichia coli* by DNA microarray procedure, *Extremophiles.* 9(1): 65 – 73.

Slonczewski, J.L. and Foster, J.W. 1996, pH-regulated genes and survival at extreme pH. *Escherichia coli* and *Salmonella typhimurium,* in: *Cellular and Molecular Biology.* Washington, pp. 1539 – 1549.

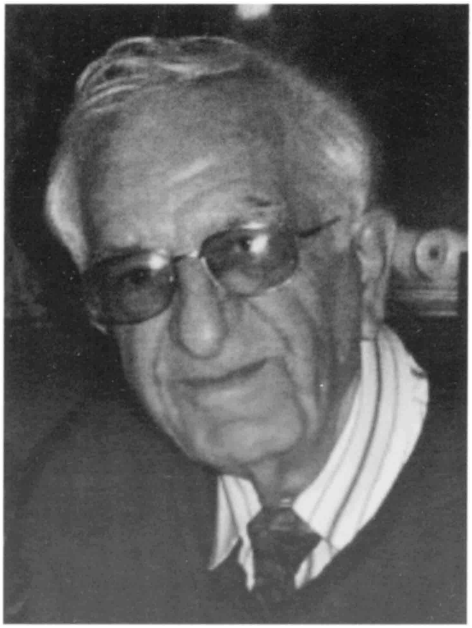
Lin, J., Lee, I.S., Frey, J. et al. 1995, Comparative analysis of extreme acid survival in *Salmonella typhimurium, Shigella flexneri* and *Escherichia coli, J. Bacteriol.*, 177: 4097 – 4101.

Shi,P., Bakewell, M.A. and Zhang, J. 2006, Did brain-specific genes evolve faster in humans than in chimpanzees? *Trends Genet.* 22(11): 608 – 613.

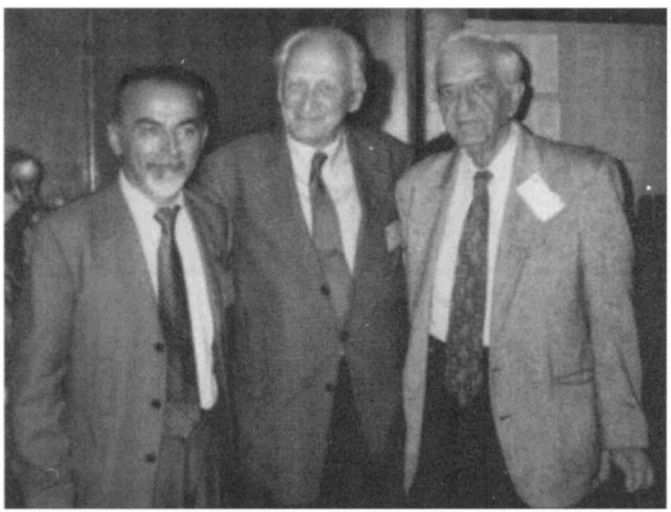
Khaitovich, P., Hellmann, I., Enard, W. et al. 2005, Parallel patterns of evolution in the genomes and transcriptomes of humans and chimpanzees, *Science*. 309(5742): 1850 – 1854.

В ПАМЯТЬ…

IN MEMORIAM …



Цовак Минасович Авакян
Tsovak M. Avakian



Слева направо: Г. Гегамян, А. Н. Тимофеев, Ц. М. Авакян.
Международная конференция «Современные проблемы генетики, радиобиологии, радиоэкологии и эволюции», посвященная 100-летию со дня рождения Н. В. Тимофеева-Ресовского. Дубна, 2000

From left to right: G. Gegamian, A. N. Timofeev, Ts. M. Avakian.
The N. W. Timofeeff-Ressovsky Centennial conference «Modern Problems of Genetics, Radiobiology, Radioecology and Evolution». Dubna, 2000

Раиса Львовна Берг
Raissa L'vovna Berg

Р. Л. Берг с В. П. Эфроимсоном
R. L. Berg and V. P. Effroimson

Александр Борисович Девин
Alexander Borisovich Devin

А. Б. Девин и И. П. Арман. 2004 г.
(из архива Н. А. Колтовой)

A. B. Devin and I. P. Arman. 2004
(photoarchive of N. A. Koltovaya)

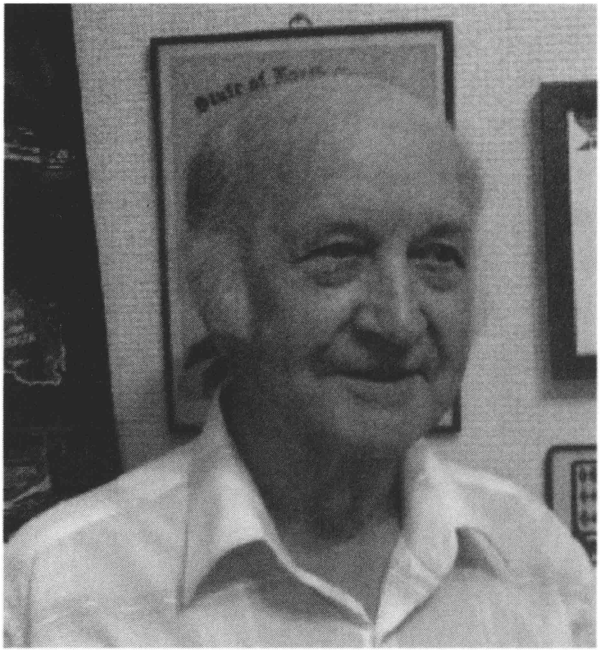
Владимир Ильич Иванов
Vladimir Il'ich Ivanov

Золотая свадьба Тимофеевых-Ресовских. Слева направо: В. И. Иванов, М. М. Антощина, А. А. Стрекалов, Н. В. Тимофеев-Ресовский. Обнинск, 1972 г.

The golden wedding of N. W. and E. A. Timofeeff-Ressovsky's. From left to right: V. I. Ivanov, M. M. Antoschina, A. A. Strekalov, N. W. Timofeeff-Ressovsky. Obninsk, 1972

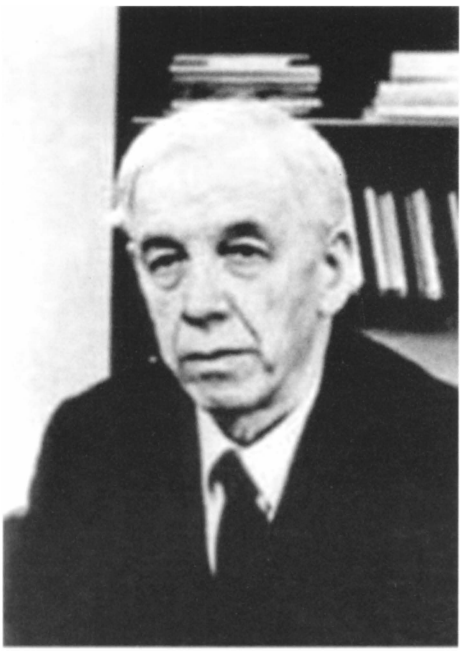
Николай Викторович Лучник
Nikolay Victorovich Luchnilk

В центре (слева направо): Н. В. Лучник, Н. А. Порядкова, Н. В. Тимофеев-Ресовский.
Миассово, 1950-е гг.
In the center (from left to right): N. V. Luchnik, N. A. Poryadkova, N. W. Timofeeff-Ressovsky.
Miassovo, 1950s



Геннадий Григорьевич Поликарпов
Gennady Grigor'evich Polikarpov

Владимир Корогодин и Геннадий Поликарпов. Москва, кафедра биофизики МГУ. 1950-е гг.
Vladimir Korogodin and Gennady Polikarpov. Moscow, Biophysics Department of MSU. 1950s



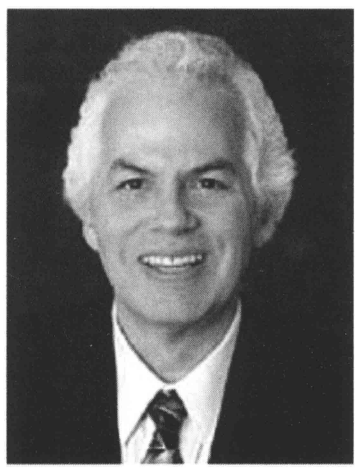
Всеволод Маврикиевич Клечковский
Vsevolod Mavrikievich Klechkovsky

Tikvah Alper (1909–1995)

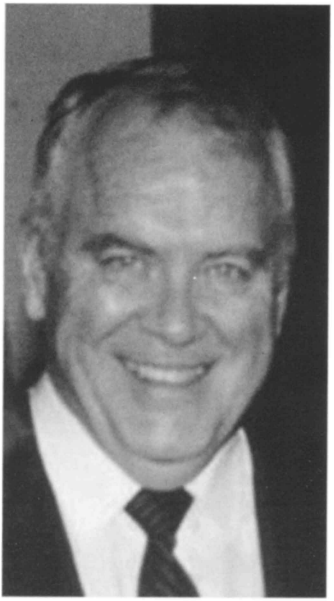
John S. Griffith (1920–2012)

T. Alper and J. S. Griffith developed the hypothesis during the 1960s that some transmissible spongiform encephalopathies are caused by an infectious agent consisting of proteins.

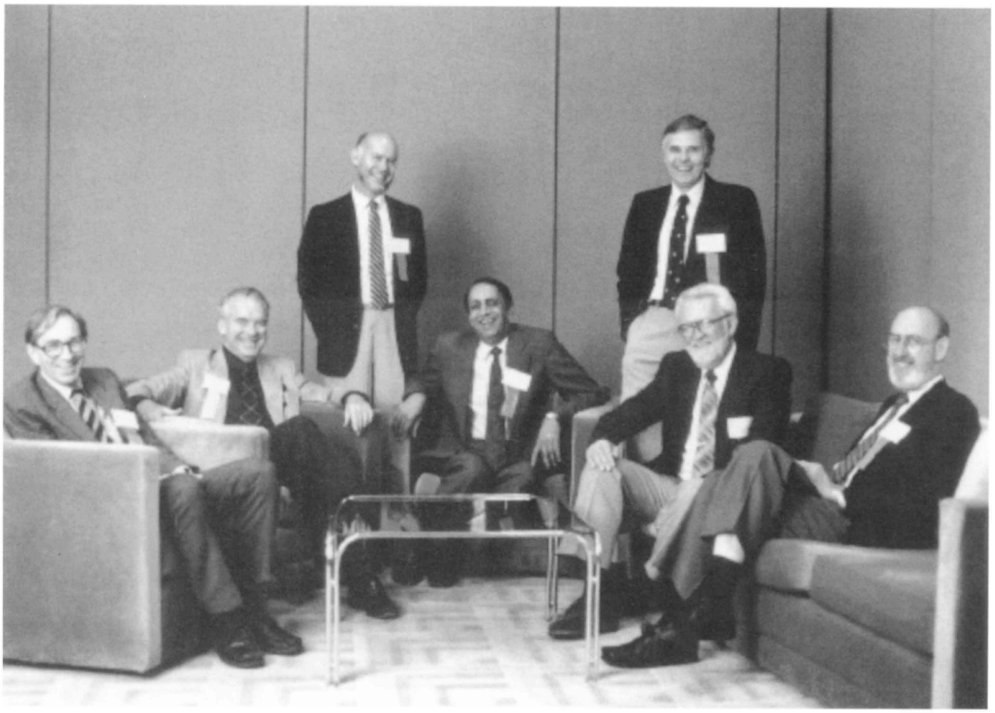
S. B. Prusiner announced in 1982 that he had puri-fied the hypothetical in-fectious agent («prion») and it consisted mainly of a specific protein.



Stanley B. Prusiner (1942)
The Nobel Prize Winner (1997)
for research into prions

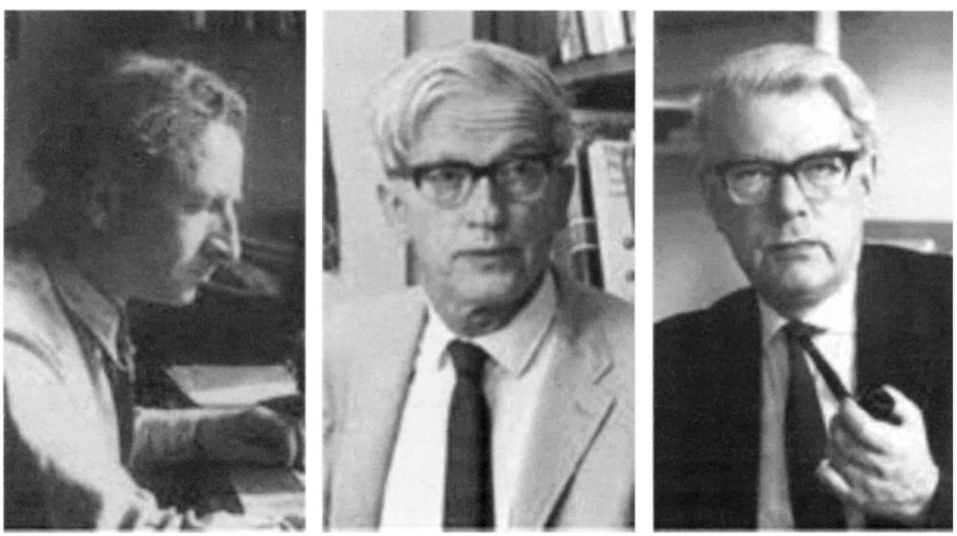


Robert H. Haynes



Executive Committee, 16th International Congress of Genetics, Toronto, 1988. Standing, left to right: K. J. Kasha (Canadian Program Committee), J. W. Drake (International Program Advisory Committee). Seated, left to right: J. D. Friesen (Local Arrangements Committee), R. H. Haynes (President), A. Nasim (International Coordinator), D. B. Walden (Secretary General), J. A. Heddle (Local Arrangements Committee)

Max Ludwig Delbrück



Molecular-genetics pioneers N. W. Timofeeff-Ressovsky, M. Delbrük, K. Zimmer, the authors of the Three-Man Paper (Green Pamphlet)

ЦОВАК МИНАСОВИЧ АВАКЯН (1926-2011)

Летом 1986 г. мы (Владимир Иванович Корогодин, я и наша дочка Маша) прилетели в Армению и ожидали в аэропорту встречающего нас Цовака Минасовича Авакяна. Время тянулось долго, и Владимир Иванович стал рассказывать, что Николай Владимирович и Елена Александровна Тимофеевы-Ресовские были тесно связаны с Арменией, и в их окружение входили армяне - Цовак Авакян, Ромен Атаян, Арам Зурабян, Сурен Семирджян и другие. У Елены Александровны были любимчики: «самый умный» - Цовак, «самый красивый» - Арам и «самый интеллигентный» - Ромен. Вскоре появился сам Цовак. Было сразу видно, что он обладал всеми тремя перечисленными качествами. «Самая отличительная черта Цовака – он пассионарий. Смотри не влюбись в него!» - шутливо добавил Владимир Иванович.

Вторые Чтения
памяти В.И. Корогодина
и В.А. Шевченко.
Дубна, 2009 г

Со свойствами пассионария Цовака Минасовича я познакомилась быстро. Я заметила, что, помимо научной деятельности, он всегда в гуще самых актуальных и важных событий и играет в них не последнюю роль. То он едет с миссией в Карабах, то через него осуществляется связь с армянской диаспорой в Америке, - всего не перечислишь. Он чувствовал ответственность за происходящее, и в этом не было фальши. В нем жило свойство пробуждать в людях хорошие чувства и проявлять их в достойных делах.

В. Л. Корогодина

Зубр в армянском интерьере

ЦОВАК М. АВАКЯН
Ереванский физический институт, Ереван, Армения

После выхода в свет книги Даниила Гранина «Зубр» имя выдающегося ученого Николая Тимофеева-Ресовского стало известно всем. Армяне открыли его для себя еще раньше - Тимофеев-Ресовский стоял у истоков создания лаборатории радиационной биофизики в Ереване. О том, как российский столбовой дворянин, четверть века проработавший в Германии и прошедший сталинские лагеря, сумел оказать влияние на биологическую науку Армении, буквально за неделю до своей кончины успел рассказать корреспонденту «Голоса Армении»[1] организатор отдела радиационной биофизики Ереванского физического института, недавно ушедший из жизни доктор биологических наук Цовак Минасович АВАКЯН.

В конце 50-х, когда судьбу биологической науки в СССР вершил печальной памяти Лысенко, а само слово генетика было предано анафеме, в одном из журналов мне попалась статья за подписью Тимофеева-Ресовского. Она была уникальной по всем параметрам - ясный, четкий язык, доходчивость изложения и самое главное - абсолютно новый подход к теме, над которой мы тогда работали. Статья стала откровением. Потом были и другие публикации по исследованиям, сделанным в руководимой им лаборатории в Миассово. Николай Владимирович так щедро делился своими знаниями, что все вокруг него постоянно чему-то учились. «Для серьезного развития серьезных наук нет ничего пагубнее звериной серьезности. Нужен юмор и некоторая издевка над собой и над науками», - говорил он. Тимофеев-Ресовский заложил в нас ту фундаментальную основу, на которой в дальнейшем строилось наше отношение не только к науке, но и к жизни.

[1] Интервью опубликовано в газете «Голос Армении» 8 февраля 2011 г., корреспондент Нара Кананова. Публикуется в сокращении.

Многие наши биологи прошли стажировку в Институте медицинской радиологии в Обнинске. Николай Владимирович и его ученики готовили для Армении специалистов по радиационной, популяционной и медицинской генетике, биогеоценологии. Аспирантами самого НВ были Ромен Атаян, Арам Зурабян, Эдик Акопян, Нвард Симонян. Возникло даже понятие - Армянская республика в Обнинске. Мы относились к нему с почтением, даже с благоговением. Этот человек буквально излучал мысли, знания, чувства. К нему тянулись все стремившиеся приобщиться к высокому.

Н.В. и Е. А. Тимофеевы-Ресовские в Раздане (Армения)

Тимофеев-Ресовский сделал многое и для развития генетических, биофизических и радиобиологических исследований в Армении. Наша лаборатория биофизики - первая этого профиля в Армении - в то время была в составе Института земледелия. Благодаря тесному сотрудничеству биологов и физиков нам удалось собрать ряд оригинальных установок, позволяющих проводить точные биофизические опыты на разных биологических объектах. Лаборатория быстро приобрела свое лицо. Проводились экспериментальные исследования в области радиационной биофизики.

В 1964 году Тимофеев-Ресовский обратился к Артему Алиханяну с письмом, в котором предлагал организовать в Ереванском физическом институте лабораторию радиационной биофизики. «Принимая во внимание уникальность строящегося электронного кольцевого ускорителя, - писал он, - можно ожидать открытия новых закономерностей и явлений... Вполне подходящим ядром для создания такой лаборатории в ЕрФИ считаю коллектив лаборатории биофизики Института земледелия. Я заинтересован в этом, поскольку между моей лабораторией и здешней устанавливаются все более тесная связь и сотрудничество». С просьбой поддержать предложение об организации биофизической лаборатории при ЕрФИ он обращался и в Госкомитет СССР по использованию атомной энергии. Мы всегда будем благодарны ему за эту поддержку.

С четой Тимофеевых-Ресовских меня связывали самые теплые, дружеские отношения. Когда я бывал у них в гостях, а это были на редкость хлебосольные люди, он демонстративно подавал мне пальто. Я,

конечно, сопротивлялся, возникала легкая шуточная борьба, и я с удивлением ощущал силу его бицепсов. Казалось странным, что человек, который всю жизнь провел в стенах лаборатории, мог быть в такой прекрасной физической форме.

Вспоминая о Николае Владимировиче, не могу не сказать о его жене, коллеге и помощнице Елене Александровне. Вся их совместная жизнь - замечательное свидетельство любви, преданности, бескорыстного служения людям. В моем архиве сохранилось много писем и документов, так или иначе связанных с Тимофеевым-Ресовским. Сам он писал крайне редко, не любил, а потом уже и не мог. Делала это за него Елена Александровна.

В книге Гранина «Зубр» и во многих воспоминаниях о Тимофееве-Ресовском упоминается картина, на которой НВ изображен под портретом Нильса Бора со статуэткой зубра в руках. Отсюда и название – «Три зубра». Фамилия автора нигде не указана, но им является известный армянский художник Рубен Габриелян. Его кисти принадлежит и работа «Тимофеев-Ресовский и Армения».

радиобиологических исследований с применением синхротронного излучения, хемилюминесценции, исследований биомембран, опубликованных в виде научных статей, монографий, научно-популярных публикаций, шести авторских свидетельств. Он исследовал воздействие синхротронного излучения с различными длинами волн на биологические объекты. Совместно со специалистами из Института радиобиологии города Карлсруэ и Института биофизики города Франкфурт-на-Майне (ФРГ) методом ЭПР исследовал свободнорадикальные процессы, протекающие в облученной гамма-излучением олеиновой кислоте. Примечательны также работы Ц.Авакяна с сотрудниками, подтвердившие радиопротекторные свойства лазерного излучения при воздействии ионизирующего излучения на различные биологические объекты. Наиболее значительные результаты его исследований, касающиеся «рентгеновского зрения», вошли в учебную литературу по радиобиологии. Созданный Ц. Авакяном совместно с Н. Аджяном прибор для измерения хемилюминесценции, действительно явился новшеством в области регистрации сверхслабых свечений.

Ц. Авакян неоднократно выступал с докладами в зарубежных научных центрах: в Германии, Англии, Франции, Италии, США, Японии, в Российской Федерации. При его непосредственном активном участии в Ереване и Москве неоднократно организовывались всесоюзные и международные научные конференции. Достойна упоминания также деятельность Ц. Авакяна, касающаяся его рабочих связей с армянской диаспорой. Он неоднократно выступал со статьями и докладами в Иранской Исламской Республике, Ливане, Сирийской Арабской Республике, Иордании, Израиле. Почти четверть века Ц.М. Авакян преподавал на биологическом факультете Ереванского государственного университета, читая спецальные курсы по биофизике на кафедрах биофизики и биохимии.

Наряду с научно-организационной деятельностью Ц.Авакян был также активным общественным деятелем, патриотично настроенным гражданином. Это особенно ярко проявилось в годы арцахского освободительного движения. Еще в 1988 году он организовывает посещение Арцаха группой ученых из Ереванского физического института, устанавливает тесные связи с рядом организаций и отдельными представителями руководства Нагорного Карабаха. Организует разнообразную помощь новообразованному Степанакертскому университету, медицинским учреждениям, воинам освободительного движения. Организует посещение Арцаха деловыми людьми из Австрии, США, Германии, Франции, Сирии. В Арцахе Ц.Авакян избирается членом общественной организации «Амарас»,

принимает активное участие в процессе создания Степанакертского отделения международной организации «Врачи без границ», способствуя тем самым поступлению в Арцах медицинской помощи, принимает деятельное участие в издании газеты «Воин» – печатного органа Комитета Самозащиты Нагорного Карабаха.

За свою гражданскую и общественную деятельность Цовак Авакян неоднократно удостаивался медалей и почетных грамот. В 1992 году за активную пропаганду учения Тимофеева-Ресовского и цикл работ по синхротронному излучению он удостоился медали имени Тимофеева-Ресовского, за активное участие в деле организации Американского Университета Армении – медали АУА, за вклад в дело освобождения Арцаха – памятной медали президента НКР и т.д. Цовак Авакян состоял членом редакционных коллегий многих изданий, в том числе принимал деятельное участие в работе редакционного совета «Биологического журнала Армении». Будучи вице-председателем земляческого союза «Сурмалу-Игдир» он в 2007 году составил и представил в печать объемную книгу «Сурмалу-Игдир: исторические распутья».

Яркая личность

ТАТЬЯНА Г. АМБАРЦУМЯН
Ереванский физический институт, Ереван, Армения

Цовак Минасович Авакян - яркая личность, ученый и общественный деятель, был одним из основоположников радиационной биофизики в Армении. Он вошел в науку, когда генетика и кибернетика только начали оправляться от идеологического насилия лысенковщины, когда творческая мысль строго ограничивалась государственным надзором. Послабления шестидесятых годов прошлого столетия стали откровением для многих молодых людей, стремящихся в науку. Среди них были люди разного свойства: одни стремились сами делать открытия в науке, другие – хотели сберечь уже состоявшиеся таланты и открыть возможность для рождения новых. Это люди, которые создавали институты и лаборатории новых направлений, которые только-только начали выходить из подполья. Молодой Цовак Минасович, увлеченный радиационной биологией и генетикой, воодушевленный личностью и идеями Тимофеева- Ресовского, взял на себя ответственную роль адепта современной биофизики в Армении. Его усилиями была создана лаборатория в Институте

земледелия Министерства сельского хозяйства Арм. ССР. Следующим шагом было создание лаборатории радиационной биофизики в Ереванском физическом институте. Цовак Минасович прекрасно понимал структуру общества, в котором ему довелось жить и работать. Он старался дружить с властью, и весь пыл этой дружбы он направлял на создание лаборатории в ЕрФИ, директором которого был великий патриот Армении А.И. Алиханян. Для создания лаборатории он привлекал молодых ученых, закончивших аспирантуру в лучших российских лабораториях, набирал лучших студентов из Ереванского государственного университета, сам отправлял их на стажировку или в аспирантуру в Москву, Пущино, Серпухов, Обнинск. Пользуясь своими связями, добивался покупки дорогостоящей аппаратуры и химреактивов. Ведущие специалисты его лаборатории сотрудничали с такими яркими представителями науки в Советском Союзе, как В.И. Корогодин, Ю.А. Чизмаджев, М.Х. Чайлахян и др. Лаборатория постепенно становилась лучшей в Армении, не уступала московским по своей оснащенности: здесь была и изотопная комната, и рентгеновская аппаратура для облучения биологических объектов, помещение для варки микробиологических сред со всей необходимой инфраструктурой, уникальные спектрофотометры и пр. Работа шла полным ходом - здесь работали и радиобиологи, и микробиологи, и генетики, и мембранологи, и физики экспериментаторы и теоретики. Большое значение имело то, что, находясь в составе ЕрФИ, который имел электронный кольцевой ускоритель и несколько небольших линейных, лаборатория расширяла возможности исследований, делая их более разнообразными и достоверными.

Молодые заражали друг друга энтузиазмом, работа кипела иногда и за полночь. Цовак Минасович, который любил напускать на себя строгость в вопросах режима, с радостью и гордостью видел, как растет и обретает мощь и авторитет его детище. Его главным жизненным приоритетом была эта лаборатория, которой он умело руководил. В основу взаимоотношений с сотрудниками, как, впрочем, и со всеми людьми, был положен профессионализм. Он дружил с учеными, художниками, композиторами, писателями и политиками – и всем им он был интересен и всеми любим. У него был уникальный талант общения с людьми.

Многие составляющие его души стали понятны после развала СССР, когда со всей присущей ему ответственностью он включился в дело становления армянской государственности как в Армении, так и в НКР. Его роль была неоценимой в деле оказания помощи воюющему Карабаху. Он жил с сознанием своего предназначения - делать все, что в его силах, для своего народа.

Цовак Минасович прожил жизнь, как истинный армянин. Светлый образ Цовака Минасовича Авакяна, посвятившего себя служению науке и своему народу, прожившего жизнь насыщенно и увлеченно, навсегда останется в памяти тех, кто знал его и дружил с ним.

Учитель

ТОРГОМ СЕФЕРЯН
Ереванский физический институт, Ереван, Армения

Познакомился я с Цоваком Минасовичем, когда еще учился в бакалавриате. Я, как обычно, ставил опыт в лаборатории кафедры биофизики ЕГУ, и в той же комнате находился стол моего научного руководителя профессора А.Е. Закаряна. Цовак Минасович и Армен Егорович были давними друзьями, и в тот день Цовак Минасович зашел навестить его. Сотрудники лаборатории радостно приветствовали Цовака Минасовича. Я тоже поздоровался и продолжил эксперимент.

В середине разговора с А.Е. он вдруг спросил обо мне, кто я и чем занимаюсь. Через несколько дней Цовак Минасович вновь зашел к нам и в конце встречи подошел ко мне и спросил об эксперименте и о квантометрической установке, на которой я ставил опыты. В конце разговора он подарил мне старую книгу, подписанную его учителем - Б.Н. Тарусовым. Он сказал, что развитие этого направления началось с этих работ. Я подумал, зачем мне эта старая книга, но, когда начал ее читать, понял, что этот сборник фундаментальных работ - азбука этого направления. Я понял, что эта книга не простая, это та книга, которую дает учитель своему ученику как реликвию. Но я не понимал, почему мне, я ведь не был его учеником. Как он понял, что я продолжу начатое ими дело? Наверное, в этом ему помог многолетний жизненный опыт. Я эту книгу храню как эталон качества научных работ для себя. И с того времени началось наше общение. Прошло много времени, и после того, как я защитил диссертацию, Цовак Минасович пригласил меня на работу в созданную им лабораторию в Ереванском физическом институте имени А.И. Алиханяна. Общаясь с ним каждый день, я снова и снова удивлялся уникальности этой личности, широте его научного кругозора. Цовак Минасович стал очень близким мне человеком. Во многих вопросах у нас были схожие мнения, и со временем я понял, что в глубине души он был другим человеком: поступки людей и события он оценивал и судил

справедливо, но, как и всем нам, ему приходилось иногда поступать вопреки своим желаниям.

Он был человеком, обладавшим бездонной и уникальной памятью. Помню, как-то раз, в первые дни совместной работы, мы беседовали на разные профессиональные темы, и он почти все свои слова подтверждал, доставая из своей огромной библиотеки различные книги и показывая соответствующие тексты в них. Я спросил, как он помнит все эти тексты постранично, а он, жалуясь на ухудшение памяти, сказал: «Раньше было лучше». А когда я увидел его домашнюю библиотеку во всю стену гостиной комнаты, во много раз превышающую рабочую, мне стал понятен огромный масштаб его знаний.

Сейчас, когда его уже нет с нами, каждый раз, заходя в его кабинет, я представляю, что он будет там и, улыбаясь, скажет: «А-а-а, пришел?»

В трудных ситуациях, когда я особо нуждаюсь в его советах, я вспоминаю Цовака Минасовича и в уме тихо спрашиваю, как мне быть, представляю, как бы он ответил ,и, представьте, решения приходят легче. Я думаю, пока мы помним Цовака Минасовича, он будет с нами и будет помогать нам с небес.

Мы всегда будем помнить Вас, Цовак Минасович.

РАИСА ЛЬВОВНА БЕРГ (1913-2006)

Из книги « Суховей»*

РАИСА ЛЬВОВНА БЕРГ

Имя В.И. Вернадского — гонимого, полузапрещенного титана — станет в один ряд с именами Галилея, Ньютона, Ламарка, Эйнштейна. Блестящего последователя он нашел в лице Н.В. Тимофеева-Ресовского.

Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский представлялся мне тихим русским интеллигентом. Он жил в Германии, я никогда не видела его, а только читала его работы, написанные на немецком языке. Когда он появился в Москве, выйдя из заключения, полуслепой, и мы познакомились, оказалось, что это могучая русская натура, полная буйной энергии. Могучий голос, необычайная подвижность, исключительный артистизм. Он мгновенно делался центром внимания и поклонения в любой компании. И выпить тоже не дурак. Я спросила его, почему это он казался мне тихим русским интеллигентом, когда я читала его работы. Он сказал: «Потому что на немецком языке ничем другим, кроме как тихим русским интеллигентом, быть нельзя». — «Николай Владимирович, почему это у вас на рубашке прямо против пупа дырка?» — «А чтобы пузо было удобно чесать». Это — *facon de parler*. При всей разухабистости он являл собой образец старинной, изысканной, давно забытой воспитанности, истинного джентльменства. Пьесу Булгакова «Дни Турбиных» я видела в Московском Художественном театре дважды — в 1933 и в 1953 году. Первый раз в исполнении сильнейшего состава труппы, а потом ее играла молодежь Студии имени Станиславского. Турбины — дворяне. В пьесе воспроизведен обрывок их жизни. Сравнение двух спектаклей показывало, что театр утерял знание правил джентльменского поведения в обществе. Манеры Тимофеева-Ресовского воскрешали в памяти тот старинный спектакль в исполнении сильнейшего состава МХАТа, любо-дорого было наблюдать.

Он говорил, что никакого классового антагонизма не существует: на одном полюсе — аристократ и пролетарий, на другом — мещанин. Он сочетал в себе пролетария и аристократа. Страх — атрибут мещанства — ему абсолютно чужд.

---

* Р.Л. Берг. Суховей. Воспоминания генетика. М.: Наука, 2003. (Памятники исторической мысли). Материал предоставлен М.Д. Голубовским.

Блестящий ум, феноменальная сила и строгость мысли, адово терпение, первоклассная память. Есть три компоненты хорошей памяти, до известной степени независимые друг от друга — одна может присутствовать, в то время как отсутствует другая. Это — большой объем памяти, большая скорость запоминания и быстрота извлечения информации из хранилища. Николай Владимирович обладает всеми тремя. Выйдя из заключения, он жил сперва в Свердловске, потом в Обнинске недалеко от Москвы и изредка бывал в Ленинграде. Городским транспортом он не пользовался, а либо ходил пешком, либо ездил в такси. Пешком он ходил не так, как все люди. Мы с Еленой Александровной, его женой, нормально идем, а он впереди бежит, останавливается и бежит обратно, добежит до нас и опять вперед. В такси он говорил своим невообразимо колоритным пружинистым голосом: «Лелька, давай четвертак» — 25 рублей, когда на счетчике семь. Это было, значит, до денежной реформы, когда деньги в 10 раз уменьшились. И Лелька давала. И не от богатства, ибо богатства никакого не существовало. Советских степеней у Николая Владимировича не было, членство в двух европейских академиях — германской и итальянской — советские бухгалтерии при начислении зарплаты в расчет не принимали, и деньги шли самые мизерные, но натура такова — давать, дарить, одаривать направо и налево. Шоферы Ленинграда — клан рабочей аристократии, те, что постарше, конечно, — его обожали, помнили с одного раза, узнавали во мне его спутницу и справлялись о нем. И он был для них «один профессор». «Вы с одним профессором со мной один раз ехали, так как он?», три раза довелось услышать.

В 26 лет он получил Рокфеллеровскую стипендию и уехал в Берлин в Институт по изучению мозга. Он стал директором этого института, всемирная слава сама пришла к нему — он за ней не гонялся. Он оставался в Германии, когда к власти пришел Гитлер. Его старший сын был уничтожен за участие в сопротивлении нацизму, о его смерти догадывались, ничего не знали, надеялись, ждали. Уехать было нельзя. Самого Николая Владимировича не трогали. Жертвами опричнины становятся четыре категории людей: первая категория — светочи — их уничтожение заставляет притихнуть большую группу людей, вторая — свидетели преступлений, вовлеченные в кровавую кухню политики — мавры, которые сделали свое дело, третья — владельцы благ, соблазняющих опричников, четвертая — изначально запуганные, молчальники, с их помощью разыгрывают процессы над несуществующими заговорщиками. Николая Владимировича могла погубить принадлежность к первой категории, но не погубила. Ни к одной из трех других категорий он не принадлежал. Известный шведский

генетик Арне Мюнцинг, посетивший Ленинград в составе какой-то делегации, рассказывал мне, что он был в Германии в 36 или 37 году на конференции. Заседание было прервано. Транслировалась речь Гитлера. Все должны стоя молча слушать. И все стояли, и среди всеобщего молчания раздался громовой голос Николая Владимировича: "Wann wird denn dieses Wannsinn endlich aufhören?" (Когда, наконец, прекратится это безумие?) Он говорил на берлинском диалекте, aufhören звучало ufhören. Таких не сажают. С ними навозишься. Довольно молчальников.

Когда в 1945 году Берлин пал, институт Николая Владимировича оказался в Советском секторе. Он мог драпануть на Запад, но за ним не было никакой вины перед Россией, русского гражданства он не был лишен, судьба его сына была неизвестна, и он ждал своих. Да и не бегал он никогда — порода не та. Год его не трогали. В 1946 году к нему явился Н.И. Нуждин — тот самый, если помните, — одна из самых мерзких фигур в паноптикуме лысенковщины, сотрудник в прошлом Вавилова, теперь, в 1946 году, Лысенко — взял линии дрозофил, попросил завернуть ящики с пробирками, где помещались живые мухи, не в газеты, а в оберточную бумагу, и уехал. После этого Николая Владимировича взяли. В лагере он погибал от пеллагры, почти ослеп. Он рассказывал при мне В.П. Эфроимсону, что такое пеллагра — если вам *per os* вольют чайную ложку чая с тремя чаинками, она тут же со всеми тремя чаинками выйдет из вас *per rectum*, — говорил он с чрезвычайной бодростью. Какими-то мне неведомыми судьбами после двух лет пребывания в лагере его отыскали, по приказу сановных тюремщиков, тюремщики несановные уже полумертвого привезли в Москву, как-то ужасно лечили, кажется, слепота — следствие не столько болезни, сколько лечения, и отправили в шарагу, где он мог заниматься наукой. Его жена с младшим сыном приехала к нему в шарагу из Берлина, где она работала в университете у Нахтсгейма. Они пробыли в заключении 8 лет. Елена Александровна привезла в Сибирь линии дрозофил. Но вскоре, в 1948 году, они были по строжайшему приказу свыше уничтожены. В 1956 году Николай Владимирович реабилитирован[1]. Я присутствовала на его докладе в

[1]Тимофеев-Ресовский по окончании срока заключения был амнистирован и стал жертвой чудовищной травли со стороны лысенковцев и прочих прислужников власти. Если для присвоения ему степени доктора биологических наук оказался достаточным дворцовый переворот, смещение Хрущева, то для реабилитации, увы, потребовалось событие куда более значимое: 19 августа 1991 года. Не прошло и двух месяцев со времени исторического рывка, как 16 октября «Известия» сообщили, что «Генеральный прокурор СССР направил в Верховный Суд СССР свой протест, где поставил вопрос об отмене приговора Военной

Москве. Он говорил о результатах исследований, выполненных им в шараге. Занимался он радиостимуляцией растений. На свободе в Большой зоне его научная деятельность приобрела грандиозный размах. Он сперва обосновался в Свердловске. На Южном Урале в сказочно красивом месте у него была биостанция «Миассово», оазис в пустыне запуганных. А населяли оазис почти одни бывшие зэки. Биостанция стала местом паломничества ученых всех специальностей. Работали там с утра до поздней ночи. Научный семинар заседал каждый вечер. Потом Н.В. Тимофеев-Ресовский перебрался в Обнинск Калужской области и организовал в Институте медицинской радиологии лабораторию радиационной генетики — целый институт, великолепно функционирующий, чрезвычайно дифференцированный. И этому детищу, взлелеянному на склоне лет, суждено было погибнуть. Разогнали по прямому указанию КГБ. Даже благовидного предлога не потребовалось. В 1971 году Николай Владимирович стал безработным. Мировое общественное мнение на этот раз не смолчало. Лауреат Нобелевской премии Дельбрюк приехал в Союз, чтобы говорить с президентом АН СССР М.В. Келдышем о Тимофееве-Ресовском. Николай Владимирович был зачислен консультантом в Институт медико-биологических проблем АМН СССР. Распоряжение шло из высших сфер. Сужу по тому, что смелый этот шаг не повредил карьере директора института — он избран академиком. Карьеристы боялись даже знакомиться с Николаем Владимировичем. От знакомства с ним отказался, в частности, преуспевший начальник экспедиции, в котором Эдна с первого взгляда распознала лжеца. Очень страшился КГБ.

М.Е. Лобашев, возглавив кафедру генетики Ленинградского университета, в 1958 году организовал Всесоюзную конференцию по экспериментальной генетике. Покровительствовал Конференции сам Столетов — лысенковец, великий дипломат, начавший уже тогда перестраиваться. Он в качестве министра высшего образования ведал университетами и возглавлял кафедру генетики Московского университета. С его разрешения Лобашев пригласил всех. Лысенковцы представлены в изобилии. Отвергалось только анекдотически постыдное, а просто постыдное не отвергалось. Но и генетики, включая борцов, на удивление всему миру представлены — Рапопорт, Кершнер, Эфроимсон, Тимофеев-Ресовский. Тезисы докладов напечатаны. В самый канун

коллегии Н. Тимофееву-Ресовскому и о прекращении уголовного дела за отсутствием в его действиях состава преступления».

конференции мы узнали, что по распоряжению ЦК конференция запрещена. Съехавшиеся участники безропотно разъехались.

Друзья уговорили Николая Владимировича защищать докторскую диссертацию. Ботанический институт Академии наук СССР принял ее к защите, и защита состоялась. Было это, кажется, в 1960 году, он еще тогда жил в Свердловске. Работа посвящена вернадскологии, как он говорил. Только Высшая Аттестационная Комиссия не собиралась присваивать ему степень. Хрущев у власти, лысенковщина мужала снова, и не видать бы Тимофееву-Ресовскому степени доктора, не случись в 1964 году малой октябрьской революции, как называли мы смещение Хрущева. Снова, как в 1953 году, когда умер Сталин и ждали крутого поворота истории, лысенковцы задрожали. Генетика пошла в гору. Статья за статьей появлялись в газетах в ее защиту. Поворот круче, куда круче, чем десять лет назад. Годы царствования Хрущева — время, когда державные бразды были ослаблены, — дали возможность ученым других специальностей помимо генетики — физикам, химикам, математикам, кибернетикам — выступить в защиту генетики. И теперь, наконец, спущено указание восстановить генетику.

Но перепуг в стане лысенковцев меньше, чем тогда. Тогда они ждали кровавой расправы. Теперь нравы смягчились, да и они знали, как нужно действовать, чтобы удержать власть. Нужно держать нос по ветру, дать немедленные солидные свидетельства своей лояльности.

Высшая Аттестационная Комиссия, вся насквозь пронизанная метастазами лысенковщины, присвоила степень доктора биологических наук действительному члену двух европейских Академий Николаю Владимировичу Тимофееву-Ресовскому.

В 1966 году я работала в Институте цитологии и генетики АН СССР в Новосибирске и была членом его Ученого совета. На заседании Совета мы выдвигали кандидатов по генетике, я сказала, что нам следует выдвинуть Тимофеева-Ресовского. Ю.Я. Керкис сказал, что его следует выдвинуть, но не по генетике, а по биофизике. Дошло дело до биофизики. И прелестная Нинел Борисовна Христолюбова сказала, что это будет ее кандидатура. Но тут выступила Галина Андреевна Стакан и сказала, что он, кажется, совершал непатриотические поступки. А Ольга Ивановна Майстренко сказала, что он жил в фашистской Германии. И Юлий Оскарович Раушенбах выступил и сказал, что он отказывается выдвигать такого человека в академики, и замдиректора Привалов к нему присоединился.

Тогда заговорила Зоя Софроньевна Никоро. Она сказала, что да, Николай Владимирович жил в Германии и работал в институте Рокфеллеровского фонда, и он не вернулся. «Но посмотрела бы я на

любого из тех, кто сейчас здесь выступал, как бы он вернулся. Вернись Николай Владимирович, и нам не о чем было бы здесь разговаривать. С вероятностью сто процентов он был бы уничтожен. Это Бухарин мог решиться уехать в Париж, походить по свободной земле, подышать свободным воздухом и вернуться, зная, что он умрет не за Родину, а как враг ее народа. Николай Владимирович не вернулся, но он не предавал Родину, он светоч ее науки, он ей служил. Предавали Родину те, кто предавал ее науку, кто писал доносы на ее лучших людей, подписывал ложные заключения по обвинению во вредительстве. Тимофеев-Ресовский достоин быть академиком по своим научным заслугам, и его кандидатуру я поддерживаю». «Худо, что на нашем Ученом совете звучат такие речи», — тихо и грозно сказал Шкварников, член КПСС.

А.А. Галич, Р.Л. Берг и её дочь Е.В. Кирпичникова в кафе-клубе «Под интегралом». Новосибирск, март 1968. Фото В. Давыдова (http://academgorodock.livejournal.com/17451.html)

Снова выступил Раушенбах — один из тех, кто давал ложные заключения по обвинению во вредительстве безвинных людей — зоотехников, — и сказал с искренним недоумением: «Как же это приверженцы мичуринского учения Родину предавали, когда оно ЦК одобрено? А он предавал, в гитлеровской Германии жил, всякому ясно».

Тогда страстно и убежденно заговорил Р.И. Салганик —человек очень интеллигентный, образованный и талантливый. Он Николая Владимировича у себя дома принимал и очень хорошо разбирался, что к

чему. Но он еврей, а жертва советского еврея на алтарь верноподданничества должна быть не просто обильной, а взлелеянной у самого сердца. Салганик сказал: «Тимофеев-Ресовский мог и должен был вернуться задолго до 1937 года, еще тогда, когда никакой опасности не было. А он поехал в профашистскую Германию и остался там. Видно, фашизм больше устраивал его, чем страна строящегося социализма». Его прервала Нинел Борисовна. Она сказала, что снимает свою кандидатуру, так как не хочет подвергать Николая Владимировича такого рода нападкам. И тут встряла я. Я сказала, что Николай Владимирович поехал в 1926 году не в профашистскую Германию, а в страну, находившуюся накануне коммунистической революции, страну, коммунистическая партия которой была самой сильной из партий Европы и во всем мире по численности уступала только партии Китая. Победа фашизма в Германии свершилась не без участия Советского Союза. Роковую роль сыграло то, что главным врагом коммунизма был объявлен не нацизм, а социал-демократия. Воспрепятствовав образованию единого фронта против нацизма, Сталин способствовал победе Гитлера. Вопрос о патриотизме Николая Владимировича нелепо ставить. Он и есть то, по отношению к чему надлежит быть патриотом. В фашистской Германии он потерял сына — участника Сопротивления. И если Нинел Борисовна снимает кандидатуру, то я ее выдвигаю. Два молодых человека — Шумный и Евсиков — поддержали кандидатуру Николая Владимировича.

Директор института Д. К. Беляев до той поры молчал. Он всегда выступал в роли закулисного дирижера театра марионеток. Дипломатические его способности развиты до неправдоподобий. Теперь он сказал, что, видя возникающие разногласия, он думает, что нам не следует выдвигать никого по отделению биофизики. Это предложение прошло большинством голосов. А Зою Софроньевну «прорабатывали» на особом заседании. Меня же не трогали, не знаю уж, почему. Это было не первое выступление Зои Софроньевны, после которого ее прорабатывали.

Еще в 1963 году, до снятия Хрущева, она на заседании, когда было предложено создавать бригады коммунистического труда, сказала, что мы не достойны высокого звания, что вот в стране голод, хлеба не хватает, причина — невежественное планирование сельского хозяйства, а мы — специалисты по сельскому хозяйству — молчим. Зная, что делаются явные ошибки, мы даже не пытаемся их исправить.

Она говорила, зал, ну не весь, а три четверти может быть, аплодировали. И тогда выскочил на трибуну Д.К. Беляев и говорил все, что ему было бы предложено говорить, имей он время проконсультироваться в райкоме. Слова «демагогическое выступление с целью сорвать аплодисменты» фигурировали в его выступлении. Он очень

красивый, сухой, шея у него не толстая, скорее тонкая, и она дергалась в *нервном тике, от угла рта к ключице. А после этого Зою Софроньевну «прорабатывали». И Ю.П. Мирюта — сотрудник института, член партии,* знавший Зою Софроньевну по Горьковскому университету, где они вместе работали и откуда ее выгнали в 1948 году, — сказал, что он всегда считал ее вредителем, человеком безнравственным. Знают ли присутствующие, что она по вечерам в ресторане на рояле играла? — А она действительно играла, и это был единственный заработок, после того, как ее выгнали. А у нее трое своих детей было и еще сколько-то приемных.

Но тут присутствующие забыли о своем партийном долге заниматься перевоспитанием Зои Софроньевны, набросились на Мирюту, и ему не поздоровилось. Тем это позорище и кончилось. Но юбилей Зои Софроньевны был отменен. Ни официального чествования на Ученом совете, ни официального уведомления о юбилее всех потенциальных поздравителей. Тогда мы — ее коллеги и ученики — сами оповестили кого надо и устроили такое чествование, какое и не снилось сановным.

В 1970 году Николаю Владимировичу исполнилось семьдесят лет, и Московское общество испытателей природы праздновало его юбилей. Юбилей назначила и Академия наук. Приглашения разосланы, докладчики поименованы и напечатаны названия докладов. А потом юбилей отменили. Представляю, что содержали доносы, которые послужили причиной этой отмены. И тогда-то Борис Евсеевич Быховский — академик-секретарь Биоотделения АН СССР, к которому я из издательства в Зоологический институт пошла и которого случайно застала, сказал в виде шутки, что вот сегодня юбилей отменяют, завтра ссылаться запретят. Эту его милую шутку слышал директор Московского отделения издательства «Наука», или дошла она до него через третьи руки, и он принял ее за директиву и спустил по инстанциям. Быховский мог об этом и не знать.

Генетик и эволюционист Раиса Львовна Берг

МИХАИЛ ГОЛУБОВСКИЙ

Всю жизнь я переходила от одного удивления к другому...
Нет ничего увлекательнее, сладостнее, азартней,
чем разрушить всеобщее убеждение
и вместе с ним свое собственное.

Р.Л.Берг. Суховей.

Есть люди, о которых хочется сказать: «Явление Природы!».
Таковой была и остается в памяти Раиса Львовна Берг.

Описать словами ее завораживающую привлекательность столь же трудно или даже безнадежно, как вербализовать красоту баллад Шопена, красочно-чувственные соития на картинах Климта или комбинацию на шахматной доске.

На семинаре, в любом сообществе вы сразу выделяли Раису Львовну - по интеллекту, по грудному, с эмоциональными тембровыми переливами, голосу, по особой манере движений, поведения и богатой пафосной речи, где воспарение к высотам знаний сочеталось с присловиями и терпкими словечками, насколько это позволительно женщине. Аналогично, в любой аудитории вмиг запечатлевалась личность Тимофеева-Ресовского. Недаром эти два генетика стали соавторами памятной статьи 1961 г. о путях эволюции генотипа в "Проблемах кибернетики" (вып.5).

Красота биоразнообразия, сложность путей эволюции и точность законов генетики были подлинной страстью Раисы Львовны. Здесь она знала и понимала все. Эта страсть, мне кажется, была наследственной или врожденной, но, несомненно, и импрессированной в раннем детстве интеллектуальной аурой и окружением ее отца, выдающегося зоолога-эволюциониста и географа академика Льва Семеновича Берга, автора известной концепции номогенеза.

Со студенчества РЛ прониклась идеями и традициями петербургской школы эволюционной генетики во главе с Ю. А. Филипченко и Н. И. Вавиловым. Еще до окончания кафедры генетики она начала работать вместе с будущим нобелевским лауреатом Меллером, который в 1927 г. с помощью хромосомной инженерии создал метод получения и количественного анализа мутаций в опыте и природе.

Судьба мутаций в природе стала любимой темой Раисы Львовны. После открытия вспышек мутаций в диких поселениях дрозофил она не только подтвердила положение классика генетики де Фриза о неравномерности темпа мутаций во времени, но и обнаружила феномен моды на мутации. В начале 40-х гг. Раиса Львовна перешла в московскую докторантуру к академику И. И. Шмальгаузену. Таким образом, она приобщилась и к московской эволюционной школе. К разностороннему тезаурусу Раисы Львовны надо добавить совершенное знание ею трех европейских языков. РЛ окончила немецкую "Реформирте Шуле" в Ленинграде.

Есть три восходящие ступени познания - просто знание о чем-либо, понимание того, что знаешь, и, наконец, эмоциональное отношение к постигнутому в рамках целостной гармоничной картины. Недаром в первой фразе классической статьи монашески строгого Менделя стоят слова "поразительная закономерность". На вершинах эмоций возникает чувство, которое историки науки метафорически назвали "синдром Пигмалиона". Творец проникается живым чувством к постигнутой или созданной красоте, как Пигмалион был заворожен Галатеей.

Многим приходилось слушать, как Раиса Львовна с упоением часами рассказывала о тайнах корреляционных плеяд у растений, о видах полиморфизма, о моде на мутации, когда в разобщенных поселениях дрозофил вдруг становилось модным желтое тело (yellow), сменяясь затем на искривленное брюшко (abnormal abdomen) или опаленные щетинки (singed). Кандидатская диссертация была защищена Раисой Львовной в 1939 г. Текст был тщательно выверен, машинистка допустила всего одну ошибку. Но зато какую?! Вместо популяций "РАЗОБЩЕННЫХ " было напечатано РАЗОБЛАЧЕННЫХ...Такое было суховейное время.

Синдром Пигмалиона проявлялся у Раисы Львовны не только по отношению к собственным работам, но и к прозреваемым ею эволюционным следствиям - жемчужинам в работах коллег и других авторов. Исследователи нередко, вроде крыловского петуха, сами не замечали эти жемчужины в "навозных кучах" добытых ими фактов. Или же были не способны подняться над ними и вознестись к эволюционной семантике. С высоты своего эволюционного видения Раиса Львовна в 1967-70-х гг. написала по просьбе редакции "Знание-Сила" популярные и поныне эссе "Почему курица не ревнует?" , "Чем кошка отличается от собаки", «Корреляционные плеяды». С тех пор прошло более 40 лет, но и по сию пору эти эссе выглядят свежо и крепко, как будто их не коснулась патина времени. Они амплифицируются ныне в Интернете на многих сайтах.

В чем здесь секрет? Раскрытие глубокого эволюционного смысла знакомых всем фактов и явлений сочеталось в статьях Раисы Львовны с изяществом и внутренней свободой повествования. Вот начало одной популярной статьи: *«Если я над чем-нибудь думаю, меня интересует не только сам предмет, но и мнения людей о нем.*

Я биолог, а думаю я о жизни и смерти, и почему они есть, и как бы это могло быть иначе, и почему все так, а не иначе, и нельзя ли исправить то, что явно устроено плохо, и не будет ли от этих исправлений какой беды». Этот стиль ярко проявился и в известных мемуарах "Суховей". Я не знаю, как определить крепость и оригинальность слога, но среди женских авторов в русской прозе рядом с Раисой Львовной можно поставить лишь несколько имен: Зинаида Гиппиус, Марина Цветаева, Надежда Мандельштам, Нина Берберова. А в экологической нише научно-художественных эссе Раиса Львовна почти непревзойденна, включая и многочисленную мужскую половину.

Вовсе не легко с ходу назвать главное типовое отличие кошки от собаки, по отношению к которому все остальное выступает как функция или производное. РЛ демонстрирует здесь логику эволюционного подхода, опираясь на корреляционные принципы Кювье. Первопричина - в технологии добычи пищи. Собака - преследует жертву, кошка - подстерегающий хищник. Отсюда идут корреляционные плеяды различий в поведении этих зверей - спутников человека. Далее цитирую Раису Львовну: *" Совершив свои отправления, кошка действует тщательно и аккуратно. Собака в той же ситуации поступает иначе. Два-три небрежных движения задними ногами, как будто на пожар спешит. Обернуться собака не дает себе труда. Ритуал совершается формально, можно сказать, бюрократически... Затаиваться, чтобы быть сытой, собаке в ее исконном состоянии не приходилось. Вонь, шум - ей все нипочем. Чистоплотность собаки - весьма относительна. Поэт, у которого бесенок говорит: «Я сам в ненастье пахну псиной// И шерсть лижу перед огнем», - ошибался: запах псины и вылизывание шерсти - "две вещи несовместные", одна - собачья, другая- кошачья. Тот, кто лижет шерсть, не пахнет ничем, иначе зачем бы он стал стараться".*

РЛ, превосходно знавшая наизусть многое из Блока и его окружения, цитирует и комментирует здесь известные строки Зинаиды Гиппиус из стиха "Дьяволенок".

Докторская диссертация Раисы Львовны была посвящена становлению корреляционных плеяд у растений. Под этим термином, введенным в биологию зоологом П.В.Терентьевым, понимают независимые друг от друга группы коррелированных друг с другом признаков. У насекомоопыляемых растений размер цветка и согласованность его

элементов генетически детерминированы и не зависят от условий произрастания растения, степени роста его вегетативных частей, но стандартизованы к размерам и структурам органов насекомого.

Здесь биолог встречается со стандартной организацией пространства или с его хорологическим постоянством. Берг сформулировала важный эволюционный принцип: стандартизация частей организма, их пространственное постоянство наблюдается везде, где разобщены формирующие и отбирающие факторы среды.

В случаях корреляционных плеяд происходит контроль одних частей организма или признаков со стороны других частей, каждая особенность подвергается испытанию в ее сочетании со всей организацией вида.

Эволюционный смысл своих исследований Раиса Львовна выразила удивительно ясно: «*Я ставила перед собой задачу понять возникновение независимости в процессе эволюции. Независимость, как приспособление. Абсурдное словосочетание? Нет. Независимость от одних компонентов среды обеспечивает приспособление к другим компонентам среды. В иных случаях от строгости стандарта зависит жизнь или смерть. Корреляционные плеяды Терентьева я рассматривала в свете стабилизирующего отбора Шмальгаузена. И саму эту теорию я вернула к ее истокам, к принципам гетерономного роста. Шмальгаузен сам не подчеркивает нигде этой связи своих кардинальных идей. Мое дело историка науки вскрыть* ее. *Эволюция онтогенеза! Повышение в процессе эволюции степени независимости одних частей организма по отношению к другим частям того же организма!... гены, ответственные за независимость одних частей по отношению к другим частям, дают своим обладателям шансы в борьбе за жизнь, увеличивают вероятность оставить потомство? Я разгадала, зачем нужна независимость и как образуется она в процессе отбора наиболее стабильных состояний.* (Из книги «Суховей».)

Раиса Львовна показала всеобщность принципа корреляционных плеяд вплоть до сложных форм поведения животных. И даже для человека независимость моральных критериев в разных сферах бытия относится к той же самой области явлений, что и независимость размера цветка от размера растения в целом. Характер отношений в сфере пола, по выстраданному мнению Раисы Львовны, в особенности не подчинен контролю со стороны тех категорических императивов, которые управляют общественным поведением человека.

Выявление корреляционных плеяд проводилось Берг на основании скрупулезного статистическогго аналаза изменчивости частей растения и их согласованности. Но этот, казалось бы, сухой биометрический анализ не только не застилал красоту форм живой природы в целом, но вызывал

еще большую экспрессию чувств. Раиса Львовна обладала редкой поэтической способностью вербального описания чувства красоты. Цитирую из статьи «Корреляционные плеяды: «*Цветок, если смотреть на него в бинокуляр, - одно из самых восхитительных зрелищ. Чистота красок, оригинальность и идеальная выделка фактуры, феноменальное богатство оттенков, искусная организация цветовых поверхностей - спокойные однотонные большие плоскости и рядом крап, глазки. Отмывки чередуются с резкими очертаниями, цветовые контрасты с нежностью перехода от цвета к цвету. Смелость и разнообразие впечатляющих приемов. Блестящие и матовые поверхности, мерцание и нежнейшие опушения, воланы, бахрома, канты, изощренная изобретательность в варьировании форм*».

Синдром Пигмалиона по отношению к созданиям природы ярко проявлялся у Раисы Львовны и в ее совершенно уникальной способности щедро и всегласно восхищаться талантами других людей и привлекать их в свой дом, будь это в Ленинграде, или в новосибирском Академгородке, или на среднем западе США в Сент-Луисе, или в маленьком домике на окраине Парижа (в последние годы жизни). Ее квартира всегда становилась салоном интеллектуалов, художников, поэтов, артистов. В Академгородке ее научными и дружескими собеседниками были известные математики и кибернетики, люди яркой индивидуальности – А.А.Ляпунов, И.А.Полетаев, А.И.Фет, Ю.И.Кулаков. В Москве и Ленинграде – академики А.А.Сахаров и Л.В.Канторович, поэт Александр Галич. На ее даче в Комарово жил в период гонений в СССР поэт Иосиф Бродский, будущий нобелевский лауреат.

Прибегну к метафоре, способной хоть как-то описать стиль жизни и личность Раисы Львовны. «Три девицы под окном пряли поздно вечерком» и назвали свои заветные желания. Одна - на весь крещеный мир приготовила бы пир, другая - наткала бы полотна, ну а третья- родила бы богатыря - ее и выбрал царь. Так вот, Раиса Львовна непостижимым образом воплощала собой одновременно все эти три вечных женских ипостаси.

Она испытывала истинное удовольствие от хлебосольного гостеприимства, зная множество гурманских услад, непрерывно творя новые пищевые вариации и радуясь удачным трофо-экспромтам. В отличие от куртуазных великосветских дам французских салонов или описанных у Л. Н. Толстого в "Анне Карениной", у Раисы Львовны не было кухарки или повара. Все закупалось и изготовлялось ею самой, словно подтверждая ленинскую фантасмагорию о кухарках, управляющих государством.

Желание наткать полотна на весь мир - вторая женская ипостась - это метафора соединения разрозненных нитей бытия в целостную ткань. Идет ли речь о домашнем садике на оконных полках, "сводничестве" талантов друг с другом, организации всесоюзных совещаний по биометрии, симпозиума о тайнах художественного творчества или выставок Фалька и Филонова в Академгородке.

Цветы - воплощение красоты и гармонии в природе - были страстью Раисы Львовны. Входя в лабораторию, она первым делом устремлялась к своим "цветочкам", любовно поливая и ухаживая за ними. И цветы отвечали ей взаимностью, роскошествуя в росте и цветении, как ни у кого другого.

С такой же страстью Раиса Львовна творила на полотнах и листах бумаги эзотерические извивы и кружева. Помню, как в экспедиции в Армению в 1964 г. поздно ночью я увидел в комнате Раисы Львовны свет и решил заглянуть. Она яростно ползала на коленях вокруг листа ватмана, погружая одежную щетку в тазик с краской и водя ею по бумаге. Это был период увлечения Раисы Львовны фигуративным ташизмом.

Третья женская ипостась - родить богатыря. Здесь проявлялось необыкновенное влечение Раисы Львовны к талантам во всех их проявлениях, но, прежде всего, в их мужских инкарнациях. Она была по-женски увлекающаяся. Талантам она прощала многое. Поэты и художники могли придти в гости в любое время суток, иногда "в драбадан" хватившие хмельного. Раиса Львовна их не прогоняла. Она любила общество талантливых мужчин, а они любили ее общество. В то же время Раиса Львовна отнюдь не была "розовой и пушистой", используя молодежный сленг. С той же страстью, с которой она расточала похвалы, она направляла стрелы своего сверхъязвительного интеллекта против оппонентов, взгляды которых противостояли ее принципам. Порой ее богатое воображение преобладало над разумом. Она выстраивала воздушные замки и приписывала попавшему в немилость коллеге фантастические виртуальные прегрешения и злые умыслы. Словно в подтверждение мольбы поэта: "*Минуй нас пуще всех печалей и барский гнев и барская любовь*".

Примечателен стиль научной работы и жизненной динамики Раисы Львовны. Она была ярко выраженной "совой", ее активность явно нарастала по мере сгущения сумерек и достигала пика к 12 часам ночи. Приходя на работу в лабораторию часам к 3-4 дня, полюбовавшись, прежде всего, на любимые цветочки, Раиса Львовна садилась за свой рабочий стол и, окруженная ящиками с пробирками дрозофил, словно приклеивалась к столу. Самозабвенно, час за часом, 8-10 часов подряд, она сидела за бинокуляром и лишь далеко за полночь вынужденно и с

сожалением покидала лабораторию. Почерк и записи в лабораторном журнале отличались аккуратностью, каллиграфической строгостью и красотой. Когда она, анализируя генофонд популяции, сотнями и тысячами "гоняла дрозофил" (фенотип мух из природы и результаты скрещиваний), от ее цепкого художественного взора не ускользали малейшие отклонения мушиного фенотипа. " Не придирайтесь, эти мухи нормальные", - порой говорили коллеги, когда Раиса Львовна усматривала слабое изменение наклона жилок, вырезку на крыле или щербинку на мушином брюшке.

И еще одна отличительная черта Раисы Львовны - аристократизм ее духа и неприступность духовной территории. Никто не мог заставить ее сказать то, что она не думает, а преступающий ее духовную территорию получал достойный и язвительный отпор. Достаточно прочитать в "Суховее" стенограмму разноса Раисы Львовны в закрытом Ученом Совете Института цитологии и генетики в 1968 г. за ее подпись в коллективном письме ученых Академгородка в защиту Синявского и Даниэля. За исключением отважной Зои Сафрониевны Никоро, все либо пригнули свои головы, либо несли нужную партийному начальству советскую обвинительную околесицу. Прошло 25 лет, и в 1993 году Институт поступил благородно, издав под своей эгидой подготовленный самой Раисой Львовной сборник ее работ по эволюционной генетике.

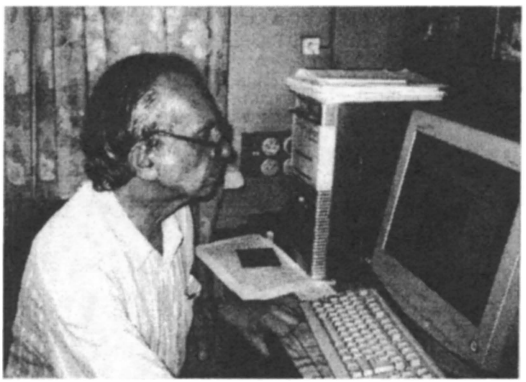
Раиса Львовна Берг, почившая в возрасте 93-х лет в Париже 1 марта 2006 г., донесла до нас свет ушедшей в прошлое российской интеллигенции.

АЛЕКСАНДР БОРИСОВИЧ ДЕВИН (1944-2007)

Александр Борисович Девин

НАТАЛИЯ КОЛТОВАЯ
Объединенный институт ядерных исследований, Дубна, Московская обл.

С Александром Борисовичем мы закончили одну и ту же кафедру биофизики (с интервалом в 11 лет), которой в МФТИ руководил проф. Ю. С. Лазуркин из ИАЭ им. И. В. Курчатова. Потом уже сам Александр Борисович был руководителем дипломных работ у многочисленных «физтехов», в том числе и у меня.



Александр Борисович Девин. 2006 г. (из архива Н.А. Колтовой)

Всю свою трудовую жизнь вплоть до смерти он проработал в одной лаборатории: сначала в Курчатовском институте, а затем в отпочковавшемся от него Институте молекулярной генетики. Ездил он на работу с противоположного конца города, из Лосиного острова, затрачивая около трех-четырех часов только на дорогу. Однако время в дороге у него не пропадало даром, поскольку он был книгочеем и читал всегда и везде. Его эрудиция и великолепная память потрясали всех, кто был с ним знаком.

Александр Борисович был великолепным генетиком. Свою научную любознательность он обратил на проблемы генетической стабильности. Научную работу начал у Инги Павловны Арман в лаборатории Николая Иосифовича Шапиро. Тем самым он внес физтеховскую дрожжевую струю в МГУ-шную среду. Занимался он проблемами мутагенеза, в частности анализом природы мозаицизма. С помощью генетического анализа показал, что мозаицизм у почкующихся дрожжей вызван гетерозиготностью и выщеплением рецессивного аллеля, чем

продемонстрировал несостоятельность гипотезы Шарлоты Ауэрбах о разной природе мутаций у полных мутантов и мозаиков. Впоследствии при анализе нашумевшего явления «реплицирующейся нестабильности» у делящихся дрожжей он выявил диплоидность анализируемого «якобы гаплоидного штамма» и тот же процесс выщепления рецессивного аллеля, тем самым «закрыв» это загадочное явление.

Курчатовский институт, 1998 г

Столкнувшись с вариабельностью чувствительности субклонов дрожжей к азотистой кислоте, он переключился в дальнейшем на изучение нестабильных генетических факторов. Одним из таких факторов был митохондриальный геном. Было показано, что субклональная вариабельность обусловлена, частично, изменениями митохондриального генома, крупные перестройки которого приводили к нарушению дыхания (petite) и повышению чувствительности к азотистой кислоте. В митохондриальном геноме с высокой частотой происходят изменения, не нарушающие дыхание, но влияющие на чувствительность к повреждающему агенту. Были выдвинуты предположения об адаптивном характере нестабильности митохондриального генома и выщеплении мутантов petite и о генетическом контроле нестабильности. Действительно, удалось выделить высокоиерархичные гены (например, киназа CDC28), обусловливающие высокую частоту возникновения мутаций petite. Мутации в этих генах плейотропны: они влияют на стабильность не только митохондриального генома, но и хромосом; на чувствительность к ДНК-тропным агентам; на репарацию и чекпойнт-контроль. Эти высокоиерархичные гены оказались генами эпигенетической регуляции. В настоящее время лавинообразно нарастает активность исследования этой новой супермодной регуляции. Добросовестность, новизна и принципиальная важность полученных результатов принесли Александру Борисовичу заслуженное уважение со стороны коллег.

Для Александра Борисовича была характерна повышенная требовательность, прежде всего к самому себе. В работе - дотошность, скрупулезность, даже в мелочах, никакой «халявы». Помню, как писались нами первые совместные статьи. Статья, как в пинг-понге, несчетное количество раз переходила от одного к другому с очередной правкой и замечаниями. Текст шлифовался тщательнейшим образом, переписывался много раз, чтобы не оставалось ни одного лишнего слова, повтора или неясности. В результате многословная статья выливалась в лапидарную форму.

Александр Борисович был классическим «трудоголиком». Работали, как правило, допоздна, до последней электрички. Не обходилось и без курьезов. Когда появились компьютеры, Александр Борисович удивил меня своим увлечением компьютерными играми. В какой-то момент жизни он играл с таким азартом, что из-за игры один раз опоздал на последнюю электричку. По-видимому, игра позволяла ему релаксировать, снимать напряжение и отвлекаться от жизненных проблем.

Александр Борисович был незаурядным человеком и великолепным собеседником. Прекрасно знал поэзию, музыку, живопись. Знание нескольких иностранных языков (немецкого, английского, французского, японского) и абсолютная память позволяли ему цитировать авторов на языке оригинала. Богатый родной русский язык обогащал его речь замысловатыми оборотами, делая ее неповторимой. Об этом же свидетельствуют его письма. Даже работая в институте, он продолжал совершенствовать английский язык на занятиях у Димы Аграчева (переводчик Института молекулярной генетики): там они, помнится, читали сложнейший текст «Макбет» Шекспира в неадаптированном виде. Знание английского - позволяло писать статьи на хорошем английском языке без переводчика. Знание японского - обеспечивало приработок в тяжелые времена.

Говоря об Александре Борисовиче, нельзя не упомянуть еще об одном его таланте – умении создать теплую, интеллектуальную атмосферу в коллективе. Его доброжелательность и отзывчивость не забудутся. У него искали совета, консультировались по научным вопросам. Истинное наслаждение доставляли беседы с ним о литературе, живописи, музыке. Смерть неожиданно рано забрала Александра Борисовича, осталась светлая память о замечательном, достойном Человеке.

ВЛАДИМИР ИЛЬИЧ ИВАНОВ (1932-2011)

Светлой памяти В.И. Иванова

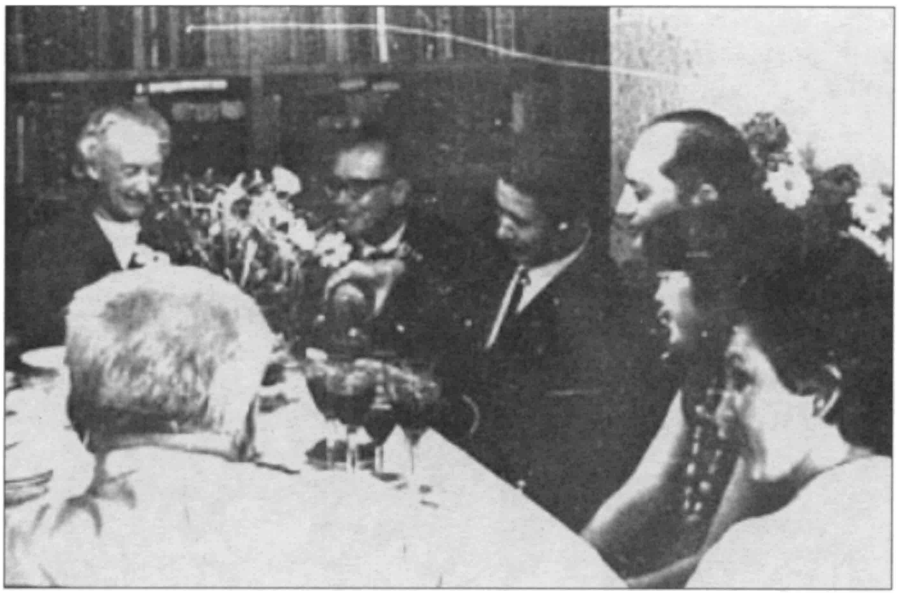
СОТРУДНИКИ МЕДИКО-ГЕНЕТИЧЕСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РАМН

20 октября 2011 г. исполняется год со дня смерти академика РАМН Владимира Ильича Иванова, одного из выдающихся биологов и генетиков нашей страны.

Владимир Ильич Иванов родился 21 июля 1932 года в городе Харбин (Китай). С 1950 по 1953 г. он учился в Харбинском политехническом институте, затем поступил на биологический факультет Уральского государственного университета им. А.М. Горького в г. Свердловске (ныне г. Екатеринбург).

Первые шаги В.И. Иванова в науке были связаны с изучением роли тионовых бактерий в природных и технологических процессах окисления и растворения сульфидных минералов. В более широком смысле область его исследовательских интересов в это время – применение микробиологических методов в обогащении различных руд. Результаты кропотливого изучения применения тионовых бактерий в гидрометаллургии, опубликованные в 14 статьях, и легли в основу кандидатской диссертации[1], защищённой в 1962 г. Уже будучи маститым учёным, Владимир Ильич всегда с видимым удовольствием отмечал, что его первые научные исследования получили в гидрометаллургии практическое применение.

Ещё до окончания в 1960 г. Уральского государственного университета, Владимир Ильич с 1957 г. начинает работать в Институте биологии Уральского филиала АН СССР под руководством Николая Владимировича Тимофеева-Ресовского. Исследования В.И. Иванова в Лаборатории биофизики, которую возглавлял Николай Владимирович, посвящены поведению радиоизотопов различных химических элементов в водоёмах и их накоплению гидробионтами. Не случайно в 1960 г. наряду с двумя статьями по микробиологическим методам обогащения руд[2,3] он публикует и первую статью по новой для себя тематике – о поглощении цезия растениями пресноводных водоёмов[4]. Эта и последующие многочисленные работы В.И. Иванова уже прямо находились в русле радиационной биогеоценологии – направления, которое успешно развивали Н.В. и Е.А. Тимофеевы-Ресовские.



Золотая свадьба Тимофеевых-Ресовских. Слева направо: Е.А. Тимофеева-Ресовская, В.И. Корогодин, Р.К. Закиев, В.И. Иванов, М.М. Антощина, Т.А. Иванова. Обнинск, 1972 г.

В 1964 г. Владимир Ильич вместе с четой Тимофеевых–Ресовских переезжает из Свердловска в Обнинск в Институт медицинской радиологии РАМН. Здесь он вместе с группой сотрудников начинает фундаментальную работу по радиобиологии и радиационной генетике *Arabidopsis thaliana*. Вскоре это небольшое крестоцветное растение начинает рассматриваться в научном мире как «растительная дрозофила» – настолько оно становится удобным для генетических экспериментов. В этом есть несомненная заслуга В.И. Иванова, которому удалось получить значительное число новых радиационно индуцированных мутаций у арабидопсиса. В.И. Иванов предложил метод, позволяющий установить соотношение между регистрируемыми показателями индуцированного мутационного процесса (хлорофильные мутации, эмбриональные летали) и числом мутаций в клетках зародышевой меристемы. Итоги работы на арабидопсисе были суммированы в диссертации[5] на соискание степени доктора биологических наук и в монографии[6], вышедшей в свет в 1974 г. Развивая классические положения теории мишени и принципа попадания, В.И. Иванов на новом материале убедительно продемонстрировал, что генетические механизмы занимают центральное место в формировании общего поражения облученных организмов, а индуцированные радиацией

мутации являются хорошим инструментом для анализа способов генетического контроля развития арабидопсиса. Важное для успешного развития радиобиологических исследований значение имел и тот факт, что в 1968 г. Атомиздат опубликовал книгу[7], в которой впервые на русском языке была изложена суть принципа попадания в радиобиологии, предложенного Н.В. Тимофеевым-Ресовским и Куртом Циммером, а его реализация продемонстрирована соавторами этого издания (Н.В. Тимофеев-Ресовский, В.И. Иванов и В.И. Корогодин), в том числе, на новых объектах: дрожжах и арабидопсисе.

Слева: Портрет В.И. Иванова; справа: «Три зубра» (Н.В. Тимофеев-Ресовский на фоне зубра и портрета Н. Бора). Худ. Р.И. Габриелян. Миассово, 1950-е гг. Собственность семьи Ивановых.

Уже в начале 70-х гг. В.И. Иванов заявляет о себе как о биологе широкого профиля. Одновременно с исследованиями на арабидопсисе он активно занимается проблемами генетического контроля онтогенеза дрозофилы. В 1972 г. Владимира Ильича приглашают на работу в Институт медицинской генетики АМН СССР, созданный в 1969 г. и переехавший в новое собственное здание в 1971 г. Здесь он возглавляет работу Лаборатории экспериментальной генетики развития (в дальнейшем – Лаборатория генетики развития), которой продолжает руководить вплоть до 2004 г.

В первые же годы работы в Институте В.И. Иванов превращает свою лабораторию в настоящий учебный класс, где все аспиранты и ординаторы Института получают для себя редкую в те годы возможность освоить азы общей генетики, выполняя практикум на дрозофиле. Одновременно под руководством Владимира Ильича на этом классическом объекте генетики сотрудниками лаборатории активно ведётся изучение действия и взаимодействия гомеозисных генов у

дрозофилы, которые, как предполагали авторы этих исследований, регулируют активность многих генов. В результате из лаборатории вышла серия из четырёх десятков статей, позволивших понять некоторые конкретные механизмы генетической регуляции развития сегментарных структур у дрозофилы[8]. Как выяснилось впоследствии, они же имеют отношение к механизмам регуляции процессов развития и у млекопитающих, в том числе – у человека. Еще одним оригинальным направлением исследований, выполненных на дрозофиле, явилось изучение роли клонирования прогениторных клеток имагинальных дисков в морфогенезе различных областей и структур взрослой особи. Для такой работы было использовано маркирование клеток имагинальных дисков личинок разных возрастов с помощью радиационно индуцированного соматического кроссинговера. В результате было показано, что не существует строгой связи между клонированием определенной клетки имагинального диска и дифференцировкой из этого клона одной и той же имагинальной структуры мухи. Определение окончательной судьбы клона прогениторной клетки носит стохастический характер, и можно выделить только преимущественный, или модальный, тип связи между клонированием прогениторной клетки и последующей дифференцировкой определённых имагинальных структур[9].

Со второй половины 80-х гг. основное место в научных изысканиях Владимира Ильича прочно занимают механизмы онтогенеза у человека. Сложившееся при исследовании вопросов экологии, радиобиологии и онтогенеза общее представление о преимущественно системном характере биологических процессов при широкой вариации их проявлений приводит В.И. Иванова с сотрудниками к необходимости привлечения для анализа изменчивости, классификации и диагностики врождённых пороков развития человека, особенно при хромосомной патологии, различных методов компьютерных исследований, включая разработку информационно-диагностических систем и создание баз данных. Созданные в середине 90-х годов под руководством В.И. Иванова информационно-диагностические системы[10,11] вскоре нашли своё применение в работе ряда медико-генетических консультаций России.

Ещё в самом начале 90-х годов, когда началась реализация международного проекта по секвенированию генома человека, стало ясно, что это приведёт к возникновению ряда морально-этических проблем: возникла необходимость обсудить действительные и потенциальные опасности внедрения новых генетических технологий. Совместно с другими учёными Владимир Ильич начинает разрабатывать этико-правовую базу внедрения в медико-генетическую практику исследований, основанных на геномных, генно-инженерных и иных

биотехнологиях, что естественным образом вытекало из его руководства медицинской частью российской Программы «Геном человека». По этой проблематике В.И. Иванов принимает активное участие в подготовке ряда федеральных законов, регулирующих эти виды деятельности, а также как представитель России участвует в деятельности Рабочей группы Руководящего комитета по биоэтике Совета Европы.

Под руководством В.И. Иванова были выполнены научные исследования этических проблем применения геномных технологий в здравоохранении России в рамках проекта российской программы «Геном человека» и международного исследования «Генетика и этика», возглавляемого американскими учеными Д. Вертц и Дж. Флетчером. В 2004 г. за цикл научных работ по этическим проблемам медицинской генетики[12a-d] В.И. Иванов (вместе с В.Д. Ижевской и Л.Ф. Курило) был удостоен диплома именной премии Российской академии медицинских наук имени С.Н. Давиденкова.

В те же годы он входил в экспертную группу Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ), перед которой была поставлена задача проанализировать существующие этические принципы медицинской генетики и предложить международное руководство, которое могло бы быть воспринято большинством стран за основу. Понятно, что данную задачу приходилось решать как комплексную, включающую этические, юридические, технические, религиозные, социальные, культурные и другие аспекты. Обладая энциклопедическими знаниями в области биологии, генетики, социологии, религии, В.И. Иванов, без преувеличений, оказался одной из ключевых персон данной экспертной группы. Его способность выслушать собеседника, задать каверзный вопрос и тут же предложить его возможное решение, не раз спасали группу от тупиковых формулировок, особенно когда это касалось этнических и социальных различий или религиозных догматов разных конфессий. В относительно короткий срок группе удалось создать международное руководство по этическим принципам в области медицинской генетики и генетических служб[13a-d].

Помимо этических аспектов, В.И. Иванов активно сотрудничал с программой ВОЗ по генетике человека в формировании её программных документов и направлений развития[14a-d]. Здесь проявились его лучшие профессиональные и человеческие качества. Умение видеть перспективу, обширные знания, позволяющие выработать интегральный подход к решению задачи, врождённый юмор, прекрасное знание языка – всё это позволяло Владимиру Ильичу быть желанным коллегой и собеседником среди зарубежных учёных. Его участие в совместных совещаниях ВОЗ с

IPSEN Foundation (France, Paris) всегда находило у последних самые положительные отзывы и пожелание дальнейшей совместной работы.

Колоссальная эрудиция Владимира Ильича во многих областях науки и знаний, его доброжелательность позволяли ему успешно распространять научные знания и плодотворно обсуждать животрепещущие проблемы в контактах с представителями разных слоёв российского общества. Так в 1998 г. при его непосредственном участии[15] впервые состоялось заседание медико-биологической секции в рамках VI Международных Рождественских образовательных чтений, итогом которого явилось создание церковно-общественного совета по биомедицинской этике при Московской Патриархии. Деятельности этого Совета во многом были отданы энергия и знания В.И. Иванова в последнее десятилетие его жизни.

Как крупный организатор науки В.И. Иванов до последних дней был активным членом многих специализированных советов по защите докторских и кандидатских диссертаций, членом ряда оргкомитетов международных форумов. Он являлся членом Бюро Медико-биологического отделения РАМН и председателем Межведомственного научного совета по медицинской генетике. В.И. Иванов – один из учредителей Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова (ВОГиС – в настоящее время Вавиловское общество генетиков и селекционеров) и на протяжении многих лет – председатель Московского отделения ВОГиС. Он также входил в число организаторов Российского общества медицинских генетиков, активно участвовал в подготовке и проведении съездов и конференций обоих обществ. Будучи членом Московского общества испытателей природы (МОИП) с 1958 г., неоднократно избирался в состав президиума совета общества. В.И. Иванов являлся членом редколлегии журнала «Онтогенез» и членом редакционного совета журнала «Медицинская Генетика».

Значительное место в жизни В.И. Иванова занимало преподавание биологии и генетики студентам, аспирантам и врачам. В 1984 году совместно с Н.П. Бочковым и А.Ф. Захаровым Владимир Ильич написал один из первых учебников по медицинской генетике, который был издан сначала в Москве, а затем на немецком языке в ГДР [16].

Уже в 1960-62 гг. он вёл курс технической микробиологии в Уральском политехническом институте. Несколько позже, переехав в Москву, на протяжении ряда лет читал курс лекций по генетике для студентов-биофизиков МГУ им. М.В. Ломоносова и Московского инженерно-физического института (МИФИ). Неоднократно В.И. Иванов назначался председателем государственных комиссий по приёму экзаменов и защите дипломных работ на факультете естественных наук

Новосибирского государственного университета, на биологическом факультете Мордовского государственного университета, в МИФИ. В 1988–2004 гг. В.И. Иванов руководил по совместительству кафедрой генетики медико-биологического факультета (МБФ) 2-го Московского государственного медицинского института (с 1989 г. – РГМУ) им. Н.И. Пирогова. За этот период был создан учебно-научный комплекс, среди ряда задач которого осуществлялась подготовка кадров врачей-лаборантов-генетиков для МГНЦ РАМН и других научно-исследовательских учреждений РАМН, а также специализация выпускников по медицинской генетике через целевую стажировку и аспирантуру. К 2004 году количество выпускников МБФ, связавших свою дальнейшую научную деятельность с различными лабораториями МГНЦ РАМН, составило более 40 человек. Достойным итогом полутора десятилетий заведования кафедрой явился вышедший в свет под редакцией В.И. Иванова учебник по общей и медицинской генетике для вузов, написанный сотрудниками кафедры при непосредственном его участии [17].

В.И. Ивановым опубликовано 340 научных статей и 10 монографий (из них около 100 – за рубежом) по радиоэкологии, микробиологии, радиобиологии, генетике, биоинформатике, биоэтике и др. Целый ряд публикаций посвящён всегда входившей в область интересов В.И. Иванова истории науки, особенно генетики. Под его редакцией вышли в свет многие научные труды и издания.

Литература

1. В.И. Иванов и Б.А. Степанов, Применение микробиологических методов в обогащении и гидрометаллургии (ЦИИНЦВЕТМЕТ, М., 1960).
2. Б.А. Степанов, В.И. Иванов и Ф.И. Нагирняк, Применение микробиологических процессов в обогащении руд и гидрометаллургии, Бюлл. цветн. металлургии. 5(154), 21–22 (1960).
3. А.А. Титлянова и В.И. Иванов, Поглощение цезия тремя видами пресноводных растений из растворов различной концентрации, Докл. АН СССР. 136(3), 721–722 (1960).
4. В.И. Иванов, Роль тионовых бактерий в процессах окисления и выщелачивания медно-сульфидных руд (к вопросу о применении микробиологических методов в гидрометаллургии и обогащении). Дисс. канд. биол. наук. Свердловск: Инст. биол. УФ АН. 1962. 96 с.
5. В.И. Иванов, Радиобиология и радиационная генетика Arabidopsis thaliana (L.) Heynh. Дисс. докт. биол. наук. М.: Инст. биологии развития АН СССР. 1971. 391 с.

6. В.И. Иванов, Радиобиология и генетика арабидопсиса. Проблемы космической биологии – том XXVII (Наука, М., 1974).
7. Н.В. Тимофеев-Ресовский, В.И. Иванов и В.И. Корогодин, Применение принципа попадания в радиобиологии (Атомиздат, М, 1968). То же на нем. яз.: N.W. Timofeeff-Ressovsky, V.I. Ivanov and V.J. Korogodin, Die Anwendung des Treffeprinzip in der Strahlenbiologie (Fischer, Jena, 1972).
8. В.И. Иванов, Взаимодействие генов, контролирующих процессы детерминации клеток, в кн.: Теоретические проблемы медицинской генетики, под редакцией А.Ф. Захарова (ОНЦ АМН СССР, М., 1979), с. 100–114.
9. Е.К. Гинтер, В.И. Иванов и В.А. Мглинец, Морфогенетический мозаицизм по гомеозисной мутации aristapedia у Drosophila melanogaster, Генетика. 10 (3), 67–75. (1974).
10. В.И. Иванов, Л.М. Константинова, Л.Я. Левина, В.Г. Антоненко, С.П. Тычинин и В.П. Федотов, СИНГЕН-2: компьютерная учебно-диагностическая система по 1920 синдромам врождённых пороков развития – 9 Мб (МГНЦ РАМН, М., 1994).
11. В.И. Иванов, Л.Я. Левина, В.Г. Антоненко, Л.М. Константинова и О.И. Шовикова, CHRODYS: интерактивная база данных по дисморфиям при анеусомиях у человека – 2 Мб (МГНЦ РАМН, М., 1994).
12.
a) В.И. Иванов и В.Л. Ижевская, в кн.: Биомедицинская этика, под ред. В.И. Покровского (Медицина, М., 1997), с.98-115.
b) В.И. Иванов и В.Л. Ижевская, в кн.: Биомедицинская этика. Вып. 2, под ред. В.И. Покровского и Ю.М. Лопухина (Медицина, М., 1999), с.113-127.
c) В.И. Иванов, Л.Ф. Курило и В.Л. Ижевская, в кн.: Биомедицинская этика. Вып. 3, под ред. В.И. Покровского и Ю.М. Лопухина. (Медицина, М., 2002), с.71-77.
d) В.Л. Ижевская и В.И. Иванов, в кн.: Биомедицинская этика. Вып. 3, под ред. В.И. Покровского, Ю.М. Лопухина (Медицина, М., 2002), с. 77-95.
13.
a) Guidelines on Ethical Issues in Medical Genetics and the Provision of Genetic Services, 1995 (WHO/HDP/GL/ETH/CON/95.1)
b) Summary Statement on Ethical Issues in Medical Genetics, 1995 (WHO/HDP/GL/ETH/SUM/95.2)
c) Proposed International Guidelines on Ethical Issues in Medical Genetics and Genetic Services, 1998 (WHO/HGN/GL/ETH/98.1)
d) Statement of WHO Expert Advisory Group on Ethical Issues in Medical Genetics, 1998 (WHO/HGN/ETH/98.2)
14.
a) V.I. Ivanov, Current Trends in Hereditary Diseases: Research and Management, Report of a WHO Temporary Adviser, 1992 (WHO/HDP/CONS/92.3).
b) Genetic Approaches to Noncommunicable Diseases (Springer-Verlag, Berlin et al., 1996), pp. 1-155 (WHO/IPSEN Foundation)
c) Genes and Resistance to Disease, (Springer-Verlag, Berlin et al., 2000), pp. 1-180 (WHO/IPSEN Foundation).
d) V.I. Ivanov, Role of genetic factors in preventive approaches to cancer and CVD, Report of a WHO Temporary Adviser, 2002 (WHO/HGN/CONS/02.3).
15. В.И. Иванов, Этические аспекты биомедицинских исследований генома человека. Докл. на VI Международных Рождественских образовательных чтениях М. (январь, 29-30 1998).

16. Н.П. Бочков, А.Ф. Захаров и В.И. Иванов, Медицинская генетика. Руководство для врачей (Медицина, М., 1984). То же на нем. яз.: N.P. Bochkov, A.F. Zakharov and V.I. Ivanov Medizinische Genetik. Ein Leitfaden fur Aerzte (Fischer, Jena, 1988).
17. Под ред. академика РАМН В.И. Иванова, Генетика. Учебник для вузов (ИКЦ «Академкнига», М., 2006).

ВСЕВОЛОД МАВРИКИЕВИЧ КЛЕЧКОВСКИЙ (1900-1972)

Всеволод Маврикиевич Клечковский

Р.М. АЛЕКСАХИН, Т.И. ШИЛОВИЧ
Всероссийский НИИ сельскохозяйственной радиологии и агроэкологии, Обнинск

В.М. Клечковский – действительный член Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. В.И. Ленина, член-корреспондент Академии сельскохозяйственных наук Германской Демократической Республики, доктор химических наук, профессор, дважды лауреат Государственной премии СССР.

В.М. Клечковский - автор пионерских опытов, касающихся поведения искусственных радионуклидов в почвах и их накопления растениями. Он является участником Атомного проекта СССР. Его исследованиями была фактически заложена сельскохозяйственная радиоэкология - одна из наиболее плодоносных ветвей радиоэкологии. В.М. Клечковский по праву считается основоположником сельскохозяйственной радиоэкологии, поскольку его достижения стали основой развития этой области знания в национальных границах нашей страны и за её пределами.

Всеволод Маврикиевич родился 28 ноября 1900 г. в Москве. В 1929 г. он окончил Московскую сельскохозяйственную академию имени К.А. Тимирязева, и с этого периода вся его творческая деятельность была связана с этим старейшим агрономическим вузом нашей страны. С 1956 по 1972 г. В.М. Клечковский возглавлял кафедру агрохимии Московской сельскохозяйственной академии имени К.А. Тимирязева, продолжая традиции основоположника отечественной агрохимии академика Д.Н. Прянишникова в деле подготовки кадров советских агрохимиков, специалистов по вопросам питания растений и химизации земледелия.

В.М. Клечковский одним из первых советских агрохимиков обратил внимание на перспективность использования искусственных радиоактивных нуклидов для изучения питания растений и применения удобрений. В 1947 г. В.М. Клечковскому поручается организация в Московской сельскохозяйственной академии имени К.А. Тимирязева биофизической лаборатории – первой в Советском Союзе лаборатории такого типа, которая вскоре заняла ведущее место в системе научных

учреждений СССР, разрабатывающих проблемы изотопной агрохимии и радиоэкологии.

Вместе с интенсивной разработкой агрохимических и радиобиологических проблем в сельском хозяйстве с 1948 г. коллектив биофизической лаборатории приступил к развитию исследований новой проблемы – изучению поведения в почвах и растениях радиоактивных продуктов деления. Решение этой проблемы было вызвано начавшимся в то время широким испытанием атомного оружия и включением в биологический круговорот продуктов деления тяжёлых ядер. В.М. Клечковский впервые в Советском Союзе приступил к решению этой проблемы в тот период, когда в литературе не было почти никаких сведений по этим вопросам. За сравнительно короткий срок им и его сотрудниками был выполнен большой объём научных исследований, вскрывающих специфику поведения радиоактивных продуктов деления в почвах и растениях. Эти исследования отличались широтой, глубоким теоретическим анализом и практической значимостью. Эта работа получила высокую оценку – в 1952 г. группе сотрудников лаборатории во главе с В.М. Клечковским была присуждена Государственная премия СССР.

Начатые в начале 50-х годов под непосредственным руководством В.М. Клечковского исследования миграции искусственных радионуклидов по биологическим и пищевым цепочкам вылились в широкую программу комплексных радиоэкологических исследований по дальнейшему изучению действия малых доз ионизирующих излучений на живые организмы и круговорота радионуклидов. Исследования в области радиоэкологии принесли В.М. Клечковскому мировую известность.

В.М. Клечковский одним из первых учёных-аграрников оценил значение антропогенного загрязнения окружающей человека среды, наметив пути решения этих вопросов, учитывающие активное преобразование человеком природной среды. Разработка проблемы изотопной агрохимии и изучение особенностей поведения макро- и микрокомпонентов в системе почва-растение с участием элементов-аналогов, играющих роль изотопных носителей, находятся в тесной связи с теоретическими работами В.М. Клечковского в области теории Периодической системы элементов Д.И. Менделеева.

Итогами 20-летнего труда в этой области явилась монография В.М. Клечковского «Распределение атомных электронов и правило последовательного заполнения *(n + 1)* – групп». Эта монография представляет выдающийся вклад в развитие теоретических представлений о закономерностях, лежащих в основе реального строения системы элементов Д.И. Менделеева. Правило последовательного заполнения *(n +*

1) – групп, получившее название правила Клечковского, вошло в современные учебники по ядерной физике.

В 1954 г. В.М. Клечковскому по совокупности работ без защиты диссертации присуждается степень доктора химических наук. В 1956 г. В.М. Клечковский был избран действительным членом Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. В.И. Ленина. С этого времени он принимал активное участие в организации и координации комплексных исследований с применением изотопов и ионизирующих излучений в научных учреждениях ВАСХНИЛ.

В 1957 г. на химическом комбинате «Маяк» (Южный Урал), первенце советской атомной промышленности, представляющем комплекс по наработке оружейного плутония, произошла крупная радиационная авария, вследствие которой в окружающую среду было выброшено около 20 млн кюри радиоактивных продуктов деления. В зоне загрязнения оказались сельскохозяйственные угодья (пашни, луга, пастбища), леса, озера, речные системы.

Возникла острая необходимость проведения реабилитационных работ на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа по возврату загрязнённых территорий в хозяйственное использование и по организации научно-исследовательских исследований для оценки последствий аварии.

На комбинате ПО «Маяк» в 1958 г. было создано специализированное подразделение – Опытная научно-исследовательская станция. Научное руководство деятельностью ОНИС осуществлял академик В.М. Клечковский. При подготовке решения об организации ОНИС им еще в феврале 1958 г. были сформулированы основные научные задачи станции: изучение миграции радиоактивных веществ в условиях радиоактивного загрязнения территории; изучение накопления радиоактивных веществ в сельскохозяйственных продуктах; агротехнические приемы снижения накопления радиоактивных веществ в растениях; разработка рекомендаций по сельскохозяйственному использованию загрязненной территории; изучение генетических последствий воздействия повышенного фона радиации на животных и растения в условиях радиоактивного загрязнения территории.

На Южной Урале в крупномасштабных экспериментах была прослежена многолетняя динамика переноса ^{90}Sr, ^{95}Zr, ^{106}Ru, ^{137}Cs, ^{144}Ce и других техногенных радионуклидов в почвах, растительном покрове, гидробиоценозах, в организмах животных, в лесных экосистемах. Фактически за 10-15 лет исследований на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа были заложены основы радиоэкологии как самостоятельной научной дисциплины. В.М. Клечковский обратил

особое внимание на круговорот радионуклидов на загрязненных сельскохозяйственных угодьях. Под его руководством была выполнена программа исследований по сельскохозяйственной радиоэкологии, где изучалось накопление радионуклидов различными сельскохозяйственными растениями и животными.

Радиоэкологические исследования не ограничились только наблюдением за поведением в окружающей среде "аварийных" радионуклидов и связанных с этим лучевых эффектов в природе. В 1965-1975 гг. проводилась серия радиоэкологических опытов, которые по своим масштабам должны быть с полным правом отнесены к одним из наиболее крупных в мировой практике. На Опытной научно-исследовательской станции был сооружен самый крупный в Европе точечный источник γ-излучения (32 кКи, 1,18 • 10^{15} Бк ^{137}Cs) для облучения природных экосистем. На основе данных, полученных с его помощью, удалось описать особенности лучевого поражения и пострадиационного восстановления лесов в строго контролируемых условиях и при точной дозиметрии (облучались в течение нескольких недель большие участки леса). Аналогичное облучение и описание лучевых эффектов были сделаны и для лугового сообщества. Проводилась также затравка сельскохозяйственных животных (дойных коров) большими количествами молодых продуктов ядерного деления для оценки лучевого поражения животных и определения их молочной и мясной продуктивности (это особенно важно как для различного рода сценариев аварийных ситуаций с выбросом радиоактивных веществ в окружающую среду, так и для решения оборонных задач).

Для ликвидации последствий радиационной аварии на Южном Урале (Челябинская область) привлекались специалисты Агрофизического института ВАСХНИЛ, Института прикладной геофизики Главного управления гидрометеослужбы СССР, Всесоюзного НИИ морского рыбного хозяйства и океанографии Минрыбхоза СССР, МГУ, а также Московской сельскохозяйственной академии (ее работой здесь руководил Клечковский). Всеволод Маврикиевич организовал сотрудничество с учеными-медиками - специалистами в области радиационной гигиены, чья деятельность сконцентрировалась на оценке последствий облучения населения, проживавшего на территории с повышенным содержанием радиоактивных веществ, и изыскании способов снижения дозовых нагрузок. Многое было сделано и филиалом № 4 Института биофизики.

Всей этой работой руководил В.М. Клечковский. Он рассматривал загрязненную территорию на Южном Урале как уникальный экспериментальный полигон. Прекрасно понимая важность многолетних натурных наблюдений по миграции радиоактивных веществ в

окружающей среде и радиационными эффектами в природе, В.М. Клечковский стал одним из инициаторов придания особого статуса для части территории радиоактивного следа, на которой в соответствии с постановлением Совета Министров РСФСР 29 апреля 1966 г. был создан Восточно-Уральский государственный заповедник - первый в мире радиационный заповедник такого типа (общая площадь 16616 га).

Результаты этих комплексных многолетних опытов в натурных условиях позволили получить важную информацию о загрязнении пищевых продуктов. Клечковский придал работам на Южном Урале широкий междисциплинарный характер и привлек к их выполнению видных ученых из разных ведомств - Академии наук СССР, Гидрометеослужбы СССР, ВАСХНИЛ, ряда отраслевых министерств и ведомств.

В стратегию обеспечения радиационной защиты при радиоактивном загрязнении окружающей среды В.М. Клечковский привнес положение о важной роли в структуре дозовых нагрузок на человека внутреннего облучения, формирующегося за счет потребления радионуклидсодержащих пищевых продуктов. В большинстве радиологических ситуаций для отдельных радионуклидов значение этого канала облучения может быть доминирующим, а для отдельных аварийных ситуаций роль этого направления радиационного воздействия весьма значима. Так произошло при радиационных авариях на Южном Урале в 1957 г. и на Чернобыльской АЭС в 1986 г. При радиоактивном загрязнении окружающей среды на долю внутреннего облучения в разных зонах Чернобыльской аварии приходилось от 30 до 80% от общей дозовой нагрузки (т.е. доля внешнего облучения равнялась 20-70%). Клечковский и его радиоэкологическая школа разработали систему защитных мероприятий, позволяющих регулировать потоки радионуклидов и, как следствие, минимизацию дозовой нагрузки от внутреннего облучения на человека, проживающего на территориях с повышенным содержанием радионуклидов. Следует подчеркнуть, что с экономической точки зрения регулирование дозовой компоненты внутреннего облучения может оказаться гораздо более эффективным, чем ограничение внешнего облучения. Сформулировал В.М. Клечковский и основное положение сельскохозяйственной радиоэкологии, связанное с принципами введения в агропромышленном производстве загрязненных территорий защитных мероприятий, направленных на уменьшение содержания радионуклидов в сельскохозяйственной продукции. В растениеводстве важнейшим способом ограничения накопления радионуклидов в урожае служит увеличение плодородия почв.

Исследования В.М. Клечковского с применением изотопных методов широко известны не только в нашей стране, но и за рубежом. Его труды

по изотопной агрохимии были представлены на Первой и Второй женевских конференциях по мирному использованию атомной энергии в 1955 и 1958 гг. и на Международной конференции ЮНЕСКО по применению изотопов в научных исследованиях в 1957 г.

В.М. Клечковский - автор более 250 фундаментальных и оригинальных научных работ, а также автор ряда учебников и учебных пособий, статей научно-производственного характера и других изданий. Многие годы он являлся членом редакционных коллегий ряда научных журналов.

Научные работы В.М. Клечковского охватывают широкий круг вопросов агрохимии, биофизики, радиобиологии, а также химии и физики и отличаются новизной и глубиной теоретического обобщения. За совокупность работ по исследованию питания растений и применения удобрений решением Президиума Академии наук СССР в 1968 г. ему присуждена первая Золотая медаль имени Д.Н. Прянишникова. За комплекс работ по охране окружающей среды вместе с группой сотрудников В.М. Клечковскому в 1974 году была присуждена вторая Государственная премия СССР. Многие труды В.М. Клечковского в области радиоэкологии стали классическими. В.М. Клечковский активно работал в коллегии Высшей аттестационной комиссии. В течение многих лет он руководил секцией по вопросам миграции радиоактивных нуклидов в биосфере и являлся заместителем председателя Научного совета «Радиоэкология» АН СССР.

Научная и общественная деятельность В.М. Клечковского получила высокую оценку со стороны Советского правительства: он был награждён двумя орденами Ленина, орденами Трудового Красного Знамени, «Знак Почёта» и многими медалями.

Идеи, заложенные В.М. Клечковским в основание отечественной радиоэкологии и сельскохозяйственной радиологии, находят своё дальнейшее плодотворное развитие в исследованиях его учеников и последователей не только в области сельскохозяйственной науки, но и в целом ряде других наук, в частности, в биологии, медицине, геофизике и других.

Сегодня радиоэкологические исследования получили новый мощный импульс для своего развития, связанный с бурным развитием ядерной энергетики во многих странах мира, авариями на радиационно-опасных объектах. Эти исследования проводятся в нашей стране многочисленной школой радиоэкологов, созданной В.М. Клечковским.

В.М. Клечковский был инициатором создания Всесоюзного научно-исследовательского института сельскохозяйственной радиологии (ВНИИСХР), участвовал в разработке и представлении в правительство

обоснования на его строительство и выбор направлений исследований. В апреле 1972 г. он вошёл в состав первого Учёного совета института.

НИКОЛАЙ ВИКТОРОВИЧ ЛУЧНИК (1922 – 1993)

The double helix of one life
Nikolai Luchnik - geneticist and radiobiologist

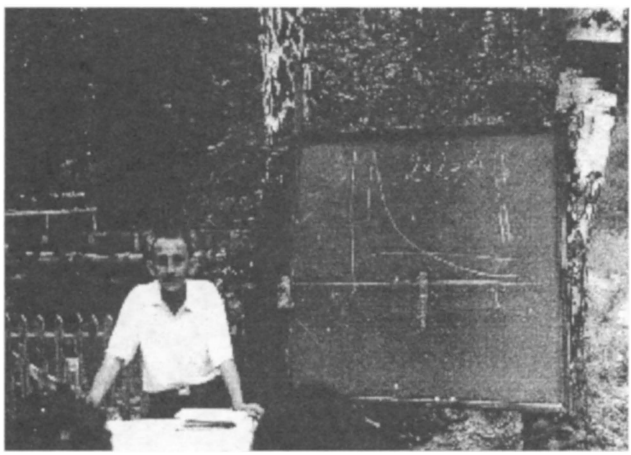
TATIANA KONDRASHOVA, VICTOR SOKOLOV
Medical Radiological Research Center, Obninsk, Russia

Nikolai Luchnik (1922 – 1993) was a brilliant researcher, one of the heirs – and promoters - of the old Russian scientific school, an extremely interesting and versatile person.

He was born in Stavropol, a city in the south of European Russia, in the family of a known entomologist. In 1939, at an age of 17, he entered the best Russian University – the M.V. Lomonosov Moscow State University – initially, following his instinctive drive to mathematics, the Mathematics and Mechanics Department, but after a year, maybe being inspired by his father, he changed for the Biology Department. Two his great loves, Mathematics and Biology, can be traced throughout the whole his life.

Luchnik's happy University years were dramatically interrupted in the year of 1941, when the Second World War rushed into Russia. He went to the front. An incomparably worse disaster was waiting for him in the spring of 1943. As a result of a libel (those who happen to be briefed on the USSR history might realize *what* a libel could actually mean at that time), he got arrested by Soviet authorities, and was confined to a concentration camp. Having spent in the camp over two years and being already at the very brink of exhaustion, Luchnik still managed to find a way to rescue. In autumn 1945, when the manufacturing of the Soviet A-bomb was an issue of a primary governmental interest, he declared to the camp administration that he had developed a number of ideas on the structure of the atom nucleus. He succeeded in being brought to a series of special committees of increasing importance level, where he presented his ideas. Eventually, late in 1947, he was sent from the camp to a secret institution in the Urals, named Laboratory B, alias Post Box 0215. There, he found a refined research community – K.G. Zimmer, A.Z. Catsch, N.V. Timofeef-Ressowsky, and other prominent scientists. All of them had been brought to the Laboratory after the War, and were working in various fields of radiation biology, under relatively comfortable life conditions, yet keeping the status of prisoners, without a possibility to leave a limited cordoned territory. There, Luchnik commenced his studies in radiobiology.

The majority of radiobiological studies in those years focused on dose-response dependences. Nikolai Luchnik chose to examine the *time*-response curves. His approach proved to be fruitful in elucidation of regularities in radiation effects on both the chromosome and body level. He made two important findings in the early 1950-ies. The first one, the phenomenon of repair of primary cytogenetic radiation injury was described by Luchnik in 1951 (at that time, chromosome repair was generally understood as chromosome break restitution, in frames of the classic Sax and Lea theory, and repair in bacteria was found only 10 years later). The second finding was the existence of several peaks in animal mortality curves corresponding to different causes underlying radiation death (1957). Besides, throughout this period Luchnik conducted experiments in the search for agents exerting post radiation protection. He found and classified a variety of such chemicals (1958).



Lecture of N.V. Luchnik. Miassovo, 1950th.

After Stalin's death in 1953, changes in political situation in the country entailed large-scope changes in many personal lives. A novel period started in Luchnik's life as well. In the mid-1950-ies, the Laboratory B was transformed into an open one and moved to Sverdlovsk, a large administrative center in the Urals. Here, Luchnik continued his studies on chromosome repair after varying radiation doses, for various physiological states of the cell, and at different stages of the cell cycle.

Interest in the molecular mechanisms of gene mutations led him to the task of deciphering the genetic code. In early 60-ies, this problem was in the center of interest of many western laboratories with state-of the art technical equipment. Luchnik had at his disposal only a pen, paper, and published data. His mathematical abilities proved very useful in solving the challenging task.

Having performed a scrupulous statistical analysis of the available published data on *in vitro* experiments with cell-free systems on the one hand, and naturally occurring amino acid substitutions for a variety of biological objects on the other, Luchnik managed to establish the essential general properties of the genetic code (that it is degenerate, triplet, that a codon includes two nucleotides characteristic of an amino acid and a facultative third one), and to define by 1963 the correct meanings of triplets more completely than other researchers did at the time. His results were published – however, most unfortunately, in issues that were inaccessible for western researchers.

From left to right: V.I. Korogodin, L.S. Tsarapkin, N.A. Poryadkova, N.V. Luchnik, O. V. Malinovsky. Miassovo, 1956.

In 1962, Nikolai Luchnik was rehabilitated. That meant a strikingly new degree of freedom in the development of his life helix. He was no more restricted in the choice of place where to live! Capital cities, Moscow and Leningrad (Saint Petersburg nowadays) were still beyond his reach. In 1963, Luchnik left for Obninsk, a small town in 100 km from Moscow, where a dozen of research institutes had been created since 1954, when the first in the world nuclear power plant had been constructed. In Obninsk, he headed the Radiation Cytogenetics Laboratory in the Medical Radiology Research Center.

His main research interests in this period were mechanisms of chromosome lesion production. He investigated time dependences of cell response to radiation and chemicals, and analyzed the relationship of these responses to the normal activities of the cell. This approach allowed him to make a number of very interesting findings. For example, statistical analysis of the regularities of

sister-chromatid exchange and isolabel production suggested that they were end-points of the same process, the isolabels appearing in the case of a violation of the process (1977). A study of chromosome effects of a number of chemicals modifying cell metabolism made it possible to define some of them as pseudomutagenes, i.e. agents that do not cause DNA damage themselves, but promote the expression of spontaneous premutagenic lesion via induction of repair restrains. The combined action of radiation and pseudomutagenes gave a superadditive effect (1978). Also, with this approach, Luchnik corroborated the 'template hypothesis', which he had first suggested earlier (in 1959). The 'template hypothesis' supposed that primary genetic injury was the local irreversible inhibition of chromosome template activity, followed, unless repaired, by defective synthesis of daughter chromosomes (1966).

In 1971, the *Studia Biophysica* published the first Luchnik's paper on the 'two-check hypothesis', which was proposed to explain regularities of chromosome aberration production. The hypothesis postulated two regular control processes in the cell cycle, occurring before replication synthesis and before mitosis, comprising heteroduplex formation, and aimed at eliminating spontaneous lesions. The 'two-check hypothesis' was, in a sense, an extension of the 'template hypothesis', as it suggested a molecular mechanism for realization of primary chromosome lesions via deficient synthesis of new chromosome subunits. Between 1971 and 1993, Luchnik published about 50 works relating to the two checks. In theoretical papers, he showed that the hypothesis, being initially based on radiation data only, also allowed to explain, without any additional assumptions, regularities of chromosome aberration induction following exposure to UV and alkylating agents, as well as chromosome reduplication patterns and crossover mechanisms. In experimental works, the hypothesis was successfully used to interpret time-effect curves for different aberration types in various biological objects, as well as data on split-dose exposures.

Is it not wonderful that Luchnik, as early as in 1970-ies, having at his disposal only data on radiation-induced chromosome aberrations, was able to unveil the cell cycle checkpoints - a finding to which researchers equipped with blotting, PCR, sequencing and variety of other advanced techniques, came twenty years later?

Luchnik died, after six years of an illness that deprived him of physical abilities but not of the power of his spirit and mind, in Obninsk on 5 August 1993.

Nikolai Luchnik was a brilliant researcher. His creative heritage comprises over 273 research publications in journals and books. For a number of years, he was a member of editorial board of *Mutation Research* and other journals relating to genetics and radiobiology.

But Luchnik was much more than a researcher. He was the author of two popular books on genetics (*Why I'm like dad*) and radiobiology (*The Invisible Contemporary*), which were translated into many languages. A manuscript of the third one (*Chromosomes' dance*, dedicated to the cell cycle) was, unfortunately, lost. He took serious interest in philately, was an owner of an outstanding collection, and published about ten works as a philatelist. He was a talented artist. He was strong in versification. He was the author of interesting assays on religion and philosophy. He was a bright personality, unforgettable for everyone who knew him.

The *double helix* of his life – we took this metaphor not only because DNA was a permanent and persistent focus of his interest. We also tried to emphasize that two intertwisting life-streams, black and white, 'downstream' and 'upstream', had been contributing to the way he developed himself and to the memory he left.

ГЕННАДИЙ ГРИГОРЬЕВИЧ ПОЛИКАРПОВ (1929-2012)

Штрихи воспоминаний о Николае Владимировиче Тимофееве-Ресовском

Г.Г. ПОЛИКАРПОВ
Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Национальной академии наук Украины

Вместо введения

Шел 1954-1955 год. Я был аспирантом-биофизиком по специальности "радиобиология". Кафедра биофизики биофака МГУ располагалась вначале на Моховой улице, затем - на Ленинских (ныне Воробьевых) Горах, заведующим кафедрой был профессор Борис Николаевич Тарусов. Наши с Володей (Владимиром Ивановичем) Корогодиным лабораторные места - в одной комнате подвального этажа биофака. Там у меня аквариумы с гидрами *Pelmatohydra oligactis* из прудов Московского зоопарка и отдельно - с дафниями в качестве корма для гидр. Рядом комната с рентгеновским аппаратом для облучения изучаемых живых объектов и на том же этаже в специальном отсеке с защитным лабиринтом - кобальтовая (Co^{60}) гамма-пушка тоже для облучения.

Забегая вперед, сообщу о ярком для меня эпизоде, когда зимой 1955-1956 гг. Николай Владимирович обходил владения кафедры в сопровождении Бориса Николаевича (без санкции и вопреки громкому категорическому запрету тогдашнего декана биофака "крепко захлопнуть двери факультета перед менделистом-морганистом-вейсманистом"). Увидев мои аквариумы с элодеей и сотнями гидр и узнав тему моей аспирантской работы, Николай Владимирович одобрительно воскликнул: "Вот это я люблю: всякую природную живность!" Он сказал, что они организовали (после "сороковки", т.е. Челябинска-40) на биостанции Миассово в Ильменском заповеднике Челябинской области группу "Водников", наряду с "Бачкистами", "Гробовщиками", "Кавалеристами" и др. И пригласил меня на стажировку в летнее время по водной части, которой заведовала Елена Александровна, его жена. Я был страшно рад и сразу условился о конкретном приезде. Когда я добавил, что распределяюсь на Севастопольскую биологическую станцию АН СССР,

он своим богатым шаляпинского типа голосом нараспев продекламировал: "На Графской пристани, в Севастополе, о берега которой бились волны N-ского моря!" Впоследствии я узнал, что один из предков его богатого удалыми пращурами рода из рода Рюриковичей был героем Севастополя - адмирал Нахимов, чьим именем названы проспект и площадь. Ряд других его предков активно проявили себя в Средиземном и Черном морях, в том числе вырываясь из турецкого плена и угоняя для этого боевые плавсредства, включая фрегат.

Поэтому я сразу оказался причастным не только к научной среде по линии "Водников" у Елены Александровны к "радиационной гидробиологии", но и в географическом аспекте - к сфере жизненных интересов отважных предков Николая Владимировича. Так, первоначальная (с 5 сентября 1956 г.) лаборатория радиобиологии Севастопольской биостанции (впоследствии расширенная и преобразованная в отдел радиационной и химической биологии Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского АН СССР) стала ветвью могучего научного древа "радиационной биогеоценологии", сформированного Николаем Владимировичем у "басурманов" (в Берлине, Копенгагене и др.) и в "многоуважаемом, но обширном отечестве" (Челябинске-40, Свердловске, Обнинске). Я с самого начала вооружался его яркими веселыми мудрыми принципами. Первейшим из них считаю: "Почему сие важно в-пятых?" Другие также воспринимают их с одобрением. Так, 11 декабря 1996 г. профессор Аскер Ааркрог получил памятную медаль профессора Н.В. Тимофеева-Ресовского (из рук внучатого заведующего созданного Николаем Владимировичем отдела в Свердловске, теперь опять Екатеринбурге, Александра Викторовича Трапезникова), на которой, как известно, написано: "В жизни и науке важно отличать существенное от несущественного". Я видел энтузиазм на лице крупного датского ученого в области радиоактивности биосферы, что подтвердили незамедлительно и его слова: "О да, я очень и очень согласен с этим принципом!"

А теперь все по порядку

В качестве аспиранта (1953-56 гг.) я вгрызался в литературу по радиационной биофизике, в которой постоянно встречались имена корифеев из западной литературы: Lea, Timofeeff-Ressovsky, Zimmer и другие. И вдруг на кафедре все чаще стали поговаривать о том, что западный классик Timofeeff-Ressovsky, оказывается, работает на уральском "объекте", где у него целая немецкая его лаборатория из Берлин-Буха, и что он организует отдел в Институте биологии УФАН СССР и скоро появится в Москве на конференции по медицинской

радиологии. При этом отмечалась противоположная реакция разных кругов в Москве. Далекий спокойный классик из научной литературы вдруг оказался близким возмутителем спокойствия в научных кругах, т.к. был ближайшим коллегой Т. Моргана и Г.Д. Меллера. Следует напомнить, что в то время ответственным за чистоту (в смысле чистки) в советской генетике был любимец генсеков от Сталина до Хрущева народный агробиолог Т.Д. Лысенко.

Приезд Н.В. Тимофеева-Ресовского на биофак МГУ. Слева направо: М. Асланян, Г.Г. Поликарпов, А.Н. Тюрюканов, Н.В. Тимофеев-Ресовский, В.И. Корогодин, В.М. Глазер. 1960 г.

Итак, конференция в огромном, амфитеатром, конференц-зале. Мы, молодежь, естественно, - на заднем и верхнем плане, но зато оттуда виднее. В президиуме человека три, из них один стоит, а другой, как бы набычась, энергично расхаживает и столь же энергично обсуждает вопрос о биологической дезактивации радиоактивных вод. Один из них, сказано, Тимофеев-Ресовский Николай Владимирович. Но который? С Запада должен быть вышколенным и после пары десятков лет западной жизни должен иметь явный западный акцент или звучание. А нестандартно и уверенно расхаживавший, к тому же время от времени для подчеркивания мысли приподнимавшийся на носки, говорил на абсолютно чистом, даже красочном и очень образном языке. И это оказался он.

Затем последовали его поздневечерние выступления по генетике на мехмате (на других факультетах для него был полный запрет) у профессора Ляпунова, где был гостивший ученый из Венгрии. Длительная дискуссия была на немецком языке, но уже было ясно, что русский он знает лучше любого из москвичей.

Наконец, эпопея посещения, нет, - операция по организации проникновения Н.В. Тимофеева-Ресовского в качестве частного лица, по приглашению посетить кафедру биофизики мужественного заведующего этой кафедрой Б.Н. Тарусова. Мы, орггруппа из полудюжины аспирантов, ждали в условленное время у биофака, чтобы обеспечить цивилизованное прохождение мимо цербера в толпе через боковой вход биофака (центральный вход был начеку и непроходим, чтобы, по указанию декана, нога бывшего студента МГУ, а ныне "реакционного" генетика не ступила в Alma Mater). Итак, Н.В. Тимофеев-Ресовский в шляпе и в пальто нараспашку быстрой походкой прибыл к месту встречи, мы познакомились, а нужно сказать, что знакомился он не формально, а запоминал с одного раза и навсегда имя, отчество и фамилию каждого, откуда родом и чьих профессоров ученик. Фотография у биофака этой инициативной группы (по проведению на кафедру) с Н.В. Тимофеевым-Ресовским в центре - опубликована в одном из номеров журнала "Наука и жизнь" к его юбилею. Затем в кабинете заведующего кафедрой (в большой аудитории для широкой аудитории было нельзя) с участием только профессоров, доцентов и аспирантов обсуждались: а) научные интересы кафедры - Борис Николаевич и б) главным образом, "вернадскология с сукачевщиной" - Николай Владимирович. Затем последовал обход лабораторий. И именно этот момент отражен в качестве первого эпизода (про гидр) в моих воспоминаниях.

Было выступление Н.В. Тимофеева-Ресовского на семинаре в Институте физики АН СССР у П.Л. Капицы. Помню вопросы П.Л. Капицы: "Как ведет себя радиоактивный цезий, образующийся при испытаниях ядерного оружия и выпадающий из атмосферы на почву?" Запомнился ответ: "В обычных условиях сорбируется почвой намертво". И подкрепился этот вывод еще и еще после аварии на Чернобыльской АЭС.

Пришло время, дипломатичный В.Н. Столетов из Министерства высшего образования СССР занял довольно высокий административный пост в руководстве наукой и, очевидно, решил показать себя терпимым к инакомыслию в генетике, тем более, что "учение" Лысенко становилось все более одиозным, хотя и продолжало опираться на генсека. На сей раз Н.В. Тимофеев-Ресовский, приглашенный В.Н. Столетовым, вошел в корпус биофака официально через центральный вход и выступил в Малой

аудитории (Большая аудитория была явно парафией генсека). Как всегда, выступления Николая Владимировича были впечатляющими, не оставляли сомнений и доставляли истинное эстетическое удовольствие. Все так называемые "словесные вольности" были к месту и воспринимались как иллюстративный метод или прием для усиления запоминания. В ряде случаев, опять-таки к месту, они напоминали о широком диапазоне его жизненных перипетий: от утонченной процедурной церемонии в Королевском Обществе Великобритании до диких способов выживания с уголовниками в лагерях заключенных Казахстана и выдерживания чудом "последнего" пути в вагонах-столыпинках (забитых до отказа еще живыми, умирающими и давно умершими заключенными) с Востока в Москву. Меня никогда не покидала мысль о том, что если бы создать равные условия для публичных выступлений и дискуссий Н.В. Тимофеева-Ресовского и Т.Д. Лысенко в университетах, институтах, по радио, телевидению, в газетах и журналах, то исход всегда был бы ясным и определенным. Но власть была выше логики и интересов страны...

Как сейчас, по контрасту, помню "лекцию" Т.Д. Лысенко на биофаке МГУ и, конечно, в Большой аудитории, по "видообразованию". Впечатление было ужасным, и настроение - надолго испорченным: это было глумление юродивого мстительного мужичка над современной наукой. Помню все его перлы. Контраст усиливал сиплый голос. Вот одно из них: "Некоторые считают Лысенко дураком, но они узнают, что это значит, на своей собственной шкуррре".

Ясно, что такой сверхнеугодный, как Н.В. Тимофеев-Ресовский, мог выжить (не считая экстремальных испытаний в тюрьмах и лагерях) только в маловероятных условиях полной недоступности: в международной лаборатории в Берлине и на бывшем секретном объекте в Челябинске-40 в качестве заключенного руководителя режимной лаборатории при умном начальнике объекта. Но возвращались же его предки, например, отправлявшиеся изучать Северный полюс, из африканского плена, угнав для этого фрегат из Турции в Севастополь, за что один из них получил высокий военно-морской чин.

Миассово, встречи, переписка

Как уговорились заранее, я дал телеграмму: "Миасс Челябинской Ильменский заповедник биостанция Миассово Тимофееву-Ресовскому Приезжаю Миасс 10 июня Поликарпов Севастополь".

Прибываю, ищу глазами водителя на перроне. Людей было немного. Легко догадался, представился. "А где второй?" - "Я один". - "Как один, а Севастьянов?" - "Нет, я один". - "Тогда пошли искать. Севастьянов! Севастьянов!" И я тоже кричал: "Севастьянов!" Потом водитель сказал:

"Значит, другим поездом приедет. Будем ждать". Я начал смутно догадываться и спросил: "А откуда Севастьянов?" - "Как откуда? Оттуда же, откуда и ты. Телеграмма же одна". - "Покажите!" Действительно, подпись "Поликарпов Севастьянов". Все ясно: телеграфистка. Сказал водителю, тот выругался, что теряем время, а ехать далеко и, с позволения сказать, по "дороге".

Прибываем, иду к биостанции, навстречу быстрым шагом Николай Владимирович, обнимает, величает по имени-отчеству и спрашивает: «А где же Севастьянов?» Прояснение - и громкий, на все огромное озеро Большое Миассово, взрыв хохота. Потом нас долго с В.И. Корогодиным, он до меня приехал, звали братьями Севастьяновыми.

Меня определили в палатку, показали научное хозяйство и пригласили на чаепитие-собеседование в коттедж к Н.В. и Е.А. Тимофеевым-Ресовским. С утра следующего дня я был в составе группы "Водников" и начал опыт по накоплению церия-144 пресноводными моллюсками под непосредственным наблюдением милейшей и добрейшей Елены Александровны. О научной стороне этого и других опытов с другими нуклидами и гидробионтами рассказывать не буду: имеются публикации. Каждое лето, в 1957 и 1958 гг., я приезжал в Миассово и усердно трудился. Впечатлений очень много (и не на 10 страниц). Естественно, что познакомился со многими, в первую очередь с преисполненным ответственности заведующим биостанцией, он же аспирант Н.В. Тимофеева-Ресовского, Николаем Васильевичем Куликовым, впоследствии его преемником по отделу, доктором биологических наук, профессором.

Все были тогда дезинформированы и запуганы, в том числе аспирант А. Тюрюканов, который вдруг возник у моей палатки и шепотом начал выяснять обстановку на биостанции. Он был с группой почвоведов МГУ (а мы с одного 9 этажа зоны Д в общежитии МГУ). Мол, все говорят, ставил опыты, знаешь, на ком (?!) там в Берлине, и т.д. Говорю: "Иди к нему, поговори, увидишь, что такой человек в силу своих принципов и характера никаких таких опытов на том, на ком не надлежит, не ставил". Приходит после беседы просветленный. А потом зачастил к Николаю Владимировичу и стал его ближайшим помощником.

Отмечу еще лишь, что основной притягательной силой для маститых и молодежи к биостанции Миассово, наряду с выполнением совместных исследований, были регулярные коллоквии под руководством Николая Владимировича. Вел он их идеально, и все испытывали огромное удовлетворение, как преодоление очередного перевала. Но об этой стороне деятельности имеется много высказываний участников в печати.

Мое непосредственное приобщение к передовой школе Н.В. Тимофеева-Ресовского определило основную направленность работ формировавшейся лаборатории морской радиобиологии в Севастополе на СБС АН СССР. Я был поглощен организационной (планирование специального корпуса) и одновременно исследовательской работой в переоборудованных отсеках старого здания СБС на Приморском бульваре. Но переписка с Н.В. и Е.А. Тимофеевыми-Ресовскими велась, не прерываясь, пока они были живы. На мои письма отвечала Елена Александровна из Свердловска (или из Миассово - летом), а после их переезда - из Обнинска. Посещал я их и в Обнинске. Как всегда, это были очень содержательные и доброжелательные контакты. А когда Елены Александровны не стало, писал сам Николай Владимирович, несмотря на трудности со зрением. Я был на похоронах Елены Александровны в Обнинске. У меня в рабочем кабинете - их портреты, присланные Николаем Владимировичем по моей просьбе. Над их портретами - портрет В.И. Вернадского.

В 1963 г. Елена Александровна опубликовала свою монографию "Распределение радиоизотопов по основным компонентам пресноводных водоемов" (Труды института биологии УФАН СССР, вып. 30), которая сразу же была опубликована на английском языке в серии изданий Ок-Риджской национальной лаборатории в США. Вскоре, через год, была защита ее кандидатской диссертации в Свердловске, а я был удостоен чести оппонировать этой выдающейся работе, отвечавшей всем требованиям, предъявляемым к докторским диссертациям. Перед поездкой я сумел превозмочь себя, оказавшись отравленным в Севастополе недоброкачественным холодцом из магазина буквально накануне полета в Свердловск. Директором Института экологии растений и животных УФАН СССР и председателем Совета по защитам был академик С.С. Шварц.

Как известно, Николай Владимирович очень критично относился ко всему, отличая существенное от несущественного. Не терпел он "белиберды", "чуши собачьей". Из-за ряда слабых работ по радиоэкологии на Западе и в Москве доставалось от него и самому термину. Мы имели с ним возможности обсуждать термин в Миассово и Свердловске.

А когда был годичный отчет в Совете по радиобиологии АН СССР в ОБН на ул. Большой Калужской, 33, то Николай Владимирович отнес себя и тех, кого он признавал на должном научном уровне, к "разумным радиоэкологам". Свое выступление он так и начал: "Мы, разумные радиоэкологи, ..." и далее следовало изложение достижений его отдела. Действительно, радиоэкология стала модой и многие, особенно технократы, оказались тоже радиоэкологами, но неразумными.

Помню, как после длительной экспедиции в Мексиканский залив, Карибское море и на Кубу в 1965 г. я пришел, будучи в Москве осенью, на лекцию Николая Владимировича на биофаке МГУ, где он читал курс по популяционной генетике. Его же не впускали на биофак 10 лет тому назад! Порадовался прогрессу. Еще больше был рад встрече с Николаем Владимировичем, который был, как всегда, очень радушен.

Николай Владимирович часто повторял: "Настоящий ученый не может быть плохим человеком, и наоборот". Он сам и его жена Елена Александровна были настоящими людьми и учеными, а он лично был еще и гениальным ученым, он был сгустком невероятной энергии и предельно ясной (видевшей сразу "в-пятых") мысли. Он щедро одаривал людей своей энергией. Он равно заинтересованно разговаривал с мастеровым человеком, чиновником, искусствоведом, исследователем. Я чувствую его энергию в себе.

Надеюсь выбрать время и описать все подробнее, процитировать письма, назвать многих коллег, из которых здесь я упомянул только отдельных. Будем рассчитывать, что все впереди!

Севастополь, 2000 г.

подвальных помещений исторического факультета, где располагалась первоначально первая в СССР молодая, 1953 года рождения, кафедра этого профиля) на Ленинские, теперь Воробьевы, горы в новое здание биологического факультета МГУ. Обитавшие в общежитии МГУ на ул. Стромынка перебирались в общежитие в главном здании МГУ на Ленинских горах (моя аспирантская комната 936 левая, на 9 этаже в зоне Д с видом на здание химфака). Грузим приборы на машины на Моховой и разгружаем их на биофаке на 3 этаже, на котором для кафедры биофизики выделен большой отдельный основной отсек, и в подсобные помещения кафедры в цокольном этаже. Идет попутно знакомство.

Среди разнообразной группы новых молодых сотрудников и аспирантов выделялся один своими раскованными и - в то же время - ненавязчивыми естественными манерами. Он непринужденно вступал в дружеские беседы, шутил, словом, держал себя, как если бы он был давно знаком со всеми. Так, без формальностей познакомился и я с Корогодиным, который сразу же стал называть меня «Генка», а я его «Вовка». Нас с Вовкой (и еще электрофизиолога растений, окончившего Тимирязевку) распределили в одну лабораторную комнату в цоколе. Там, на новом месте и на новой лабораторной базе (рядом рентгеновская комната для облучения, а дальше по лабиринту кобальтовая гамма-пушка), начались основательные работы над темами кандидатских диссертаций.

Темы у нас были разные, у Володи - по действию ионизирующих излучений на микроорганизмы – его любимые дрожжевые клетки, у меня – на окисление ненасыщенных жиров и на процессы радиационного последействия у (моих любимых с 3-го курса университета) пресноводных гидр. Мы живо интересовались и обсуждали данные каждого из нас – по дрожжам и по гидрам. Мне приятно осознавать, что мой ближайший коллега в нашей общей лабораторной комнате обнаружил первым в мире эффект пострадиационного восстановления клеток, за что ему был выдан диплом об открытии. Мы с Володей первыми скромно отметили его успех в профессорской столовой МГУ (в центральном здании МГУ на втором этаже): виновник торжества, как сотрудник, заплатил за 2 обеда на нас с ним талонами, выдаваемыми за вредность, а я, как аспирант без талонов, выставил 2 пива. Нередко я с удовольствием помогал Володе нести гору чашек Петри на кафедру микробиологии для стерилизации. По дороге туда и обратно мы живо обсуждали текущие и насущные проблемы радиационной биофизики в стране и в мире. Рождались общие интересы и планы. Они воплощались в общие публикации.

По Крымским горам. В.И. Корогодин, Г.Г. Поликарпов. 1950-е гг.

Совместно мы активно участвовали в научных конференциях МГУ и за его пределами. Так, была опубликована информация: Корогодин В. И. и Поликарпов Г. Г. «Первое межвузовское совещание по радиобиологии» в новом журнале «Биофизика» (т. 2, 1957) и Корогодин В. И. и Поликарпов Г. Г. «Межвузовское совещание по радиобиологии» в журнале «Медицинская радиология» (№ 3, 1957). Наряду с персональными, как того требовали правила ВАКа, мы публиковали и совместные статьи. Они также дополнительно характеризуют личность моего друга и коллеги. Дополнительно – потому, что в «Публикациях В.И. Корогодина» (стр. 12-16) в брошюре «Владимир Иванович Корогодин. К 70-летию со дня рождения». (Дубна, 1998) приведен список только самых важнейших его работ. А в данном случае небезынтересно вспомнить и о первых, пусть не основных, шагах совместных исканий и поиска стратегии дальнейших исследований для каждого из нас в отдельности.

Вот они, эти самые первые шаги – и всегда в алфавитном порядке. Бируков И. Н., Корогодин В. И. и Поликарпов Г. Г., Трефилов В.И.

«Динамика яркости люминесценции как показатель радиационного поражения» (Биохимические и физико-химические основы биологического действия радиаций. Тезисы докладов. М.: Изд-во МГУ, 1957). И в том же составе авторов была опубликована статья «Новое в применении люминесцентной микроскопии для изучения биологического действия ионизирующих излучений» в «Журнале научной и прикладной фотографии и кинематографии» (т. 3, вып. 2, 1958). Кстати, отмечу, что Игорь Николаевич Бируков – сотрудник кафедры научной фотографии и кинематографии МГУ, и его «нашел» Володя. В журнале «Успехи современной биологии» (т. 44, вып. 1(4), 1957) вышла статья: Корогодин В. И. и Поликарпов Г. Г. «Первичные процессы при лучевом поражении (к вопросу о механизме усиления радиобиологического эффекта)». В книге «Итоги науки. 1. Радиобиология» (М.: Изд-во АН СССР, 1957) опубликован большой заказной исчерпывающий обзор на 25 страницах «Биофизические основы действия ионизирующих излучений» тремя авторами: Беневоленским В.Н., Корогодиным В.И. и Поликарповым Г.Г.

У Володи возникал интерес к процессам, протекающим в сфере геронтологии, а я интересовался с юннатской поры и знал, какие растения и животные сколько живут. В результате мы с ним написали и издали статью «Биологическое действие ионизирующих излучений, процессы старения и продолжительность жизни» в журнале «Медицинская радиология» (№ 4, 1958). Затем Володя с присущей ему решительностью и энергией окунулся в бурный процесс исследований в разных институтах Москвы, Сибири, Обнинска, Дубны и в связанные с ними поездки в зарубежье на конгрессы (об этом сведения опубликованы), а я стабильно причалил к Севастопольской биологической станции им. А. О. Ковалевского АН СССР, откуда отдавал концы лишь в морские и океанические экспедиции, на симпозиумы и один раз на работу в Монако с возвратом в Севастополь. Апериодически меня навещал Володя, мы обсуждали, мы писали вместе, мы действовали сообща, но это не было в ракурсе его основной деятельности, и поэтому такие сведения почти не нашли отражения в его воспоминаниях. Самой сильной чертой натуры и мыслительной особенностью Володи было полное и постоянное поглощение предметом и логикой исследования.

Опубликованы некоторые наши с ним фотографии (Москва и Крым). У меня есть фотография (правда, далеко не лучшего качества): проф. Б. Н. Тарусов, Володя и я на колоритном базаре в Севастополе дегустируем разливное сухое виноградное вино.

Как-нибудь, надеюсь, добавить краткие сведения на следующие темы.

1. Мы с Вовкой пишем для московского радио серию статей для юннатов (ради небольших гонораров).
2. Н. В. Тимофеев-Ресовский в лаборатории (МГУ) у нас с Вовкой – дрожжи и гидры. Реакция.
3. Вовка и я в Б. Миассово, Челябинская область.
4. Книга К. Циммера. Мы с Вовкой пишем рецензию. Затем издаем книгу Циммера на русском языке. Вовка редактор, а я переводчик.
5. Приезд проф. В. И. Корогодина в чернобыльские дни в Киев к вице-президенту АН УССР акад. АН УССР В.И. Трефилову.
6. Статья В. И. Корогодина с А. Агрэ (1960) про Карачай. Длительный латентный период и затем (при представлении мною Володи восхищенному профессору Арриго Чинья в Киеве после аварии на ЧАЭС и объяснения Who is Who) - бурная реакция и переиздание этой статьи в Италии.
7. Международный симпозиум ACOPS (Advisory Committee on Protection of the Sea) в Севастополе в 1996 г.
8. Разное, многое. Неоднократные приглашения Вовкой и директором ОИЯИ меня в Дубну. Постоянное цитирование радиоэкологами статьи о Карачае.

Еще, надеюсь, вспомню и напишу о давно позабытом …

А основные воспоминания остаются свежими, не стареющими.

Севастополь, 2005

Памяти выдающегося ученого-радиоэколога академика НАН Украины Г.Г. Поликарпова

В. Н. ЕГОРОВ, С. Б. ГУЛИН, Н. Н. ТЕРЕЩЕНКО
Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Национальной академии наук Украины

11 сентября 2012 г. ушел из жизни выдающийся ученый, создатель морской радиоэкологии и целого ряда научных направлений в изучении экологии моря, основатель отдела радиационной и химической биологии Института биологии южных морей, академик Национальной академии наук Украины, лауреат Государственной премии Украины, заслуженный деятель науки и техники Украины, кавалер орденов «Знак Почета» и «За заслуги» III степени, а также многих других отечественных и международных наград, доктор биологических наук, профессор Геннадий Григорьевич Поликарпов.

Родился Геннадий Григорьевич 16 августа 1929 в селе Большая Глушица Самарской (Куйбышевской) области в РСФСР (СССР) в семье почтового служащего Поликарпова Григория Ивановича и Поликарповой (девичья - Смагина) Елены Петровны. Высшее образование с отличием получил в 1952 г. в Саратовском госуниверситете им. Н.Г. Чернышевского на биолого-почвенном факультете по специальности «зоология». В аспирантуре по специальности «биофизика» учился в Саратовском госуниверситете (в 1953-1954 гг.) и Московском госуниверситете на кафедре биофизики биолого-почвенного факультета (в 1954-1956 гг.). В 1952-1953 гг. работал преподавателем биологии и химии в старших классах Велико-Глушицкий средней школы (Куйбышевская область, РСФСР). А с 1956 по 1975 г. работал в ИнБЮМ АН УССР / НАН Украины на должностях младшего и старшего научного сотрудника, заведующего отделом радиобиологии. В 1975-79 годах работал в княжестве Монако в Международной Лаборатории морской радиоактивности МАГАТЭ на должности старшего научного сотрудника (Р-5) - заведующего секцией «Исследование окружающей среды» и штатного члена Секретариата МАГАТЭ (по линии МИД СССР - старший советник-посланник). С 1979 по 1991 г. он – заведующий отделом радиационной и химической биологии (ОРХБ), с 1991 г. по 2012 г. – главный научный сотрудник ОРХБ ИнБЮМ НАН Украины.

В 1964-1966 гг. Поликарпов Г.Г. создал и затем развил новую научную дисциплину - морскую радиоэкологию, а также на ее базе -

радиохемоэкологию, молисмологию и еквидозиметрию. Сформировал школу морской радиоэкологии, вырос сам до академика АН Украинской ССР/НАН Украины, воспитал и вырастил плеяду научных кадров – 29 кандидатов наук, 3 докторов наук и академика НАН Украины. Предложил в конце 1950-х гг. и добился завершения строительства в 1973 г. в Мартыновой бухте Севастополя специального радиобиологического корпуса для ОРХБ ИнБЮМ. Внес весомый научный и практический вклад в охрану гидросферы от радиоактивных и химических загрязнений. Он представил в 1950-х - начале 1960-х гг. обоснованную радиоэкологическую аргументацию против предложений западных ядерных держав использовать глубины Черного моря для сбросов отходов ядерной промышленности. Участвовал в 1950-60-х гг. в мониторинге глобальных радиоактивных выпадений от ядерных взрывов, необходимом для подготовки Московского договора о запрещении ядерных испытаний в открытых средах. Геннадий Григорьевич в качестве эксперта Международной морской организация (ММО - IMO) и Международного агентства по атомной энергии (МАГАТЭ - IAEA) по Лондонской конвенции о дампинге радиоактивных отходов способствовал успешному принятию в 1985 г. международного моратория на удаление твердых радиоактивных отходов в океаны.

Работая в Международной Лаборатории морской радиоактивности МАГАТЭ в Монако, Поликарпов Г.Г. сформулировал в 1977 г. концепцию зональности хронического действия всех существующих и возможных мощностей доз ионизирующих излучений на все уровни организации жизни (эти зоны названы в зарубежной литературе «зонами Поликарпова»). Участвовал в радиоэкологическом мониторинге системы пруд-охладитель ЧАЭС - Припять - Днепр - Черное море - Эгейское море и в ликвидации последствий аварии на Чернобыльской АЭС. В 1984 г. вместе с сотрудниками ОРХБ обнаружил и изучил высокоплодородные свойства сероводородной глубинной толщи вод Черного моря для морских растений. В 1989 г. участвовал вместе с доктором биологических наук, ныне академиком НАНУ профессором В.Н. Егоровым и другими сотрудниками ОРХБ в выявлении интенсивных метановых газовыделений, а в дальнейшем и крупных коралловидных бактериальных сооружений, в сероводородной зоне Черного моря. В 1998 г. академик Поликарпов Г.Г. организовал вместе с професором Отто Кинне (Германия) Международный союз экоэтики (МСЭЭ - EEIU) и журнал «Ethics in Science and Environmental Politics». В 2007-2008 гг. участвовал вместе с академиком НАНУ Ю.П. Зайцевым и другими сотрудниками Одесского филиала ИнБЮМ и ОРХБ ИнБЮМ в выявлении и изучении биосферной и космической роли неизвестного ранее явления в

сероводородной батиали Черного моря - наличия живых спор и цист растений-аэробов (морских и пресноводных водорослей и наземных грибов), находящихся длительное время в состоянии покоя в глубоководных отложениях. В 2009 г. он предложил использовать сероводородные условия глубин Черного моря как аноксический аналог экологических условий на других космических телах, в качестве полигона для изучения космической биологии – экзобиологии, в 2012 г. разработал концептуальную модель экстремального биогеоценоза сероводородной зоны Черного моря, заложил основы формирования экстремальной морской биологии сероводородной толщи и батиали Черного моря для комплексного изучения закономерностей функционирования этого крупного природного экстремального биогеоценоза.

Всемирно признанный ученый – радиоэколог, он был избран в 1991-1994 гг. и 1999-2002 гг. вице-президентом Международного союза радиоэкологии (МСР), с 2006 г. - Почетный член МСР (Франция). С 1998 г. он - действительный член Крымской Академии наук, с 1994 г. - академик АН УССР / НАН Украины по радиобиологии, с 1990 г. - член-корр. АН СССР по гидробиологии моря, с 1967 г. - профессор по радиобиологии и гидробиологии, с 1968 г. - доктор биологических наук, с 1964 г. - старший научный сотрудник, с 1962 г. - член Научного Совета АН СССР / РАН по радиобиологии и член ее Президиума, член Ученого совета ИнБЮМ НАН Украины. Член редсоветов: «Journal of the Black Sea/Mediterranean Environment» (Стамбул), «Радиационная биология. Радиоэкология» (Москва), «Биология моря» (Владивосток), «Морской экологический журнал» (Севастополь). Поликарпов Г.Г. - автор 928 научных публикаций, в том числе 28 монографий.

В 2006 г. ему присвоено почетное звание «Заслуженный деятель науки и техники Украины» «за весомый личный вклад в развитие научных исследований, укрепление научно-технического потенциала Украины и по случаю 80-летия Национальной академии наук Украины». Он удостоен многих правительственных и научных наград, среди которых орден «За заслуги» III степени (2009 г.), награда им. В.И. Вернадского Международного союза радиоэкологии «в знак признания выдающегося вклада в развитие и распространение радиоэкологии» и Золотая медаль В.И. Вернадского Международного Союза радиоэкологии «за выдающийся вклад в радиоэкологию» (2008 г., Берген, Норвегия), Государственная премия Украины в области науки и техники 2007 г. за цикл научных работ «Производительность, биоразнообразия и экологическая безопасность экосистем Черного моря и перспективных для Украины регионов Мирового океана», орден «Знак Почета» (1979 г.),

медаль «За самоотверженный труд» (1971 г.) и многие другие почетные награды.

За время своей многолетней творческой деятельности академик Г.Г. Поликарпов опубликовал огромное количество выдающихся научных трудов, в которых освещались результаты исследований по ключевым проблемам морской радиохемоэкологии. Так, еще на заре ядерной эры возникла научная дискуссия о взаимодействии между живым веществом и радиоактивными компонентами морской среды. Она была связана с необходимостью познания закономерностей воздействия на морские организмы ионизирующих излучений как от искусственных радионуклидов, образующихся при ядерных взрывах и техногенных катастрофах в виде радиоактивных выпадений, а в ядерной промышленности – в качестве радиоактивных отходов, так и от излучений естественных долгоживущих радионуклидов космогенного и литогенного происхождения. Другой важной задачей этой проблемы была необходимость изучения миграции радионуклидов в морской среде в результате воздействия биогеохимических циклов. Первые же исследования в отмеченных областях показали, что живое и косное вещество могут как трансформировать физико-химические формы существования радионуклидов в морской среде, так и накапливать их до уровней, превышающих содержание в воде на несколько, вплоть до 5-6, порядков величин, что вывело в разряд центральных проблему изучения закономерностей концентрирования радионуклидов гидробионтами, стало базисом новой общепризнанной в мире науки – морской радиоэкологии.

Широкомасштабные радиоэкологические исследования последующих лет показали, что функция накопления радионуклидов живым и косным веществом в значительной степени зависит от концентрации изотопных и неизотопных носителей в воде, а также определяется химической трофодинамикой гидробионтов. Поэтому эти исследования перешли в область науки - радиохемоэкологии, изучающей взаимодействие между живым веществом и радиоактивными и химическими компонентами в морской среде. Их основной задачей стало создание кинетической теории минерального и радиоизотопного обмена морских организмов, а также сорбционных взаимодействий косного вещества в морской среде. При этом одну из конечных целей составило выяснение изотопного и химического баланса в морских биогеоценозах на единой параметрической базе. Эти пионерские исследования академика Г.Г. Поликарпова и его школы широко представлены в мировой науке.

Проводимые под руководством Г.Г. Поликарпова балансовые работы в области радиохемоэкологии позволили изучать самоочищающую

способность морских экосистем в отношении радиоактивных и химических загрязнений. Эти исследования подтвердили справедливость гипотезы академика В.И. Вернадского о том, что в процессе воспроизводства живого вещества воспроизводятся и химические условия его обитания. Количественная интерпретация этих идей на базе используемых в морской радиохемоэкологии аналитических, радиоиндикаторных, радиотрассерных, цитогенетических методов, а также методов математического моделирования позволила изучать пределы биотического самоочищения вод, названные экологической емкостью, то есть определять те максимальные потоки загрязняющих веществ, которые могут быть ассимилированы и перенесены в геологические депо экосистемы в результате комплексного воздействия биогеохимических процессов.

Академиком Г.Г. Поликарповым и его научной школой за многолетний период работы охвачен широкий круг новых направлений теоретических и практических разработок, полученных в процессе магистральных исследований. Они свидетельствуют, что методическая и теоретическая подготовленность школы академика Г.Г. Поликарпова позволила адекватно отреагировать на проблему возможного захоронения радиоактивных отходов в глубинной сероводородной зоне Черного моря, был изучен его радиоэкологический отклик на Чернобыльскую ядерную катастрофу, были разработаны новые радиотрассерные и радиохронологические методы изучения биоокеанографических характеристик моря, получены новые данные по экологии восстановительной зоны Черного моря, а также разработаны биогеохимические критерии нормирования антропогенного воздействия, исходя из параметров экологической емкости.

В соответствии с ранее высказанной нами позицией (*Радиэкологический отклик..., 2008*) следует отметить, что человечество (*Homo sapiens*), используя передовые научные технологии, но продолжая основываться на древнем ложном принципе антропоцентризма – психологии "властелина Земли", продолжает усиливать разрыв с породившей его биосферой и уже вступило с ней в глобальный конфликт. Условие выживания биологического вида *Человек разумный* состоит в осознанном занятии им своей экологической ниши и в ***сбалансированном сосуществовании*** с другими частями биосферы, в которой он – одна из ее многочисленных составных частей. Это осуществимо лишь на научных экоэтических принципах необходимости соблюдения совместимости между нормами обмена веществ в природе и в человеческом обществе, обуздания неконтролируемой эксплуатации биосферы, воссоединения с ней и бережного отношения к ее здоровью, от которого зависит

выживание и здоровье человека (*Kinne, 1997, 2001*). Многочисленные публикации Г. Г. Поликарпова подтверждают стратегическую цель исследований его и его школы, направленную на получение знаний и разработку теоретической и параметрической базы для нормирования антропогенного воздействия, исходя из концепции устойчивого развития морских регионов.

Г.Г. Поликарпов - выдающийся ученый, человек огромной научной эрудиции и высокого профессионализма, увлеченный и увлекающий за собой исследователь, неутомимый энтузиаст науки был замечательным наставником, учителем, человеком большой души, высоких моральных качеств. Геннадий Григорьевич навсегда останется для нас примером доброжелательности и человечности, самоотверженного труда во имя науки. Светлая память выдающемуся ученому и удивительному человеку.

О Чернобыле, о людях, о природе (Из переписки В.Л. Корогодиной с Г.Г. Поликарповым)

Геннадий Григорьевич Поликарпов – «прямой ученик Елены Александровны и Николая Владимировича Тимофеевых-Ресовских по линии "радиационной гидробиологии"»[1]. И это самая точная характеристика Геннадия Григорьевича, потому что школа Тимофеева-Ресовского давала «посвященным» мировоззрение, которое касалось не только научной методологии, но и нравственных принципов. В течение многих лет Геннадий Григорьевич был мне советчиком в деле сохранения духа Тимофеевской школы, будь то организация конференций, публикация книг и многое другое. Специфической, характерной чертой Поликарпова было глубоко этическое отношение к природе. Решение опубликовать несколько выдержек из писем ГГП пришло, чтобы показать направленность его жизни на сохранение природы.

В.Л. Корогодина

[1] Выражение Г.Г. Поликарпова (из письма ГГП к ВК).

23 декабря 2007 г.

ГГП → ВК....

Для Вашего полного представления кратко очерчу дела тогдашние[1].

==========

После 26 апреля 1986 года несколько дней официальная информация ВООБЩЕ отсутствовала, кроме глухих слухов с опаской и оглядкой и неистово глушившихся вражеских радиоголосов.

Но мы - радиоэкологи сразу развернули измерения атмосферных осадков и поняли, что дело пахнет керосином.

Приступили немедленно, без рекламы, к мониторингу нашей территории и акватории в Мартыновой бухте.

Перестали покупать молоко и овощи. За нами по цепи последовали многие сотрудники других отделов. Власти начали рычать, что мы подрываем экономику и пытаемся сеять панику (мы начали измерять загрязненность обуви желающих).

Но, наконец, раздался из Киева, из Президиума АН УССР, приглушенный звонок, полушепотом предложивший, чтобы я срочно прибыл в Академию.

Ехал в Киев в практически пустом вагоне (а кассирша на ж.д. вокзале удивилась: "Все едут из Киева и не берут билеты в Киев").

Там я сразу поступил в распоряжение Штаба Академии и по своей инициативе организовал при Штабе прямо в помещении Президиума Академии Рабочую комиссию по водной радиоэкологии из местных специалистов-волонтеров из разных институтов и ведомств.

Я захватил с собой подаренные мне еще в Миассово лично и с дарственной Тимофеева-Ресовского первые сборники лаборатории биофизики. А в библиотеке университета взял свои книги и что было имеющее отношение к радиоэкологии. И началась напряженная и длительная работа.

Кстати, мы только что закончили большую коллективную книгу нашего ОРХБ[2] - обобщение за 1986-2007 гг. "Радиоэкологический отклик Черного моря на Чернобыльскую аварию".

Так что это - полноценная правда.

И даже Сборник с "благословением" Тимофеева-Ресовского был как радиоэкологическая Библия.

---

[1] Имеются в виду дни после Чернобыльской катастрофы. - *В.К.*

[2] Отдел радиохимической безопасности. - *В.К.*

И я, как прямой ученик Елены Александровны и Николая Владимировича Тимофеевых-Ресовских по линии "радиационной гидробиологии" (это миассовский, Тимофеева-Ресовского, термин), нес Слово Тимофеева-Ресовского людям в Чернобыльский период.

Это для Вашего ощущения тех дней и причастности к Миассово.

Ну, ладно: пора опять к делам!

Времени не хватает. Недавно узнал, что, оказывается (я последним узнал), Луна постепенно удаляется от Земли, и поэтому сутки уменьшаются!

Понемногу ...

25 ноября 2010 г.

ВК → ГГП ....

К сожалению - к нашей общей беде - природа очень хрупкая, а о ней люди, которые делают деньги или устраивают свою жизнь, вовсе не думают. У нас в Подмосковье - повальная эпидемия уничтожения лесов, от вытаптывания до спиливания. Разница только во времени - от 2-3 лет до двух недель.

ГГП → ВК ...

Специфику придает своенравие власть имущих, особенно неограниченную и испытанную ими в их прошлом.

В этом - заложенная программа самоуничтожения человечества.

Древний лозунг: "После нас - хоть потоп!"

А изначально у предков людей (и у многих других животных, кроме колониальных) не было необходимости в сохранении среды обитания (они часто меняли ее на свежую) и в удалении отходов (как бы в "расчете" на то, что в природе хватит экологической емкости для восстановления отходов в тело биогеоценозов). И не жалели съедаемых и раздеваемых мамонтов, саблезубых, туров, стеллеровых коров ...

Сожрали и уничтожили живых шедевров Природы.

И выкорчевали леса.

Теперь асфальтируют почву на Земле.

"Цель" и перспектива ясна.

6 декабря 2010 г.

ВК → ГГП ...

Тут у нас заасфальтировали лесочек, где мы всегда гуляли с псом.....

ГГП → ВК…

Заасфальтированный лесочек - шаг к заасфальтированию всей Природы (на нашей небольшой Земле). Программа самоликвидации Гомо сапиенс выполняется до "победного" конца.

Природа быстро восстановит динамическое равновесие и эволюцию без этого зарвавшегося молодого вида.

Бон шанс!

7 декабря 2010 г.

ГГП → ВК…

Более полувека тому назад мы были с Володей на Карадаге, где я измерял повышенный фон вулканического района и на этом фоне радиоактивные атмосферные выпадения от ядерных испытаний. Особенно хорошо фонили коровьи лепешки. А у них - верхняя часть в отличие от нижней. Потом я сообщил про этот обнаруженный индикатор в Миассово Николаю Владимировичу Тимофееву-Ресовскому.

История-с.

ВК → ГГП….

Откуда ядерные испытания? В 50-х?

И почему верхняя часть коровьих лепешек?

У Вас сохранились фотографии?

ГГП → ВК…

Все ядерные сверхдержавы интенсивно взрывали наперегонки - вторая половина 1950-х. И Хрущев грозил "Кузькиной матерью" - взорвать 50-ти и 100 Мт водородные бомбы.

Верхняя - потому, что выпадения из атмосферы сверху на свежую теплую органику.

TIKVAH ALPER (1909-1995)

COLIN SEYMOUR, CARMEL MOTHERSILL
McMaster University, 1280, Main Street West, Hamilton, ON L8S4K1 Canada

Tikvah Alper was a legendary figure whom we first met at Association for Radiation Research meetings. She always sat in the front row, appeared to doze during the presentation, and then asked penetrating questions, the worst being "Are you aware of the literature in this area?" She would then cite several relevant papers that disputed your findings. We would not have been able to publish our seminal lethal mutations had Tikvah not agreed to be on the paper. However, she only did this after analyzing the raw data, and then passing the data to her statistician son.

Tikvah Alper was head of the Medical Research Council Radiopathology Unit at Hammersmith Hospital, London, from 1962 to 1974. She was also an ardent feminist and a skilful educator of deaf children.

Alper's parents were poor Jewish immigrants to South Africa from what was then the Russian Empire. She went to Durban Girls High School and then won a scholarship to the University of Cape Town to read mathematics and physics. In 1930, at the age of 20, she went to Berlin to work for a doctorate under Lise Meitner, who later discovered nuclear fission. She was unable to remain long enough to obtain her doctorate, but her paper on delta rays (slow secondary electrons) won the Junior Medal of the British Association in 1933. Meitner was later also forced to leave the laboratory because she was Jewish.

On her return to South Africa Alper married Max Sterne, who became a well-known research worker in veterinary medicine. At that time there were restrictions on work for married woman in South Africa so Alper devoted herself to her family. Her oldest son was born profoundly deaf. When she found little educational provision for the deaf in South Africa she went to the United

States to train. She then worked as a teacher of the deaf before becoming a lecturer in physics at Witwatersrand University.

After the Second World War she spent a short time in England doing her first research on the biological effects of radiation and then returned to a government scientific post in South Africa. But in 1951 she circulated a petition in the laboratory protesting against the removal of coloured voters from the roll in Cape Province. For this offence she was threatened with the loss of her passport; so at the first opportunity she and her family moved to Britain, where she worked for the rest of her life in the Medical Research Council Unit.

In science, as in other areas, Alper was never one to avoid argument, and published a controversial book entitled "cellular radiobiology".

Alper retired in 1974, but kept up her scientific work. Latterly her main interest was the transmissible agent in scrapie and lethal mutations.

Bibliography

Alper T, Gillies N.E. Restoration ' of *Escherichia coli* strain B After Irradiation: its Dependence on Suboptimal Growth Conditions// J. Gen. Microbiol. 1958. Vol. 18. P. 461

Alper T. Cellular radiation biology. Baltimore (Md.): Williams and Wilkins, 1965

Alper T, Cramp WA, Haig DA, Clarke MC (1967). "Does the agent of scrapie replicate without nucleic acid?" *Nature* **214** (5090): 764–766.

Alper T. Cell death and its modification: The role of primary lesions in membranes and DNA //Biophysical aspects of radiation quality. Vienna: IAEA, 1971. P. 171–184.

Alper, Tikvah. *Cellular Radiobiology.* Cambridge: 1979.

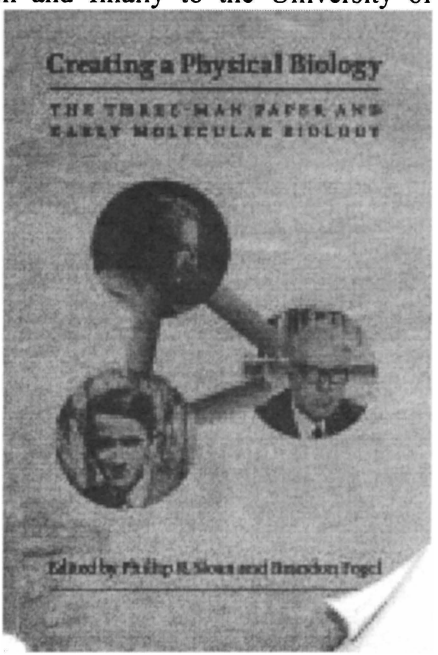
MAX DELBRUCK (1906-1981)

Max Delbruck Centre for molecular medicine, Berlin-Buh

The physicist and biologist Max Delbruck is considered to be one of the co-founders of molecular biology. Together with Alfred Day Hershey (Carnegie Institution, Cold Spring Harbor, New York, USA) and Salvador Edward Luria (Massachusetts Institute of Technology, Cambridge, Massachusetts, USA), he received the Nobel Prize for Physiology and Medicine in 1969. The three geneticists were awarded the prize for their discoveries concerning the replication mechanism and the genetic structure of bacteriophages.

Max Delbruck was born on September 4th, 1906 in Berlin. He studied in Tubingen, Berlin, Bonn and Gottingen, concentrating first on astronomy, then astrophysics and finally physics. In 1930, he completed his doctorate in Gottingen with a dissertation on a quantum mechanical theory of Max Born. He went to Bristol, England on a Rockefeller Fellowship, then to the physicist and Nobel laureate Niels Bohr in Copenhagen and finally to the University of Zurich to Wolfgang Pauli, who later received the Nobel Prize.

Niels Bohr aroused Delbruck's interest in biology. While he was assistant to Lise Meitner at the Kaiser Wilhelm Institute for Chemistry in Berlin-Dahlem in the 1930s, Max Delbruck concentrated on quantum mechanical models of genes. He collaborated closely on this with the Russian geneticist Nikolai Vladimirovich Timofeeff-Ressovsky, who was working at the Kaiser Wilhelm Institute for Brain Research in Berlin-Buch, and with the physicist Karl Gunter Zimmer of the radiation department of the *Cecilienhaus* in Berlin-Charlottenburg. This collaboration resulted in the publishing of "On the Nature of Gene Mutation and Gene Structure" in 1935, which was seminal in the development of molecular biology.



In 1935 geneticist N. Timofeeff-Ressovsky. radiation physicist K. G. Zimmer, and quantum physicist M. Delbrück published "On the nature of gene mutation and gene structure," known subsequently as the "Three-man paper"

In 1937, Max Delbruck received another Rockefeller Foundation fellowship, which he used to pursue research at the California Institute of Technology (Caltech) in Pasadena, California. After the fellowship expired, he became an instructor of physics at Vanderbilt University in Nashville, Tennessee. In 1947, he was appointed professor of biology at Caltech. From 1961 to 1963, he was guest professor and director of the Institute for Genetics of the University of Cologne (Germany). In 1969, he came back to Germany again and helped build up the department of biology at the newly founded University of Constance.

Max Delbruck, who initially did research in the U.S. on the genetics of the fruit fly, *Drosophila melanogaster,* introduced bacteriophages, viruses that infect bacteria, as the simplest biological objects in genetic research, thus enabling new methods of access to biology. Together with Hershey and Luria he founded the "phage group".

Max Delbruck received numerous awards, including the Gregor Mendel Medal of the German Academy of Sciences Leopoldina, Halle, in 1967. He was a member of the American Academy of Arts and Sciences, the Royal Danish Academy, the Royal Society in London and the French Academy of Sciences. Numerous universities awarded him honorary doctorates. He died at the age of 74 on March 9, 1981 in Pasadena, California.

Further information:

„Geneticists in Berlin-Buch“, with contributions by Fritz Melchers, Manfred F. Rajewsky, Jens Reich, Volker Wunderlich; published by the MDC, May 2008

ROBERT HALL HAYNES (1931–1998)

JOHN W. DRAKE
Laboratory of Molecular Genetics, National Institute of Environmental Health Sciences, National Institutes of Health, Research Triangle Park, North Carolina 27709-2233, USA. e-mail: drake@niehs.nih.gov

Robert (Bob) Hall Haynes was born on August 27, 1931 in London, Ontario, Canada and died on December 22, 1998 in Toronto. This sketch of his lively and interesting life draws heavily on a 1993 autobiographical chapter [1] and a 1999 obituary [2], both of which offer some nice informal photographs, and to some extent on my own fallible memories. Only a handful of key references are provided here; the interested reader can find extensive citations in the above two sources and, of course, in PubMed, which often points the way to no-cost electronic copies, especially from the older literature.

As a boy and a young man, Bob was inspired by his father's amateur but informed interests in science, but was focused by his mother's religion and her hope that he would take up medicine. As a result, he first studied classical Greek and Latin together with the Bible, although he found the latter's accounts of the "origin and fate of the universe" to be "fantastic, unattestable, and contrary even to my youthful knowledge of the natural world" [1]. Becoming familiar with the "historical warfare" between science and religion, he encountered the philosophy of Epicurus, which he embraced throughout his adult life (as well as the habit of quoting epigrams from both classical tongues). Entering the University of Western Ontario with the aim of studying medicine, he quickly turned instead to physics and mathematics, taking a B.Sc. in 1953. He started graduate studies at McGill University in theoretical nuclear physics but, like so many other physicists of those times, became entranced by the romance of Erwin Schrödinger's *What Is Life?* [3] and instead took up biophysics at the University of Western Ontario. "I became imbued with the fantasy that sufficiently clever physicists could, through further developments in the quantum mechanics of molecular interactions, solve the deep problems of biological reproduction and heredity: Biochemistry was messy and could be safely ignored" [1]. (Later in life, he delved into the historical roots of this book and clearly understood the 1930s thinking and insights of the physicists [4,5], even as his own work contributed to the successive intellectual selective sweeps that replaced their views.) However, his professor diverted him from his desire to study how radiation induces mutations into an analysis of the rheology of

blood, and he only obtained his Ph.D. some time later. In the meantime, he applied his mathematical talents to questions in chromosome movement and cancer radiotherapy. The last led him into a postdoctoral fellowship in 1957 in the Physics Department of St. Bartholomew's Hospital Medical College, University College, London. After considering a further fellowship with in Paris, Bob instead took up a position as an Instructor (a now all but extinct bottom academic rank) in the biophysics community at the University of Chicago.

His observations on his colleagues' choices of experimental systems at Chicago soon pointed Bob towards microbial systems, where exciting progress was being made in the early 1960s concerning DNA repair. He was involved with early studies of "liquid-holding recovery after damage by X-rays, ultraviolet radiation, and nitrogen mustard. By chance, Bob came across an early article about the work of V. I. Korogodin [6] who was one of the first to describe "dark repair" (in contrast to photoreactivation) or liquid-holding repair" in yeast. (Later, Bob was to become well acquainted with Vladimir Korogodin, whom he came to especially admire because of his role in surreptitiously teaching classical genetics during the Lysenko period by labeling it as "radiobiology" [1].) By 1965, the field had progressed sufficiently that Bob and Shelly Wolff were able to organize a now historically famous international conference on "Structural Defects in DNA and Their Repair in Microorganisms" in Chicago.

In 1964, Bob moved to the University of California at Berkeley and published papers reporting a variety of inactivation and repair phenomena in several bacteria and in yeast over the next several years. He teamed with Phil Hanawalt to edit the first *Scientific American* book on molecular biology, *The Molecular Basis of Life* [7]. This and their subsequent *The Chemical Basis of Life* [8] enjoyed wide sales and an international readership.

Phil.Hanawalt (left) and Bob Haynes (right), adjunkt-professors of biology (the Stanford and California Universities, respectively). The picture was made for Russian J. Priroda.

In 1968, Bob moved to York University in Toronto where he took up the chairmanship of the Biology Department at the new Keele campus. Over subsequent years, he built the department into a strong unit and continued to

explore aspects of DNA repair, notably by defining phenotypic traits shared by different yeast radiation-sensitivity mutations isolated by various groups in the yeast community (a precursor to their later classification into epistasis groups by others), adding mutagenesis to his list of interests, and continuing to express his fondness for mathematical modeling of complex biological phenomena such as survival, recombination and mutation-yield dose-response relationships. A topic taken up some years before, when seeking to use radiolabeled thymidylate, expanded at York to include a detailed biochemical and genetical analysis of several aspects of pyrimidine uptake and biosynthesis in yeast, plus a study of the mutagenic impacts of dNTP pool imbalances.

It is hardly known, even in the yeast community, that Bob had extraordinary additional interests. One was an exploration of how a dead planet such as Mars might be seeded with microbes and pushed into a rapid path of evolution towards a world far more habitable by humans [9]. Indeed, he invented a word from the Greek, *ecopoiesis* ("house production"), meaning planetary engineering by the introduction of a complex microbial ecosystem on a sterile planet as a first step in rendering it habitable. One result was "an invitation to speak which both surprised and pleased him most . . . to deliver the 1991 Sigma Lecture of the NASA (U.S. National Aeronautics and Space Administration) Langley Research Center on the occasion of the 15th anniversary of the Viking Landon on Mars" [2].

Bob's interests in history and philosophy, not surveyed at all in this brief note, were energized by a strong commitment to science education, which he saw as key to economic and social development. This interest, plus his superb public-speaking powers, led to invitations to speak in numerous cities and countries throughout the world and to election to several extra-Canadian academies of science. He was also a skilled committee worker and politician as served, for instance, on the governing board of the National Research Council of Canada (1975-81), as Vice-President of the Biological Council of Canada (1975-80), as a founding executive member of the Canadian Institute for Advanced Research (1982-97), and as the Chair of the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (1985-87). He also served on the U.S. National Academy of Sciences–National Research Council Committee on Radiobiology (1963-73) and the International Commission for Protection against Environmental Mutagens and Carcinogens (1987-92), and as President of the International Association of Environmental Mutagen Societies (1989-93). He was a member of the editorial boards of many scientific journals. For a while, he moved to California to serve as the President of *Annual Reviews*, but he found the work somewhat boring and the resources inadequate to the challenges he imagined, and soon retreated to York. These activities were strongly supported by his love of good words and good sentences, as, for

instance: "Successful and expanding scientific specialties, such as contemporary yeast genetics, seem inevitably to differentiate into a multitude of solitudes with different immediate interests and domestic dialects" [1].

Bob's services were numerously rewarded, in part by: the Queen Elizabeth II Silver Jubilee Medal (1977), the (U.S.) Environmental Mutagen Society Medal (1984), the Gold Medal of the Biological Council of Canada (1984), the Flavelle Medal of the Royal Society of Canada (1988), and the Award of Excellence of the Genetics Society of Canada (1993). He was elected a Fellow of the Royal Society of Canada (1982) and a AAAS Fellow (of the American Association for the Advancement of Science) (1984). He was awarded the highest civilian honor offered by his government, the Order of Canada, in 1990. Towards the end of his life he received honorary degrees from several Canadian universities.

One of Bob's later duties was to serve as President of the Royal Society of Canada (1995-97). This institution is unusual among its peers in bundling together the Academies of Arts, Humanities and Sciences of Canada. His description of the RSC to me was that of uncomfortable bedfellows, particularly because of the difficulties in judging nominees from areas that were often far from the familiarities of the individual members. Thus, while he believed that most outstanding scientists have sufficiently interfaced with the arts and humanities to at least attempt an assessment of an A&H nominee, the reverse did not hold; in particular, it was sometimes difficult to garner the votes for an excellent scientist. He proposed splitting the RSC into more cohesive parts, but for once, his political skills did not carry the day, and he was disappointed.

Bob worked hard to bring the XVI International Congress of Genetics to Toronto in 1988 and served as its organizer and President, a task with which I assisted. We met many times in Toronto to unravel organizational thickets and prune personality thorns, often retiring at the end of the day to an excellent downtown Thai restaurant. Humor was a vital device in many of our tasks, and the solidity and liquidity of this restaurant well supported our desire to continue in this most human of revitalizing behaviors. Indeed, Robert H. Haynes was as good a storyteller as they come, although most of his deliverances cannot ever be writ down. His laugh was deeply genuine and carried far. Once, he was present at a party at my house in Chapel Hill, North Carolina The weather being fine well into the evening, about a dozen of us retired to the rear deck. We must have been quite noisy, because soon the front doorbell rang; but instead of an irritated neighbor, it was a recent divorcee from a few houses down the street, who begging to meet "that wonderful man with the laugh." Indeed, she did.

References

1. Haynes, RH (1993) My road to repair in yeast: the importance of being ignorant, pp. 145–171 in *The Early Days of Yeast Genetics*, ed. MN Hall and P Linder. Cold Spring Harbor Laboratory Press
2. Kunz BA, Hanawalt PC (1999) In memoriam: Robert Hall Haynes. Environ Mol Mutagen 33:257–265
3. Schrödinger, E. (1944) *What Is Life?* Cambridge University Press, Cambridge
4. Timoféeff-Ressovsky NW, Zimmer KG, Delbrück M (1935 Über die Natur der Genmutation under der Genstruktur. Nachr Ges Wiss Göttingen FG VI Biol N F 1:189–245
5. Timoféeff-Ressovsky NW, Zimmer KG (1947) *Das Trefferprinzip in der Biologie*. Hirzel, Leipzig
6. Korogodin VI, Malumina TS (1959) Recovery of viability of irradiated yeast cells. Priroda 48:82-85 (in Russian)
7. Haynes RH, Hanawalt PC, editors (1968) *The Molecular Basis of Life*. WH Freeman, San Francisco
8. Hanawalt PC, Haynes RH, editors (1973) *The Chemical Basis of Life*. WH Freeman, San Francisco
9. Haynes RH, McKay CP (1992) The implantation of life on Mars: feasibility and motivation. Adv Space Res 12:133–140

ALMA HOWARD (1913-1984)

COLIN SEYMOUR, CARMEL MOTHERSILL
McMaster University, 1280, Main Street West, Hamilton, ON L8S4K1 Canada

We first met Alma Howard at an association for Radiation Research meeting, where we were presenting split dose survival curves, where the primary survival curves shoulder and the secondary survival curve shoulder were not identical. This was contrary to all the current radiobiology dogma of the time. Alma Howard later congratulated us on our courage for presenting the data, and said that she had very similar results but at the time she obtained them had not the courage to present them. Her support was inspirational in giving us the confidence to believe our own data.

Alma Howard was born on 23 October 1913, in Montreal, and was educated at McGill University. She graduated B.Sc. in 1934 with an honours degree in Botany and Zoology and entered the Department of Genetics at McGill for graduate studies under Professor C. L. Huskins. Her Ph.D. Thesis, submitted in 1938, was on 'The correlation between chromosome behaviour and susceptibility to mammary gland cancer in mice' and she was awarded the Governor-General's medal for graduate work in science. During 1939 and 1940 she was a demonstrator in Genetics at McGill and held the Finney-Howell Research Fellowship. In the course of this work she discovered a new murine mutation, called 'rhino' because the mice had crumpled skin.

Dr. L. H. Gray was at that time looking for a cytologist to work in his radiobiology team in the Medical Research Council's Radiotherapeutic Research Unit at Hammersmith hospital. On a preliminary visit to the Unit, Alma met Dr. Stephen Pelc and was very interested in his use of radioactive iodine for the autoradiography of rat thyroid slices. In the interval before taking up her appointment she had time to think out how this technique might be applied to investigate the dynamics of the mitotic process.

As a member of the MRC staff at Hammersmith she suggested to Pelc that they might inject a mouse with ^{32}P and study the rate at which that isotope was incorporated into the DNA of dividing cells in the testis. A mouse was duly injected. A week later the first autoradiographs were developed and they showed some promise of success. In later work, cells of the bean root *Vicia faba,* already a familiar experimental system in Gray's laboratory, proved more

amenable for the elegant studies of the different stages in the cell cycle that Howard and Pelc succeeded in demonstrating-a truly seminal discovery.

While at Hammersmith, Alma worked with Dr. K. Tansley on cataract in the lens of the rabbit and, with Dr. Michael Ebert, discovered that excess pressures of the rare gases xenon, krypton and argon could suppress the oxygen enhancement effect on the radiation killing of *Vicia faba* cells.

In 1956 Alma joined the new Research Unit in Radiobiology which Dr. Gray was setting up at Mount Vernon Hospital with support from the Cancer Research Campaign and a capital grant from Dr. O. C. A. Scott towards the cost of buildings. Much of her time in the period 1960-62 was taken up with arrangements for the Second International Congress of Radiation Research, for which she was an outstanding Secretary-General. In 1963 Alma moved to the Paterson Laboratories in Manchester, where she became Head of the Radiobiology Group, and in 1966 she became Deputy Director. She retired in 1976.

In her scientific work at Manchester, Dr. Howard and her students and collaborators used various test systems, including, of course, mammalian cells *in vitro* and *in vivo.* Her early training in botany, however, enabled her to bring into use also some botanical systems with interesting properties, such as the alga *Oedogonium cardiacum,* the spores of *Osmunda regalis* and the desmids, *Closterium moniliferum.* Alma was author or joint author of some 94 papers in the fields of genetics and radiobiology.

As Joint Editor (1963-75) of *Current Topics in Radiation Research* and as Joint Editor from 1966 until her death of the *International Journal of Radiation Biology,* Alma Howard served the research community well by her rigorous standards of scientific accuracy and of literary style. She also served as Chairman of the Association of Radiation Research and of the British Association for Cancer Research and gave the L. H. Gray Memorial Lecture to the International Association for Radiation Research in 1966. She was also for four years Secretary and later Chairman of the L. H. Gray Trust which supports workshops and symposia on topics of radiobiological interest.

A more detailed obituary can be found in the IJRB (1984, v. 46, pp 1-3).

ПРИЛОЖЕНИЕ

APPENDIX

A DECLARATION

by the participants of the Third International Conference on "Modern problems of genetics, radiobiology, radioecology, and evolution" dedicated to the Russian scientists N.W. Timofeeff-Ressovsky, V.I. Korogodin, and V.A. Shevchenko, at the NATO Advanced Research Workshop on "Radiobiological issues pertaining to Environmental security and ecoterrorism" and the Round Table on "Problems of Crimean ecology" (Alushta, October 9-14, 2010). The problems of variability among living organisms and of evolutionary processes at the genetic, population, and biosphere levels were discussed at the joint Crimean symposium. Biosphere changes accelerated by anthropogenic impacts were especially considered.

In recognition of these problems, participants at the conference recommended support for the efforts of scientists and non-government organizations to preserve the unique natural resources of the Crimea.

Participants of the conference suggest the following specific recommendations:

RECOMMENDATION

to the Committee on "Man and the Biosphere" UNESCO
Ukraine National Academy of Science

To nominate the Karadag Nature Reserve for enrolment in the UNESCO World Natural Heritage Register. The basis is as follows: stratigraphic complexes of volcanogenic rock strata, rare mineral and petrographic varieties, compound and exotic Karadag relief, great biodiversity, landscape amenities, unique ground and sea biocenoses, in close proximity to objects of cultural heritage.

RECOMMENDATION

to the Government of AR Crimea

To support the innovative project to develop a museum of noosphere (Universum) created at the Black Sea economic forum (Yalta, November 26-27, 2010) presented by a team of the Taurida National University. The basis is as follows: opportunity to create a great exposition of noosphere formation using material of the Crimean peninsula, complementation of cultural heritage preservation, and development of a broad educational program.

Scientific secretary of the conference,
Co-director of NATO ARW (JINR)

Dr. Victoria L. Korogodina

LIST OF THE PARTICIPANTS OF THE CRIMEAN MEETING

Mr. Oleg **Afanasiev** (Joint Institute for Nuclear Research, Dubna, Russia)

Ms. Kristina **Afanasieva** (Joint Institute for Nuclear Research, Dubna, Russia)

Acad of RAAS, Rudolf M. **Alexakhin:** Vice-president of International Union of Radioecology, Director of Russian Institute of agricultural radiology and radioecology, RAAS, Obninsk, Russia.

Mrs. Elena A. **Alexandrova** (Shemyakin-Ovchinnikov Institute of Bioorganic Chemistry, Moscow, Russia)

Dr. Elena **Antonova** (Institute of Plant and Animal Ecology, UD RAS, Ekaterinburg, Russia)

Prof. Edouard **Azzam** (New Jersey Medical School Cancer Center, New Jersey, USA)

Prof. Michael **Bader** (Max-Delbrück-Center for Molecular Medicine, Berlin Buch, Germany)

Dr. Nikolay **Belyaev** (Dnepropetrovsk National University of Railway Engineering, Dnepropetrovsk, Ukraine)

Prof. Victor S. **Bezel** (Institute of Plant and Animal Ecology, UD RAS, Ekaterinburg, Russia)

Prof. Yu. F. **Bogdanov** (N.I. Vavilov Institute of General Genetics RAS, Moscow, Russia)

Dr. Alexandra **Bogomazova** (N.I. Vavilov Institute of General Genetics RAS, Moscow, Russia)

Prof. Vladimir A. **Bokov** (Taurida National Vernadsky University, Simferopol, Ukraine)

Prof. Alexander Ya. **Bolsunovsky** (Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia)

Acad. of RAS Vladimir N. **Bol'shakov:** Chief of Russian Committee on the UNESCO Program "Man and the Biosphere" under RAS Presidium; Editor-in-Chief of the journal "Ecology" of Ural Department of RAS; Director of Institute of Plant and Animal Ecology, UD RAS, Ekaterinburg, Russia

Dr. Anton **Buzdin** (Shemyakin-Ovchinnikov Institute of Bioorganic Chemistry, RAS, Moscow, Russia)

Prof. Arrigo **Cigna:** Past President of the International Union of Radioecology (Turin, Italy)

Prof. Stefka **Chankova:** expert of Biosafety (Biosafety Clearing House, Montreal, Quebec, Canada); principle investigator of the Central Laboratory of General Ecology, Bulgarian Academy of Science, Sofia, Bulgaria

Prof. Valentina **Chorna** (Dnepropetrovsk State Agrarian University, Dnepropetrovsk, Ukraine)

Prof. Eugeny V. **Daev** (St-Petersburg State University, St-Petersburg, Russia)

Mr. Alexey V. **Dikarev** (Russian Institute of Agricultural Radiology and Radioecology, RAAS, Obninsk, Russia)

Prof. John W. **Drake:** Past President of the International Genetics Federation; former Editor-in-Chief of GENETICS (the world's leading journal of genetics); Principle Investigator at the National Institute of Environmental Health Sciences, Research Triangle Park, USA.

Prof. Yuri E. **Dubrova** (University of Leicester, Leicester, UK)

Prof. Marco **Durante**: Director of Biophysics Department, GSI, Darmstadt, Germany

Mrs. Tatiana A. **Dutova** (Institute for Genetics and Selection of Industrial Microorganisms, Moscow, Russia)

Corresponding Member, NAS of Ukraine Victor N. **Egorov** (Institute of Biology of the Southern Seas NAS of Ukraine, Sevastopol, Ukraine)

Dr. Gudrun **Erzgraber** (Max-Delbrück-Center for Molecular Medicine, Berlin Buch, Germany)

Prof. Stanislav A. **Geras'kin** (Russian Institute of Agricultural Radiology and Radioecology, RAAS, Obninsk, Russia)

Prof. Michael D. **Golubovsky** (University of California, Berkeley, USA)

Mr. Nikolay G. **Gorbushin** (Medical Radiological Research Center, RAMS, Obninsk, Russia)

Dr. Dmitry **Gordenin** (National Institute of Environmental Health Sciences, Research Triangle Park, USA)

Prof. Dmitry I. **Gudkov** (Institute of Hydrobiology, Kiev, Ukraine)

Prof. Sergey B. **Gulin** (Institute of Biology of the Southern Seas NAS of Ukraine, Sevastopol, Ukraine)

Nikolay N. **Kharytonov** (State Agrarian University, Dnepropetrovsk, Ukraine)

Prof. Thomas **Hinton:** Leader of Group "Biota Dose Effects Modelling", Institute of Radioprotection and Nuclear Safety, St-Paul-lez-Durance Cedex, France

Dr. Yury Yu. **Ilinsky** (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

Acad. RAS Sergey G. **Inge-Vechtomov:** Chief of the Coordination Council RAS on the problem "Ecology and Natural Resources"; Editor-in-Chief of the journal "Ecological Genetics"; Head of the Chair "Genetics and Selection" of St-Petersburg State University, St-Petersburg, Russia

Dr. Elena **Isaeva** (Medical Radiological Research Center, RAMS, Obninsk, Russia)

Dr. Sergey A. **Karpenko:** Director of Center of Technology for Sustainable Development, Theodosia, Ukraine

Dr. Elena **Khlestkina** (Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia)

Dr. Igor M. **Khokhutkin** (Institute of Plant and Animal Ecology, UD RAS, Ekaterinburg, Russia)

Dr. Elena P. **Khramova** (Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia)

Ms. Elena **Klimenko** (Helmholtz Center Munich, Munich, Germany)

Dr. Irina **Klimkina** (National Mining University, Dnepropetrovsk, Ukraine)

Dr. Nataliya A. **Koltovaya** (Joint Institute for Nuclear Research, Dubna, Russia)

Prof. Vladislav V. **Korjenevsky** (National Nikitsky Botanical Garden, Yalta, Ukraine)

Prof. Vladimir G. **Korolev:** Director of Biophysics Department of St-Petersburg Nuclear Physics Institute, RAS, Gatchina, Russia

Dr. Anton V. **Korsakov** (Bryansk State Technical University, Bryansk, Russia)

Dr. Victoria L. **Korogodina** (Joint Institute for Nuclear Research, Dubna, Russia)

Prof. Igor **Kovalchuk** (University of Lethbridge, Lethbridge, Canada)

Prof. Olga **Kovalchuk:** CIHR Chair in Gender and Health Board of Governors Research Chair, University of Lethbridge, Alberta, Canada

Dr. Irina **Kozeretskaya** (National Taras Shevchenko University of Kiev, Kiev, Ukraine)

Dr. Nina S. **Kus'mina** (N.I. Vavilov Institute of General Genetics, RAS, Moscow, Russia)

Dr. Vladimir A. **Lapchenko** (Karadag Nature Reserve of NASU), Feodosia, Ukraine

Dr. Olga **Lyanna** (Dnepropetrovsk State Medical Academy Dnepropetrovsk, Ukraine)

DR. Alla I. **Lypskaya** (Kiev Institute for Nuclear Research of NAS of Ukraine, Kiev, Ukraine)

Dr. Yulia A. **Maklyuk** (Chernobyl Center for Nuclear Safety, Radioactive Waste and Radioecology, Chernobyl, Ukraine)

Mrs. Tatiana V. **Marinenko** (Institute of Cell Biology and Genetic Engineering of NASU, Kiev, Ukraine)

Dr. Alexander V. **Markov** (Paleontological institute, RAS, Moscow, Russia)

Dr. Pavel M. **Marosik** (Institute of Genetics and Cytology at NAS of Belarus, Minsk, Belarus)

Mr. Alexey N. **Moiseev** (National Research Nuclear University MEPhI, Moscow, Russia)

Dr. Inna V. **Molchanova** (Institute of Plant and Animal Ecology, UD RAS, Ekaterinburg, Russia)

Mrs. Nadezhda N. **Mordkovich** (Institute for Genetics and Selection of Industrial Microorganisms, Moscow, Russia)

Dr. Alla. L. **Morozova:** Director of National Karadag nature reserve NASU, Feodosiya, Ukraine)

Prof. Irma B. **Mosse** (Institute of Genetics and Cytology at NAS of Belarus, Minsk, Belarus)

Prof. Carmel **Mothersill:** Director of Radiation and Environmental Science Centre; McMaster University, Hamilton, Canada

Ms. Liliana **Namolovan** (Joint Institute for Nuclear Research, Dubna, Russia)

Mr. Alexander B. **Nazarov** (Chernobyl Radioecological Center, Chernobyl, Ukraine)

Mrs. Valentina K. **Novikova** (Joint Institute for Nuclear Research, Dubna, Russia)

Dr. Natalia A. **Orekhova** (Institute of Plant and Animal Ecology, UD RAS, Ekaterinburg, Russia)

Dr. Ludmila P. **Osipova** (Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia)

Dr. Alla A. **Oudalova** (Russian Institute of Agricultural Radiology and Radioecology, RAAS, Obninsk, Russia)

Prof. D. **Oughton** (Norwegian University of Life Sciences, Oslo, Norway)

Ms. Ekaterina **Plusnina** (Institute of Biology of the Komi Science Center of the UD RAS, Syktyvkar, Russia)

Dr. Vera N. **Pozolotina:** Deputy of Editor-in-Chief of the journal "Ecology" of the Ural Department of RAS; Chief of Ecology Lab of Institute of Plant and Animal Ecology, UD RAS, Ekaterinburg, Russia

Dr. Ilya **Prokopiev** (Institute of Biological Problems of Cryolitozone SB RAS, Yakutsk, Russia)

Dr. Olga **Pronina** (National Taras Shevchenko University, Kiev, Ukraine)

Dr. Larisa N. **Rasina** (Institute of Plant and Animal Ecology, UD RAS, Ekaterinburg, Russia)

Prof. Michael **Resnick:** Head, Chromosome Stability Group, National Institute of Environmental Health Sciences, Research Triangle Park, USA

Prof. Michael **Rosemann** (Helmholtz Center Munich, Munich, Germany)

Prof. Susan **Rosenberg:** Cullen Endowed Professor of Molecular Genetics, Baylor College of Medicine, Houston, Texas, USA

Prof. Alexandr V. **Rubanovich:** Chief of the Laboratory of Ecological Genetics, N.I. Vavilov Institute of General Genetics RAS, Moscow, Russia

Dr. Nadezhda I. **Ryabokon** (Institute of Genetics and Cytology, NAS of Belarus, Minsk, Belarus)

Dr. Lubov' E. **Sal'nikova** (N.I. Vavilov Institute of General Genetics RAS, Moscow, Russia)

Prof. Colin **Seymour** (McMaster University, Hamilton, Canada)

Ms. Julia **Soshkina** (St-Petersburg State University, St-Petersburg, Russia)

Dr. Elena **Stepchenkova** (St-Petersburg State University, St-Petersburg, Russia)

Prof. Boris P. **Surinov** (Medical Radiological Research Center, RAMS, Obninsk, Russia)

Mr. Valentine V. **Suslov** (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

Dr. Victoria G. **Tsytsugina** (Institute of Biology of the Southern Seas NAS of Ukraine, Sevastopol, Ukraine)

Dr. Olga V. **Usmanova** (Institute of Plant Physiology and Genetics Academy of Sciences of the Republic of Tajikistan, Dushanbe, Tajikistan)

Dr. Valentina **Vateryga** (National Nikitsky Botanical Garden, Yalta, Ukraine)

Dr. Olga P. **Vasilenko** (Institute of Cell Biology and Genetic Engineering of NASU, Kiev, Ukraine)

Prof. Cristina **Viera** (University Lyon 1, Lyon, France)

Dr. Lidia E. **Yalkovskaya** (Institute of Plant and Animal Ecology, UD RAS, Ekaterinburg, Russia)

Dr. Ludmila P. **Zakharenko** (Institute of Cytology and Genetics of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia)

Dr. Marina V. **Zheltonozhskaya** (Kiev Institute for Nuclear Researches, NAS of Ukraine, Kiev, Ukraine)

Mrs. Anna **Zhuk** (St-Petersburg State University, St-Petersburg, Russia)

Mrs. Larisa V **Znamenskaya** (Karadag Nature Reserve of NASU), Feodosia, Ukraine
Dr. Nickoly **Zyuzikov** (Centre for Oncology and Molecular Medicine, Dundee, UK)

CONTENTS

Radioecology. Biospherology

Evolution

Appendix

Научное издание

КРЫМСКИЙ СИМПОЗИУМ

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ГЕНЕТИКИ, РАДИОБИОЛОГИИ, РАДИОЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ

Третья международная конференция,
посвященная Н. В. Тимофееву-Ресовскому

Третьи Чтения памяти
В. И. Корогодина и В. А. Шевченко

УСПЕХИ РАДИОБИОЛОГИИ: БЕЗОПАСНОСТЬ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ И ЭКОТЕРРОРИЗМ

Конференция по научной программе НАТО

Труды симпозиума

Том 2

Д19-2012-144

Сборник отпечатан методом прямого репродуцирования
с оригиналов, предоставленных оргкомитетом.

Ответственная за подготовку сборника к печати *В. Л. Корогодина.*

Подписано в печать 11.02.2013.
Формат 70 × 100/16. Бумага офсетная. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 24,51. Уч.-изд. л. 23,99. Тираж 135 экз. Заказ № 57891.

Издательский отдел Объединенного института ядерных исследований
141980, г. Дубна, Московская обл., ул. Жолио-Кюри, 6.
E-mail: publish@jinr.ru
www.jinr.ru/publish/