

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

На правах рукописи

Н.В. ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ

**НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ
РАДИАЦИОННОЙ
БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ**

ДОКЛАД ПО ОПУБЛИКОВАННЫМ РАБОТАМ,
ПРЕДСТАВЛЕННЫМ ДЛЯ ЗАЩИТЫ УЧЕНОЙ СТЕПЕНИ
ДОКТОРА БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

СВЕРДЛОВСК
1962

Н. В. ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ

Защита состоится на заседании Объединенного Ученого совета по биологии при Институте биологии Уральского филиала АН СССР.

О дне и времени защиты за 10 дней будет объявлено в газете «Уральский рабочий» или «Вечерний Свердловск».

Предварительно защита намечена на 4. I. 63.

Ваши отзывы и замечания по докладу просим сообщить по адресу:

г. Свердловск, ул. 8 марта, 202-а Институт биологии,
Ученому секретарю Объединенного Ученого совета Г.С. Хреновой.

НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ
РАДИАЦИОННОЙ
БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ

(ЛАБОРАТОРИЯ БИОФИЗИКИ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ
УРАЛЬСКОГО ФИЛИАЛА АН СССР, СВЕРДЛОВСК)

I. ВВЕДЕНИЕ

§ 1. Настоящая работа является попыткой обобщения полученных нами за последнее десятилетие экспериментальных данных и установления некоторых теоретических основ и связей с соседними дисциплинами в области радиационной биогеоценологии. Радиационная биогеоценология (Тимофеев-Ресовский, 1957, Тимофеев-Ресовский и др., 1957, Тимофеев-Ресовский, 1962) является одним из экспериментальных разделов общей биогеоценология, дисциплины, сформулированной в отношении материала, методов и задач В.Н. Сукачевым около 20 лет назад (Сукачев, 1944–1950). По идее и в формулировке В.Н. Сукачева основной задачей биогеоценологии является точное количественное изучение баланса энергии и вещества в далее, как таковые, неподразделимых биохорологических комплексах, состоящих из определенного биоценоза и занимаемого им места обитания, включающего в себя все живые и косные компоненты. Методологически биогеоценология, таким образом, в первую очередь связана, с одной стороны, с развитым В.И. Вернадским общим учением о биосфере (Вернадский, 1926, 1929, 1934, 1938, 1940, 1942, 1944), а, с другой стороны, с чрезвычайно важными (в плане создания современной теоретической биологии) попытками выделения и определения элементарных биологических структур и явлений на разных уровнях комплексности жизни в биосфере (Тимофеев-Ресовский, 1961, Тимофеев-Ресовский и Ромпе, 1959, Ляпунов, 1962, Ляпунов и Яблонский, 1961).

Ниже, в нескольких дальнейших параграфах введения, будут кратко сформулированы попытки выявления элементарных биологических структур и явлений на разных уровнях (§§ 2–6), взаимоотношение между общим учением о биосфере и биогеоценологией (§ 7) и определение задач и методов радиационной биогеоценологии (§ 8).

§ 2. Переход от чисто эмпирического изучения к построению точных теоретических основ связан в естествознании в значительной мере (если не целиком) с выявлением и достаточно строгой формулировкой элементарных структур и явлений, лежащих в основе соответствующего природного материала, подлежащего исследованию. Лишь наличие таких элементарных структур и явлений позволяет успешно применять математический аппарат (в первую очередь математическую логику) и создавать соответствующую теоретическую дисциплину, подобную уже созданной теоретической механике и теоретической физике и создающейся на наших глазах теоретической химии, чрезвычайно обогащающих, углубляющих и ускоряющих развитие этих разделов естествознания. В биологии, отчасти в связи с комплексностью изучаемого ею материала и относительно быстрым эволюционным (историческим) изменением ее основных объектов – живых организмов и их сообществ, до сих пор не только не создано еще общей «теоретической биологии» (эквивалентной «теоретической физике»), но не выявлены и не сформулированы с достаточной строгостью элементарные структуры и явления для разных уровней изучения жизни в биосфере.

Можно выделить по крайней мере четыре основных уровня в изучении явлений жизни на Земле: а) генотипический уровень, обнимающий основные внутриклеточные управляющие системы, осуществляющие главный этап ауторепродукции живых организмов (конвариантную редупликацию, лежащую в основе идентичного самовоспроизведения особей), передающие наследственную информацию от поколения к поколению и определяющие, через изменения своих структурных элементов, наследственную изменчивость; б) онтогенетический (уровень, наименее, пока, ясный и сводящийся, по-видимому, к наличию в значительной мере автоматически регулирующей «системы управляющих систем», осуществляющей упорядоченное во времени и пространстве развитие особи и протекание ее жизненных функций; в) эволюционный уровень, на котором в определенных группах особей, в чреде поколений протекает исторический процесс изменения форм живых организмов в основном, приводящий к «видообразованию» и «эволюционному прогрессу», выражающимся в «филогенетической системе форм»; и г) биохимический уровень (на котором, собственно, и протекает жизнь в биосфере и эволюция живых организмов), включающий определенные сообщества; разных видов, населяющих со-

ответствующие местообитания, в которых протекают процессы взаимозависимостей и взаимодействий между разными особями и видами сообществ и косными компонентами среды, приводящие к грандиозному биогеохимическому круговороту энергии и вещества в биосфере. В данной работе нас особо интересует последний, биохимический уровень жизни; но, поскольку, в общем единстве явлений жизни на Земле все уровни изучения живых организмов тесно связаны и взаимно обусловлены, мы предположим описание некоторых биогеоэкологических проблем (связанных с биохимическим уровнем), краткое рассмотрение вопроса о выявлении элементарных структур и явлений в биологии на разных уровнях.

§ 3. В биологии наибольшая ясность в определении основных понятий, а также в выявлении элементарных структур и явлений, достигнута на генетическом уровне; в связи с этим современная генетика является наиболее точной биологической дисциплиной и в этой области успешно развивается теоретическая работа, тесно увязанная с экспериментами. Блестящее развитие хромосомной теории наследственности, биофизического анализа мутационного процесса и биофизической химии хромосом, фагов и вирусов вскрыло основные черты строения элементарных генетических структур (хромосом) и связанных с ними явлений; некоторым этапам этого развития посвящены были наши прежние специальные работы (Тимофеев-Ресовский, 1929, 1931, 1932, 1934, 1937, 1939, 1940, 1960а, Тимофеев-Ресовский и Ромпе, 1959, Тимофеев-Ресовский и Циммер, 1944, 1947, Тимофеев-Ресовский, Циммер и Дельбрюк, 1935). Очень существенный теоретический вклад в развитие современных представлений о физико-химической природе хромосом, их ауторепродукции и действии и в качестве управляющих систем, был сделан работами П.К. Кольцова (1928–39). А недавно нами был дан краткий очерк исторического развития проблемы выявления и конкретизации генетических элементарных структур и явлений (Тимофеев-Ресовский, 1960б). Мы к настоящему времени знаем, что элементарные генетические структуры (код наследственной информации, передаваемый от поколения к поколению) представляют собой пучки длинных нуклеопротеидных мицелл, дифференцированных по длине на элементы кода – гены; основными элементарными явлениями, связанными с этими структурами, можно считать способность к ковариантной редупликации, способность к локальным структурным из-

менениям (являющимся элементарными единицами наследственной изменчивости – мутациями) и способность передавать хранящуюся в них информацию частным внутриклеточным управляющим системам. В последние годы выяснилось, что основные управляющие системы, как при ауторепродукции, так и при передаче информации, используют «матричный принцип», т.е. являются матрицами, рядом с которыми строятся соответствующие специфические макромолекулы. В настоящее время уже успешно дешифрируется (в экспериментальных и теоретических исследованиях) заложенный в структуре нуклеиновых кислот код, служащий матрицей при синтезе специфических белковых структур в клетках. Интенсивно развивается «молекулярная биология» и в предвидимом будущем, несомненно, станет возможно проведение целого ряда модельных опытов в области биофизической химии и в смежных областях экспериментальной цитогенетики, а также разработка программ для «машинных моделей»; это приведет к глубокому познанию строения и работы кода наследственной информации и развитию теоретической генетики, как точной науки. Уже сейчас очевидно, что достаточно точные знания в области генетики являются необходимой предпосылкой для ясного понимания жизненных явлений, происходящих на остальных, более комплексных уровнях.

§ 4. Как уже упоминалось выше (§ 2), теоретически наименее ясной является ситуация на онтогенетическом уровне. В целом ряде весьма интересных и остроумных экспериментально эмбриологических работ (в биологической дисциплине, называемой разными авторами «экспериментальной эмбриологией», «механикой развития», «физиологией развития» или «динамикой развития»), опубликованных за последние 50–60 лет, установлено много существенных частных закономерностей. Но все еще не преодолен отрыв от генетики, не создана общая теория онтогенеза и не показаны основные причины и факторы, определяющие строгую упорядоченность, прогрессивную дифференцировку и явления регуляции и ретитуции в онтогенетическом развитии. В области так называемой физиологической генетики и более широкой области феногенетики мы до сих пор располагаем, с одной стороны, рядом хотя и интересных, но отрывочных сведений по физиологии и биохимии онтогенеза отдельных наследственных признаков (например, «геногормоны» глазных пигментов у насекомых); с другой стороны, попытки сравнительного количественного изучения изменчивости конечных стадий разви-

тия разных мутантных признаков привели лишь к чисто феноменологической систематизации различных явлений и сторон варьирующего проявления отдельных наследственных признаков в условиях изменчивой генотипической и внешней среды (напр. Тимофеев-Ресовский, 1925, 1929, 1934 и 1940). Упомянутое выше (§ 3) теоретическое и экспериментальное развитие современной генетики, несомненно, перекинет ближайшее время мост от кода наследственной информации (генотипа) к онтогенезу особей; замечательные эксперименты с «биохимическими мутациями» у микроорганизмов, генетика вирусов и фагов, работы в области молекулярной биологии и расшифровка нуклеиновокислотных кодов позволяют надеяться, что мы находимся уже накануне решения основных проблем онтогенеза и генетической физиологии клетки, а затем и построения общей теории онтогенеза.

§ 5. Развитие классического эволюционного учения в последарвиновский период привело (в первые десятилетия нашего века) к достаточно полному описанию общего хода эволюции на Земле, основных ее этапов и явлений, их общей трактовке с дарвинистических позиций и к установлению общих принципов филогении животных и растений. Но лишь развитие экспериментальной и теоретической генетики (кратко упомянутое выше в § 3) позволило, с конца 20 годов, притупить к достаточно строгому и точному изучению наиболее важных начальных этапов эволюционного процесса и выявлению элементарных явлений и факторов его определяющих. Началом развития нового направления в эволюционном учении можно считать появление классической работы С.С. Четверикова о некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики (1926); после этого стали очень быстро развиваться экспериментальная популяционная генетика (Тимофеевы-Ресовские, 1927 и 1940) и математический анализ популяционно-генетических процессов (Райт, 1932), приведшие в конце тридцатых и начале сороковых годов к созданию учения о микроэволюции, как дисциплине, изучающей точными генетическими и математическими методами начальные этапы и «пусковые механизмы» эволюционного процесса вплоть до видообразования (Тимофеев-Ресовский, 1938, 1940, 1946, Тимофеев-Ресовский и Бауэр, 1943, Берг и Тимофеев-Ресовский, 1961, Гексли, 1940, Добжанский, 1951, Шмальгаузен, 1946, Майр, 1947). Основные положения учения о микроэволюции нами недавно кратко подытожены в специальной работе (Тимофеев-Ресовский, 1958).

К настоящему времени можно считать более или менее выясненной и достаточно строго сформулированной систему основных элементарных явлений и факторов, лежащих в основе эволюционного процесса. Основной элементарной «структурой» на эволюционном уровне является популяция; она определяется, как длительно существующая в природе (в течение большого числа поколений) и занимающая определенное местообитание группа особей определенного вида, генетически обычно разнородная, в пределах которой практически осуществляется свободное скрещивание и перемешивание особей, отделенная от других таких же популяций той или иной степенью (иногда очень слабой) территориальной или биологической изоляции. Элементарным эволюционным явлением надо считать изменение (однократное или продолжающееся) генетического состава популяции, ибо без этого невозможно никакое изменение или дивергенция форм живых организмов. Для осуществления изменения генотипического состава популяции необходим материал и воздействующие на популяцию факторы. Элементарным эволюционным материалом являются (составляющие генотипы особей) элементарные единицы наследственной изменчивости – мутации, элементарными же эволюционными факторами являются мутационный процесс, популяционные волны (количественные флуктуации численности особей в популяции), изоляция и естественный отбор; каждый из этих факторов может оказывать то или иное «давление» на популяцию, и, в зависимости от направления и количественного значения своего давления, вызывать изменение генотипического состава популяции в том или ином направлении и с той или иной скоростью. Достаточная ясность, достигнутая в отношении элементарных явлений на эволюционном уровне и достаточно точное значение ряда генетических параметров, позволяют, наряду с дальнейшим эмпирическим изучением генетики и динамики популяций, производить теоретический анализ пусковых механизмов эволюции. В самое ближайшее время будут созданы программы для машинных моделей, которые позволят сильно ускорить и углубить теоретический анализ эволюционного процесса.

§ 6. В биосфере Земли жизнь всюду представлена более или менее сложными сообществами, состоящими из популяций различных видов живых организмов (биоценозами), населяющими определенные местообитания. В таких биоценозах входящие в их состав виды связаны друг с другом трофическими, химическими и эдафическими связями; такими же от-

ношениями живые организмы биоценоза связаны с косными компонентами местообитания (климатом, гидрологическими условиями, химизмом среды, почвой и т. д.). В этих сложных комплексах живых и косных компонент первичными продуцентами живого вещества являются автотрофные организмы, т.е. зеленые растения-фотосинтетики и хемосинтезирующие бактерии. В целом биосфера является сплошной непрерывной оболочкой земли; однако, она отнюдь не является образным континуумом, а состоит из бесчисленного количества в разной степени отличающихся друг от друга местообитаний и населяющих их биоценозов. Общая биогеохимическая работа биосферы (выражающаяся в открытом большом круговороте энергии и вещества), а также ее эволюции складываются из соответствующих круговоротов и эволюции большого числа различных, в известной степени дискретных биохорологических участков. Поэтому и на биохорологическом уровне возникает необходимость выделения элементарных биохорологических единиц; попытке такого выделения нами недавно была посвящена специальная работа (Тимофеев-Ресовский, 1961). Если в согласии с В. Н. Сукачевым, в биогеоценотической оболочке за нижнюю границу принять верхний водонепроницаемый слой, а за верхнюю – нижние слои тропосферы, то эта оболочка будет состоять из: почвенных грунтов с почвенным и грунтовым стоком, почвы с педоценозами, наземных биоценозов и приземных слоев атмосферы, включая весь комплекс основных физико-географических факторов (включающих макро-, мезо- и микрорельеф, от которого, помимо почвенно-климатических условий местообитаний, зависят векторы стока, гидрологическая сеть, климат и т.п.), а в водоемах – грунты с донными отложениями и населяющим их бентосом, водная масса с ее химизмом и населяющей ее биомассой и нижние слои атмосферы, опять таки со включением всех основных физико-географических условий. В этой биогеоценотической оболочке могут быть выделены элементарные биохорологические единицы, далее, как таковые (т. е. как элементарные ячейки биогеохимических круговоротов), неподразделимые. Такими элементарными биохорологическими единицами надо считать участки земной поверхности (суши или водоемов), через которые не проходят никакие установимые геоморфологические, климатические, геохимические, почвенные и биоценологические границы; практически, в первом приближении, элементарные биохорологические единицы проще всего выделять на основании поч-

венно-фитоценологических критериев. Эти элементарные биохорологические единицы являются, с одной стороны, теми ячейками, в которых протекают обусловленные живыми организмами геохимические процессы в биосфере, а, с другой стороны, тем комплексом биотических и абиотических факторов, в котором возникают элементарные эволюционные явления и протекают пусковые механизмы эволюции. В связи с этим понятие элементарных биохорологических единиц должно входить в теоретические основы экспериментальной биогеоценологии (Тимофеев-Ресовский, 1957, 1961, 1962); с другой же стороны, оно должно учитываться при дальнейшем изучении микроэволюционных процессов, в которых, как на то уже давно указывал В.И. Вернадский (1929а), должна учитываться, как геохимическая среда, так и эволюция биогеохимической деятельности организмов. Таким образом, биохорологический уровень теоретически тесно связан с эволюционным, а через него и с генетическим уровнем.

§ 7. После произведенного выше (§§ 3–6) весьма краткого обзора ситуаций на четырех основных уровнях биологических явлений и установления связи биохорологического уровня с эволюционным, а через него и с генетическим (§ 6), необходимо в общих чертах рассмотреть связи между общим учением о биосфере, биогеохимией и биогеоценологии. Заложив основу количественной оценки огромной роли живых организмов в энергетике и геохимии поверхности Земли, В.И. Вернадский создал общее учение о биосфере (1926). В биосферу В.И. Вернадский включает не только современную «живую пленку» Земли (для которой в отношении растительного покрова Е.М. Лавренко в 1949 году предложил термин «фитосфера»), но и всю ту часть верхних слоев литосферы, в образовании которых живые организмы играли ведущую роль, т. е. все в той или иной мере биогенные осадочные породы (области «белых биосфер»), природные воды и атмосферу. Геолого-геохимическое изучение биосферы и ее районирование В. И. Вернадский выделил в особую дисциплину – биогеохимию; географическим аспектом геохимического и биогеохимического районирования Земли является разработанное Б.Б. Полюновым и А.И. Перельманом учение о геохимических ландшафтах (Полюнов, 1946, Перельман, 1961). Биогеохимия изучает, в основном, геохимическое строение биогенных пород, грунтов и почв, а также распределение результатов геохимической деятельности живых организмов; дисциплиной же, изучающей биогеохимические процессы в их

становлении и динамике, т. е. круговороты энергии вещества в биохорологических комплексах, является, как уже указывалось вначале (§ 1), созданная В.Н. Сукачевым биогеоценология. Задачей общей биогеоценологии (Сукачев, 1947, 1948, 1950) является установление природных элементарных биогеоценозов, более крупных их объединений, разработка типологической классификации биогеоценозов и количественная оценка круговоротов энергии и вещества в отдельных биогеоценозах, а также химико-энергетической связи между разными биогеоценозами и косными компонентами биосферы. Такие по необходимости комплексные и фрагментарные стационарные полевые исследования весьма трудоемки (Сукачев, 1950). Более быстрому развитию общей биогеоценологии и более точной разработке ее теоретических основ может в значительной мере способствовать расширение работ в области экспериментальной биогеоценологии; задачей последней является точное изучение отдельных биогеоценологических процессов на модельных, искусственно созданных или выделенных в природе биогеоценозах. В экспериментальных биогеоценологических работах могут произвольно меняться любые живые и косные компоненты биогеоценоза, вноситься те или иные вещества или воздействующие факторы; это позволяет количественно оценивать роль различных факторов, частных процессов и отдельных компонентов в общей «работе» биогеоценозов.

§ 8. В очень большом разнообразии возможных и мыслимых биогеоценологических экспериментов, особое место занимает большая группа опытов с применением метода меченых атомов и ионизирующих излучений; этот раздел экспериментальной биогеоценологии может быть назван «радиационной биогеоценологией». Используя ионизирующие излучения и радиоактивные изотопы различных элементов, можно: а) количественно изучать влияние на биомассу и структуру биоценозов такого неспецифического и легко дозируемого фактора, каким являются ионизирующие излучения, а также определять относительную роль биоценоза в распределении вносимых элементов по компонентам биогеоценоза; б) количественно изучать роль разных видов живых организмов в концентрации и накоплении (а тем самым и в перераспределении) различных химических элементов (в основном рассеянных и находящихся в микроконцентрациях) из окружающей среды, тем самым определяя относительную роль этих видов и разных групп организмов в протекающих в биогеоценозах

геохимических процессах (с выделением специфических накопителей определенных химических элементов) и в) изучать типы распределения по компонентам биогеоценозов радиоизотопов различных химических элементов в зависимости от физико-химических условий и состава биоценозов. Радиационно-биогеоценологическим опытам в этих трех направлениях и были, в основном, посвящены наши работы последних лет. Помимо теоретического значения в общем плане анализа протекающих на биохорологическом уровне процессов, радиационная биогеоценология имеет в настоящее время особое практическое значение в связи с развитием атомной промышленности и необходимостью прогнозирования возможных радиоактивных загрязнений отдельных участков биосферы и разработки научных основ борьбы с ними. В трех дальнейших главах будет дан обзор наших работ в весьма краткой и афористичной форме, т.к. весь фактический материал и его трактовка приведены в цитируемых по ходу изложения специальных работах.

II. ВОЗДЕЙСТВИЕ ИОНИЗИРУЮЩИХ ИЗЛУЧЕНИЙ НА БИОЦЕНОЗЫ И ВЛИЯНИЕ БИОЦЕНОЗОВ НА ПЕРЕРАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИЗЛУЧАТЕЛЕЙ

§ 9. В этой и двух последующих главах будет дан краткий обзор результатов наших радиационно-биогеоценологических опытов, расположенный по трем вышеперечисленным разделам (§ 8). Так как в радиационной биогеоценологии основным приемом исследования служит применение метода меченых атомов, практически сводящегося к внесению в модельные биогеоценозы радиоактивных изотопов разных химических элементов, то, естественно, первым вопросом, требующим разрешения, является установление характера влияния ионизирующих излучений на живые организмы, входящие в состав биоценозов. При этом необходимо выяснить: а) влияние разных доз излучений, б) степень различий в радиорезистентности разных видов и в) реакции структуры и биомассы биоценозов на облучение. Кроме того, необходимо установить наличие или отсутствие заметного влияния биоценозов на накопление или перераспределение вносимых в биогеоценоз меченых элементов. Этим вопросам и будут посвящены дальнейшие параграфы данной главы (§§ 10–13).

§ 10. Повышение с дозой облучения выхода различных биологических реакций, в том числе общего угнетения и летального эффекта, является основным эмпирическим обобщением в радиобиологии (причем математический характер зависимости эффекта от дозы в разных случаях может быть различным). Однако, при применении слабых доз и учете общей интенсивности роста и развития, разными авторами, работавшими с различными видами живых организмов и клеток, иногда описывались отклонения от вышеупомянутого правила: под влиянием слабых доз наблюдалась «радиостимуляция», т.е. не угнетение, а ускорение роста и развития, В связи

с этим нами, начиная с конца сороковых годов, а также рядом наших сотрудников было проведено большое количество опытов, главным образом на культурных растениях, с применением слабых доз облучения извне, импрегнацией семян излучателями и внесением радиоизотопов в почву. Результаты всех этих опытов показали, что, как правило, при воздействии слабыми дозами ионизирующих излучений наблюдается радиостимуляция, выражающаяся в некотором (варьирующем в зависимости от условий облучения и объекта) ускорении развития и увеличении биомассы (Тимофеев-Ресовский и др., 1957, Сокурова, 1956, Порядков, 1958, Преображенская, 1962, Порядкова и др., 1960). Была дана и теоретическая интерпретация явления радиостимуляции (Тимофеев-Ресовский, 1956, Тимофеев-Ресовский и Лучник, 1958, 1960). Кривые эффекта-дозы, как правило (при учете средней интенсивности развития и роста особей или клеточных культур), выглядят следующим образом: при самых малых дозах установившегося эффекта нет, с повышением доз сперва (при малых дозах) наблюдается некоторая радиостимуляция, при дальнейшем увеличении доз переходящая во все возрастающее угнетение и частичный летальный эффект, а при наиболее высоких дозах кончающееся полным летальным исходом. Цитологический и биофизический анализ показал, что в основе радиостимуляции лежит некоторое сокращение интермитотической фазы клеток, связанное, по-видимому, с обусловленным слабым облучением ускорением синтеза нуклеиновых кислот. Собственные опыты и имеющийся в литературе материал указывали на то, что количественное значение, как радиостимулирующих, так и угнетающих и летальных доз для разных видов живых организмов могут быть весьма различны; в связи с этим были проделаны специальные опыты, результаты которых кратко описываются в следующем параграфе.

§ 11. Для определения возможных границ в радиорезистентности разных форм живых организмов Е.И. Преображенской совместно с нами в течение около 8 лет проводились опыты по облучению семян около 120 различных видов и сортов растений, преимущественно культурных (Преображенская, 1962, Преображенская и Тимофеев-Ресовский, 1962а, 1962б), весьма широким диапазоном разных доз гамма-лучей (дозы варьировались от сотен до сотен тысяч рентген). В результате этих очень обширных опытов удалось все изученные формы растений разбить на группы радиочувствительных, средних и радиоустойчивых, характеризующихся границами летальной

дозы соответственно в 15 000, 50 000 и 200 000 рентген. Между степенью радиоустойчивости видов и уровнем стимулирующих доз наблюдается положительная корреляция: чем радиоустойчивее вид, тем более высокие дозы (среди слабых!) вызывают радиостимуляцию. Наконец, намечается зависимость степени радиоустойчивости видов от их положения в филогенетической системе: среди изученных хвойных все радиочувствительны, среди однодольных – более половины видов радиочувствительны и лишь один вид радиоустойчив, а среди двудольных – около половины видов радиоустойчивы и лишь несколько радиочувствительны. Таким образом, разные виды могут обладать различной радиочувствительностью к разным уровням стимулирующих доз; в ряде случаев одна и та же доза может некоторые виды стимулировать, а другие уже угнетать. В связи с этим возникает возможность весьма дифференцированного действия облучения (также, впрочем, как и ряда других факторов) на разные виды живых организмов сообщества и возникновения сложных перестроек в структуре биоценоза.

§ 12. Установление радиостимулирующего действия слабых доз ионизирующих излучений, а также весьма больших различий между разными видами в отношении уровней стимулирующих и угнетающих доз, естественно, привело к необходимости изучения действия разных доз, как на общую биомассу, так и на видовой состав и структуру биоценозов. Для решения этого вопроса проведены были четыре типа опытов (Тимофеев-Ресовский, 1957, Тимофеев-Ресовский, Порядкова, Сокурова и Тимофеева-Ресовская, 1957, Куликов, 1957, Сокурова, 1956 и Тимофеева-Ресовская, 1958): а) внесение в разных концентрациях излучателей (смеси осколков урана) в почву модельных биогеоценозов, включающих 15 разных видов растений, с последующим изучением действия излучателей на биомассу, видовой состав и структуру фитоценозов; б) внесение в почву модельных биогеоценозов тех же излучателей в разных концентрациях с последующим изучением их влияния на общую биомассу и относительное количество разных форм почвенных бактерий; в) предпосевное облучение семян разными дозами гамма-лучей с последующим изучением биомассы, видового состава и структуры фитоценозов, образовавшихся в результате посева облученных семян 30 видов различных растений; и г) внесение в воду разных концентраций излучателей (смесь осколков урана), с последующим изучением их влияния на биомассу и видовой состав биоценозов

перифитона. Во всех наших опытах были получены принципиально сходные результаты. Слабые дозы облучения и низкие концентрации излучателей в почве или воде дали, по сравнению с контролем, лишь некоторое (в случае перифитона довольно значительное) увеличение общей биомассы биоценозов без заметных отклонений в видовом составе и структуре (ярусности); с повышением доз или концентраций излучателей наступает некоторое угнетение, выражающееся в понижении общей биомассы, изменении относительной роли разных видов в сообществе и некотором изменении структуры биоценозов. Под воздействием еще более высоких доз или концентраций излучателей биоценозы претерпевают резкие изменения, выражающиеся в дальнейшем снижении общей биомассы, в полном или почти полном выпадении некоторых видов из сообщества, смене ведущих видов (эдификаторов и доминантов) и связанной с этим ярко выраженной перестройке структуры биоценозов; при этом сильное угнетение или полное выпадение видов первого яруса может, в связи с освобождением эдафическим пространством, привести к своеобразной «псевдостимуляции» наиболее радиорезистентных видов второго и третьего ярусов. Облучение разными дозами ионизирующих излучений является, таким образом, очень удобным методом точного изучения динамики перестроек биоценозов под влиянием фактора, действующего дифференциально на различные компоненты сообщества.

§ 13. В тех из вышеупомянутых опытов (§ 12) и в целом ряде дальнейших специальных работ, в которых радиоизотопы вносились в почву или воду, изучалось их накопление живыми организмами соответствующих биоценозов, в ряде случаев распределение по органам растений и животных и связанное с этим перераспределение по компонентам биогеоценоза (Тимофеев-Ресовский, 1957, 1962, Тимофеевы-Ресовские Н.В. и Е.А., 1959). При этом выяснилось следующее. Все радиоизотопы относительно быстро и в значительных (хотя и очень разных) количествах концентрируются и накапливаются живыми организмами; это выражается в том, что через некоторое время после внесения радиоизотопов в биогеоценоз (измеряемое в зависимости от типа биогеоценоза от нескольких дней до нескольких недель) их концентрация в живых организмах оказывается значительно выше, чем в воде или почвенном растворе, что впервые для радия было показано В.И. Вернадским (19296). Радиоизотопы разных химических элементов накапливаются живыми организмами в разной степени и по-

разному распределяются по органам. Степень накопления радиоизотопов в биомассе количественно выражается коэффициентами накопления, определяемыми, как отношение концентраций радиоизотопов в биомассе и в воде (или почвенном растворе) после установления более или менее равновесного состояния в системе; коэффициенты накопления показывают, таким образом, во сколько раз концентрация соответствующих радиоизотопов в биомассе выше, чем в окружающей среде. Следовательно, внесенные в почву или воду, радиоизотопы сильно концентрируются живыми организмами, накапливаются в биомассе биоценоза, с отмиранием живых организмов переходят в подстилку и верхний перегнойный слой почвы или в иловые отложения водоема, а оттуда в большей своей части попадают опять в биологический круговорот, в меньшей же сорбируются твердой фазой почв и грунтов или поступают опять в водные растворы. Так как общие средние коэффициенты накопления большинства радиоизотопов биомассой относительно очень высоки (порядка 10^2-10^3), то роль биоценозов в концентрации, перераспределении и миграции большинства элементов, попадающих в биогеоценозы в малых концентрациях, весьма велика; иными словами, сообщества живых организмов являются мощными фильтрами микроэлементов на путях стока. В связи с этим возникает необходимость специального изучения коэффициентов накопления различных химических элементов разными видами живых организмов и поисков среди последних специфических накопителей определенных элементов; точные опыты по сравнительному изучению коэффициентов накопления легче всего производить с пресноводными организмами, ввиду меньшей комплексности и более легкой обзорности в этом случае системы организм-среда; краткому обзору результатов таких опытов посвящена следующая глава (§§ 14-18).

III. КОЭФФИЦИЕНТЫ НАКОПЛЕНИЯ

§ 14. Как уже упоминалось (§ 13) просто и точно коэффициенты накопления можно изучать у водных организмов. Поэтому, с целью сравнительного исследования накопления разных химических элементов различными видами живых организмов нами изучались коэффициенты накопления пресноводными организмами. Опыты проводились с внесением в озерную воду микроконцентраций ($10^{-9}-10^{-4}$ кюри на литр или $10^{-12}-10^{-4}$ по молярности) радиоизотопов микроэлементов и

элементов «переходных» (фосфор, сера, железо) по кларкам в живом веществе и содержащихся в природных водах в весьма малых концентрациях. Предварительные опыты показали, что в пределах микроконцентраций коэффициенты накопления (т.е. отношение концентраций радиоизотопов в организме и в воде) не зависят от концентраций соответствующих радиоизотопов в воде, достигая через некоторое время (измеряемое от пары суток до пары недель) состояния равновесия (лишь случайно флюктуирующего вокруг среднего значения) на определенном уровне (при неизменной химической форме элемента в растворе). К настоящему времени изучены коэффициенты накопления примерно 60 разными видами пресноводных организмов, среди которых около 35 видов растений (бактериальная флора мезотрофного озера, водоросли и высшие водные растения и кроме того, бактериальная флора на скальных лишайниках и накипные лишайники), и около 25 видов животных (черви, моллюски, рачки, водные личинки насекомых, рыбы и головастики лягушек), примерно 20 радиоизотопов различных химических элементов (фосфор, сера, кальций, хром, железо, кобальт, цинк, германий, рубидий, стронций, иттрий, цирконий, ниобий, рутений, кадмий, йод, цезий, церий, прометий, ртуть). В предварительных опытах была установлена динамика стабилизации коэффициентов накопления разных радиоизотопов разными группами живых организмов, так, что во всех дальнейших опытах применялась стандартная методика, дававшая сравнимые результаты; лишь в специальных опытах условия соответственно варьировались. В дальнейших параграфах этой главы будут описаны результаты определения коэффициентов накопления пресноводными растениями (§ 15), пресноводными животными (§ 16), результаты некоторых специальных опытов (§17) и результаты поисков специфических накопителей ряда отдельных элементов (§ 18).

§ 15. В предыдущем параграфе уже упоминалось, что коэффициенты накопления 20 разных радиоизотопов были определены с помощью стандартной методики для 35 видов растений. Числовые значения коэффициентов накопления разными видами пресноводных растений могут отличаться друг от друга очень сильно, на несколько порядков величин, крайними пределами являются 10^1 – 10^5 . В среднем по всем изученным видам растений наивысшие коэффициенты накопления (порядка 10^4) дали фосфор, железо, кобальт, цинк, иттрий, цирконий, ниобий, церий и ртуть; в среднем самые низкие ко-

эффициенты накопления (порядков 10^1 – 10^2) дают сера, кальций, хром, германий, стронций и цезий; остальные 5 элементов занимают промежуточное положение (порядка 10^3). Разные виды дают довольно значительный разброс видовых значений коэффициентов накопления вокруг средней величины для каждого элемента. Если все изученные виды разбить на четыре большие филогенетические группы – бактерии, водоросли, лишайники и мхи, цветковые растения, то в среднем, по всем элементам наивысшие коэффициенты накопления дают водоросли, особенно нитчатые; остальные группы (в том числе и бактерии!) в среднем мало отличаются друг от друга, причем, наиболее низкие коэффициенты накопления дали лишайники (Тимофеев-Ресовский, 1957, Тимофеевы-Ресовские, 1959, Тимофеев-Ресовский, Тимофеева-Ресовская, Милютина и Гецова, 1960, Тимофеева-Ресовская, 1962, Тимофеева-Ресовская, Тимофеев-Ресовский и Агафонов, 1962, Тимофеева-Ресовская, Тимофеев-Ресовский, Гецова, Ги-лева, Жарова, Куликова и Милютина, 1960, Тимофеева-Ресовская, Тимофеева, Тимофеев-Ресовский, 1959. Субботина и Тимофеев-Ресовский, 1961). В среднем, по всем изученным радиоизотопам водоросли дали коэффициент накопления около 10 000–12 000, а остальные растения около 4 000. Хотя, как выше уже упоминалось, по каждому радиоизотопу разброс коэффициентов накопления этого элемента разными видами и весьма велик, но лишь изредка отдельные виды настолько резко отклоняются, что их коэффициенты накопления совершенно выпадают из ряда остальных; эти случаи будут особо рассмотрены в § 18.

§ 16. Для тех же 20 радиоизотопов были определены коэффициенты накопления разными видами пресноводных животных (Тимофеев-Ресовский, 1957, Тимофеев-Ресовский и Тимофеева-Ресовская, 1959, Тимофеев-Ресовский, Тимофеева-Ресовская, Милютина и Гецова, 1960, Тимофеева-Ресовская, 1962, Тимофеева-Ресовская и Тимофеев-Ресовский, 1958, Тимофеев-Ресовский, Тимофеева-Ресовская и Агафонов, 1962, Тимофеева-Ресовская, Тимофеев-Ресовский, Гилева, Жарова, Куликова и Милютина, 1960, Тимофеева-Ресовская, Попова и Поликарпов, 1958). По всем изученным радиоизотопам, кроме стронция и фосфора, животные дают значительно более низкие (в среднем почти на порядок величин) коэффициенты накопления, чем растения; по фосфору и стронцию средние коэффициенты накопления для животных и растений отличаются очень мало (будучи несколько выше у растений), причем

это объясняется относительно очень высокими коэффициентами накопления этих элементов моллюсками (преимущественно, особенно стронция, их раковинами). Между разными группами животных, в среднем, нет столь заметных разниц в коэффициентах накопления, как между водорослями и другими растениями, за исключением только что упомянутых высоких коэффициентов накопления фосфора и стронция у моллюсков и, может быть, относительно более высоких коэффициентов накопления кобальта и цинка личинками водных насекомых, а также в среднем низких коэффициентов накопления у рыб. Большинство радиоизотопов сильнее накапливается у моллюсков в раковинах, а у членистоногих в сбрасываемом во время линек наружном хитиновом скелете; с раковинами и хитином соответствующие элементы надолго откладываются в донных отложениях водоема. Имагинальные стадии насекомых, вылупляющиеся из водных личинок, выносят некоторое, хотя и не особенно большое количество радиоизотопов из водоема; большинство сконцентрированных водными личинками насекомых радиоизотопов остается в донных отложениях (со сброшенными хитиновыми скелетами личинковых стадий и куколок) и в биологическом круговороте водоема. Степень дисперсии (разброс) количественных значений коэффициентов накопления разными видами пресноводных животных для большинства радиоизотопов, по-видимому, несколько меньше, чем у растений; но, также, как у последних некоторые коэффициенты накопления совершенно выпадают из ряда изменчивости прочих, указывая на наличие и среди животных специфических накопителей, что будет рассмотрено в § 18.

§ 17. В основном коэффициенты накопления изучались нами чисто феноменологически, без специального анализа физиологических механизмов минерального обмена и накопления соответствующих элементов; нам важно было установить возможно большее число сравнимых, полученных с помощью единой стандартной методики, коэффициентов накопления возможно большего числа микроэлементов (радиоизотопов) возможно большим числом разных видов живых организмов, чтобы иметь возможность судить об относительном значении разных групп живых организмов в биогеохимических циклах разных элементов в биогеоценозах. Однако попутно был собран некоторый материал, характеризующий пути накопления микроэлементов живыми организмами. В специальных опытах выяснялись вопросы об относительном значении поверхност-

ной диффузии и активного питания в инкорпорации радиоизотопов водными организмами, об относительной роли поверхностной сорбции и инкорпорации в накоплении радиоизотопов и о значении физико-химической формы вносимых в среду радиоизотопов. По первому из этих вопросов опыты на бентосных и планктонных рачках, а также на рыбах, показали, что у водных организмов пути поверхностной диффузии и проникновение через жабры, по-видимому, превышают инкорпорацию с пищей через желудочно-кишечный тракт (неопубликованные отчеты Н.А. Ляпуновой, Е.А. Тимофеевой-Ресовской, Н.В. Тимофеева-Ресовского). Второй из вышеупомянутых вопросов возник в связи с неожиданно низкими коэффициентами накопления бактериями и наиболее высокими коэффициентами накопления не у мелких одноклеточных, а у относительно крупных нитчатых водорослей; априори казалось, что чрезвычайно мелкие клетки, благодаря огромной общей поверхности должны, если поверхностная сорбция играет существенную роль, давать особенно высокие коэффициенты накопления. Однако опыты с бактериями противоречили этому предположению, а специальные опыты на водных растениях (Иванов, не опубликовано) с дезактивацией их через разные промежутки времени пребывания в радиоактивных растворах показали, что радиоизотопы относительно быстро с поверхности проникают вглубь клетки, где и сорбируются внутренними поверхностями или вступают в соединения с различными внутриклеточными химическими структурами. По третьему вопросу были проведены обширные опыты с внесением в воду, наряду с радиоизотопами, различных воднорастворимых комплексонов, прежде всего ЭДТА (этилендиаминтетраацетат); комплексоны вносились в концентрациях, несколько превышающих таковую основных катионов воды. Опыты с ЭДТА дали весьма интересные результаты (Тимофеев-Ресовский и Тимофеева-Ресовская, 1959, Тимофеев-Ресовский, Тимофеева-Ресовская, Милютина и Гецова, 1960, Тимофеева-Ресовская, 1959, Тимофеев-Ресовский и Тимофеева-Ресовская, 1960, Гецова, Тимофеева-Ресовская и Тимофеев-Ресовский, 1960): коэффициенты накопления всеми исследованными видами растений и животных радиоизотопов железа, кобальта, цинка, иттрия, кадмия и церия были (по сравнению с контролем, не содержавшем ЭДТА) очень сильно снижены, составляя менее 10% от контрольных; на коэффициенты накопления фосфора, серы и германия ЭДТА не оказало никакого действия, коэффициенты же нако-

пления остальных радиоизотопов были снижены, но значительно в меньшей степени, чем таковые первой группы радиоизотопов; особое положение заняли стронций и цезий, коэффициенты накопления которых в присутствии ЭДТА были повышены в 2–3 раза. Полученные результаты объясняются следующим образом. Резкое снижение коэффициентов накопления дали те радиоизотопы, ионы которых обладают очень высокой константой устойчивости в комплексных, хелатных соединениях с ЭДТА; анионы фосфора, серы и германия совершенно не дают соединений с ЭДТА, почему их коэффициенты накопления и остались без изменения, а остальные элементы обладают сравнительно невысокими константами устойчивости в комплексных соединениях с ЭДТА. Вступая в комплексное соединение с ЭДТА, которое очень хорошо растворяется в воде, радиоизотопы становятся значительно более мобильными и те из них, которые в комплексе с ЭДТА обладают высокой константой устойчивости, легко выделяются из клеток, не захватываясь внутриклеточными биокомплексами. Повышение коэффициентов накопления стронция и цезия объясняется, по-видимому, следующим образом: их константы устойчивости в соединениях с ЭДТА заметно ниже таковой кальция, а повышение мобильности закомплексованного кальция, нарушая кальциевый и, по-видимому, коррелятивно и калиевый обмен, повышает доступ в организм стронция и цезия, их аналогов. Опыты с несколькими структурно сходными, но менее мощными комплексами (аланин, лейцин, родизоновокислый натрий) подтвердили результаты, полученные с ЭДТА. Экспериментально установленное действие воднорастворимых комплексов на физиологическую и биогеохимическую мобильность некоторых радиоизотопов естественно привело к мысли о возможном влиянии на мобильность радиоизотопов воднорастворимых биокомплексов, содержащихся в живом веществе и его разлагающихся остатках. В связи с этим были проведены опыты с водными настоями ряда растений (Махонина, Титлянова и Тюрюканов, 1960, Волкова и Махонина, 1962), давшие, хотя количественно и слабее выраженные, но принципиально сходные с ЭДТА результаты. Таким образом, на биогеохимическую судьбу микроэлементов, в особенности на их мобильность, несомненно, оказывают влияние присутствующие в природных водах и, особенно, в почвенных растворах комплексы биологического происхождения.

§ 18. Выше упоминалось (§§ 15 и 16), что наряду с вообще весьма значительным разбросом числовых значений коэффициентов накопления каждого определенного радиоизотопа разными видами живых организмов, в некоторых случаях наблюдается исключительно сильное отклонение в положительную сторону коэффициентов накопления отдельных радиоизотопов определенными видами живых организмов. С получением достаточно большого материала по отдельным коэффициентам накопления (около 60 видов и 20 радиоизотопов) появилась возможность предварительной статистической обработки коэффициентов накопления разными видами каждого из изученных радиоизотопов (Тимофеева-Ресовская, Тимофеев-Ресовский и Гилева, 1961). В результате этой обработки выяснилось, что количественные значения коэффициентов накопления разными видами каждого отдельного радиоизотопа образуют вариационные ряды, которые в большинстве случаев являются сильно депрессивными и асимметричными; при этом у растений для 11 радиоизотопов (фосфор, хром, железо, кобальт, цинк, стронций, иттрий, цирконий, кадмий, цезий и церий), а у животных для 7 радиоизотопов (фосфор, кобальт, стронций, иттрий, йод, цезий и церий) были найдены отдельные виды (у растений преимущественно из водорослей, а у животных из моллюсков) с исключительно высокими коэффициентами накопления, превышавшими среднюю величину коэффициентов накопления данного радиоизотопа всеми видами в 10 и более раз. В соответствующих вариационных рядах эти исключительно высокие коэффициенты накопления совершенно выпадали из пределов ряда и отличались от среднего арифметического больше, чем на 5 средних квадратических отклонений. Такие организмы, дающие исключительно высокие коэффициенты накопления определенных элементов, можно назвать «специфическими накопителями»; поиски таких специфических накопителей представляют особый интерес, как с биогеохимической точки зрения, так и в некоторых практических отношениях, что будет обсуждено в заключении.

IV. ТИПЫ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАДИОИЗОТОПОВ ПО КОМПОНЕНТАМ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

§ 19. В двух предыдущих главах были кратко описаны результаты опытов, задачей которых, в сущности, являлось установление основных предпосылок для проведения радиационно-биогеоценологических исследований (§§ 10–13) и ре-

шения частной, хотя и чрезвычайно важной проблемы об относительной роли разных видов живых организмов в биогеохимических процессах, протекающих в биогеоценозах (§§ 15–18). В дальнейших параграфах этой главы будут кратко подытожены основные результаты собственно радиационно-биогеоценологических опытов разного рода, посвященных систематизации радиоизотопов по типам их распределения по компонентам водоемов (§ 20), изучению очистки воды в сериях слабо-проточных водоемов от радиоизотопов, поступающих со стоком (§21), изучению поведения разных радиоизотопов в почвах и в системах почва – растительный покров (§ 22), исследованию вертикальной и горизонтальной миграции, перераспределения разных радиоизотопов в наземных биогеоценозах (§ 23) и вопросу об относительном значении стока и биомассы в миграции и перераспределении рассеянных и микроэлементов (§ 24). Для решения всех этих вопросов ставились опыты на модельных биогеоценозах с внесением радиоизотопов в воду или в почву. Моделями пресноводных биогеоценозов служили сосуды разного размера с водой, грунтом, растениями и животными, серии проточных металлических бачков, соединенных друг с другом в каскады, перекачивающие воду, грунт, и тот или иной биоценоз, а также небольшие отдельные или соединенные в каскад слабо-проточные пруды; радиоизотопы, в разных опытах по-разному, вносились в воду этих различных водоемов. Моделями наземных биогеоценозов служили большие ящики (примерно 200×80×60 см) с почвой, с растительным покровом или без такового, у одного из торцов которых в почву вносился тот или иной радиоизотоп, опытные площадки, засевавшиеся тем или иным сообществом растений и со внесением, радиоизотопов в разные горизонты почвы, а также опытные площадки в различных природных биогеоценозах, в почву которых радиоизотопы вносились либо поверхностным поливом, либо в лунку, расположенную в центре площадки. В лабораторных модельных водоемах (сосудах и бачках) через разное время после внесения радиоизотопов в воду производилась разборка с определением полного баланса радиоактивности (ее содержание в воде, грунте и разных видах биоценоза); такая же разборка и определение полного баланса радиоактивности производилась через 1–3 вегетационных сезона в ящиках с почвой и растительным покровом. В прудах и на площадках, ввиду затруднительности проведения общего баланса, через разные промежутки времени после начала опы-

та определялась концентрация радиоактивности в разных видах, составляющих биоценозы, в воде, иловых отложениях и грунте (в прудах) или в биомассе каждого вида сообщества (отдельно в надземной массе и корнях), в подстилке и верхнем перегнойном слое, а также в разных горизонтах почвы и подпочвы (на площадках в природных биогеоценозах).

§ 20. В лабораторные водоемы, в сосуды и бачки, снабженные определенным количеством грунта и биомассы, через несколько недель, нужных для установления «биологического равновесия» вносился в воду тот или иной радиоизотоп в точно определенном количестве (обычно из расчета 10 микроюри на литр воды); спустя пару месяцев, после установления практического равновесия вода–грунт–биомасса, производилась полная разборка со взвешиванием всех компонентов водоема и измерением в них концентрации соответствующего радиоизотопа. Во всех лабораторных водоемах, в которых производился такой баланс, отношение масс (весов) воды, грунта и биомассы составляло примерно 84–85%: 15%: <1%; в результате баланса радиоактивности устанавливалось ее распределение (в процентах) между водой, грунтом и биомассой водоема, которое и сравнивалось с процентным отношением весов этих компонентов. Этим способом было изучено распределение между водой, грунтом и биомассой радиоизотопов 18 различных химических элементов. Как и следовало ожидать, каждый радиоизотоп распределялся между водой, грунтом и биомассой иначе, чем остальные; однако, пренебрегая деталями, все изученные 18 радиоизотопов хорошо укладывались в четыре типа распределения: гидротропы, эквитропы, педотропы и биотропы (Тимофеев-Ресовский, 1957, Тимофеев-Ресовский и Тимофеева-Ресовская, 1959, Тимофеева-Ресовская, 1962, Тимофеева-Ресовская, Агафонов и Тимофеев-Ресовский, 1960, Тимофеева-Ресовская, Тимофеев-Ресовский и Агафонов, 1962). Гидротропами, т.е. элементами, остающимися более, чем на 75% в воде, являются сера, хром, германий; в грунт и биомассу уходят не более, чем 10% внесенного в воду количества этих радиоизотопов. Эквитропами, т.е. элементами распределяющимися более или менее равномерно между водой, грунтом и биомассой, оказались рубидий, стронций, рутений и йод. Педотропами, т.е. элементами, большая часть которых (значительно более половины) концентрируется в грунте, оказались железо, кобальт, цинк, итрий, цирконий, ниобий и цезий; в воде этих элементов остается лишь по несколько процентов, хотя, как уже упоми-

налось, вода по весу составляет около 85%, биотропами являются те элементы, больше половины которых накапливается в биомассе (которая по весу составляет менее 1%); к биотропам относятся фосфор, кадмий, церий и ртуть, которых как и педотропов, в воде остается лишь несколько процентов. Таким образом, из 18 изученных радиоизотопов только 3 (гидротропы – сера, хром и германий) в основном остаются в водном растворе; четыре радиоизотопа (эквитропы – рубидий, стронций, рутений и йод) в заметных количествах остаются в воде, хотя их концентрация в последней резко снижается; наконец, остальные 11 радиоизотопов, педотроны (железо, кобальт, цинк, иттрий, цирконий, ниобий и цезий), а также биотропы (фосфор, кадмий, церий и ртуть), почти полностью исчезают из воды (концентрация их в которой снижается на два порядка величин) и почти целиком концентрируются одни преимущественно в грунте, а другие – в биомассе. Можно заметить, что гидротропами и эквитропами являются те радиоизотопы, которые, как мы видели выше (§§ 15–16), в среднем обладают наиболее низкими коэффициентами накопления растениями и животными; среди педотропов и, особенно, биотропов находятся радиоизотопы с высокими и очень высокими средними коэффициентами накопления разными видами животных и растений, но первые (педотропы), благодаря конкурентно высокой сорбции грунтами, накапливаются преимущественно в последних.

§ 21. Вышеописанные (§ 20) результаты опытов по изучению распределения разных радиоизотопов по трем основным компонентам водоема (грунт, вода и биомасса) показали, что у большинства радиоизотопов (кроме гидротропов) значительная часть внесенного в водоем количества сравнительно быстро уходит из водного раствора, концентрируясь в грунте и биомассе. Это, естественно, наводит на мысль о возможности биологической дезактивации радиоактивно загрязненных вод при их прохождении через слабопроточные водоемы – отстойники. В связи с этим были проведены два типа опытов: а) пропускание растворов технической смеси излучателей (концентрация по радиоактивности примерно 25 микроюри на литр) через отдельные пруды и каскад из трех слабопроточных прудов и б) пропускание через каскад слабопроточных бачков растворов отдельных радиоизотопов (обычно в концентрациях около 10 микроюри на литр), с варьированием режима протока, некоторых сопутствующих факторов и с полной разборкой и балансом радиоактивности в конце опытов.

Опыты в прудах продолжались три года, а опыты в сериях бачков продолжались, в зависимости от частных задач опыта, от одного до шести месяцев каждый; ежедневно из каждого пруда и бачка, а также из стока брались пробы воды для определения в них концентрации радиоактивности, периодически брались пробы разных видов биоценоза и грунтов, а в опытах с бачками, как уже упоминалось, в конце опыта производился общий баланс радиоактивности. В этих опытах были получены следующие результаты (Тимофеев-Ресовский, 1957, 1960, Тимофеев-Ресовский и Тимофеева-Ресовская, 1959, 1960, Тимофеева-Ресовская, 1957, Тимофеева-Ресовская и Тимофеев-Ресовский, 1960, Тимофеева-Ресовская, Агафонов и Тимофеев-Ресовский, 1960, Тимофеева-Ресовская, Тимофеев-Ресовский и Агафонов 1962, Агафонов, Долгих, Савченко и Тимофеев-Ресовский, 1960, Агре, Райко и Тимофеев-Ресовский, 1962). Через пруды ежедневно пропускалось количество радиоактивного раствора, соответствующее примерно одной шестидесятой общего объема воды в пруду или в серии из 3 прудов. При этом режиме протока, вытекающая из пруда или серии прудов, вода содержала несколько более одного процента (в случае отдельных прудов) или около полупроцента (в серии из трех прудов), от вносимой радиоактивности; следовательно, вода очищалась в 100–200 раз. Два пруда «проработали» около 3 лет и не показали еще признаков «насыщения». Через пруды, как уже упоминалось, пропускалась техническая смесь излучателей и, конечно, в них невозможно было провести полный баланс радиоактивности. Для точных опытов с чистыми растворами отдельных радиоизотопов использовались модельные установки, состоявшие из серий (каскадов), связанных друг с другом верхним стоком 6–10 бачков, содержавших определенное количество грунта и заселенных высшей водной растительностью, планктоном и перифитоном; ежедневно в такие серии подавался раствор определенного радиоизотопа (концентрацией 10 микроюри на литр), в количестве от 1/30 до 1/90 общего объема в серии. Такие опыты проведены с радиоактивными изотопами фосфора, серы, железа, кобальта, цинка, стронция, иттрия, рутения, цезия и церия. Даже при наиболее быстром протоке (суточная подача раствора, равная 1/30 общего объема в серии) фосфор, железо, кобальт, цинк, иттрий, цезий и церий лишь в ничтожных концентрациях доходят до последнего бачка серии или в сток; стронций и рутений при этом режиме протока выходят из серии в количестве

1–3%, а сера, проходя через серию, поступает в сток в количестве 10–15%. Эти результаты вполне соответствуют принадлежности радиоизотопов к описанным в предыдущем параграфе (§ 20) типам распределения; хорошо задерживаются грунтом и биомассой бачков биотропы (фосфор и церий) и педотропы (железо, кобальт, цинк, иттрий, цезий), хуже задерживаются эквитропы (стронций, рутений) и совсем плохо гидротропы (сера). В специальных опытах было показано, что: снижение скорости потока повышает процент сорбируемых грунтом и биомассой радиоизотопов (особенно эквитропов), внесение в воду первых бачков мутей (ил, глина) также снижает процент радиоактивности, доходящей до стока, изменение рН воды в обе стороны за пределы физиологической толерантности основных видов водного биоценоза повышает процент радиоактивности, доходящей до стока из серии, и увеличение биомассы в водоемах заметно снижает процент радиоактивности, доходящей до последних бачков или стока, что совершенно естественно, в виду высоких коэффициентов накопления радиоизотопов живыми организмами (§§ 15–16). Прибавление в раствор комплекта ЭДТА, повышая в комплексе соединении мобильность таких радиоизотопов, как железо, кобальт, цинк, иттрий и церий, снижает их сорбцию грунтовыми и биомассой, повышая соответственно процент радиоактивности в стоке. Производившиеся общие балансы дали распределение по основным компонентам, соответствующее положению данного изотопа в том или ином типе распределения (§ 20); наибольшая концентрация всех радиоизотопов наблюдалась в планктоне, перифитоне и верхнем слое грунта, образованного свежими отложениями частиц мутей и детрита. Таким образом, опыты с прохождением растворов излучателей через слабопроточные водоемы показали, с одной стороны, что даже в проточных водоемах биоценозы и грунты являются мощным фильтром, извлекающим из растворов стока огромное количество рассеянных и микроэлементов, концентрируя их в конечном счете в донных отложениях; с другой стороны, результаты этих опытов показывают возможность разработки биологических методов очистки радиоактивно загрязненных вод.

§ 22. Круговороты радиоизотопов в водоемах проще и значительно легче обозримы, чем в наземных биогеоценозах. В водоеме, в основном, дело сводится к установлению концентрации радиоизотопов живыми организмами из водного раствора, в результате чего они откладываются в донных от-

ложениях, из которых частично опять поступают в раствор и вновь входят в биологический круговорот; при этом существенным является установление долей от общего количества поступающего в водоем радиоизотопа (в общей форме — рассеянного или микроэлемента): выходящей из водоема со стоком, находящейся в биологическом круговороте и на длительное время захороняемой в донных отложениях. В наземных биогеоценозах, при относительно малом количестве жидкой фазы (почвенная влага и почвенно-грунтовой сток), особенно важную роль играет почва, являющаяся мощным сорбентом. Поэтому одной из важнейших предпосылок для успешного проведения собственно радиационно-биогеоценологических опытов в наземных, моделях биогеоценозов, является изучение поведения разных радиоизотопов в почвах и в системе почва – растительный покров. Подобно тому, как нами была проведена чисто феноменологическая классификация 18 изученных радиоизотопов по типам распределения в водоеме (§ 20), у нас в лаборатории в настоящее время накапливается экспериментальный материал для классификации тех же радиоизотопов по «типам поведения» в почвах (Титлянова, Тимофеева, Махонина, Волкова, Молчанова). При этом учитывается емкость почвы в отношении данного изотопа (по установлению равновесия в статических опытах с перемешиванием определенных навесок твердой фазы почвы и водного раствора радиоизотопа), прочность и, поскольку возможно, механизм сорбции радиоизотопа почвой (в таких же статических опытах по десорбции радиоизотопа из почвы водой и различными десорбентами при разных концентрациях радиоизотопа в почве), емкость почвы и характер выходной кривой в динамических опытах по фильтрации водного раствора радиоизотопа через почвенные колонки, десорбция в таких же опытах, влияние рН раствора на сорбцию и десорбцию радиоизотопа, влияние разных посторонних ионов на сорбцию и десорбцию и распределение радиоизотопа по слоям почвенной колонки в динамических опытах; кроме того, учитывается влияние на процессы сорбции и десорбции радиоизотопа типов почвы и их физического и химического состава. Работы эти еще не закончены; но намечаются четыре группы радиоизотопов с точки зрения их поведения в почве: а) почти не сорбирующиеся почвой анионы (типичный пример – сера), б) классические ионообменные катионы (типичный пример – стронций), в) почти целиком, стопроцентно (конечно – до насыщения!) сорбирующиеся и почти не десорбируе-

мые радиоизотопы (типичный пример – кобальт) и г) поливалентные элементы, легко переходящие из одного состояния в другое, причем в одном из состояний они сорбируются хорошо и прочно, а в другом – легко проходят через почвенный фильтр (типичный пример – рутений и церий). Как и следовало ожидать, воднорастворимые комплексоны резко повышают мобильность в почвах тех радиоизотопов, которые обладают высокой константой устойчивости соответствующих комплексных соединений; в этом отношении почвенные опыты с ЭДТА и природными биокомплексонами (водными настоями на растительной массе) дали результаты вполне совпадающие с результатами описанными в § 17 опытов по влиянию комплексонатов на коэффициенты накопления радиоизотопов пресноводными организмами (Волкова и Махонина, 1962, Махонина и Молчанова, 1961, Тимофеева и Титлянова, 1959а, 1959б, Титлянова, 1962, Титлянова и Тимофеева, 1959, Титлянова, Тюрюканов и Махонина, 1960). В соответствии со степенью и прочностью сорбции радиоизотопов почвой находится и их поведение в системе почва-растение: чем прочнее сорбция радиоизотопа почвой, тем меньшая его доля находится в почвенном растворе и тем в меньшем проценте от общего количества, содержащегося в почве, соответствующий радиоизотоп поступает в растения. Точные опыты по измерению поступления данного радиоизотопа в растение через корневую систему, накопления в тканях и органах растения и выделения через корневую систему можно поэтому легко проводить лишь на жидких питательных средах. При этом применяется так называемый «кавалерийский метод», при котором корневая система разделяется на два пучка, растение располагается на перегородке, отделяющей два сосуда с питательной средой, в один из которых вносится изучаемый радиоизотоп, а каждый из пучков корней находится либо в чистом питательном растворе, либо в растворе, содержащем радиоизотоп; этим методом, измеряя концентрацию радиоизотопа в растворе «активного» сосуда, в обоих пучках корней, зеленой массе растения и в растворе «неактивного» сосуда через разные промежутки времени можно точно установить динамику концентрирования, накопления и выделения радиоизотопа растением. В таких же кавалерийских опытах, но не на жидких питательных средах, а в сосудах с почвой, получают принципиально те же результаты, но количественно относить их приходится к весьма трудно устанавливаемым концентрациям радиоизотопа в почвенных растворах. «Кавалерийские опыты»

можно проводить и в сериях из нескольких сосудов с жидкой питательной средой или почвой со внесением радиоизотопа в первый сосуд серии. В таких опытах, начатых в большом масштабе Л.Д. Райковым, намечается очень интересный результат, сводящийся к тому, что некоторые радиоизотопы выводятся из растений в более мобильной форме (возможно в комплексных соединениях с воднорастворимыми биокомплексонами в растении) и далее мигрируют интенсивно (в большем проценте забираются и выделяются корневыми системами растений) по дальнейшим сосудам «кавалерийской серии». Эти опыты указывают на возможность относительно большого значения фитоценозов в горизонтальной миграции даже прочно сорбируемых почвой радиоизотопов; вопрос о перераспределении и миграции радиоизотопов в моделях наземных биогеоценозов будет рассмотрен в следующем параграфе.

§ 23. Выше уже были упомянуты (§ 19) типы опытов с наземными моделями биогеоценозов. Опыты в больших ящиках с почвой проводились следующим образом (Тимофеев-Ресовский, 1957, Куликов, Порядкова, Агафонова и Тимофеев-Ресовский, 1962, Порядкова и Агафонова, 1962). У одного из торцов длинного ящика (со слоем почвы около 40–45 см и подстилающим слоем песка около 10–15 см) в почву вносилось определенное количество (порядка 2–8 милликюри) того или иного радиоизотопа (опыты проводились с серой, кобальтом, стронцием, цирконием, рутением и церием; часть ящиков (контроль) были лишены растительного покрова (случайные прораставшие сорняки сейчас же выпалывались), а остальные засеивались смесью из многолетних травянистых растений. Часть ящиков устанавливалась горизонтально, а другая, с соответственно скошенной передней стенкой и гидроизолированным дном устанавливалась наклонно; все ящики находились под открытым небом 1–3 года. В течение каждого вегетационного сезона несколько раз, на разных расстояниях от места внесения радиоизотопа брались пробы почвы и растений, а в конце опыта производилась уборка с установлением распределения радиоизотопов по разным горизонтам почвы и по разным видам растений на протяжении всего ящика, с проведением полного баланса радиоактивности. Эти опыты показали, что такие прочно сорбируемые почвой радиоизотопы, как кобальт, за несколько лет продвинулись в почве лишь на 10–15 см от места внесения, и то в ничтожных количествах, а в растениях были установимы до расстояния в

30–40 см. Стронций, как ионообменный катион, хотя и медленно, но продвинулся несколько дальше, а церий, присутствующий, как уже упоминалось выше (§ 22), в растворе в двух разных формах, по растительному покрову продвинулся примерно до половины ящика, а в конце наклонных ящиков дал некоторое повышение концентрации в почве и растениях (подвижная фракция). Сера, как и следовало ожидать, легко мигрирует со стоком и слабо накапливается в растениях. Во всех опытах, даже с наименее подвижными элементами (кобальт) горизонтальная миграция протекала значительно дальше и быстрее по растительному покрову, чем в ящиках, лишенных такового. Опыты на площадках в природных биогеоценозах проводились с радиоизотопами железа, кобальта, цинка, стронция, цезия и церия (Махонина, Молчанова, Субботина, Тимофеев-Ресовский, Титлянова и Тюрюканов, 1960, Махонина, Тимофеев-Ресовский, Титлянова и Тюрюканов, 1961), с поверхностным внесением радиоизотопов в почву площадок; уборка производилась в конце второго вегетационного сезона после начала опытов. Основные результаты сводятся к следующему. На дневную поверхность выносятся зеленой массой растений в наибольшем количестве железо и цинк (0,5—1,0% от общего количества), а в наименьшем кобальт и особенно цезий (меньше 0,1%), а в корнях растений накапливается больше всего железа, цинка и церия (2,5—6,0%); соответственно в подстилке содержится больше всего железа, цинка и церия (20–25%), а меньше всего цезия (2%). В почве остается больше всего кобальта, стронция и цезия (93–98%), а меньше всего цинка (70%); по вертикальным горизонтам почвы железо и стронций прослеживаются до глубины 30 см, цинк и церий – до 25 см, цезий – до 20 см, а кобальт лишь до глубины 15 см. В выносе на дневную поверхность зеленой массой и, соответственно, переотложении в подстилку и верхний перегнойный слой, для разных радиоизотопов ведущую роль (в связи с разными коэффициентами накопления) играли разные виды растений (всего было учтено около 25 видов): на дневную поверхность с зеленой массой больше всего выносились железа – сосной, березой, ракитником и вероникой, кобальта и цинка – осинкой и костянкой, стронция – березой, вероникой и снытью, цезия – зелеными мхами, а церия – осинкой. Таким образом, железо, цинк и церий обладают относительно высокой биогенной подвижностью, мигрируя и перераспределяясь в основном через биомассу; стронций, как ионообменный катион, относительно подвижен по вертикаль-

ным горизонтам почвы, а кобальт и цезий являются весьма малоподвижными. Так как опыты с наземными модельными биогеоценозами (ящики и площадки) являются относительно очень продолжительными и трудоемкими, то лишь немногие из них (вышеописанные) уже закончены; целый ряд таких опытов еще не закончен или лишь поставлен (опыты на площадках в природных биогеоценозах разных почвенно-климатических и вертикальных зон, модели фитоценологических фильтров на пути стока и т. д.). Так как микроэлементы жизненно необходимы для нормального развития живых организмов, а большие площади полей засеваются ежегодно убираемыми сельскохозяйственными культурами, объединяющими микроэлементарный состав почв, то необходимо внесение в обедненные почвы «микроудобрений», в связи с этим возникает практически интересная специальная проблема. Некоторые важные микроэлементы (например кобальт) очень мало подвижны, прочно сорбируются твердой фазой почвы и относительно мало доступны растениям, даже из вносимых микроудобрений: поэтому возникает необходимость экспериментального повышения подвижности, а вместе с тем и доступности растений этих микроэлементов в почвах. Такие опыты были проведены в нашей лаборатории с кобальтом (Куликов, Порядкова, Агафонова и Тимофеев-Ресовский, 1962, Куликов, 1960, 1961) и дали следующие результаты. Как уже упоминалось выше, кобальт крайне мало подвижен в почвах; это было подтверждено внесением радиокобальта в разные вертикальные горизонты почвы и в определенные горизонты разных почв, причем выяснилось, что в растения поступает лишь ничтожный процент от внесенного кобальта и притом лишь из верхних горизонтов почвы, а внесенный в определенный слой почвы кобальт практически весь в нем и остается, почти не проникая в соседние горизонты и в растения. Так как кобальт обладает высокой константой устойчивости с ЭДТА и в комплексном соединении с ним (благодаря хорошей растворимости в воде) резко повышает свою подвижность (§ 17), были поставлены специальные опыты по внесению в содержащую кобальт почву комплексов с ЭДТА и по внесению в почву радиокобальта в комплексной форме кобальт–ЭДТА. Эти опыты показали, что в такой комплексной форме кобальт поступает в почвенные растворы в сотни, а в растения в десятки раз в больших количествах. Следовательно, практически целесообразным является внесение большинства микроудобрений в форме воднорастворимых комплексных хе-

латных соединений. Сходные опыты продолжаются с другими элементами и комплексонами.

§ 24. Общим итогом всех до сих пор законченных радиационно-биогеоценологических опытов в модельных биогеоценозах является установление ведущего и, в то же время, дифференцированного воздействия биоценозов на концентрацию, перераспределение и миграцию большинства изученных микроэлементов. Только такие исключительно подвижные элементы, как сера, по распределению относящиеся к типу гидротропов (§ 20), в основном остаются в водном растворе и, следовательно, распределяются и мигрируют со стоком. Очень интересным и, одновременно, обнадеживающим результатом всех наших опытов является следующее. В точных лабораторных опытах в небольших сосудах с грунтом и водными растениями, все изученные радиоизотопы были разбиты на четыре типа распределения (§ 20) и такая же феноменологическая классификация радиоизотопов проводится на основе точных лабораторных опытов по изучению их сорбции почвами и десорбции с них (§ 22); результаты тех и других опытов прекрасно согласуются друг с другом. В лабораторных опытах установлена степень влияния комплексонов на коэффициенты накопления разных радиоизотопов пресноводными организмами (§ 17) и связь полученных результатов с константами устойчивости ионов соответствующих элементов с комплексонами, а в лабораторных опытах с влиянием тех же комплексонов на поведение радиоизотопов в почвах получены параллельные и теоретически вполне совпадающие результаты (§ 22). По средним коэффициентам накопления пресноводными организмами выделялись группы весьма интенсивно и слабо концентрируемых живыми организмами радиоизотопов (§§ 15–16). И вот, что особенно существенно, результаты всех вышеописанных опытов (§§ 20, 21, 23) по изучению поведения различных радиоизотопов в более или менее сложных модельных пресноводных и наземных биогеоценозах (их концентрация, перераспределение по компонентам биогеоценоза и миграция) очень хорошо согласуются с выводами из всех вышперечисленных лабораторных опытов. Это указывает на правильность общей методологической установки в подходе к экспериментальному анализу элементарных процессов, протекающих в структурно весьма сложных элементарных биохорологических единицах (биогеоценозах), заключающейся в комбинациях лабораторных опытов с экспериментами на моделях природных биогеоценозов.

V. ОСНОВНЫЕ ИТОГИ

§ 25. В явлениях жизни на Земле мы различаем четыре основных «уровня»: генетический (§ 3), онтогенетический (§ 4), популяционно-эволюционный (§ 5) и биогеоценологический (§ 6). Каждый из этих уровней должен иметь свои «элементарные структуры», т.е. далее неподразделимые (без потери свойств, характеризующих объекты и явления на данном уровне жизни) единицы, характеризующие материал, подлежащий изучению на данном уровне, свои «элементарные явления» и свою «систему управления» (Берг и Тимофеев-Ресовский, 1961, Тимофеев-Ресовский и Ромпе, 1959, Тимофеев-Ресовский, 1960, Бор, 1961, Колмогоров, 1962, Ляпунов и Яблонский, 1961, Лернер, 1954). Первые два уровня связаны со становлением, организацией и функционированием биологических особей, на третьем уровне, происходит историческое изменение, дивергенция и эволюционная адаптация систематических форм живых организмов, а на четвертом – протекает биогеохимическая деятельность в биосфере, в которой в значительной мере, определяются, как эволюция видов (а тем самым и биогеоценозов составляющих биосферу), так и геохимические изменения на поверхности Земли. Однако ввиду принципиального единства явлений жизни на Земле, протекающие на всех уровнях жизненные процессы взаимно связаны теоретически еще не вполне ясной «системой управляющих систем» высшего уровня. На первом и третьем уровнях уже с достаточной ясностью сформулированы понятия элементарных структур, явлений и факторов, что позволяет создавать теоретическую генетику и теорию механизмов эволюционного процесса (Берг и Тимофеев-Ресовский, 1961, Добжанский, 1951, Мёллер, 1955, Лернер, 1954, Тимофеев-Ресовский, 1960, Тимофеев-Ресовский и Ромпе, 1959, Шмальгаузен, 1960). На четвертом уровне нами пока лишь произведена попытка выделения элементарной биохорологической структуры, каковой мы считаем элементарный биогеоценоз (§ 6). Основной биологической дисциплиной, изучающей наряду с некоторыми другими дисциплинами (Вернадский, 1926, Гептнер, 1936, Зенкевич, 1947–51, 1953, Сукачев, 1928), весь комплекс жизненных явлений в биосфере, мы считаем биогеоценологию. Задачей, в особенности ее экспериментального раздела, является дальнейшая разработка и уточнение понятия элементарной биохорологической единицы, а также нахождение и формулировка элементарных явлений, протекающих в биогеоценозах (§ 7). В пределах же экспериментальной био-

геоценологии методически очень удобным является применение излучений и метода меченых атомов; этот раздел экспериментальной биогеоценологии может быть назван радиационной биогеоценологией (§ 8).

§ 26. Для проведения радиационно-биогеоценологических опытов, заключающихся, в основном, в воздействии излучений на биоценозы и во внесении радиоизотопов в модельные биогеоценозы, необходима предварительная ориентировка о влиянии разных, преимущественно слабых, доз на возможно большее число разных видов живых организмов, главным образом в отношении воздействия облучения на их рост и развитие. В большом числе различных опытов было установлено наличие стимулирующего влияния слабых доз ионизирующих излучений на все в этом отношении изученные виды растений (§ 10). Изучение сравнительной радиорезистентности около 120 различных видов и сортов растений показало, что разные виды и группы растений обладают весьма различной радиорезистентностью; при этом наблюдается положительная корреляция между степенью радиорезистентности вида и уровнем стимулирующих слабых доз (§ 11). Из этого следует, что влияние облучения на биоценозы, состоящие из разных видов, может при слабых дозах, повышать общую биомассу сообщества; при более же сильных дозах возможно не только количественное угнетение, но и сложная перестройка видового состава и структуры биоценозов, связанная с различным действием одной и той же дозы на разные виды. Эти предположения целиком подтвердились в специальных опытах, проводившихся на наземных фитоценозах, бактериальных педоценозах и сообществах пресноводного перифитона (§ 12). Наконец, в модельных пресноводных и наземных биогеоценозах, при внесении радиоизотопов соответственно в воду и в почву, была экспериментально установлена весьма существенная роль биоценозов в накоплении и перераспределении радиоизотопов, определяемая высокими, коэффициентами накопления в биомассе рассеянных и микроэлементов (§ 13).

§ 27. По-видимому, наиболее существенным моментом в геохимической работе живых организмов является их способность интенсивно накапливать элементы, присутствующие в водных растворах в очень малых концентрациях; поэтому большое количество опытов было посвящено изучению коэффициентов накопления разных радиоизотопов различными видами растений и животных. Среди 20 изученных

радиоизотопов выделилась, с одной стороны группа (фосфор, железо, кобальт, иттрий, цирконий, ниобий, церий и ртуть) с очень высокими в среднем коэффициентами накопления, а с другой стороны ряд изотопов (сера, хром, германий, стронций, йод и цезий) с весьма низкими коэффициентами накопления, в то время как остальные занимают промежуточное положение. Растения дают в среднем по всем радиоизотомам, кроме стронция и фосфора, значительно более высокие коэффициенты накопления, чем животные, хотя разные виды и растений и животных по каждому радиоизотопу дают очень большой разброс значений коэффициентов накопления; среди растений особенно высокие коэффициенты накопления дают в среднем нитчатые водоросли, а у животных некоторые моллюски (фосфор и стронций) и, по кобальту, некоторые личинки водных насекомых (§§ 15–16). Воднорастворимые комплексоны, через повышение подвижности, резко снижают коэффициенты накопления тех радиоизотопов, комплексные соединения с которыми обладают высокими константами устойчивости (§ 17). Наконец, для ряда радиоизотопов среди разных видов животных и растений были найдены специфические накопители, т.е. виды, дающие по данному радиоизотопу коэффициент накопления на порядок величин превышающий таковые других видов (§ 18). Изучение коэффициентов накопления показало, таким образом, высокую степень дифференцированности геохимической деятельности в сложных сообществах живых организмов.

§ 28. Собственно радиационно-биогеоценологические опыты проводились в модельных пресноводных и наземных биогеоценозах (лабораторные водоемы в сосудах и бачках, серии слабопроточных бачков, специальные слабопроточные, пруды, наружные большие ящики с почвой и растительным покровом и опытные площадки) с внесением тех или иных радиоизотопов в воду или почву (§ 19). Для 18 различных радиоизотопов было установлено четыре типа их распределения по основным компонентам водоема (вода, грунт и биомасса): гидротропы, эквитропы, педотропы и биотропы (§ 20). Опыты в слабопроточных прудах и в специальных полулабораторных сериях слабопроточных бачков показали, что, в согласии с типами распределения и средними коэффициентами накопления живыми организмами, педотропы и биотропы при достаточно медленном протоке практически целиком захватываются грунтом и биомассой водоемов, почти не выходя со стоком; эквитропы для столь же полной задержки тре-

буют в 2–3 раза более медленного протока, а гидротропы хорошо проходят в сток (§ 21). Лабораторные опыты, далеко еще не законченные, по изучению поведения разных радиоизотопов в системе почва–раствор позволяют уже сейчас наметить четыре группы радиоизотопов (полно и прочно сорбируемых почвой, типичных ионообменных катионов, поливалентных элементов с присутствием подвижной и мало-подвижной формы и, наконец, весьма подвижных анионов, легко проходящих через почвенные фильтры), в известной мере совпадающие с вышеперечисленными типами распределения (§ 22). Поведение радиоизотопов в системе почва–растения в общем предсказуемо и более или менее соответствует их типологии с точки зрения их распределения по компонентам водоемов и поведения в системе почва–раствор; однако, по-видимому, выделяемые корневыми системами растений радиоизотопы частично могут находиться в более подвижной форме (может быть в виде соединений с биокомплексонами растений), благодаря чему они слабее сорбируются почвой и в большем проценте поступают в растения и почвенный раствор. Опыты показали, что в наземных биогеоценозах вертикально, по горизонтам почвы, а также со стоком могут хорошо продвигаться лишь гидротропы и, отчасти, ионообменные катионы; горизонтально большинство радиоизотопов (разные группы в разной степени и с разной скоростью) продвигаются преимущественно биологическим путем, в основном по корневым системам растений. Наконец, опыты на площадках в природных биогеоценозах показали, что разные радиоизотопы, опять таки в зависимости от их принадлежности к тому или иному типу распределения и от подвижности в системе почва–раствор, выносятся фитоценозом на поверхность и с отмиранием зеленой массы откладываются в подстилке и верхнем перегнойном слое; ведущим в этом перераспределении для каждого радиоизотопа является определенный набор видов растений (§23). Малоподвижные радиоизотопы (и микроэлементы) могут быть мобилизованы в системе почва–растения (внесением в почву воднорастворимых комплексонов с высокими константами устойчивости комплексных соединений с данными радиоизотопами или внесением этих радиоизотопов или микроэлементов в соответствующих комплексных соединениях (§ 23). В общем, биоценозам принадлежит ведущая роль в протекании большинства геохимических круговоротов в любом участке био-

сферы, и они являются мощными биогеохимическими фильтрами на путях стока (§ 24).

VI. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

§ 29. Важнейшим теоретическим достижением проведенных до сих пор радиационно-биогеоценологических исследований можно считать следующее. Сделанное нами предложение (§ 6, Тимофеев-Ресовский, 1961) о выделении в качестве элементарной биохорологической единицы элементарного биогеоценоза, оправдывает себя в эксперименте и является целесообразным. Элементарной структурой на биохорологическом или биогеоценологическом уровне жизни на Земле можно, следовательно, считать элементарный биогеоценоз. При практическом, в первом приближении, выделении элементарных биогеоценозов в природных условиях, наряду с вектором стока, особенно большое значение имеют почвенно-фитоценотические границы, как на это уже указывал В.Н. Сукачев. Это следует из экспериментально показанного огромного и, в то же время, весьма тонко дифференцированного (благодаря весьма различным коэффициентами накопления разных Элементов различными видами) значения биоценоза, как накопителя, перераспределителя и фильтра на пути стока химических элементов; значение же почвы, в особенности ее самого верхнего слоя (а также донных отложений в водоемах) заключается в том, что она является основным этапом в перераспределении (а частично и изменении формы химических соединений) и местом захоронения накопленных биомассой элементов, что в известной мере следовало уже и из классической монографии А.П. Виноградова о редких и рассеянных элементах в почвах (Виноградов, 1950). Подобно тому, как на других уровнях жизни (генетическом и эволюционном, §§ 3 и 5), после выявления соответствующих элементарных структур формулируются связанные с ними элементарные явления, так и на биохорологическом уровне необходимо сформулировать понятие элементарных явлений в биогеоценозах. Таковыми, прежде всего, являются в отношении каждого элементарного биогеоценоза общие балансы энергии и вещества (поступление, использование и длительное захоронение, потеря со стоком и в атмосферу); но поскольку важнейшими геохимически активными компонентами элементарного биогеоценоза являются видовые популяции населяющего их сообщества, собственно

элементарными процессами надо считать круговороты энергии и вещества, обусловленные доминантами и эдификаторами соответствующего биоценоза. При этом, естественно, эти «элементарные круговороты» в каждом типе биогеоценозов (собственно даже в каждом элементарном биогеоценозе) будут протекать различно в зависимости от сложных взаимодействий со специфичным для каждого биогеоценоза комплексом биотических и абиотических компонент и условий. Интересным и многообещающим экспериментальным подходом к точному изучению энергетических балансов биогеоценозов являются работы по определению энергетики фотосинтеза различных естественных фитоценозов (Заленский, 1959, Насыров, 1962), а также интереснейшие работы Г.Г. Винберга и его школы по первичной продукции водоемов (Винберг, 1960); наиболее же простым и точным методом определения элементарных балансов вещества являются радиационно-биогеоценологические опыты разных вышеописанных типов (§§ 12, 13, 20, 21 и 23). в естественных и модельных биогеоценозах, а также их различные возможные специальные модификации. Таким образом, основным теоретическим достижением, вытекающим из проведенных до сих пор радиационно-биогеоценологических исследований, является обоснованная наметка важнейших понятий, связанных с высшим (наиболее комплексным), биохорологическим уровнем жизни на Земле: элементарной структурой на этом уровне является элементарный биогеоценоз, а элементарными явлениями – круговороты энергии и отдельных элементов, связанные с видовыми популяциями, составляющими сообщество элементарной биохорологической единицы, и зависящие от взаимодействий со всем специфическим комплексом биотических и абиотических факторов данного биогеоценоза, а также общий энергетический и вещественный баланс элементарного биогеоценоза, с учетом поступления, перераспределения, превращений, длительного захоронения и выхода энергии и вещества.

§ 30. Радиационно-биогеоценологические работы, по нашему мнению, приводят и к некоторым практическим выводам. Первый из них – очень общего характера: неизбежно иногда возникающая необходимость прогноза возможных последствий радиоактивных загрязнений тех или иных участков биосферы и разработка мероприятий по борьбе с такими загрязнениями должны строиться на биогеоценологической основе с учетом уже известного о судьбе разных радиоизотопов

в системах раствор–почва–растительный покров (Тимофеев-Ресовский, 1962). Такая же точка зрения, в сущности, должна распространиться на загрязнения биосферы малыми концентрациями любых высокотоксичных элементов и соединений; это, конечно, потребует каждый раз проведения ряда ориентировочных и контрольных экспериментов, рациональный и экономичный выпор которых, однако, весьма облегчается, если исходить из биогеоценологических соображений. Более конкретным является вытекающий из вышеописанных опытов (спец. см. § 21) вывод о возможности разработки установок и технологических схем для дешевой биологической очистки и доочистки радиоактивно загрязненных сточных вод перед спуском их в открытые водоемы; в общей форме это опять-таки распространяется и на загрязнения малыми концентрациями любых высокотоксичных элементов и соединений. Специальные опыты с радио-кобальтом (§ 23) показали возможность резкого повышения мобильности даже весьма неподвижных элементов в системах почва–растительный покров с помощью водорастворимых комплексонов; это подчеркивает необходимость развития в опытной агрономии соответствующих экспериментов, а в химической промышленности – изготовления уже сейчас возможно большего набора дешевых хелатных микроудобрений. Наконец, в разных научных и научно-прикладных учреждениях надо производить массовые поиски специфических накопителей (§ 18), так как, несомненно, некоторые из них в предвидимом будущем приобретут значительный практический интерес в качестве первичных концентраторов некоторых важных рассеянных и редких элементов.

§ 31. После изложения, весьма краткого и афористично-го, славнейших результатов наших биогеоценологических работ, их теоретических предпосылок и некоторых теоретических и практических выводов из них хочется под конец, столь же кратко, высказать некоторые соображения о дальнейшем направлении и развитии экспериментальных биогеоценологических исследований. В первую очередь необходимо всемерно расширять и углублять дальнейшее собирание экспериментального материала по коэффициентам накопления возможно большего числа элементов возможно большим числом различных видов живых организмов с уделением особого внимания поискам специфических накопителей; необходимо также дополнять, уточнять и, если нужно, совершенствовать феноменологическую классификацию элементов по типам

распределения и доработать параллельную классификацию этих же элементов по поведению в системе почва–раствор. Весьма существенным является увеличение числа опытов по точному изучению судьбы элементов, вносимых в разные модельные и природные биогеоценозы; при этом особенно важным является установление элементарных явлений, т.е. частных круговоротов отдельных элементов в биогеоценозе, обусловленных определенными видовыми популяциями соответствующего сообщества. В этих опытах целесообразно применение метода меченых атомов и желательное установление не только долей внесенного элемента накапливаемой и перераспределяемой биогеоценозом, но также долей длительно откладываемой и выходящей со стоком из пределов данного биогеоценоза; для этих целей легко можно разработать определенные типы модельных биогеоценозов и установок. Весьма интересными явились бы попытки установления более точных связей между круговоротом энергии, круговоротом вещества и первичной продукцией не только в пресноводных, но и в наземных элементарных биогеоценозах. Накопление количественных данных по взаимозависимостям отдельных видов с прочими биотическими и абиотическими компонентами биогеоценозов, включая в эти исследования также определения давления отбора и аллелопатических связей между видами, позволило бы в предвидимом будущем сознательно создавать биогеоценозы (в широком смысле этого слова) с максимальным выходом полезной человеку продукции; для этих целей необходимо развитие различных типов биогеоценологических опытов, в которых варьируются (качественно и количественно) различные отдельные компоненты модельных биогеоценозов и на опытных площадках в природных биогеоценозах. Весьма интересным явилось бы объединение в одну систему популяционно-генетических и биогеоценологических опытов; это позволило бы с точными критериями подойти к изучению связей определенной популяции в микроэволюционном плане с условиями не только физико-географической среды, но и со всем комплексом биотических и геохимических компонент биогеоценозов. Точное выявление элементарных явлений на биохорологическом уровне и установление связей между биогеоценологическими и популяционно-генетическими процессами позволит ускорить внедрение кибернетических принципов и понятий на популяционно-генетическом и биогеоценологически-биохорологическом уровнях жизни (Александрова, 1961, Ляпунов, 1962, Ляпунов и Яблонский, 1961,

Шмальгаузен, 1960); это, в свою очередь, создаст возможность почти неограниченного применения машинных моделей в целях анализа наиболее комплексных биологических явлений. Нам кажется, что в общем плане при решении проблем охраны природы и особенно, при изучении и использовании биологических ресурсов Земли, совершенно необходимо исходить из общебиогеоценологических концепций; лишь в том случае, учитывая всю специфику явлений, протекающих на эволюционном и биохорологическом уровнях жизни, можно избежать крупных ошибок и резко повысить использование человеком биологической продуктивности Земли.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

А. Собственные работы

1. Агафонов Б.М., М.И. Долгих, М.И. Савченко и Н.В. Тимофеев-Ресовский, 1960. Распределение рассеянных элементов по компонентам водоемов. IV. Опыт по распределению стронция, рутения, цезия, церия и нераздельного раствора осколков урана в сериях бачков. Сб. работ Лаб. Биофизики УФАН, 2. Москва.
2. Агре А.Л., А.П. Райко и Н.В. Тимофеев-Ресовский, 1962. Влияние количества биомассы на эффективность биологической дезактивации воды в слабопроточных водоемах. Бюлл. МОИП отд. биол. 67.
3. Берг Р.Л. и Н.В. Тимофеев-Ресовский, 1961. Эволюция генотипа. Пробл. Киберн. 5, М.
4. Гецова А.Б., Е.А. Тимофеева-Ресовская и Н.В. Тимофеев-Ресовский, 1960. О влиянии этилендиаминтетраацетата на накопление различных радиоизотопов из водного раствора пиявками и комарами. ДАН 130.
5. Горбатюк Н.В. и Н.В. Тимофеев-Ресовский, 1959. О предельно допустимых нормах радиоактивного загрязнения воды, воздуха и пищевых продуктов. I-II. Тр. Уральск. Отд. МОИП, 2.
6. (Жадин, Кузнецов и Тимофеев-Ресовский) Shadin V.I., Kuznetsov S.I., Timofeeff-Ressovsky N.W. 1958. The role of radioactive isotopes in solving the problem of hydrobiology. Second United Nations: Intern. Confer. Peacef. Uses Atomic Energy, Geneva
7. Куликов И.В., Н.А. Порядкова, С. В. Агафонова и Н. В. Тимофеев-Ресовский, 1962. О действии излучателей на фитоценозы и влиянии последних на миграцию и перераспределение радиоизотопов в почве. Сб. работ Лаб. Биофизики УФАН IV, Свердловск
8. Лучник Н.В., Н.А. Изможеров, Н.А. Порядкова, Л.С. Царапкин и Н.В. Тимофеев-Ресовский, 1960. Обратимость цитогенетических повреждений, вызванных радиацией. Докл. Женевск. Конф., Изд. АН СССР, М.
9. Махонина Г.И., И.В. Молчанова, Е.Н. Субботина, Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.А. Титлянова и А.Н. Тюрюканов, 1960. Опыт экспериментального исследования распределения радиоизотопов в естественных биогеоценозах. ДАН 133.
10. Махонина Г.И., Н.В. Тимофеев-Ресовский, А. А. Титлянова и А.Н. Тюрюканов, 1961. Распределение стронция-90 и цезия-137 по компонентам биогеоценоза. ДАН 140.
11. Преображенская Е.И. и Н.В. Тимофеев-Ресовский, 1962. О корреляции между прорастанием и выживаемостью различных видов культурных растений после облучения семян разными дозами гамма-лучей. ДАН 143.
12. Преображенская Е.И. и Н.В. Тимофеев-Ресовский, 1962. Возможная связь радиоустойчивости с филогенетической системой у культурных растений. ДАН 143.
13. Субботина Е.Н. и Н.В. Тимофеев-Ресовский, 1961. О коэффициентах накопления некоторых рассеянных элементов из водных растворов накипным лишайником. Бот. Журн. 46.
14. Тимофеев-Ресовский Н.В. 1925. О фенотипическом проявлении генотипа I. Журн. Эксп. Биол. сер. А, I.
15. Тимофеев-Ресовский Н.В. 1929. О фенотипической реализации гена *vti* у дрозофилы. Тр. Всес. съезда генет., селекц. 2. Ленинград.
16. Тимофеев-Ресовский Н.В. 1929. Соматические геновариации определенного гена в разных направлениях под влиянием X-лучей. Тр. Всес. съезда генет., селекц., 2. Ленинград.
17. (Тимофеев-Ресовский) Timofeeff-Ressovsky N.W. 1931. Die bisherigen Ergebnisse der Strahlengenetik. Erg. med. Strahlenforsch 5, Verl. G. Thieme, Leipzig.
18. (Тимофеев-Ресовский). Timofeeff-Ressovsky N.W. 1932. Mutations of the gene in different directions. Proc. 6 Intern. Congr. Genet., I, Ithaca.
19. (Тимофеев-Ресовский) Timofeeff-Ressovsky N.W. 1934. Über den Einfluss des genotypischen Milieus und der Aussenbedingungen auf die Realisation des Genotyps. Nachr. Ges. Wissensch. Göttingen VI, N.F.I.
20. (Тимофеев-Ресовский) Timofeeff-Ressovsky N.W. 1934. The experimental production of mutations. Biol. Rev. 9, Cambridge.
21. (Тимофеев-Ресовский) Timofeeff-Ressovsky N.W. 1937. Experimentelle Mutationsforschung in der Vererbungslehre. Verl. Steinkopff, Dresden.
22. (Тимофеев-Ресовский) Timofeeff-Ressovsky N.W. 1938. Genetik und Evolution. Z. Ind Abst. Vererb. 76.
23. (Тимофеев-Ресовский) Timofeeff-Ressovsky N.W. 1939. Le mecanisme des mutations et la structure de gene. Edit. Hermann, Paris.
24. (Тимофеев-Ресовский) Timofeeff-Ressovsky N.W. 1940. Eine biophysikalische Analyse des Mutationsvorganges. Nova Acta Leopoldina, Halle.
25. (Тимофеев-Ресовский) Timofeeff-Ressovsky N.W. 1940. Phänomenologie der Genmanifestierung. Handb. Vererb. Mensch. I. Verl. Springer, Berlin.
26. (Тимофеев-Ресовский) Timofeeff-Ressovsky N.W. 1940. Mutations and geographical variation. The New Systematics. Oxford.
27. (Тимофеев-Ресовский) Timofeeff-Ressovsky N.W. 1945. Mutations and geographical variation. The New Systematics. Oxford. 3 impr.
28. Тимофеев-Ресовский Н.В. 1956. Биофизическая интерпретация явлений радиостимуляции растений. Биофизика I.

29. Тимофеев-Ресовский Н.В. 1957. Применение излучений и излучателей в экспериментальной биогеоценологии. Бот. Журн. 42.
30. Тимофеев-Ресовский Н.В. 1958. Микроэволюция. Бот. Журн. 43.
31. Тимофеев-Ресовский Н.В. 1960а. Развитие и современное состояние радиационной генетики. Сб. работ Лаб. Биофизики УФАН III, Свердловск.
32. Тимофеев-Ресовский Н.В. 1960б. О механизмах авторепродукции элементарных клеточных структур. I. Из истории вопроса. Цитология 2.
33. Тимофеев-Ресовский Н.В. 1960в. Распределение рассеянных элементов по компонентам водоемов. I. Некоторые общие соображения. Сб. работ Лаб. Биофизики УФАН II. Москва.
34. Тимофеев-Ресовский Н.В. 1961. О некоторых принципах классификации биохорологических единиц. Тр. совещ. классифик. растит. Урала, Свердловск.
35. Тимофеев-Ресовский Н.В. 1962. О радиоактивных загрязнениях биосферы и о мерах борьбы с этими загрязнениями. Сб. работ Лаб. Биофизики УФАН IV, Свердловск. 35.
36. (Тимофеев-Ресовский и Бауер) Bauer H., Timofeeff-Ressovsky N.W. 1943. Genetic und Evolutionsforschung bei Tieren. Die Evolution der Organismen. Verl. Fisher, Jena.
37. Тимофеев-Ресовский Н.В. и Н.В. Лучник. 1958. Радиационная стимуляция растений и ее возможная теоретическая интерпретация. Всес. Совещ. примен. изотоп, излуч. АН СССР, М.
38. Тимофеев-Ресовский Н.В. и Н.В. Лучник. 1960. Цитологические и биофизические основы радиостимуляции растений. Сб. работ Лаб. Биофизики УФАН III, Свердловск.
39. Тимофеев-Ресовский Н.В. и Н.А. Порядкова. 1956. О радиостимуляции растений. Бот. Журн. 41.
40. Тимофеев-Ресовский Н.В., Н.А. Порядкова, Н.М. Макаров и Е.И. Преображенская. 1957. К проблеме радиостимуляции растений. I. О действии слабых доз ионизирующих излучений на рост и развитие растений. Сб. работ Лаб. Биофизики УФАН I, Свердловск.
41. Тимофеев-Ресовский Н.В., Н.А. Порядкова, Е.Н. Сокурова и Е.А. Тимофеева-Ресовская. 1957. Работы по экспериментальной биогеоценологии. I. Влияние излучателей на биомассу и структуру наземных, почвенных и пресноводных биоценозов. Сб. работ Лаб. Биофизики УФАН I, Свердловск.
42. Тимофеев-Ресовский Н.В. и Р.Р. Ромпе. 1959. Статистичность и принцип усилителя в биологии. Пробл. Кибернет. 2, Москва.
43. Тимофеев-Ресовский Н.В. и Е.А. Тимофеева-Ресовская. 1959. Распределение излучателей в водоемах. Совещ. по вопр. эксплуат. Камского водохрани., Пермь.
44. Тимофеев-Ресовский Н.В., Е.А. Тимофеева-Ресовская, Г.А. Милютин и А.Б. Гецова. 1960. Коэффициенты накопления пресноводными организмами радиоактивных изотопов 16 различных элементов и влияние комплексона ЭДТА на некоторые из них. ДАН 130.
45. (Тимофеев-Ресовский и Циммер) Timofeeff-Ressovsky N.W. und Zimmer K.G. 1944. Strahlen-genetik. Strahlentherapie 74.

46. (Тимофеев-Ресовский и Циммер) Timofeeff-Ressovsky N.W., Zimmer K.G. 1947. Biophysik I. Das Terefferprinzip in der Biologie. Verl. Hirzel, Leipzig.
47. (Тимофеев-Ресовский, Циммер и Делбрюк) Timofeeff-Ressovsky N.W., Zimmer K.G., Delbruck M. Uber die Natur der Genmutation und der Genstruktur. Nachr. Ges. Wissensch. Göttingen, VI, N.F. 1.
48. Тимофеева-Ресовская Е.А., Б.М. Агафонов и Н. В. Тимофеев-Ресовский. 1960. О почвенно-биологической дезактивации воды. Сб. работ Лаб. Биофизики УФАН III, Свердловск.
49. (Тимофеева-Ресовская и Тимофеев-Ресовский) Timofeeff-Ressovsky H.A., Timofeeff-Ressovsky N.W. 1927. Genetische Analyse einer freilebenden Drosophila melanogaster – Population. Roux' Arch. Entwmech. 109.
50. (Тимофеева-Ресовская и Тимофеев-Ресовский) Timofeeff-Ressovsky N.W., Timofeeff-Ressovsky H.A. 1940. Populationshenetische Versuche an Drosophila. I-III. Z. ind. Abst. Vererbl. 79.
51. Тимофеева-Ресовская Е.А. и Н.В. Тимофеев-Ресовский. 1958. О накоплении пресноводными организмами химических элементов из водных растворов. II. О коэффициентах накопления различных радиоизотопов прудовиком. Бюлл. МОИП отд. биол. 63.
52. Тимофеева-Ресовская Е.А. и Н.В. Тимофеев-Ресовский. 1960а. О влиянии этилендиаминтетраацетата (ЭДТА) на коэффициенты накопления различных радиоактивных изотопов из водного раствора пресноводными растениями. ДАН 130.
53. Тимофеева-Ресовская Е.А. и Н.В. Тимофеев-Ресовский. 1960б. Распределение рассеянных элементов по компонентам водоемов. II. Почвенно-биологическая дезактивация воды в прудах-отстойниках. Сб. работ Лаб. Биофизики УФАН II, Москва.
54. Тимофеева-Ресовская Е.А., Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.Б. Гецова, Э.А. Гилева, Т.В. Жарова, Г.М. Куликова и Г.А. Милютин. 1960. О коэффициентах накопления радиоизотопов стронция, рутения, цезия и церия пресноводными организмами. Зоол. Журн. 39.
55. Тимофеева-Ресовская Е.А., Н.В. Тимофеев-Ресовский и Э.А. Гилева. 1961. О специфических накопителях отдельных радиоизотопов среди пресноводных организмов. ДАН 140.
56. Тимофеева-Ресовская Е.А., Н.А. Тимофеева и Н.В. Тимофеев-Ресовский. 1959. О накоплении пресноводными организмами химических элементов из водных растворов. III. О коэффициентах накопления различных радиоизотопов тремя видами водных растений. Бюлл. МОИП. отд. биол. 64.

Б. РАБОТЫ СОТРУДНИКОВ

57. Агафонов Б.М. 1958. Лабораторные опыты по биологической дезактивации воды в сериях водоемов – бачков. Бюлл. Уральск. Отд. МОИП I.
58. Горбатюк Н.В. и А.Н. Тимофеев. 1960. Распределение рассеянных элементов по компонентам водоемов. 3. Стабилизация радиоактивности свежего раствора осколков урана при равномерном его поступлении в водоем и дозы излучения внутри и вне водоема. Сб. работ Лаб. Биофизики УФАН II, Москва.

59. Куликов Н.В. 1957а. Работы по экспериментальной биогеоценологии. II. Влияние замачивания семян в смеси излучателей на биомассу и структуру экспериментального фитоценоза. Сб. работ Лаб. Биофизики УФАНИ, Свердловск.
60. Куликов Н.В. 1957б. Действие осколков урана на биомассу и структуру экспериментального фитоценоза. Бот. Журн. 42.
61. Куликов Н.В. 1958. Повышение урожайности некоторых овощных культур с помощью слабых доз ионизирующих излучений. Бюлл. Уральск. Отд. МОИП I.
62. Куликов Н.В. 1960. О влиянии этилендиаминтетраацетата на поведение кобальта в почве и растениях. Почвоведение 12.
63. Куликов Н.В. 1961. О действии излучателей на фитоценозы и влиянии фитоценозов на перераспределение радиоизотопов в почве. Автореферат канд. диссерт., Свердловск.
64. Махонина Г.И. и И.В. Молчанова. 1961. Исследование поведения микроколичеств железа и цинка в почвах. Научн. докл. Высш. Школы 4.
65. Порядкова Н.А. 1958. Действие ионизирующих излучений на рост и урожай гороха. Бюлл. Уральск. Отд. МОИП I.
66. Порядкова Н.А. 1958. Опыты по радиостимуляции гороха. Автореферат канд. диссертации, Свердловск.
67. Порядкова Н.А., Н.М. Макаров, Н.В. Куликов. 1960. Опыты по радиостимуляции культурных растений. Сб. работ Лаб. Биофизики III УФАНИ, Свердловск.
68. Преображенская Е.И. 1962. Опыты по сравнительной радиорезистентности культурных растений. Автореферат канд. диссертации, Свердловск.
69. Сокурова Е.Н. 1956. Действие различных типов ионизирующих излучений на азотфиксирующие бактерии и на микрофлору почвы. Автореферат канд. диссертации, Москва.
70. Тимофеева-Ресовская Е.А. 1957. Почвенно-биологическая дезактивация воды в прудах-отстойниках. Бюлл. МОИП отд. биол. 62.
71. Тимофеева-Ресовская Е.А. 1958. О скорости подводного обрастания (образование перифитона) в присутствии слабых концентраций излучателей. Бюлл. Уральск. Отд. МОИП I.
72. Тимофеева-Ресовская Е.А. 1959. К вопросу о влиянии ЭДТА на коэффициенты накопления стронция, рутения, цезия, кобальта, цинка и цезия. Тр. сов. по комплексонам, Свердловск.
73. Тимофеева-Ресовская Е.А. 1962. Распределение радиоизотопов по основным компонентам пресноводных водоемов. Изд. УФАНИ СССР, Свердловск.
74. Тимофеева-Ресовская Е.А., Э.И. Попова и Г.Г. Поликарпов. 1958. О накоплении пресноводными организмами химических элементов из водных растворов. I. Концентрация радиоактивных изотопов фосфора, цинка, стронция, рутения, цезия и цезия разными видами пресноводных моллюсков. Бюлл. МОИП отд. биол. 63.
75. Тимофеева Н.А. 1960. К вопросу о миграции радиостронция в биогеоценозах. ДАН 133.
76. Тимофеева Н.А. и А.А. Титлянова. 1959а. Сорбция стронция-90 почвами. Изв. АН СССР, сер. биол. I.

77. Тимофеева Н.А. и А.А. Титлянова. 1959б. Сорбция микроколичеств химических элементов почвой. Тр. Уральск. Отд. МОИП 2.
78. Титлянова А.А. 1962. О поведении цезия и рубидия в почвах. Почвоведение 3.
79. Титлянова А.А. и Н.А. Тимофеева. 1959. О подвижности соединений кобальта, стронция и цезия в почве. Почвоведение 3.
80. Титлянова А.А., А.Н. Тюрюканов и Г.И. Махонина. 1960. О действии природных вытяжек из листьев на десорбцию железа, кобальта, цинка, иттрия, стронция и цезия из почв. ДАН 133.
81. Циммер К.Г. 1962. Проблемы количественной радиобиологии. Госатомиздат, Москва.

В. ПРОЧИЕ РАБОТЫ

82. Александрова В.Д. 1961. Анализ явлений саморегуляции в фитоценозе с точки зрения некоторых идей кибернетики. Бюлл. МОИП, отд. биол. 66.
83. Берг Л.С. 1945. Фауны, географические аспекты и географические зоны. Изв. Всес. геогр. Общ. 77.
84. Бор Н. 1961. Атомная физика и человеческое познание. ИЛ, М.
85. Вернадский В.И. 1926. Биосфера. Научн. хим.-техн издат., Л.
86. (Вернадский) Vernadsky V.I. 1929a. L'évolution des espèces et la matière vivante. В: La biosphère, edit. Alcan, Paris.
87. Вернадский В.И. 1929б. О концентрации радия живыми организмами. ДАН СССР сер. А, 2.
88. Вернадский В.И. 1934. Очерки геохимии. Москва.
89. Вернадский В.И. 1938. О некоторых основных проблемах биогеохимии. Изв. АН СССР, сер. геол. 18.
90. Вернадский В.И. 1940. Биогеохимические очерки. Изд. АН СССР. М. – Л.
91. Вернадский В.И. 1942. О геологических оболочках земли, как планеты. Изв. АН СССР, сер. геогр. 13.
92. Вернадский В.И. 1944. Несколько слов о ноосфере. Усп. Совр. Биол. 18.
93. Винберг Г.Г. 1960. Первичная продукция водоемов. Изд. АН БССР, Минск.
94. Виноградов А.П. 1938. Геохимия и биогеохимия. Усп. Химии 7.
95. Виноградов А.П. 1946. Биогеохимические провинции. Тр. Юбил. Сесс. В. В. Докучаева, АН СССР, Москва.
96. Виноградов А.П. 1950. Геохимия редких и рассеянных элементов в почвах. Изд. АН СССР, Москва.
97. Виноградов А.П. 1952. Основные закономерности в распределении микроэлементов между растениями и средой. Сб. Микроэл. в жизни растен. и животн., АН СССР, Москва.
98. Гаузе Г.Ф. 1936. О некоторых основных проблемах биоценологии. Зоол. Журн. 15.
99. (Гексли) Huxley J.S. 1945. Towards the new systematics. The new systematics, Oxford.
100. Гептнер В.Г. 1936. Общая зоогеография. Биомедгиз, М.
101. (Добжанский) Dobzhansky Th. 1951. Genetics and the origin of species. New York.

102. (Добжанский) Dobzhansky Th. 1959. Variation and evolution. Proc. Amer. Phyl. Soc. 103.
103. (Добжанский) Dobzhansky Th. 1959. Evolution of genes and genes in evolution. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 24.
104. Заленский О.В. 1959. Обзор методов изучения фотосинтеза наземных растений. Полевая геоботаника. Л.
105. Зенкевич Л.А. 1947-1951. Фауна и биологическая продуктивность моря. I –II. Изд. Сов. Наука, М.
106. Зенкевич Л.А. 1953. Комплексный метод в изучении биологических процессов в водоемах. Тр. Всес. Гидробиол. Общ. 5.
107. Исаченко А.Г. 1953. Основные вопросы физической географии. Изд. ЛГУ, Л.
108. Колмогоров А.Н. 1962. Жизнь и мышление с точки зрения кибернетики. Изд. АН СССР, М.
109. (Кольцов) Koltsov N.K. 1928. Physikalisch-chemische Grundlagen der Morfologie. Biol. Zentrbl. 48.
110. (Кольцов) Koltsov N.K. 1932. La vie. Scientia, Milano.
111. (Кольцов) Koltsov N.K. 1935. Physiologie du développement et génétique. Édit. Herman, Paris.
112. (Кольцов) Koltsov N.K. 1939. Les molecules héréditaires. Édit. Herman, Paris.
113. Лавренко Е.М. 1949. О фитосфере. Вопр. географ. 15.
114. (Ли) Lea D.E. 1947. Action of radiations on living cells. Cambridge.
115. (Лернер) Lerner I.M. 1954. Genetic Homeostasis. New York and Edinburgh.
116. Ляпунов А.А. 1962. Об управляющих системах живой природы и общем понимании жизненных процессов. Изд. АН СССР, М.
117. Ляпунов А.А. и С.А. Яблонский. 1961. Теоретические проблемы кибернетики. Объед. Теор. Конф. Философ. Семинаров. Изд. АН СССР, М.
118. Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов. ИЛ., М.
119. Насыров Ю.С. 1962. Фотосинтез эдификаторов низкотравных полусаванн. Бот. Журн. 47.
120. Перельман А.И. 1961. Очерки геохимии ландшафта. Географгиз, Москва.
121. Польшов Б.Б. 1946. Геохимические ландшафты. Об. вопр. минерал. геохим., петрограф. Изд. АН СССР М. – Л.
122. (Райт) Wright S. 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. Proc. VI Int. Cong. Genet. I. Ithaca.
123. Сукачев В.Н. 1928. Растительные сообщества. Л.
124. Сукачев В.И. 1944. О принципах генетической классификации в биоценологии. Ж. Общ. Биол. 5.
125. Сукачев В.Н. 1945. Биогеоценология и фитоценология. ДАН СССР 47.
126. Сукачев В.Н. 1947. Основы теории биогеоценологии. Юбил. Сб. 30-летию Вел. Октябрьск. Соц. Рев. АН СССР 2, М.
127. Сукачев В.Н. 1948. Фитоценология, биогеоценология и география. Тр. Втор. Всес. Географ. Съезда I.

128. Сукачев В.Н. 1949. О соотношении понятий географический ландшафт и биогеоценоз. Вопр. Географ. 16.
129. Сукачев В.Н. (руковод.). 1950. Предварительные программы стационарных комплексных биогеоценологических исследований. Землеведение н. с. 3.
130. Четвериков С.С. 1926. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. Журн. Эксп. Биол. 2.
131. Шмальгаузен И.И. 1946. Факторы эволюции. Изд. АН СССР. М. – Л.
132. Шмальгаузен И.И. 1960. Основы эволюционного процесса в свете кибернетики. Пробл. Кибернет. 4. М.

ОГЛАВЛЕНИЕ

I. ВВЕДЕНИЕ	5
II. ВОЗДЕЙСТВИЕ ИОНИЗИРУЮЩИХ ИЗЛУЧЕНИЙ НА БИОЦЕНОЗЫ И ВЛИЯНИЕ БИОЦЕНОЗОВ НА ПЕРЕРАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИЗЛУЧАТЕЛЕЙ	15
III. КОЭФФИЦИЕНТЫ НАКОПЛЕНИЯ	19
IV. ТИПЫ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РАДИОИЗОТОПОВ ПО КОМПОНЕНТАМ БИОГЕОЦЕНОЗОВ	25
V. ОСНОВНЫЕ ИТОГИ	37
VI. ЗАКЛЮЧЕНИЕ	41
ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА	46