АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ
ВЫП. 9 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1957

СБОРНИК РАБОТ
ЛАБОРАТОРИИ БИОФИЗИКИ

I

СВЕРДЛОВСК

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 9 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1957

СБОРНИК РАБОТ ЛАБОРАТОРИИ БИОФИЗИКИ

I

СВЕРДЛОВСК

Печатается по постановлению
Редакционно-Издательского Совета
Уральского филиала Академии наук СССР

Ответственный редактор — доктор биол. наук С. С. ШВАРЦ
Редакторы: *И. М. Демин и А. П. Фаворская*
Технический редактор *Л. А. Измоденова*
Корректор *Г. Е. Никитюк*

РИСО АН СССР № 35/2(10) НС 35787 Подписано в печать 18.XII. 1957
Формат бумаги 70×108¹/₁₆ Печ. л. 18,25 Уч.-изд. л. 26,2 Тираж 2100 экз.
Цена 19 р. 35 коп. Заказ № 27
Типография издательства «Уральский рабочий», Свердловск, ул. им Ленина, 49.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящим выпуском начинается издание ряда работ, ведущихся в лаборатории биофизики в трех основных направлениях, внутренне связанных друг с другом общностью биофизических представлений:

1. Биофизический анализ действия ионизирующих излучений на живые организмы. По этой теме в настоящее время в лаборатории ведутся работы, подразделяемые на две серии:

а) изучение действия слабых доз ионизирующих излучений и проблема радиостимуляции;

б) разработка и исследование различных противолучевых средств путем экспериментального анализа комбинированного действия поражающих доз ионизирующих излучений с некоторыми другими факторами.

2. Изучение закономерностей поведения инкорпорированных излучателей и выделения их из организма.

В настоящее время изучается роль комплексообразования в распределении и выделении инкорпорированных металлов и ведутся поиски комплексонов, повышающих выделение металлов из организма.

3. Изучение действия различных доз ионизирующих излучений и излучателей на сообщества наземных и пресноводных организмов, а также (с помощью меченых атомов) распределения ряда рассеянных элементов по различным компонентам наземных и пресноводных биогеоценозов.

Публикуемые здесь работы содержат более или менее полное описание всего подопытного материала, который может быть использован не только биофизиками, но и специалистами, работающими в смежных областях.

Большинство работ лаборатории биофизики, посвященных определенным проблемам, объединяется в серии, из которых каждая имеет общее название. В первом выпуске опубликованы работы четырех таких серий: «Влияние комплексонов на введенные в организм элементы», «Лучевые поражения и воздействие на них», «К проблеме радиостимуляции растений» и «Работы по экспериментальной биогеоценологии».

В следующих выпусках предполагается опубликовать также ряд работ, объединяемых и новой серией «Распределение рассеянных элементов по компонентам водоема». Кроме того, будут печататься работы и вне этих серий, посвященные отдельным биофизическим проблемам.

Н. В. Тимофеев-Ресовский

ВЛИЯНИЕ КОМПЛЕКСОНОВ НА ПОВЕДЕНИЕ МЕТАЛЛОВ И ИЗЛУЧАТЕЛЕЙ В ОРГАНИЗМЕ

I. МЕХАНИЗМ ДЕЙСТВИЯ КОМПЛЕКСОНОВ

Д. И. СЕМЕНОВ

ВВЕДЕНИЕ

При отравлении организма токсическими металлами существуют два в принципе диаметрально противоположных метода терапии. Один из них основан на переведении токсических ионов металла в крови в труднорастворимые соединения, усиленно откладывающиеся в тканях. Такой метод следует считать паллиативным, ввиду возможности последующего растворения этих соединений, что может привести к вспышкам острых симптомов отравления. Второй метод, основанный, наоборот, на повышении выделения токсически действующего металла, наиболее рационален, однако до недавнего времени он не находил широкого распространения ввиду малой эффективности применявшихся средств и возникновения при этом острых вспышек отравления.

Отыскание более эффективных и вместе с тем менее токсичных для организма препаратов, повышающих выделение металлов, приобрело особенно важное значение в последние годы в связи с все возрастающим числом людей, соприкасающихся с радиоактивными изотопами. Быстрейшее удаление поступивших в кровь и ткани излучателей является единственным способом предотвращения развития трагической картины лучевой болезни, а также отдаленных последствий — радиационных опухолей.

В 1950 г. в нашей лаборатории с этой целью впервые был испытан ряд препаратов (комплексонов)[1], дающих с металлами и излучателями очень устойчивые хорошо растворимые внутрикомплексные соединения. Результаты этих исследований изложены в помещенной в настоящем сборнике статье Семенова и Трегубенко. Здесь мы коснемся лишь механизма действия комплексонов на выделение токсических металлов и излучателей из организма, а также механизма действия их на самый организм.

Поскольку из испытанных в нашей лаборатории комплексонов наиболее перспективным, а потому и наиболее изученным является этилендиамин-

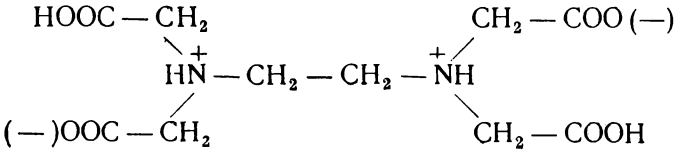
[1] Термином „комплексон" обозначаются вещества, способные давать с металлами (комплексообразователями) комплексные соединения. Мы считаем это обозначение более удобным, нежели „комплексующий агент" или „адденд". „Биокомплексонами" будем называть комплексоны, в норме присутствующие в организме (органические и неорганические кислоты, аминокислоты, пептиды, нуклеиновые кислоты, белки, ферменты и т. п.), причем приставка „био" не предполагает какой-либо специфики их по сравнению с прочими известными в химии комплексонами; она оправдана в той же мере, что и в термине „биоэлемент".

тетраацетат (ЭДТА), поскольку механизм его действия представляется в наиболее простом и понятном виде, его мы и положим в основу дальнейшего рассмотрения. Ясное представление о механизме действия комплексонов и знание основных закономерностей этого действия не только помогают нам правильно трактовать получаемые результаты, но и дают возможность рационально построить дальнейшие изыскания в этой области.

1. КРАТКАЯ ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭДТА

В настоящей статье мы остановимся лишь на тех свойствах ЭДТА, которые необходимы для правильной интерпретации приводимых результатов.

Этилендиаминтетрауксусная кислота (H_4ЭДТА)



представляет собой белый кристаллический порошок, не растворимый в воде, спирте и эфире, но хорошо растворяющийся в щелочах.

При титровании NaOH происходит последовательное отщепление 4 водородных атомов: сперва от двух карбоксильных, а затем от обеих аминогрупп. Константы кислотной ионизации H_4ЭДТА равны: $pK_1 = 2{,}0$; $pK_2 = 2{,}67$; $pK_3 = 6{,}16$; $pK_4 = 10{,}26$. На основании этих констант можно вычислить степень ионизации H_4ЭДТА при различных pH раствора (табл. 1).

Таблица 1

Ионизация H_4ЭДТА в зависимости от pH раствора, %

pH	H_4ЭДТА	H_3ЭДТА$^{-1}$	H_2ЭДТА$^{-2}$	НЭДТА$^{-3}$	ЭДТА$^{-4}$
0	99	0,99	0,002	0	0
1	90,9	8,92	0,18	0	0
2	50	41,7	8,3	0	0
3	9,1	30,3	60,6	0,04	0
4	1,0	4,8	93,6	0,6	0
5	0,1	0,5	93,5	5,9	0
6	0	0,05	61,25	38,7	0
7	0	0,01	13,69	86,25	0,05
7,4	0	0	5,34	94,53	0,13
8	0	0	1,55	97,95	0,49
9	0	0	0,16	95,04	4,80
10	0	0	0	65,0	35,0

В зависимости от количества добавленной NaOH, из раствора можно осадить, при помощи спирта и эфира, 2-,3- и 4- натриевую соли этой кислоты, которые хорошо растворимы в воде (до 10-процентного раствора); pH этих растворов равняется примерно 5,0; 7,3; 10,5, соответственно.

Кривые нейтрализации H_4ЭДТА в присутствии двухвалентных катионов (Ba, Mg, Ca) показывают, что двухзарядная форма кислоты (H_2ЭДТА$^{-2}$)

уже способна давать с ними комплексные соединения (Schwarzenbach u. Ackermann, 1947). Таким образом, реакции комплексообразования можно представить следующими уравнениями:

$$M^{+2} + H_2ЭДТА^{-2} \rightleftarrows [M\cdot ЭДТА]^{-2} + 2H^+,$$
$$M^{+3} + H_2ЭДТА^{-2} \rightleftarrows [M\cdot ЭДТА]^{-1} + 2H^+,$$
$$M^{+4} + H_2ЭДТА^{-2} \rightleftarrows [M\cdot ЭДТА]^{0} + 2H^+,$$

где M — катион металла[1].

Как видно из табл. 1, уже при pH=4 ЭДТА практически полностью находится в такой комплексоспособной форме. С понижением pH выпадает кислота H_4ЭДТА; с повышением pH слабощелочные металлы, находящиеся в комплексе с ЭДТА, частично гидролизуются.

Брил и Крумгольц (Bril a. Krumholz, 1954) предполагают, на основании различий в вычисленных теоретически и полученных в эксперименте относительных констант образования комплексов, возможность существования комплексных пар: [M.ЭДТА.M]^0, однако, как видно из приводимых ими величин, такие комплексы, если и образуются между [M.ЭДТА]$^{-2}$ и другим двухвалентным катионом, то в очень незначительной степени, ввиду чего ими можно пренебречь.

Таким образом, общим положением является то, что ЭДТА дает с металлами только комплексы типа 1 : 1, как указано в вышеприведенных уравнениях.

Добавляя к раствору NaЭДТА эквимолярные количества кальция, магния или другого металла, мы можем получить соответствующие комплексы.

По своей способности образовывать с металлами исключительно стойкие в широком диапазоне pH, хорошо растворимые клешневидные, или хелатные (от греческого $\chi\eta\lambda\acute{\eta}$ = клешня) комплексы, ЭДТА значительно превосходит другие комплексоны: нитрилотриацетат (НТА), гексаметафосфат (ГМФ) и цитрат (табл. 2).

Таблица 2

Логарифмы констант устойчивости комплексов ЭДТА, НТА, ГМФ и цитрата с металлами

Катион	ЭДТА	НТА	ГМФ		Цитрат
			$p^*=2$	$p=4$	
Ba	7,8	4,8	—	5,5	3,0
Sr	8,6	5,0	2,8	4,5	2,9
Mg	8,7	5,4	3,2	—	—
Ca	10,6	6,4	3,0	—	3,2
Mn^{+2}	13,5	7,4	—	5,5	—
Fe^{+2}	14,2	8,8	3,0	—	—
La	15,4	10,4	—	—	—
Co^{+2}	16,1	10,6	3,0	—	—
Ce^{+3}	16,1	—	—	—	—
Zn	16,2	10,4	3,0	—	—
Cd	16,5	9,5	—	—	—
Y	18,0	—	—	—	—
Pb	18,2	11,8	—	5,5	5,7
Cu	18,4	12,7	3,5	5,5	—
Ni	18,5	11,3	3,0	—	—
Fe^{+3}	24,0	—	—	6,5	—

* p — координационное число.

[1] Имеются данные (Cabell, 1952) о том, что 4-валентные катионы (Th^{+4}) образуют в избытке ЭДТА комплексы типа $[M\cdot ЭДТА_2]^{-4}$.

Как видно из этой таблицы, уровень устойчивости комплексов ЭДТА с металлами лежит на 6—10 порядков величин выше, чем у других комплексонов.

Не надо забывать, что приводимые здесь константы, взятые из работ Шварценбаха и сотрудников (Schwarzenbach, 1947; 1949; 1951), Ван-Вацера и Кампанеллы (Van Wazer a. Campanella, 1950), а также Жозефа (Joseph, 1946), измерены in vitro и могут иметь несколько иное значение в условиях организма. Однако отношения констант должны и в организме остаться теми же, что дает нам право оперировать с ними в дальнейшем.

Наиболее простым является, разумеется, случай с ЭДТА, где при любых соотношениях комплексона и металла образуются, как мы видели, растворимые комплексы идентичного типа; по-видимому, это имеет место и в случае другого комплексона — НТА.

С цитратом дело обстоит сложнее ввиду того, что тип и растворимость его комплексов с металлами зависит от количественных отношений.

Еще сложнее обстоит дело с ГМФ. Не говоря уже о том, что до сих пор методы изготовления полифосфатов не дают уверенности относительно степени их полимеризации, эти соединения способны давать комплексы самых разнообразных типов, благодаря тому, что катион металла может быть связан соседними PO_4-группами одной и той же цепи или же разных цепей; число координированных групп для разных металлов также не установлено, что затрудняет выбор соответствующих констант устойчивости образуемых комплексов [металл. ГМФ]. Приводимые в таблице величины являются наиболее вероятными для полифосфата со средним числом PO_4 - групп, равным 5, и при предположении, что данный металл образует комплексы с координационным числом (p), равным 2 или 4.

2. МЕХАНИЗМ ВЫВЕДЕНИЯ КАТИОНОВ ИЗ ОРГАНИЗМА

Учитывая изложенные свойства ЭДТА, следует принять, что механизм выведения им металлов и излучателей из организма заключается в образовании стойких хорошо растворимых комплексных соединений, в которых металл теряет характерные для него свойства (в данном случае — отложение в той или иной ткани) и легко проникает через животные мембраны, в частности, через мембрану клубочков почек (Семенов и Борисова, 1951).

Однако полученные лабораторией данные показали, что эффективность ЭДТА в выведении различных излучателей из организма далеко не одинакова. ЭДТА резко повышает выделение с мочой свинца (Семенов, 1952 в), иттрия (Семенов и Борисова, 1951) и значительно в меньшей степени — церия и плутония (Кач, Пани и Трегубенко, 1951; Трегубенко, 1955), а на поведение стронция не оказывает никакого влияния (Кач, Пани и Трегубенко, 1951).

Эти различия требовали объяснений, которые подвели бы под имеющиеся экспериментальные данные теоретическую основу.

Значение кальциевого фона в организме

Поскольку мы рассматриваем механизм выведения металлов и излучателей из внутренней среды организма (ткани, межтканевая жидкость, кровь) и приняли, что в основе этого механизма лежит образование растворимых комплексов [металл. ЭДТА], нам приходится считаться не только с интересующим нас токсическим металлом или излучателем, но и с теми катионами, которые естественно присутствуют в тканях и жидкостях организма.

В первую очередь это касается кальция крови и межтканевой жидкости, концентрация которого по сравнению с другими металлами исключительно высока (табл. 3).

Таблица 3

Концентрация металлов * в плазме крови человека и константа устойчивости ($K_{уст}$) их комплексов с ЭДТА

Металл	Концентрация, μ-моль на 1 л	lg $K_{уст}$
Ca	2500	10,6
Mg	1100	8,7
Zn	40	16,2
Fe	18	14,2 (Fe^{+3}=24)
Cu	16	18,4
Pb	0,15	18,2
Mn	0,018—1,8	13,5

* Мы употребляем термин «металл», а не «катион», подразумевая под этим как ионы, так и связанную форму металла.

Опыт показывает, что максимальная концентрация ЭДТА, которую мы можем создать в крови животного, не вызвав его гибели, далеко не достигает концентрации кальция в ней[1]. Вследствие этого в крови и межтканевой жидкости могут образовываться, помимо кальциевых, лишь комплексы ЭДТА с теми металлами, которые обладают бо́льшим сродством с этим комплексоном (Семенов, 1952 а). Отсюда ясна причина отсутствия влияния ЭДТА на поведение в организме стронция, обладающего на два порядка величин меньшей константой устойчивости комплекса с ЭДТА по сравнению с комплексом Ca·ЭДТА.

Приняв этот пункт гипотезы, заведомо можно избежать бессмысленных попыток выведения из организма таких металлов, как барий и магний, логарифмы констант устойчивости комплексов которых с ЭДТА равны соответственно 7,8 и 8,7.

Ввиду того, что около половины кальция крови находится в ионизированном состоянии, этот металл легко доступен для ЭДТА и процесс его комплексования протекает мгновенно. Учитывая при этом высокую концентрацию кальция, можно понять то обстоятельство, что он играет роль «фона», лишь выше которого возможны реакции комплексования других металлов. Этим и объясняется одинаковая эффективность свободных анионов ЭДТА, введенного в виде натриевой соли, и готового комплекса Ca·ЭДТА в выведении находящихся в крови металлов и излучателей из организма (Семенов, 1952 б). Наблюдавшаяся нами аналогичная эффективность комплекса Mg·ЭДТА также понятна, если принять, что вытеснение кальцием крови ионов магния, обладающих меньшей константой устойчивости комплексов с ЭДТА, происходит с достаточной скоростью.

Как мы увидим далее, в отношении выведения из скелета тех металлов, обмен которых в костной ткани связан с обменом кальция в ней, Na·ЭДТА значительно более эффективен, чем Ca·ЭДТА.

Вполне естественно, что при местном применении ЭДТА (дезактивация кожи и слизистых оболочек; введение ЭДТА в мочевой пузырь и в лоханку

[1] Максимальная внутривенная доза Na·ЭДТА, которую выдерживает крыса весом в 150—200 г, равна 8 мг. Благодаря тому, что ЭДТА быстро проникает в межтканевую жидкость (Foreman et al., 1953), причем в крови уже через минуту после введения остается лишь 10% введенной дозы, 8 мг ЭДТА создают в плазме крови концентрацию, равную $4 \cdot 10^{-4}$ молей на 1 л.

почки), где ионы кальция не являются решающим фактором, в полной мере проявятся различия между натриевой и кальциевой формой комплексона. Так, например, Na·ЭДТА в состоянии растворить почечные камни, в состав которых входит кальций, десорбировать со слизистой оболочки глаза или ротовой полости магний, барий и стронций, обладающие более низкой константой устойчивости комплексов с ЭДТА, нежели кальций; комплекс же Ca·ЭДТА в этих случаях, вполне естественно, не окажет эффекта.

Константы устойчивости комплексов и эффективность ЭДТА

Итак, мы принимаем, что при помощи ЭДТА возможно выведение из крови и тканей лишь тех металлов, которые обладают большей, чем кальций, $K_{уст}$ комплексов с ЭДТА.

Обменная реакция между токсическим металлом или излучателем (M) и образовавшимся в крови или введенным готовым комплексом Ca·ЭДТА должна протекать по уравнению:

$$[Ca\cdot ЭДТА]^{-2}+M^{+y} \rightleftarrows [M\cdot ЭДТА]^{-4+y}+Ca^{+2},$$

с константой равновесия, или «вытеснения» ($K_{выт}$):

$$K_{выт}=\frac{[M\cdot ЭДТА]\,[Ca^{+2}]}{[Ca\cdot ЭДТА]\,[M^{+y}]}=\frac{K_M}{K_{Ca}}=\frac{10^x}{10^{10,6}}=10^{x-10,6}.$$

В виде общего положения принимаем: чем выше $K_{выт}$ кальция из комплекса Ca·ЭДТА токсическим металлом или излучателем, тем более выражено влияние ЭДТА на выделение этого металла из организма; иначе говоря,— эффективность ЭДТА симбатна константе вытеснения кальция металлом (Семенов, 1952а).

Для подтверждения этой гипотезы мы не могли использовать имевшиеся в лаборатории данные по церию и иттрию, так как к тому времени не были известны $K_{уст}$ их комплексов с ЭДТА. Не имея под рукой радиоактивных изотопов других металлов с известными $K_{уст}$ комплексов с ЭДТА, нам пришлось для экспериментальной проверки высказанной гипотезы исходить из противного: эффективность готового комплекса металл ЭДТА должна быть в отношении данного излучателя тем меньше, чем выше $K_{уст}$ инъецируемого готового комплекса. Это давало возможность проверить гипотезу даже на металлах с неизвестными $K_{уст}$ их комплексов с ЭДТА, что являлось весьма удобным, так как мы смогли использовать в качестве индикатора Y^{90}, который, с одной стороны, благодаря резко выраженному влиянию комплексона на его поведение в организме, представлял собой чувствительный показатель реакции, а с другой,— уже был хорошо изучен в лаборатории.

Кроме радиоиттрия, мы использовали в качестве индикаторов радиосвинец (Pb^{210}) и радиокобальт (Co^{60}), а в качестве готовых комплексов, эффективность которых исследовалась в отношении указанных индикаторов,— Ca^{+2}·ЭДТА, Fe^{+2}·ЭДТА и Co^{+2}·ЭДТА с логарифмами $K_{уст}$, равными 10,6; 14,2 и 16,1, соответственно. В эти опыты был также включен комплекс Cu·ЭДТА, однако он оказался весьма токсичным: все подопытные крысы погибли в течение 10—12 часов.

Перечисленные готовые комплексы инъецировались внутрибрюшинно (по 10 мг на крысу) через 2 минуты после внутривенного введения излучателей. Животные вскрывались на 1-й и 3-й дни опыта. Полученные результаты (рис. 1 и 2) показывают:

1. Устойчивость комплекса Y·ЭДТА должна быть выше 10^{16}, так как комплекс Co·ЭДТА еще оказывает явный эффект на отложение иттрия

в органах и лежит, как предполагалось, около 10^{18}; вскоре это предположение было подтверждено (Vickery, 1952).

2. Хорошее соответствие между полученными результатами и ожидаемой зависимостью эффективности готовых комплексов от их $K_{уст}$ в отношении иттрия[1] и свинца (см. рис. 1 и 2) указывает на то, что величина $K_{уст}$ комплексов металл·ЭДТА играет основную роль в определении эффективности комплексона в выведении данного металла или излучателя из организма.

3. Отсутствие зависимости эффективности от $K_{уст}$ готового комплекса в отношении третьего исследованного в этих опытах излучателя, Co^{60}, показывает, что из высказанных выше положений имеются исключения. Это указывает на то, что с любыми физико-химическими формулировками и константами надо обращаться очень осторожно, когда речь идет о такой сложной с физико-химической точки зрения системе, как организм.

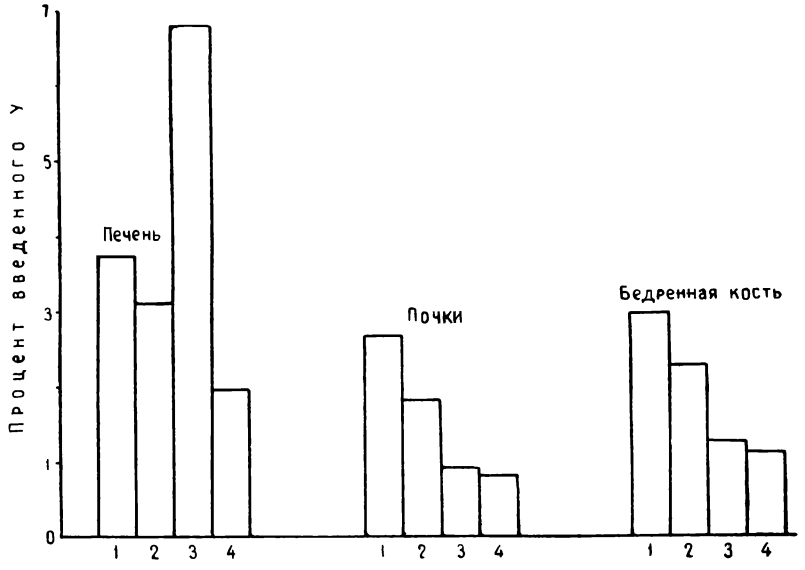


Рис. 1. Влияние комплексов ЭДТА на отложение иттрия в органах крысы.
1 — контроль; *2* — Co·ЭДТА; *3* — Fe·ЭДТА; *4* — Ca·ЭДТА.

Дело в том, что приводимые нами $K_{уст}$ комплексов ЭДТА с металлами действительны только в случае, когда в системе совершенно отсутствуют вещества, могущие обусловить химические или физические (например, адсорбцию) процессы с тем или иным участником равновесной системы металл-комплексон. Благодаря тому, что ЭДТА не подвергается в организме никаким изменениям и образуемые им комплексы с металлами исключительно устойчивы, вследствие чего реакционная способность последних резко снижена, в большинстве случаев, как мы видим из излагаемого материала, получаемые результаты хорошо соответствуют ожиданию, и симбатность эффективности ЭДТА константам устойчивости комплексов с металлами сохраняется.

В ряде случаев, однако, как например для малой эффективности в отношении меди (Zimdahl et al., 1954) и железа (Wishinsky et al., 1953), высо-

[1] Сотрудники нашей лаборатории (Кач и Борн, 1951) показали, что при добавлении к вводимому раствору иттрия даже незначительных количеств железа наблюдается повышение отложения иттрия в печени. В нашем случае такое влияние оказывает железо (см. рис. 1), вытесняемое из комплекса Fe·ЭДТА.

кой токсичности комплекса Cu·ЭДТА, нам приходится искать дополнительные объяснения, что зачастую представляется весьма трудным, ввиду наличия в организме большого количества конкурирующих катионов и биокомплексонов, а также окислителей и восстановителей, каждый из которых способен в той или иной степени оказать влияние на взаимоотношения между интересующими нас металлом и комплексоном.

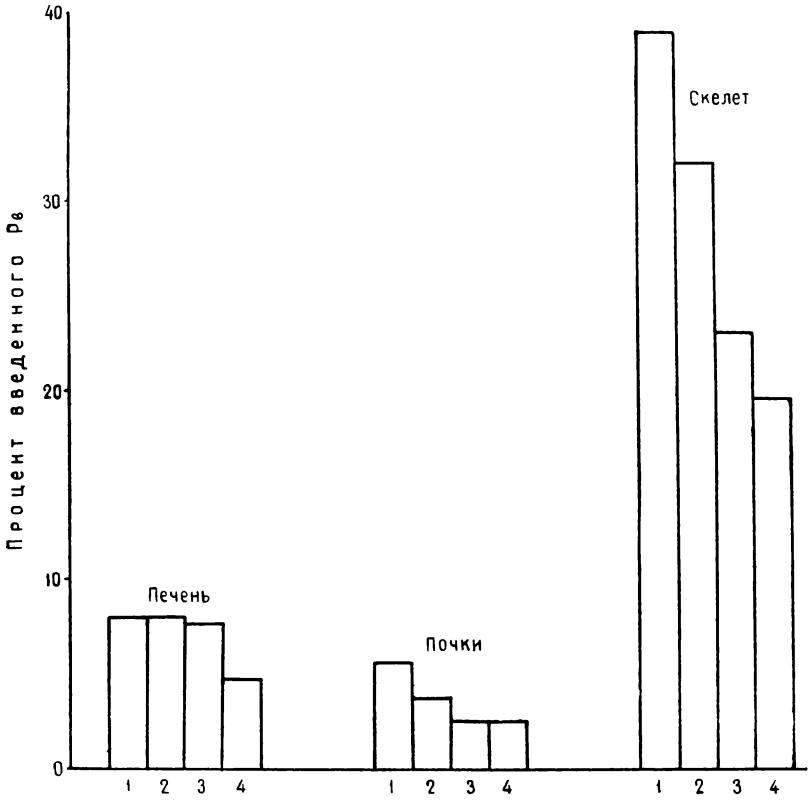


Рис. 2. Влияние комплексов ЭДТА на отложение свинца в органах крысы.
1 — контроль; *2* — Co·ЭДТА; *3* — Fe·ЭДТА; *4* — Ca·ЭДТА.

В частности, весьма вероятна успешная конкуренция за кобальт биокомплексонов. Исключительная способность его образовывать всевозможные комплексы, как например высокоустойчивые аммиакаты, хорошо известна. Возможно, что быстрое выделение его из организма в норме как раз и обусловлено способностью давать биокомплексы.

Значение физико-химического состояния металла в организме

Установленная в лаборатории зависимость эффективности ЭДТА от срока его применения (Семенов и Трегубенко, статья в настоящем сборнике) указывает на то, что наиболее доступной для комплексона является доля металла, еще не фиксированная в органах и тканях, то есть доля, находящаяся в крови и межтканевой жидкости. Степень доступности разных фракций этой доли металла, однако, весьма различна.

Вполне естественно, что наиболее доступной для ЭДТА является ионно-дисперсная и молекулярно-дисперсная форма металла. Грубодисперсные частицы (полимеризаты гидроокиси металла) значительно менее доступны

для комплексона. Опыт в пробирке показывает, что для растворения таких коллоидоподобных частиц требуется значительное время и большой избыток комплексона; действие последнего сводится, прежде всего, к постепенному раздроблению частиц гидроокиси, а затем комплексованию с катионом металла. В условиях организма значительно меньшая доступность грубодисперсной фракции металла хорошо демонстрируется опытом с весомыми количествами его — 0,5 мг стабильного иттрия, меченного радиоиттрием (Семенов и Борисова, 1951). В то время как инъекция ЭДТА через 10 минут после внутривенного введения невесомых количеств радиоиттрия повышает выделение его из организма с 20 до 75%, в случае весомых количеств иттрия даже гораздо более ранняя (через 1 минуту) инъекция комплексона оказывает едва заметный эффект (табл. 4).

Таблица 4

Влияние ЭДТА на отложение в органах крысы невесомых и весомых количеств иттрия (% введенного Y).

Органы	Невесомые количества иттрия		Весомые количества иттрия	
	Контроль	ЭДТА	Контроль	ЭДТА
Печень	5,63	2,85	60,85	44,70
Селезенка	0,30	0,22	5,83	4,33
Почки	4,25	0,87	1,15	0,84
Скелет	40,80	9,53	11,80	9,60
Тушка	28,50	11,84	13,20	15,40
Итого	79,50	25,30	92,80	74,90

Дело здесь, конечно, не в недостатке комплексона, так как расчет показывает, что 8 мг ЭДТА, которые вводились крысе, по молярности в 4 раза превышают 0,5 мг инъецированного иттрия. Кроме того, при предварительном смешивании в шприце этих же количеств ЭДТА и иттрия, до 92% последнего выводится из организма в течение первых суток, а характер распределения по органам оставшейся доли идентичен таковому невесомых количеств излучателя (Семенов и Борисова, 1951).

Таким образом, причину меньшей эффективности ЭДТА в отношении весомых количеств иттрия надо искать в образовании грубодисперсных частиц последнего в крови. Образование таких грубодисперсных частиц при повышении весомости инъецируемого металла и обусловленное этим повышенное отложение его в органах ретикуло-эндотелиальной системы было установлено в лаборатории в целом ряде опытов (Кач, Семенов и Борн, 1949; Семенов, Кач и Борн, 1949; Кач и Борн, 1951).

Итак, надо принять, что образование в крови грубодисперсных коллоидоподобных частиц металла делает его менее доступным для комплексона, так как процесс растворения гидроокисей, включающий предварительную пептизацию (размельчение) их, идет очень медленно, а за это время органы ретикуло-эндотелиальной системы, в основном печень и селезенка, успевают «выхватить» из кровотока значительную долю грубодисперсных частиц металла. Показателем того, что растворение комплексоном грубодисперсных частиц металла в крови протекает через пептизацию, может служить несколько повышенное, под влиянием ЭДТА, отложение весомого иттрия в мягких тканях крысы (см. табл. 4 в графе «тушка»), где, как известно, локализуется более мелкая фракция металла. Не является ли это же причиной повышенного, под влиянием ЭДТА, отложения в скелете церия, который образует гидроокиси в крови даже будучи введенным в невесомых количествах?

Из вышесказанного видно, что выпадение гидроокиси металла в крови, наряду с прочими причинами, о которых будет сказано ниже, играет существенную роль в определении эффективности ЭДТА при раннем его применении. Следует подчеркнуть — именно при раннем применении, так как после наступления равновесия между концентрациями металла в тканях и жидкостях организма, в крови и межтканевой жидкости должны находиться лишь ионогенная и биокомплексная (включая связанный белками, а также форменными элементами крови металл) формы металла, с которыми ЭДТА должен легко образовывать комплексные соединения. В этом случае факторами, определяющими эффективность комплексона, являются устойчивость образуемых комплексов, в также скорость комплексообразования.

Отложившаяся в тканях доля металла, как следует из данных по позднему применению ЭДТА, в общем мало доступна для комплексона: заметное снижение содержания иттрия, церия или плутония достигается лишь многократными инъекциями ЭДТА. Особенно малодоступным является металл, депонированный в костной ткани; из этого общего положения имеются некоторые исключения. Так, например, при помощи ЭДТА плутоний выводится успешнее из скелета, нежели из печени и других мягких органов (Трегубенко, 1955). Вполне возможно, что плутоний не является единственным исключением; к этой группе, вероятно, впоследствии будут отнесены и другие металлы, сходные с плутонием по своему обмену в организме.

Устойчивость и распад комплексов металл ЭДТА в организме

Во внутрикомплексном соединении с ЭДТА металл полностью теряет свой заряд, а вместе с ним и присущие ему токсические свойства. Так, например, ежедневное внутрибрюшинное введение по 20 и 40 мг Pb·ЭДТА на 1 кг веса кролика в течение 105 дней не вызывает симптомов отравления (Bauer et al., 1952); Ca·ЭДТА в 100, а Ni·ЭДТА в 70 раз менее токсичны, чем катионы соответствующих металлов (Hardy, 1953). Это указывает на то, что данные комплексы лишь в очень незначительной степени диссоциируют в условиях организма.

Наиболее точным количественным методом определения стойкости комплекса металл·ЭДТА в условиях организма является изучение поведения инкорпорированного готового комплекса, меченного по металлу его радиоактивным изотопом. Проведенные нами в этом направлении опыты дали весьма интересные результаты, с помощью которых можно глубже проникнуть во взаимоотношения комплексонов и металлов в организме.

Так, в первом опыте 4 группам крыс (по 3 животных в каждой) вводились внутривенно растворы (pH=6—6,5), содержавшие по 0,177 мг иттрия в виде нитрата, причем к 2, 3 и 4-му растворам добавлялось по 1, 4 или 8 мг ЭДТА, соответственно. Таким образом, три последних раствора содержали по молярности избыток комплексона по отношению к иттрию в 1,25; 5 и 10 раз, соответственно. Животные умерщвлялись через 24 часа и определялось содержание иттрия в органах, а также в моче и кале.

Казалось бы, что такой комплекс, как Y·ЭДТА, с $K_{уст} = 10^{18}$, введенный внутривенно, должен, не распадаясь, полностью выделиться из организма в течение первых суток — срок, за который около 98% ЭДТА покидает организм. Однако, как видно из табл. 5, даже при 10-кратном избытке ЭДТА в организме крысы задерживается около 8% введенного металла. Учитывая, что к этому сроку, по данным Формана (Foreman, 1953), содержание ЭДТА в органах значительно ниже (табл. 5), надо принять, что некоторая доля комплекса Y·ЭДТА распадается в организме; при этом сте-

Таблица 5

Содержание в органах и выделениях крыс весомого иттрия, введенного в смеси с возрастающими количествами ЭДТА, % баланса

Органы и выделения	Молярное отношение ЭДТА к иттрию				Содержание ЭДТА
	0	1,25	5	10	
Печень	60,9	0,81	0,32	0,25	0,05
Почки	2,1	0,94	0,45	0,35	0,27
Скелет	13,7	6,50	5,10	4,10	0,12
Тушка	20,7	8,55	4,80	3,23	1,37
Моча	0,6	81,10	87,20	90,00	94,56
Кал	2,0	2,10	2,13	2,07	3,63*

* Кал + содержимое кишечника (данные Формана, 1953).

пень распада его, как видно из таблицы, тем больше, чем меньше заданный избыток ЭДТА.

Полученные в этом опыте результаты позволяют сделать некоторые выводы относительно причин распада данного комплексного соединения.

С учетом разведения в жидкостях организма избыток ЭДТА в отношении иттрия при наименьшей дозе комплексона составляет 1×10^{-5} моль/л, что недостаточно для связывания меди, железа (3-валентного) и свинца крови, обладающих более высокими $K_{уст}$, а потому и могущими вытеснять иттрий из его комплекса с ЭДТА. Как видно, это вытеснение достигает при наименьшей концентрации комплексона значительной степени: в организме крысы задерживается до 17% введенного иттрия.

В целях более подробного изучения данного вопроса, мы поставили второй опыт, но уже с невесомыми количествами излучателя (для получения более отчетливого вытеснения) и значительно меньшими концентрациями ЭДТА.

Результаты этих опытов, сведенные в табл. 6, показывают, что при концентрации ЭДТА в плазме крови в 5×10^{-5} и 5×10^{-7} молей (с учетом разведения в жидкостях организма) еще наблюдается резко повышенное выделение иттрия с мочой и значительно пониженное отложение в организме, что означает лишь частичное вытеснение его из комплекса.

Таблица 6

Содержание в органах и выделениях крыс невесомого иттрия, введенного в смеси с разными количествами ЭДТА, % баланса

Органы и выделения	Концентрация ЭДТА на 1 л плазмы, моль			
	0	5×10^{-9}	5×10^{-7}	5×10^{-5}
Печень	6,52	6,91	2,00	0,58
Почки	1,96	2,50	0,75	0,40
Скелет	66,90	61,20	19,20	10,45
Тушка	9,10	14,70	10,00	13,30
Моча	11,48	10,65	62,50	69,95
Кал	4,04	4,04	5,55	5,32

На основании этих данных, можно предположить, что железо и медь не играют существенной роли в вытеснении иттрия из его комплекса с ЭДТА. Возможно, что это объясняется малой скоростью процесса замещения железом другого металла (Schwarzenbach et al., 1954) и нестойкостью ком-

плекса Cu·ЭДТА в организме. Это предположение согласуется с малой эффективностью ЭДТА в выведении данных металлов из организма.

При концентрации ЭДТА в 5×10^{-9} поведение невесомого иттрия не отличается от его поведения у контрольных крыс. Это указывает на то, что он полностью вытесняется из комплекса. При такой концентрации комплексона несомненна роль свинца, а также, по закону действия масс, и цинка в вытеснении иттрия. Высокая эффективность ЭДТА в их выведении из организма говорит за то, что эти металлы способны легко и быстро реагировать с ним.

Интерпретируя полученные в этих опытах данные, мы остановились лишь на одном механизме, играющем, как нам кажется, основную роль в процессе распада инкорпорированного готового комплекса. Это — вытеснение исследуемого излучателя естественно присутствующими в организме катионами. Учитывая, однако, сложность внутренней среды организма как с биохимической, так и с физико-химической точек зрения, нельзя игнорировать другие, не только мыслимые, но и определенно играющие известную роль в данном процессе механизмы: конкуренция биокомплексонов за исследуемый излучатель, сорбция свободной (стоящей в равновесии с комплексной формой) доли его на биологически активных поверхностях и др[1].

Несомненно, что для разных комплексных соединений удельный вес каждого из этих механизмов будет различен. Нам кажется, что исследования в этом направлении помогут выявить основные факторы, определяющие поведение металлов в организме.

В заключение нам хотелось бы привести данные одного опыта, которые указывают на значение срока пребывания комплексного соединения в организме и тем самым заставляют строго учитывать этот фактор при проведении сравнительных исследований с комплексонами, скорость выделения которых из организма различна.

В упомянутом опыте мы вводили 8 нефрэктомированным крысам невесомые количества радиоиттрия внутривенно, а через 2 минуты половине из них инъецировали по 8 мг ЭДТА, также внутривенно. Если бы образовавшийся в организме комплекс Y·ЭДТА, который при тех же условиях у нормальных крыс выделяется в течение суток до 60—80% с мочой, не распадался, то он должен был бы циркулировать в жидкостях организма (в крови и межтканевой жидкости). Однако, как показывают результаты, сведенные в табл. 7, к 24-му часу содержание иттрия в печени и скелете крыс, получивших ЭДТА, практически совпадает с контролем ($P = 0{,}45$). Такое характерное для невесомого иттрия распределение указывает на почти полный распад комплекса Y·ЭДТА. Лишь относительно небольшая доля излучателя продолжает циркулировать в комплексной форме, на что указывает статистически вполне достоверно ($P \ll 0{,}0002$) повышенное, по сравнению с контролем, содержание его в крови, а также обусловленное этим более высокое содержание в мышцах и селезенке.

Специфическое для иттрия накопление в костной ткани, несмотря на присутствие ЭДТА, не может быть объяснено афинитетом к ней самого комплекса Y·ЭДТА. Это противоречило бы твердо установленным фактам быстрого выведения излучателя из организма при наличии почек и отсутствии у ЭДТА сродства с какой-либо тканью.

---

[1] Комплексные соединения даже сильно основных металлов с ЭДТА не должны в заметной степени подвергаться гидролизу при pH организма. Однако, если речь идет о менее мощных комплексонах, то приходится и этот процесс иметь в виду, как возможную причину распада инкорпорированного комплексного соединения. Наконец, не надо забывать, что сам комплексон может подвергаться расщеплению в организме, как это установлено для ГМФ.

Таблица 7

Влияние ЭДТА на содержание невесомого радиоиттрия в органах нефрэктомированных крыс, % введенного

Органы	Контроль	ЭДТА	$t_{(6)}$*	P**
Кровь	0,16±0,03	3,33±0,28	11,23	≪0,0002
Печень	6,46±0,39	6,10±0,22	0,81	0,450
Селезенка	0,19±0,01	0,64±0,11	3,90	0,008
Мышцы	2,84±0,64	8,26±0,95	4,76	0,003
Скелет	66,30±5,96	60,40±3,97	0,82	0,450

* Критерий значимости по Стюденту при 6 степенях свободы;
** P — вероятность того, что различия между обеими группами случайны.

По-видимому, в нашем опыте, несмотря на значительный избыток ЭДТА, имело место вытеснение иттрия из комплекса, причем необходимые для этого количества металлов мобилизовались из их депо в организме. Возможно, что длительное пребывание комплекса в организме позволило и железу сыграть значительную роль в вытеснении иттрия.

Определенная роль, несомненно, принадлежит также биокомплексонам и костной ткани, как сорбенту, нарушающим равновесие системы излучатель·ЭДТА.

Таким образом, как мы видим, даже столь устойчивый в условиях организма комплекс, как Y·ЭДТА, частично распадается. Вполне естественно, что менее стойкие комплексы будут распадаться в организме в еще большей степени. Поэтому кажется странным удивление Харта и Ласло (Hart a. Laszlo, 1953) по поводу того, что выделение с мочой введенного в индикаторных количествах комплекса La·ЭДТА незначительно отличалось от выделения хлористого лантана, тогда как одновременная внутривенная инфузия массивных доз Ca·ЭДТА резко повышала его выделение. Правда, из указания упомянутых авторов, что человеку вводилась внутривенно индикаторная доза в 200 μCu La^{140} в виде комплекса с ЭДТА, трудно решить, имелся ли во вводимом растворе некоторый избыток комплексона или же лантан и ЭДТА находились в эквимолярном соотношении. Во всяком случае, если избыток комплексона имелся, то, конечно, он был незначительным; иначе выделение лантана с мочой было бы явно повышено. Учитывая гораздо меньшую $K_{уст}$ комплекса La·ЭДТА, в свете только что изложенного, полученным этими авторами результатам удивляться не приходится. Этих результатов надо было ожидать и они вполне закономерны.

3. МЕХАНИЗМ ДЕЙСТВИЯ ЭДТА НА ОРГАНИЗМ

На основании физико-химической концепции механизма действия ЭДТА, реакции организма на его введение должны быть обусловлены связыванием и выведением биологически важных катионов. Это должно повести к нарушению тех систем организма, в нормальной жизнедеятельности которых данные катионы принимают активное участие.

Можно было бы ожидать серьезных биохимических сдвигов, подавления ферментных систем, а при длительном применении ЭДТА и морфологических изменений в тканях организма.

Проведенные в лаборатории исследования морфологии крови, костного мозга и внутренних органов крыс, получавших ежедневные инъекции ЭДТА в течение двух месяцев (Семенов, 1953), не выявили, однако, каких-либо нарушений.

По-видимому, ЭДТА, если и оказывает, то лишь весьма незначительное влияние на те ферментные системы, которые ответственны за процессы кро-

ветворения. Высокая токсичность комплекса Cu·ЭДТА, о чем выше было уже сказано, слабая эффективность ЭДТА в выведении меди (Zimdahl et al., 1954) и кобальта (Семенов и Трегубенко, статья в настоящем сборнике; Семенов, 1952 а) из организма указывают на то, что соединения этого комплексона с двумя упомянутыми металлами нестойки в условиях организма. На основании этого можно считать, что ферменты, в активной группе которых содержится Cu или Co, не будут подавляться ЭДТА. Что касается железа, которое принимает столь близкое участие в процессах кроветворения и в функции эритроцитов, то, хотя ЭДТА и повышает выделение его из организма (Wishinsky et al., 1953), однако резервы железа в тканях настолько значительны, что даже многократное применение комплексона едва ли может повести к заметному обеднению организма этим металлом. Следует добавить, что ЭДТА не проникает через строму эритроцитов (Foreman, 1953).

Биохимические исследования крови показывают, что натриевая форма ЭДТА вызывает временное падение уровня кальция (длительность гипокальцемии около 40—50 минут) и липоидной фракции фосфора, повышение концентрации холестерина и кислоторастворимой фракции фосфора.

Кальцепривным эффектом Na.ЭДТА хорошо объясняется наблюдаемое при его инъекции падение кровяного давления, а при больших дозах — шок, тетанический приступ и, наконец, смерть. Сюда же нужно отнести и понижение свертываемости крови.

Интересно отметить, что, несмотря на значительное выведение кальция из организма, даже многократные (ежедневно в течение 2 месяцев) инъекции Na·ЭДТА не ведут к заметной декальцинации скелета у крыс (Семенов, 1953). По-видимому, это объясняется компенсаторным улучшением усвояемости организмом кальция пищи. Если это так, то влияние ЭДТА выражается в повышении обмена кальция в организме.

Инъекция Ca·ЭДТА, как и следовало ожидать, не вызывает перечисленных выше нарушений, благодаря чему этот комплекс значительно менее токсичен и может быть введен в кровь в гораздо больших количествах.

Из реакций, вызываемых как натриевой, так и кальциевой формами ЭДТА, известны: длительное (в течение нескольких часов) снижение фильтрации в клубочках почек с некоторым понижением реабсорбции воды (Трегубенко, 1952), а также падение активности протромбина (Wishinsky et al., 1953). И. П. Трегубенко считает, что установленная ею реакция почек обусловлена связыванием ионов железа комплексоном, что приводит к уменьшению абсолютного количества крови, протекающей в единицу времени через почки, вследствие сужения капилляров клубочков.

При местном (подкожном, внутримышечном) введении Na·ЭДТА вызывает раздражение тканей и кровоизлияния. При введении его в мочевой пузырь или в лоханку почки с целью растворения почечных камней, содержащих кальций, наблюдается местное раздражение слизистой оболочки, что Киссин и Нательсон (Kissin a. Natelson, 1950) объясняют связыванием ионов магния в нервных окончаниях. Если это действительно так, то можно было бы использовать готовый комплекс Mg.ЭДТА, который не будет вызывать раздражения и вместе с тем должен растворять почечные камни, ввиду большего сродства кальция с ЭДТА.

Из приведенных данных и их объяснения мы видим, что единственной резкой реакцией организма на введение ЭДТА в виде натриевой соли является гипокальцемия, с характерным для этого состояния синдромом. Кратковременность гипокальцемии объясняется быстрой мобилизацией новых порций кальция из депо в кровь. При медленном внутривенном введении натриевой соли ЭДТА, поступающий из тканей в кровь в процессе

восстановления нарушенного динамического равновесия кальций предотвращает развитие кальцепривной реакции. Таким образом удается ввести в организм значительные количества Na.ЭДТА.

Итак, применение в клинике комплекса Ca.ЭДТА, не обладающего кальцепривным эффектом, несомненно, более целесообразно, так как эффективность его в выведении находящейся в крови доли металлов или излучателей идентична эффективности натриевой соли ЭДТА. Однако, как мы уже отметили, в отношении мобилизации, по крайней мере, некоторых металлов (иттрий, церий, а также, очевидно, и свинец) из скелета Na·ЭДТА значительно более эффективен, что объясняется дополнительной мобилизацией их в процессе декальцинирования костной ткани. По этим соображениям, натриевая соль ЭДТА должна быть предпочтена в ряде случаев комплексу Ca·ЭДТА.

ВЫВОДЫ

1. Механизм действия комплексонов типа ЭДТА как на выделение стабильных или радиоактивных металлов из организма, так и на организм заключается в связывании металлов в хорошо растворимые комплексы, которые быстро выделяются через почки.

2. Комплексон, поступивший в кровь и межтканевую жидкость, образует с ионогенной фракцией металла комплексы, в которых катионы теряют свой заряд и становятся физико-химически и биологически неактивными, благодаря чему теряют способность характерного для них накопления в тканях. Комплексон разрывает связь металла с белками крови и частично, а то и полностью, растворяет образованные им труднорастворимые соединения (гидроокиси, фосфаты), десорбирует металл с поверхности клеток.

Образовавшийся комплекс (металл-комплексон), благодаря хорошей растворимости и малому молекулярному весу, легко проникает через почечный барьер, выделяясь с мочой. Нарушенное вследствие этого динамическое равновесие концентраций металла в тканях и жидкостях организма вызывает поступление новых «порций» металла в кровь, чем, наряду с непосредственным извлечением его из тканей комплексоном, обусловлено понижение содержания металла в мягких органах и в скелете. В случае Na·ЭДТА, к этому добавляется декальцинирующий процесс, что ведет к дополнительной мобилизации из скелета металлов, обмен которых связан с обменом кальция в костной ткани.

3. Используя принцип комплексообразования, возможно повысить выделение из организма лишь тех катионов, константа устойчивости комплексов которых с применяемым комплексоном выше, чем у кальция.

4. Эффективность комплексона в выведении катионов из организма определяется: величиной их константы вытеснения кальция, устойчивостью комплекса в биологической среде, физико-химическим состоянием металла в крови и в тканях, скоростью процесса комплексообразования.

5. Реакция организма на введение комплексона типа ЭДТА обусловлена в основном кальцепривным эффектом. Связывание других катионов не ведет к столь резкой реакции.

6. Комплекс Ca.ЭДТА не обладает кальцепривным эффектом, вследствие чего он гораздо менее токсичен, однако эффективность его в выведении из скелета металлов и излучателей, обмен которых связан с обменом кальция в костной ткани, значительно меньше.

ЛИТЕРАТУРА

Кач А. З. и Борн Г. И. Опыты по влиянию весовой дозы на поведение иттрия в организме. Отчет за 1951 г. Фонды Урал. фил. АН СССР, Свердловск.

Кач А. З., Пани Г. Э. и Трегубенко И. П. Опыты по влиянию этилендиаминтетраацетата на поведение некоторых радиоизотопов в организме. Отчет за 1951 г. Фонды Урал. фил. АН СССР, Свердловск.

Кач А. З., Семенов Д. И. и Борн Г. И. Изучение зависимости распределения некоторых элементов в организме от введенной весовой дозы. 2-е сообщение. Опыты с невесомым ураном-X. Отчет за 1949 г. Фонды Урал фил. АН СССР, Свердловск.

Семенов Д. И. Механизм действия комплексонов на организм. Отчет за 1952 г. (а) Фонды Урал. фил. АН СССР, Свердловск.

Семенов Д. И. Влияние комплексных соединений ЭТДА на поведение иттрия в организме. Отчет за 1952 г. (б). Фонды Урал. фил. АН СССР, Свердловск.

Семенов Д. И. Влияние ЭДТА на поведение свинца и висмута в организме. Отчет за 1952 г. (в) Фонды Урал. фил. АН СССР, Свердловск.

Семенов Д. И. Эффективность комплексонов в опытах по изгнанию из организма излучателей при позднем длительном применении их. Отчет за 1953 г. Фонды Урал. фил. АН СССР, Свердловск.

Семенов Д. И. и Борисова Н. Д. Влияние этилендиаминтетраацетата натрия на поведение иттрия в организме. Отчет за 1951 г. Фонды Урал. фил. АН СССР, Свердловск.

Семенов Д. И., Кач А. З. и Борн Г. И. Исследование зависимости распределения некоторых элементов в организме от введенной весовой дозы. 1-е сообщение. Опыты со свинцом. Отчет за 1949 г. Фонды Урал. фил. АН СССР, Свердловск.

Трегубенко И. П. Распределение плутония в организме и методы экспериментального воздействия на темп его выделения. Канд. диссертация. М., Ин-т биофизики АМН СССР, 1955.

Трегубенко И. П. Влияние этилендиаминтетраацетата на функции почек. Отчет за 1952 г. Фонды Урал. фил. АН СССР.

Семенов Д. И. и Трегубенко И. П. Влияние комплексонов на поведение металлов и излучателей в организме. II. Этилендиаминтетраацетат. Статья в настоящем сборнике.

Bauer R. O., Rullo F. R., Spooner Ch., Woodman E. Acute and Subacute Toxicity of EDTA Salts. Fed. Proc. 1952, 11, part I, 321.

Bril K., Krumholz P. The Polar graphic Determination of Relative Formation Constants of Metal Complexes of Ethylenediaminetetraacetic Acid. J. Phys. Chem. 1954, 57. 874.

Cabell M. I. The Complexes Formed by Thorium and Uranyl Ions with Complexones. Analyst. 1952, 77, 859.

Foreman H., Vier M., Magee M. The Metabolism of C^{14}-labeled Ethylenediaminetetraacetic Acid in the Rat. J. Biol. Chem. 1953, 203, 1045.

Hardy H. L. Use of Calcium Ethylenediaminetetraacetate in Treating Heavy-Metal Poisoning. Arch. Ind. Hyg. Occup. Med. 1953, 7, 137

Hart H., Laszlo D. Modification of the Distribution and Excretion of Radio-Isotopes by Chelating Agents. Science, 1953, 118, 24.

Joseph N. R. The Dissociation Constants of Organic Calcium Complexes. J. Biol. Chem. 1946, 164, 529.

Kissin B., Natelson S. Chelating Agents and Urinary Calculi. Science, 1950, 112, 367.

Schwarzenbach G., Ackermann H. Komplexone V. Die Äthylendiamintetraessigsäure. Helv. Chim. Acta 1947, 30, 1798.

Schwarzenbach G., Ackermann H., Ruckstuhl P. Komplexone XV. Neue Derivate der Iminodiessigsäure und ihre Erdalkalikomplexe. Helv. Chim. Acta 1949, 32, 1175.

Schwarzenbach G., Freitag E. Komplexone XIX. Die Bildungskonstanten von Schwermetallkomplexen der Nitrilo-triessigsäure. Helv. Chim. Acta 1951, 34, 1492.

Schwarzenbach G., Freitag E. Komplexone XX. Stabilitätskonstanten von Schwermetallkomplexen der Äthylendiamin-tetraessigsäure. Helv. Chim. Acta 1951, 34, 1503.

Schwarzenbach G., Gut R. und Anderegg G. Komplexone XXV. Die polarographische Untersuchung von Austauschgleichgewichten. Neue Daten der Bildungskonstanten von Metallkomplexen der Äthylendiamin-tetraessigsäure und der 1, 2-Diaminocyclohexan-tetraessigsäure. Helv. Chim. Acta 1954, 37, 937.

Vickery R. C. Ion—Exchange Elution Series. Nature 1952, 170, 665.

Van Wazer I. R., Campanella D. A. Structure and Properties of the Condensed Phosphates. IV. Complex Ion Formation in Poliphosphate Solutions. J. Amer. Chem. Soc. 1950, 72, 655.

Wishinsky H., Weinberg T., Prevost E., Burgin B., Miller M. Ethylenediaminetetraacetic Acid in the Mobilization and Removal of Iron in a Case of Hemochromatosis J. Lab. a. Clin. Med. 1953, 42, 550.

Zimdahl W. T., Hyman I., Stafford W. F. The Effect of Drugs upon the Copper Metabolism in Hepatolenticular Degeneration and in Normal Subjects. J. Lab. Clin. Med. 1954, 43, 774.

ВЛИЯНИЕ КОМПЛЕКСОНОВ НА ПОВЕДЕНИЕ МЕТАЛЛОВ И ИЗЛУЧАТЕЛЕЙ В ОРГАНИЗМЕ

II. ЭТИЛЕНДИАМИНТЕТРААЦЕТАТ

Д. И. СЕМЕНОВ и И. П. ТРЕГУБЕНКО

ВВЕДЕНИЕ

Как известно, терапия при отравлении металлами складывается из предотвращения резорбции их из места поступления в организм, борьбы с резорбированной долей и симптоматического лечения. Борьба с резорбированной в кровь долей металлов приобретает исключительно важное значение в связи с тем, что, с одной стороны, мы не в состоянии полностью предотвратить всасывание их из желудочно-кишечного тракта и вообще не располагаем методами снижения резорбции их из легочной ткани, а с другой стороны, в профессиональных условиях накопление в организме токсических металлов происходит обычно постепенно, исподволь, ставя нас уже перед совершившимся фактом; не надо забывать и о возможности непосредственного попадания металла в подкожную клетчатку или мышцы при случайных ранениях, откуда он легко резорбируется.

Большинство тяжелых металлов присутствует в организме в микроколичествах. Ежедневно, в основном с пищей, в организм поступают новые порции тяжелых металлов в виде простых или комплексных солей, неодинаково растворимых и в разной степени всасывающихся из кишечника. Резорбировавшаяся доля металла частично откладывается в тканях, частично же продолжает циркулировать, будучи связана форменными элементами и белками крови или же находясь в ионогенном состоянии. Поскольку это не вызывает нарушений нормальной жизнедеятельности организма, а многие из металлов, как например медь, цинк, кобальт, марганец, выполняют даже важные биологические функции, будучи связаны с ферментами, мы говорим о норме.

Часто, как например на производстве, в организм могут поступать избыточные количества металлов, и хотя до известных пределов это может протекать бессимптомно, при таких обстоятельствах возникает двоякая опасность. Во-первых, с течением времени в жидкостях и тканях организма концентрация данного элемента может достичь токсического уровня, что поведет к хроническим нарушениям функций органов. Во-вторых, как известно, значительная доля тяжелых металлов откладывается преимущественно в скелете в труднорастворимой, а следовательно, химически и биологически неактивной, другими словами, нетоксичной форме. При некоторых биохимических сдвигах в организме (например, при изменении кислотно-щелочного равновесия) растворимость этой доли металла может резко

повыситься, вследствие чего быстро создается токсическая концентрация ионов элемента в жидкостях организма с острым проявлением симптомов отравления (вспышки).

Острые отравления имеют место при поступлении в организм и всасывании относительно больших количеств металла.

Исходя из этого, борьба с токсическим агентом может проводиться двумя путями: переведением ионов металла в труднорастворимые соединения (например, сульфиды), усиленно отлагающиеся в тканях, или, наоборот, повышением выделения металла из организма.

Первый метод надо считать паллиативным ввиду возможного в дальнейшем, как мы уже указали, растворения отложившихся в тканях соединений. Применение его оправдывалось лишь постольку, поскольку имевшиеся до недавнего времени в распоряжении терапевта препараты и процедуры для мобилизации металлов из крови и из органов-депо обладали рядом существенных недостатков. Прежде всего, для выведения заметных количеств металла приходилось применять огромные дозы таких препаратов, как соединения иода, серы, минеральных кислот и оснований, витамина Д или гормона паращитовидных желез, что вело к значительным побочным явлениям. Затем все эти препараты, а также применявшиеся физиотерапевтические процедуры (диатермия, облучение и пр.) мобилизовали металл из органов-депо в кровь в ионогенном состоянии, что давало ему возможность вновь вступать в характерные для него соединения, в том числе и нерастворимые, то есть опять в значительной доле своей откладываться в тканях. Поэтому для достижения заметного выделения металла необходимо было мобилизовать в кровь большие количества его, что приводило к вспышкам острых симптомов отравления.

Применение коллоидов в этом смысле более перспективно, однако действие их ограничивается лишь циркулирующей в крови ионогенной фракцией токсического агента и не затрагивает непосредственно основную долю, фиксированную в тканях.

В последние годы в токсикологии все большее значение стал приобретать новый, значительно более опасный токсический агент—радиоактивные элементы и радиоактивные изотопы металлов. Испускаемые ими α-, β-частицы и γ-кванты настолько биологически активны[1], что остро токсические дозы их для организма на один, а то и более порядков величин ниже токсических доз стабильных изотопов металлов (исключение представляет уран, химическая токсичность которого преобладает над его радиотоксичностью).

Поскольку в основе токсического действия излучателей лежит не химический фактор, который, как мы видели, может быть подавлен переведением металла в нерастворимое состояние, а физический, методы терапии, способствующие повышенному отложению их в тканях, не только бессмысленны, но и вредны, так как в этом случае соответствующие ткани, а вместе с ними и весь организм будут получать более высокую дозу излучения; единственно рациональным в этом случае является быстрейшее выведение радиоактивного вещества из организма. Ввиду того, что по своим физико-химическим свойствам изотопы данного металла не отличаются один от другого, для выведения радиоактивных изотопов могут быть применены те же препараты, что и для стабильных. Более того, поскольку излучатели представляют опасность для организма даже в ничтожных, не проявляющих

---

[1] Попадание внутрь организма крысы около 10^{-4} Cu β-излучателя, или около 10^{-5} Cu α-излучателя на 1 кг веса тела вызывает хроническую лучевую болезнь с поражением внутренних органов и возникновением опухолей. В 10 раз более высокие дозы ведут к развитию острых симптомов и гибели в течение 1—2 месяцев. Для человека, учитывая значительно более высокую радиочувствительность его, соответствующие дозы на 1—2 порядка величин ниже.

еще химической токсичности количествах, то для мобилизации их в кровь в целях повышения выделения могут быть без ущерба для организма применены любые из перечисленных выше препаратов или процедур. При этом, однако, остается в силе малая их эффективность, для усиления которой необходимы массивные дозы препаратов, что, как мы видели, небезразлично для организма.

Итак, выведение из организма токсического агента при отравлении излучателями — единственный, а при отравлении стабильными изотопами — наиболее желательный метод борьбы. Вопрос упирается лишь в отыскание наиболее эффективных для этого средств.

В принципе, необходимо было отыскание таких препаратов, которые не только мобилизовали бы металл из органов и тканей, но и «маскировали» бы его в крови, лишая металл характерных для него свойств и тем самым предотвращая новое отложение его и химическую токсичность. Таким условиям должны были бы отвечать комплексоны и то те из них, которые способны давать с металлами хорошо растворимые внутрикомплексные соединения, в которых катион металла полностью деионизирован. Попытки применения таких комплексонов, однако, не сразу увенчались успехом.

Впервые применив для лечения свинцовых отравлений лимоннокислый натр, Об и сотрудники (Aub et al., 1926) отметили незначительное повышение выделения металла, не превышавшее выделение его под влиянием хлористого аммония или бикарбоната натрия. Лишь после того, как Кити и Летонов (Kety a. Letonoff, 1941) сообщили об успешном лечении 6 пациентов, у которых они наблюдали уже после первых инъекций цитрата натрия резкое ослабление симптомов, снижение уровня свинца в крови и соответствующее повышение выделения его с мочой и калом, а Донелли и Холман (Donelly a. Holman, 1942) установили снижение токсического действия урана на почечный эпителий, этим препаратом заинтересовались многие исследователи. Наиболее обстоятельные опыты с цитратом были проведены в лаборатории Шуберта, который изучал влияние не только натриевой соли, но и комплексов цитрата с другими металлами, в частности, с цирконием. Поскольку механизм действия этих комплексов заключается в сорбции токсического металла на коллоидных частицах, образуемых металлом вводимого цитратного комплекса в крови, а не в образовании комплексных соединений между анионом цитрата и токсическим металлом, на них мы не будем останавливаться.

В опытах Шуберта и сотрудников было установлено, что раннее (через полчаса) введение цитрата натрия не влияет на выделение свинца (Schubert a. White, 1952), слегка повышает выделение с мочой иттрия и плутония (Schubert, 1949) и вызывает резкое выделение стронция и тория (Schubert a. Wallace, 1950) из организма крысы; более позднее (через 3 дня) введение этого препарата неэффективно. По нашим данным (Кач, Борн и Семенов, 1949), уже по истечении суток даже многократное применение цитрата не оказывает влияния на выделение тория из организма крысы.

В 1945 г. появилось сообщение Питерса и сотрудников (Peters, Stocken a Thompson, 1945) о действии 2,3-димеркаптопропанола (БАЛ) на мышьяковое отравление, после чего изучению влияния этого комплексона при отравлении тяжелыми металлами было посвящено более сотни работ. Точных экспериментальных работ, однако, весьма мало. По имеющимся данным, лишь раннее применение БАЛ повышает выделение полония (Hursh, 1951), а на поведение стронция (Cohn a. Gong, 1953) он не оказывает никакого влияния. Многочисленны работы по применению БАЛ при свинцовом отравлении, причем большинство авторов указывает на некоторое повышение выделения металла из организма. В ряде случаев, однако, отме-

чается усиление токсических симптомов и малая эффективность препарата.

С 1942 г. широкое применение в аналитической и технологической химии в качестве комплексонов нашла группа азотсодержащих поликарбоксильных кислот и, в особенности, натриевые соли этилендиаминтетрауксусной (ЭДТА) и нитрилотриуксусной (НТА) кислот. Из испытанных в нашей лаборатории комплексонов препараты ЭДТА оказались наиболее эффективными в выведении из организма ряда металлов и излучателей как на ранних, так и на поздних стадиях отравления, вследствие чего они были подвергнуты нами обстоятельному изучению. К этому времени в иностранной литературе появились сообщения по применению ЭДТА для консервирования крови (Dyckerhoff et al., 1942) и для растворения почечных камней (Kissin a. Natelson, 1950; Raymond a. Gehres, 1950), а Поповичи с сотрудниками (Popovici et al., 1950) исследовала действие этого комплексона на уровень кальция в крови у кроликов. Для выведения излучателей из организма ЭДТА впервые был применен А. З. Качем в нашей лаборатории. Подробные исследования, проведенные им и другими сотрудниками, привели к установлению высокой эффективности этого препарата в ряде случаев и к выяснению механизма его действия. Эти исследования позволили рекомендовать натриевую соль и кальциевый комплекс ЭДТА для клинического применения (Семенов, 1954).

Первое упоминание иностранными авторами об использовании ЭДТА для выведения из организма иттрия и плутония появилось лишь в 1952 г. в работе Формана и сотрудников (Foreman, Huff, Oda a. Garcia, 1952), а более подробные данные как по экспериментальному, так и по клиническому применению этого комплексона относятся к 1953 г. (Hardy, 1953). В настоящее время этот комплексон широко применяется в ряде зарубежных клиник для лечения свинцовых отравлений.

Нам кажется, что ознакомление возможно более широкого круга биологов и медиков с исследованиями нашей лаборатории по влиянию ЭДТА на поведение инкорпорированных металлов и излучателей будет способствовать широкому использованию указанного препарата в клинике и в экспериментальных работах, а также поведет к более устремленным исследованиям в области биологического применения комплексонов.

* * *

Прежде чем перейти к изложению материала, следует вкратце остановиться на судьбе металлов и излучателей, тем или иным путем попавших в организм, а также на обмене ЭДТА. Это поможет яснее представить ту «внутреннюю обстановку», в которой нашему комплексону приходится проявить свое действие.

Наиболее часто токсичные металлы или же излучатели попадают в организм через легкие и желудочно-кишечный тракт; меньшее значение имеет попадание на кожу, откуда даже хорошо резорбирующиеся из легких и кишечника элементы всасываются в незначительной степени.

Резорбция щелочных и щелочноземельных металлов (речь идет только о хорошо растворимых солях, то есть о максимально возможной резорбции данного катиона) происходит очень быстро из различных первичных депо (легких, мышечной ткани, брюшной полости, подкожной клетчатки); из желудочно-кишечного тракта щелочные металлы всасываются полностью, в то время как щелочноземельные — лишь частично (20—60%), благодаря тому, что в кишечнике они образуют труднорастворимые соединения с фосфатами и жирными кислотами. Значительно медленнее происходит резорбция элементов, образующих в условиях тканей (первичного депо) труднорастворимые соединения (гидроокиси, фосфаты), а также стойкие комплексы с белками. Сюда можно отнести редкоземельные металлы и актиноиды,

всасывание которых даже из брюшной полости и легочной ткани происходит очень медленно, а из кишечника — не превышает сотых долей процента. Характерным для этих элементов является то, что скорость всасывания их, например, из подкожной клетчатки, резко замедляется с увеличением вводимой весовой дозы. Последнее обстоятельство указывает на ограниченную емкость тех биокомплексонов (лимонная кислота, бикарбонат и др.), которые растворяют образовавшиеся в первичном депо труднорастворимые соединения металлов.

Присутствие в крови большого числа различных биокомплексонов, образующих с металлами как растворимые (цитраты, бикарбонаты, аминокислотные комплексы), так и нерастворимые (фосфаты, некоторые комплексы с аминокислотами, цитраты при определенных соотношениях) комплексы, способность к образованию гидроокисей и альбуминатов и т. п. в основном и определяют поведение поступившего в кровяное русло металла. Соотношение различных физико-химических фракций металла в крови, зависящее от степени образования гидроокиси и от способности давать комплексные соединения с указанными биокомплексонами, определяет скорость выбывания из крови и характер распределения металла по органам и тканям. Простые ионы металла быстро (в течение 5 минут) выбывают из кровяного русла и откладываются в основном в скелете, частично выделяясь с мочой. Молекулярно-дисперсная фракция исчезает из крови с различной скоростью в зависимости от размера образовавшихся частиц. Так, согласно Добсону (Dobson et al., 1949), основная доля наиболее крупных коллоидных частиц захватывается печенью и селезенкой уже при первом прохождении их ($T_{1/2} \simeq 1$ минуте)[1]; более мелкие частицы исчезают значительно медленнее ($T_{1/2} = 30$—80 минут), накапливаясь преимущественно в костном мозгу, а также в печени и селезенке. Резкие отклонения наблюдаются в случае металлов, селективно сорбирующихся на эритроцитах (полоний, свинец).

После того как наступит равновесие между концентрациями металла в органах и в крови, в плазме находятся лишь ионогенная и растворимая биокомплексная фракции его, а также доля, сорбированная на белках плазмы.

Выделение этих фракций путем фильтрации через почки или в кишечник ведет к нарушению равновесия, что влечет за собой поступление новых порций металла из органов в кровь. При этом, конечно, надо учитывать, что некоторое влияние на равновесие оказывает и непосредственное выделение металла из печени и других желез в желудочно-кишечный тракт.

Изучение обмена ЭДТА в организме крысы и человека при помощи меченного по углероду Са·ЭДТА было проведено Форманом и сотрудниками (Foreman, 1953, 1954). Эти исследования показали, что введенный парентерально ЭДТА очень быстро, в течение нескольких минут, распространяется по всему организму, смешиваясь с 90% жидкой среды его. Исключение составляет спинномозговая жидкость, куда ЭДТА проникает лишь частично (в 20 раз меньшая концентрация, чем в крови). В эритроциты ЭДТА не проникает. Ни в одном из органов не отмечается накопления этого комплексона. Выделение парентерально введенного ЭДТА происходит быстро ($T_{1/2} = 50$—90 минут) и почти целиком через почки; через дыхательные пути выводится только около 0,1% меченого углерода в виде CO_2, что свидетельствует о незначительном распаде его в процессе обмена в организме. В течение первых 5—6 часов 95—98% ЭДТА выделяется с мочой. Из желудочно-кишечного тракта ЭДТА всасывается с трудом; резорбция его при введении per os составляет у человека около 5%, а у крыс — около

[1] $T_{1/2}$ — время, в течение которого из крови выбывает 50% этих частиц.

10% введенной дозы. Через кожу этот комплексон практически не всасывается.

Приведенные краткие сведения о поведении металлов в организме далеко не полны и в них не учитываются весьма характерные черты, свойственные некоторым из них. Однако мы считаем, что для понимания основных закономерностей, которые выявляются во взаимоотношениях между металлом и комплексоном, этих сведений вполне достаточно. На отдельных тонкостях мы остановимся при обсуждении полученных результатов, тем более, что некоторые из них еще являются спорными.

Основные сведения об обмене ЭДТА в организме также помогут нам ясно представить причины описываемых ниже закономерностей и факторов, определяющих эффективность комплексона.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Описанные ниже исследования проведены на белых лабораторных крысах весом в 150—200 г.

Для изучения влияния ЭДТА на поведение введенных металлов использовались невесомые[1] индикаторные (2—5 μ Cu на крысу) количества их радиоактивных изотопов (β- и γ-излучатели), а также плутония (естественного α-излучателя; по 1 μ Cu на крысу). Все β- и γ-излучатели применялись в виде солянокислого (свинец в виде азотнокислого) раствора с pH около 2; плутоний — в виде лимоннокислого раствора с pH=6.

В основных опытах растворы излучателей вводились внутривенно в объеме 0,5—2,0 мл в отпрепарованную хвостовую вену, которая затем перевязывалась, а кожный разрез зашивался.

Препараты этилендиаминтетрауксусной кислоты (Na_2·ЭДТА, Na_3·ЭДТА, Na_4·ЭДТА, Mg · ЭДТА и Ca ЭДТА), изготовленные в лаборатории, вводились при однократном применении внутривенно в количестве 8 мг, а при многократном — внутрибрюшинно по 20 мг в объеме 1 мл.

Для прослеживания выделения металлов из организма часть животных содержалась в цельностеклянных обменных клетках, позволявших раздельное собирание мочи и кала.

Подопытные животные умерщвлялись в разные сроки в зависимости от постановки опыта перерезкой брюшной аорты и полой вены под эфирным наркозом.

При работе с β- и γ-излучателями взятые на исследование содержания радиоактивности органы и кал высушивались при температуре 150° в течение 5—6 часов, а бедренная кость и остатки тушки животных озолялись в муфельной печи при температуре 500—600°. Затем органы растирались в порошок, из которого бралась навеска в 50 – 100 мг на стандартные алюминиевые тарелочки. Суточные порции мочи, вместе с раствором ЭДТА, которым обмывались обменные клетки (для полной десорбции активности), выпаривались до объема примерно в 100 мл; остывший раствор мочи измерялся в мерном цилиндре, и из него бралась проба в 1 мл, которая упаривалась в алюминиевой тарелочке до сухого остатка под инфракрасной лампой.

При работе с α-излучателем органы, ткани (за исключением остатков тушки) и моча подвергались влажному сжиганию в концентрированной азотной кислоте с добавлением 30% H_2O_2, раствор упаривался до сухого остатка, который затем растворялся в определенном объеме 3N HCl. Кгл и остатки тушки озолялись в муфельной печи; полученная зола также растворялась в определенном объеме 3N HCl. Кратные количества растворов наносились на свинцовые тарелочки со сферической поверхностью и подсушивались под лампой. Для более равномерного распределения исследуемого образца по поверхности тарелочки в него перед подсушкой вносилась капля 10-процентного тетраэтиленгликоля. Сухой остаток таким образом подготовленных для промера образцов не превышал 0,75 мг/см². Как показали соответствующие измерения, самопоглощением α-частиц при этом можно пренебречь.

Измерение α-активности производилось в ионизационной камере с линейным усилителем; β- и γ-активности — в счетчике типа Гейгера-Мюллера. Одновременно с препаратами органов просчитывались образцы вводимого животным раствора излучателя. После соответствующих пересчетов (с внесением поправок на самопоглощение в слое образцов) содержание излучателя во всем органе или в ткани выражалось в процентах введенного количества радиоактивности. В случае обменных опытов проводился полный баланс (обычно он составлял 93—102% введенной радиоактивности), и содержание излучателя в органах, тканях и выделениях выражалось в процентах баланса.

[1] Свинец, как исключение, вводился в количестве 1 мг на крысу.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Из всего имеющегося в лаборатории материала для данного сообщения отобраны результаты основных и наиболее тщательно проведенных исследований.

При постановке опытов мы задавались целью не только определить степень эффективности ЭДТА в выведении ряда излучателей и металлов из организма, но также выяснить наиболее важные с теоретической и практической точек зрения вопросы и закономерности.

Прежде всего необходимо было избрать наиболее рациональный путь введения препарата и определить толерантные и летальные дозы его для подопытных животных. В дальнейшем исследования развивались в основном в четырех направлениях: 1) изучение влияния ЭДТА на поведение в организме различных групп металлов; 2) установление закономерностей его действия (зависимость эффективности от дозы и срока применения комплексона, а также от физико-химического состояния металла в крови); 3) отыскание наиболее эффективной и в то же время наименее токсичной для организма формы ЭДТА; 4) попытки снижения поражения организма радиотоксическими дозами излучателей. Последнее направление, однако, выходит за рамки настоящего сообщения.

При изложении материала для краткости и возможной схематичности, мы решили придерживаться некоего стандарта, облегчающего сравнительное рассмотрение эффективности ЭДТА в отошении отдельных излучателей. Ради этого общие закономерности, проверенные на нескольких элементах, будут вынесены, так сказать, за скобки. На них, нам кажется, и следует прежде всего остановиться, так как правильное представление об общих закономерностях, о значении основных факторов, влияющих на эффективность комплексона в отношении данного элемента, внесет ясность в вопрос о том, почему в случае раннего применения ЭДТА мы обращаем особое внимание на срок, дозу и путь введения комплексона, а в случае позднего применения — на форму вводимого препарата (Na·ЭДТА или Ca·ЭДТА).

ТОКСИЧНОСТЬ ЭДТА И ЕГО КОМПЛЕКСНЫХ СОЕДИНЕНИЙ

В растворе Na·ЭДТА легко диссоциирует и при pH крови 7,35 находится в виде трехзарядных анионов, способных связывать 2-, 3- и даже 4- валентные катионы, полностью лишая их зарядов, а вместе с тем и химической активности. Понятно, что если речь идет о биологически важном катионе, то это приведет к нарушению функций определенных систем организма. Так, внутривенное или внутрибрюшинное введение Na·ЭДТА в дозах, близких к летальным, вызывает у животных шок, клонические сокращения мышц, временную остановку дыхания, цианоз. Состояние животного после этого краткого (1—2 минуты) шока характеризуется вялостью реакции на внешние раздражения в течение получаса; меньшие дозы подобных явлений не вызывают.

Эти симптомы вызваны кальцепривным эффектом Na·ЭДТА (изъятием ионов кальция крови, вследствие связывания их во внутрикомплексное соединение), свидетельством чему служит немедленное снятие их внутривенным введением хлористого кальция, а также отсутствие подобных симптомов при применении не натриевой соли, а готового кальциевого комплекса ЭДТА. При внутримышечной и подкожной инъекции Na·ЭДТА наблюдаются кровоизлияния, раздражение тканей и, часто, некрозы. Скармливание больших доз ЭДТА вызывает у крыс поносы.

В лаборатории было установлено, что токсичность натриевой соли ЭДТА при внутривенном введении определяется не только дозой препарата, но

и скоростью введения его. Так, быстрое (в течение нескольких десятков секунд) введение 25 мг этого препарата на 1 кг веса крысы ведет к моментальной гибели животного, в то время как медленная (в течение 2—3 минут) инъекция даже вдвое больших доз не вызывает заметных нарушений. Очень медленной внутривенной инфузией — в течение 3 часов — удается ввести кролику до 2000 мг на 1 кг веса (Popovici et al., 1950). При других способах введения (внутрибрюшинно, внутримышечно, подкожно и, особенно, перорально) Na·ЭДТА значительно менее токсичен (фактор резорбции). Поэтому точное определение половинной летальной дозы ($ЛД_{50}$) для внутривенного введения не имеет особого смысла, так как ясно, что токсичность Na·ЭДТА, ввиду быстрого удаления из организма и компенсаторного поступления кальция из лабильных депо, определяется не дозой препарата, а создаваемой в крови концентрацией его, что зависит от скорости введения. Определение летальных доз при прочих способах инъекции вполне обосновано, так как в этом случае определяющим концентрацию препарата в крови является не зависящий от нас фактор — скорость резорбции. Все же, хотя бы приблизительные данные о летальных и толерантных дозах при довольно быстром (2—3 минуты), удобном в опытах на животных, внутривенном введении целесообразно привести для ориентировки экспериментатора (табл. 1).

Таблица 1

Толерантные дозы и $ЛД_{50}$ Na·ЭДТА (в мг на 1 кг веса животного) при однократном внутривенном и внутрибрюшинном введениях

Подопытные животные	Внутривенно		Внутрибрюшинно	
	Толерантная доза	$ЛД_{50}$	Толерантная доза	$ЛД_{50}$
Мышь	40	50	150	300
Крыса	40	50	200	400
Кролик	35	45	180	350

Как видно из приводимой таблицы, толерантные, а также летальные дозы Na·ЭДТА весьма сходны для разных видов животных при пересчете на единицу веса тела.

Комплекс Mg·ЭДТА по токсичности почти не отличается от Na·ЭДТА, тогда как комплекс Ca·ЭДТА, как и следовало ожидать, значительно менее токсичен (табл. 2).

Таблица 2

Толерантные дозы и $ЛД_{50}$ Ca·ЭДТА (в мг на 1 кг веса животного) при однократном внутривенном и внутрибрюшинном введениях

Подопытные животные	Внутривенно		Внутрибрюшинно	
	Толерантная доза	$ЛД_{50}$	Толерантная доза	$ЛД_{50}$
Мышь	1500	3000	3000	4500
Крыса	2000	4000	2000	5000
Кролик	2000	4000	—	6000
Собака	2000	—	—	—

Многократное внутрибрюшинное введение Na·ЭДТА (по 100 мг на 1 кг веса) хорошо переносится крысами. Так, ежедневное введение по 20 мг этой соли на крысу в течение двух месяцев не вызвало ни одного случая смерти среди 300 животных.

ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЭФФЕКТИВНОСТЬ ЭДТА

Доза ЭДТА. Эффект ЭДТА на поведение инкорпорированного металла определяется, при прочих равных условиях, вводимой дозой его, то есть создаваемой в крови концентрацией комплексона. Чем выше доза ЭДТА, тем более выражено его влияние. Прямая зависимость имеет место, однако, лишь в области малых доз, примерно, до 24 мг ЭДТА на 1 кг веса крысы (рис. 1); с увеличением дозы наблюдается постепенное насыщение эффективности.

Срок применения ЭДТА. ЭДТА оказывает эффект на отложение металла в тканях организма как при предварительном, так и при последующем применении его. Однако, как видно из рис. 2, эффект этот в обоих случаях снижается с увеличением промежутка времени между введениями комплексона и металла.

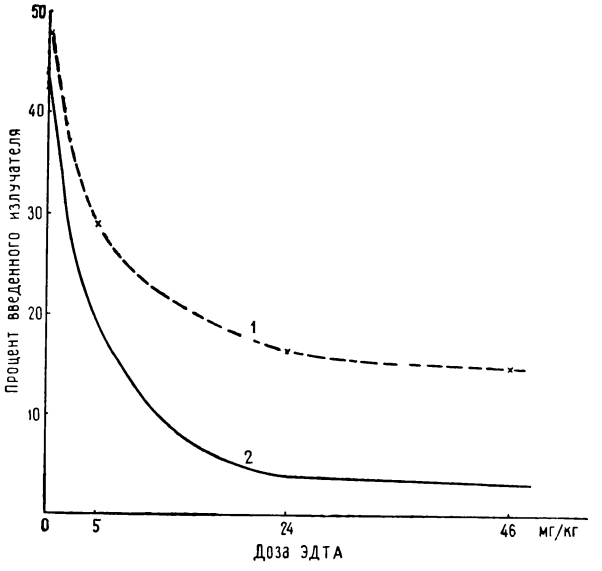


Рис. 1. Величина отложения радиоцерия в печени (кривая *1*) и радиоиттрия в скелете (кривая *2*) крысы в зависимости от дозы ЭДТА

Зависимость эффекта от срока предварительного применения ЭДТА объясняется быстрым выбыванием его из организма с мочой ($T_{1/2} = 50$—90 минут), вследствие чего к моменту инкорпорации металла в крови и межтканевой жидкости остается лишь часть введенного комплексона. Таким образом, в этом случае мы встречаемся с уже рассмотренным фактором дозы. Введение ЭДТА за 4—5 часов до инкорпорации металла практически не оказывает влияния на его поведение, так как за этот срок свыше 90% комплексона покидает организм.

Зависимость эффекта от срока последующего применения ЭДТА обусловлена выбыванием инкорпорированного металла из крови в органы и ткани, где, будучи фиксированным, он становится малодоступным для комплексона. Чем меньшую долю инкорпорированного металла встретит комплексон в крови и межтканевой жидкости, тем его влияние на поведение данного металла в организме менее выражено. Отсюда становится понятным, что наиболее выраженный эффект мы получаем при одновременном введении металла и комплексона. Максимально возможный эффект наблюдается при введении заранее смешанных комплексона и металла.

Когда металл уже отложился в органах и тканях, а в крови находится лишь незначительная равновесная доля его, значение фактора времени, по крайней мере в пределах двух месяцев, практически исчезает (табл. 3). Как видно из таблицы, ежедневное введение Na·ЭДТА с 32-го по 61-й день дало примерно такое же снижение содержания радиоцерия в органах, как и введение его со 2-го по 31-й день опыта (Семенов, 1953).

С таким же положением мы встречаемся в случае иттрия (Семенов, 1953) и плутония (Трегубенко, 1955).

Таблица 3

Зависимость содержания церия (% введенного) в органах крыс от срока применения ЭДТА *

Органы	Контроль	По 20 мг ЭДТА ежедневно	
		со 2-го по 31-й день	с 32-го по 61-й день
Печень	3,32±0,44	2,19±0,37	2,27±0,13
Почки	0,84±0,20	0,67±0,13	1,02+0,22
Бедренная кость	1,51±0,07	1,35±0,07	1,29±0,09
Берцовая кость	1,09±0,07	0,88±0,04	0,86±0,08
Тушка	14,70±1,17	10,96±0,86	8,60±0,79

* Животные (по 10 в каждой группе) забиты на 62-й день опыта.

Способ введения ЭДТА. Из вышеприведенных данных о зависимости эффективности ЭДТА от срока и дозы его применения следует, что наиболее выраженное снижение отложения металла в органах мы получим при том способе введения комплексона, при котором он быстрее всего

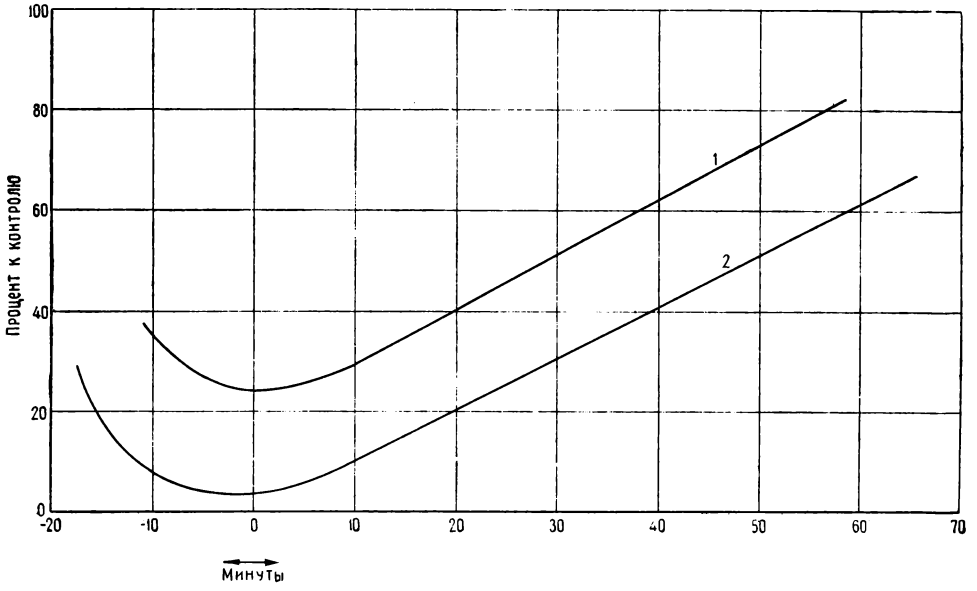


Рис. 2. Величина отложения радиоиттрия в печени (кривая *1*) и скелете (кривая *2*) крысы в зависимости от времени применения ЭДТА.

и в наибольшей степени будет поступать в кровяное русло. Поэтому наиболее полно проявляется ранняя эффективность ЭДТА при внутривенном введении его. Внутрибрюшинно инъецированный комплексон менее эффективен лишь потому, что за время, необходимое для его резорбции в кровь, доля металла успевает фиксироваться в органах. Пероральное же введение ЭДТА оказывает малое влияние на поведение металла вследствие незначительной резорбции комплексона из кишечника (табл. 4).

Как видно из данных, приведенных в табл. 4, при одинаковых условиях наименьшее снижение отложения радиоиттрия в органах и тканях крыс вызвано пероральным введением ЭДТА; более выражен этот эффект при внутрибрюшинном введении, а максимальный эффект дает внутривенная инъекция комплексона (Семенов и Борисова, 1951).

Таблица 4

Зависимость содержания иттрия (% введенного) в органах крыс от способа введения ЭДТА*

Органы	Контроль	8 мг ЭДТА через 10 минут		
		Перорально	Внутрибрюшинно	Внутривенно
Печень	2,94	2,90	1,25	1,22
Селезенка	0,25	0,27	0,12	0,05
Почки	1,91	1,80	0,45	0,41
Скелет	42,10	40,50	22,20	7,40
Тушка	23,50	20,95	7,39	4,57
Итого	70,70	66,42	31,41	13,65

* Животные (по 3 крысы в группе) забиты на 7-й день опыта.

При позднем применении ЭДТА, когда металл уже отложился в тканях, скорость резорбции комплексона не играет роли; существенное значение имеет лишь степень его резорбции. Поэтому в случае многократного применения ЭДТА в опытах на мелких лабораторных животных внутривенное введение с успехом может быть заменено внутрибрюшинным, так как в этом случае комплексон всасывается полностью.

Форма препарата ЭДТА. Сравнение эффективности разных форм комплексона имело для нас не только чисто методологическое значение. В поисках наиболее действенной и в то же время наименее токсичной формы ЭДТА нами были испытаны как разные натриевые соли (Na_2·ЭДТА, Na_3·ЭДТА, Na_4·ЭДТА), так и комплексные соединения его (Mg·ЭДТА и Ca·ЭДТА). Испытание этих препаратов показало, что не только разные натриевые соли ЭДТА (табл. 5), но даже комплексные соединения его с магнием и кальцием (табл. 6) не отличаются по своей эффективности в предотвращении отложения радиоиттрия в органах (Семенов, 1952 а).

Таблица 5

Влияние различных форм натриевой соли ЭДТА на отложение в органах и выделение радиоиттрия (% баланса), введенного внутривенно за 3 минуты до комплексона

Органы и выделения	Контроль	Na_2·ЭДТА	Na_3·ЭДТА	Na_4·ЭДТА
Печень	7,5	1,9	2,1	3,0
Почки	3,2	0,5	0,4	0,5
Скелет	53,0	10,2	10,7	10,1
Тушка	19,2	16,9	18,0	16,9
Моча	15,0	68,1	66,5	67,0
Кал	2,1	2,4	2,3	2,5

Таблица 6

Влияние натриевой соли и комплексных форм ЭДТА на отложение в органах радиоиттрия (% введенного), инъецированного внутривенно через 10 минут после внутрибрюшинной инъекции комплексона

Органы	Контроль	Na·ЭДТА	Mg·ЭДТА	Ca·ЭДТА
Печень	5,48±0,51	1,80±0,21	1,85±0,26	1,78±0,34
Селезенка	0,32±0,05	0,17±0,06	0,22±0,08	0,18±0,04
Почки	3,26±0,007	0,47±0,03	0,46±0,03	0,42±0,02
Скелет	52,20±2,25	6,99±0,31	6,90±0,59	7,60±0,20

Явные различия в эффективности Na·ЭДТА и Ca·ЭДТА выступают при позднем применении их, когда инкорпорированный металл уже фиксирован в тканях. В отношении металлов, хотя бы частично откладывающихся в минеральной фазе костной ткани, Na·ЭДТА дает значительно более выраженный эффект, так как, помимо непосредственного комплексования, он вызывает еще и декальцинацию скелета, а вместе с тем и мобилизацию этих металлов. Так, многократным введением Na·ЭДТА удается ускорить выделение иттрия на 36% в то время как введением Ca·ЭДТА — лишь на 20%; при такой же постановке опыта с церием статистически реальное ускорение выделения из скелета (на 16%) вызвал лишь Na·ЭДТА (Семенов, 1953). Интересно, что на плутоний обе формы ЭДТА оказывают совершенно одинаковое действие (Трегубенко, 1955). Это указывает на то, что между иттрием, церием и плутонием имеются существенные различия как в отношении физико-химического состояния, так и в отношении микрораспределения их в костной ткани. В этой связи следовало бы отметить, что Кон с сотрудниками (Cohn, Gong, Fishler, 1953), также занимавшиеся проблемой выведения радиоиттрия из организма, упустили эти важные как с теоретической, так и с практической точек зрения различия ввиду того, что они применяли не раздельное, а попеременное введение Na·ЭДТА и Ca·ЭДТА.

Указанная выше одинаковая эффективность Na·ЭДТА, Mg·ЭДТА и Ca·ЭДТА при раннем применении их действительна лишь в том случае, если действие комплексонов проявляется в крови. Если же речь идет о влиянии их вне кровяного русла, то различия в эффективности этих форм комплексона несомненны. К примеру можно указать на местное применение Na·ЭДТА для растворения кальцинированных очагов роговицы глаза или почечных камней, где Ca·ЭДТА, вполне естественно, окажется бессильным.

ПРЕДОТВРАЩЕНИЕ ОТЛОЖЕНИЯ В ОРГАНАХ И УСКОРЕНИЕ ВЫДЕЛЕНИЯ ИЗ НИХ МЕТАЛЛОВ И ИЗЛУЧАТЕЛЕЙ

В данном разделе приводятся результаты исследований по изучению влияния Na·ЭДТА на отложение в органах и выделение из организма только что поступивших в кровяное русло металлов, а также по изучению влияния Na·ЭДТА и Ca·ЭДТА на скорость выделения из органов и тканей уже отложившихся в них металлов. В первом случае речь идет о раннем применении ЭДТА, когда он встречает в кровяном русле все количество или значительную долю металла и, связывая его, предотвращает отложения в тканях, повышая тем самым выделение токсического агента из организма; с точки зрения токсиколога, это относится к области профилактики отравления. Во втором случае рассматривается позднее применение ЭДТА, когда металл уже фиксирован в органах и тканях, а в крови находится лишь незначительная, равновесная доля его. Здесь уже вопрос упирается в способность комплексона мобилизовать токсический металл из депо и повысить его выделение, что относится к области каузальной терапии.

Принятое нами графическое изображение содержания металла или излучателя в виде «балансных» колонок дает в наиболее краткой и ясной форме представление об изменениях отложения данного элемента в основных органах и во всем организме (колонка над нулевой линией) и одновременно — об изменениях величины общего выделения элемента из организма, а также раздельно с мочой и калом (колонка под нулевой линией).

В целях возможности сравнения эффективности комплексона в отношении разных излучателей, приводимые здесь данные взяты из опытов, поставленных при следующей стандартной методике.

После внутривенного введения невесомых индикаторных количеств излучателя изучалось:

Раннее применение ЭДТА

а) Однократная инъекция ЭДТА через 2—3 минуты после введения излучателя.

Прослеживалось выделение радиоактивности с мочой и калом, а также определялась величина отложения излучателя в органах и тканях.

Позднее применение ЭДТА

а) Инъекции ЭДТА с интервалом в несколько дней.

Прослеживалось изменение интенсивности выделения радиоактивности с мочой и калом.

б) Ежедневные инъекции ЭДТА в течение 10—60 дней, начиная со 2-го, 12-го или 31-го дня.

По окончании опыта определялось содержание излучателя в органах контрольных и подопытных крыс.

Каждому описываемому элементу предпосылаются сведения о наиболее часто применяемых или интересных с токсикологической точки зрения радиоизотопах, о степени резорбции металла из основных путей поступления в организм, о величине отложения его в основных органах и о биологическом полупериоде ($T_1/_2$), то есть времени, в течение которого половина отложившегося в данном органе металла[1] выбывает из него.

Кобальт

Кобальт является важным биоэлементом. С точки зрения профессиональной вредности особой опасности не представляет, так как исключительно быстро выделяется из организма. Однако попытки более полного и быстрого очищения организма от этого элемента оправданы ввиду широкого использования радиокобальта в настоящее время. Наиболее широко используемый изотоп Co^{60} является β- и γ-излучателем с периодом полураспада, равным 5,3 года. Величина резорбции кобальта из кишечника составляет 15—30%; главными органами накопления его являются печень (5—20%) и скелет (5—10%), период полувыделения из которых равен 5—10 дням.

Раннее применение ЭДТА. Инъекция ЭДТА через 2—3 минуты после внутривенного введения радиокобальта незначительно повышает и без того высокое выделение его с мочой (с 74 до 78% за трое суток), слегка снижая выделение с калом (с 4,5 до 3,6%). При этом (рис. 3) отложение кобальта в печени уменьшается в 10, а в скелете в 4 раза; в остальных мягких органах наблюдается некоторое повышение отложения (с 15,6 до 17,6%).

Позднее применение ЭДТА. Внутрибрюшинные инъекции Na·ЭДТА по 20 мг на 2-й и 4-й дни опыта не ведут к повышению выделения кобальта с мочой или калом (рис. 4) и не вызывают перераспределения металла в органах крысы (табл. 7).

Эти данные указывают на то, что практически ЭДТА не применим при отравлении радиоактивным кобальтом. Если малую эффективность комплексона при раннем применении его можно оправдать маскировкой вы-

[1] Данные о резорбции относятся к невесомым количествам радиоизотопов, ввиду чего отпадает понятие о степени растворимости вводимой соли, так как при этих условиях не достигается произведение растворимости использованных солей. Другими словами, речь идет о максимально возможной резорбции данного металла.

Таблица 7

Содержание кобальта (% баланса) в органах и выделениях крыс к пятому дню после внутривенного введения *

Органы и выделения	Контроль I	Контроль II	Na·ЭДТА по 20 мг на 2-й и 4-й дни
Печень	1,60	1,74	1,70
Скелет	1,28	1,67	1,31
Тушка	3,83	2,33	1,93
Моча	79,42	80,77	81,10
Кал	13,87	13,49	13,96

* В каждой группе по 3 крысы.

соким выделением кобальта в норме, то для объяснения отсутствия эффективности при позднем применении ЭДТА приходится искать иные причины. На первый взгляд, наиболее вероятным объяснением этого кажется малая скорость образования комплекса Со·ЭДТА, что в условиях организма, учитывая быстрое выделение самого комплексона, может играть важную роль.

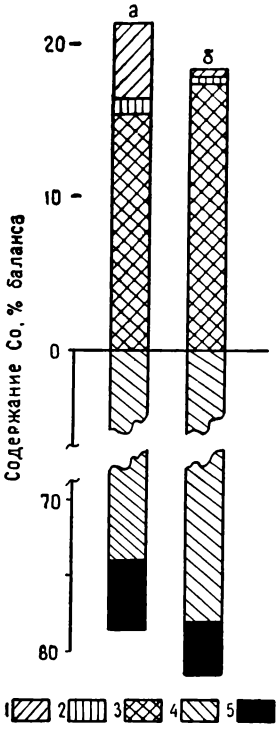


Рис. 3. Влияние ЭДТА на величину отложения кобальта в органах и на выделение его с мочой и калом крысы.

а — контроль; *б* — ЭДТА через 2 минуты. *1* — печень; *2* — скелет; *3* — тушка; *4* — моча; *5* — кал.

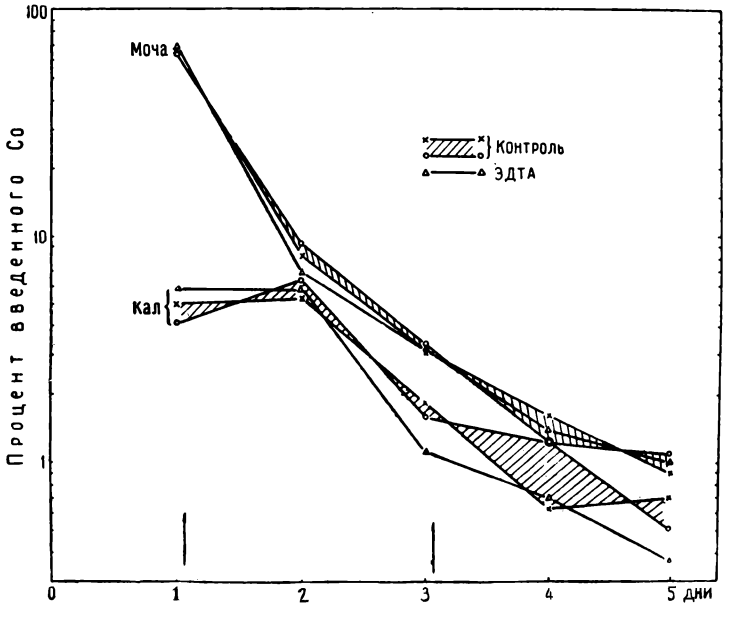


Рис. 4. Влияние ЭДТА на интенсивность выделения кобальта с мочой и калом крысы.

Стрелки указывают момент введения ЭДТА.

Цинк

Цинк является важным биоэлементом, однако в избыточных количествах представляет серьезную опасность для здоровья (литейная лихорадка,

осложнения. Лазарев, 1954). Резорбция цинка из кишечника составляет около 10%. Главным местом отложения его в организме являются мягкие ткани (70%), откуда он выделяется весьма быстро ($T_{1/2}$ = 10 часам), и скелет (20%). Относительно различий содержания цинка в органах при введении разных форм его мы отсылаем читателя к монографии Войнар (1953).

Использованный нами в опытах радиоизотоп цинка — (Zn^{65}) является смешанным β- и γ-излучателем с периодом полураспада в 250 дней.

Раннее применение ЭДТА. В проведенных на крысах опытах мы смогли установить высокую эффективность ЭДТА в предотвращении отложения цинка в органах и в выведении его из организма. Как показано на рис. 5, однократная инъекция 8 мг Na·ЭДТА через 2 ми-

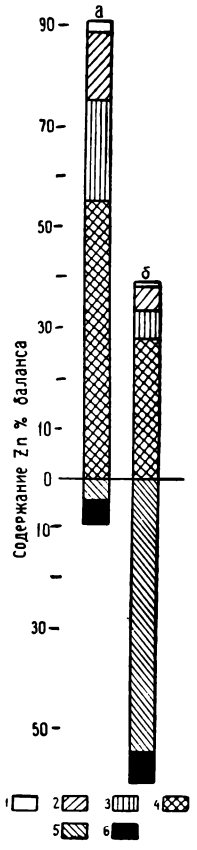


Рис. 5. Влияние ЭДТА на величину отложения цинка в органах и на выделение его с мочой и калом крысы.
а — контроль; *б* — ЭДТА через 2 минуты. *1* — почки; *2* — печень; *3* — скелет; *4*—тушка; *5* — моча; *6* — кал.

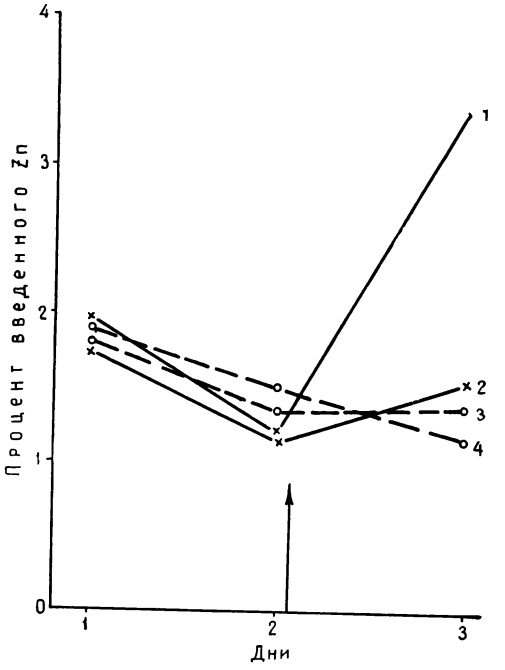


Рис. 6. Влияние ЭДТА на интенсивность выделения цинка с мочой и калом крысы.
Стрелка указывает момент введения ЭДТА. Кривые: *1* — моча (ЭДТА); *2* — кал (ЭДТА); *3* — моча (контроль); *4* — кал (контроль).

нуты после внутривенного введения радиоцинка повышает выделение его с мочой с 4,5 до 55%, а с калом — с 4,5 до 6% за трое суток. При этом особенно резко снижается отложение металла в скелете (с 20,3 до 5,6%) и в почках (с 2,1 до 0,6%); отложение в печени уменьшается с 13,5 до 5,1%, а в остальных мягких органах и тканях (тушка) — с 55 до 28%.

Позднее применение ЭДТА. Применение ЭДТА на 3-й день после инкорпорации цинка повышает в 3 раза выделение его с мочой, почти не влияя на выделение его с калом (рис. 6).

Стронций

Стабильный стронций, применяемый во многих областях промышленности, представляет серьезную опасность для здоровья работающих с ним

(Лазарев, 1954), но особой токсичностью обладают его радиоизотопы, в частности, Sr^{89} и Sr^{90}. Это обусловлено не только тем, что данный элемент локализуется в исключительно высокой степени в скелете (до 65%), откуда он довольно медленно выделяется ($T_{1/2} = 200$ дням), длительно облучая костный мозг и костную ткань, но и хорошей резорбцией его из кишечника (от 10 до 60% в зависимости от возраста, характера пищи и пр.), а также из легких (100%).

Как и следует ожидать, основными поражениями, вызываемыми радиостронцием, являются разрушения кроветворной ткани, а на более поздних стадиях — развитие остеосарком.

Раннее применение ЭДТА. Опыты, проведенные в нашей лаборатории (Кач, Пани и Трегубенко, 1951), показали, что не только последующее, но даже одновременное и предварительное введение Na·ЭДТА не оказывает никакого влияния на поведение стронция в организме; при невесомых количествах радиостронция наблюдается даже некоторое повышение отложения в скелете.

Позднее применение ЭДТА. Отсутствие эффекта ЭДТА при раннем его применении не давало оснований ожидать повышения выделения стронция из скелета при позднем, хотя бы и длительном, применении этого комплексона. Все же можно было надеяться, что, деминерализуя костную ткань, Na·ЭДТА сможет ускорить мобилизацию и стронция и тем повысит выделение его из организма. Однако, как показывают результаты подобных опытов (Семенов, 1953), Na·ЭДТА и в этом случае оказался полностью неэффективным (табл. 8). Некоторые незначительные различия в величинах содержания стронция в скелете отдельных групп крыс статистически нереальны.

Таблица 8

Влияние ежедневного введения Na.ЭДТА (по 20 мг, начиная со 2-го дня) на содержание стронция (% введенного) в костях крыс к 21-му дню опыта *

Опыт	Бедренная кость		Берцовая кость	
	Контроль	ЭДТА	Контроль	ЭДТА
1	2,40±0,15	2,44±0,04	1,74±0,13	1,76±0,04
2	2,22±0,02	2,10±0,06	1,83±0,05	1,68±0,08

* В каждой группе 1-го и 2-го опыта по 4 крысы.

Иттрий

Иттрий добывается в небольших количествах, и случаи отравления им не описаны. Инкорпорация его радиоактивных изотопов, в особенности «долгоживущего» Y^{91}, представляет серьезную опасность ввиду высокого накопления их в костной ткани (60%) и исключительно медленного выделения ($T_{1/2} > 500$ дней). Значительная энергия β-частиц (2,2 MeV для Y^{90} и 1,5 MeV для Y^{91}) этих излучателей ведет к сильному поражению костного мозга, а в хронической стадии — к развитию остеосарком. Из кишечника иттрий всасывается в незначительной степени (0,1%), однако не надо забывать, что Y^{90} является дочерним продуктом Sr^{90}, а последний, как мы видели, резорбируется из кишечника в высокой степени. Большую опасность представляет ингаляторное попадание радиоиттрия, так как резорбция его из легочной ткани составляет около 50% отложившегося в ней количества.

Раннее применение ЭДТА. Наши опыты (Семенов и Борисова, 1951) показали, что ранняя однократная инъекция ЭДТА ведет к значительно меньшему (в 3—10 раз) отложению иттрия в мягких органах и в скелете

с одновременным резким повышением выделения его с мочой (с 20 до 70—80%) в течение первых суток (рис. 7). Повышенное выделение излучателя с мочой особенно выражено в первые 2—3 часа после инъекции ЭДТА; в последующие дни опыта интенсивность выделения радиоактивности с мочой падает даже ниже контроля, ввиду малого количества оставшегося в организме излучателя. Выделение иттрия с калом под воздействием ЭДТА обычно несколько повышается (с 2 до 4%). Инъекция ЭДТА через час после инкорпорации иттрия дает явно меньший эффект, однако и в этом случае наблюдается усиленное выделение излучателя (до 55—60%).

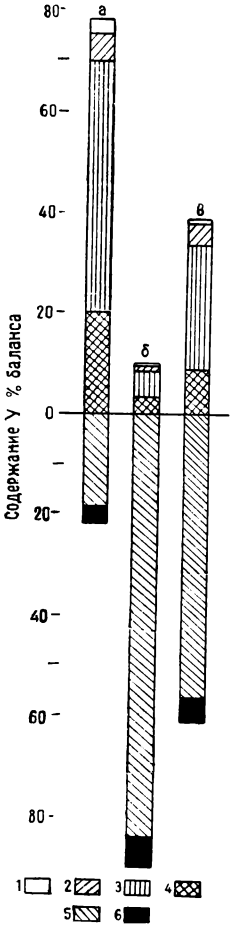


Рис. 7. Влияние ЭДТА на величину отложения иттрия в органах и на выделение его с мочой и калом крысы.
а — контроль; *б* — ЭДТА через 2 минуты; *в* — ЭДТА через 1 час. *1* — почки; *2* — печень; *3* — скелет; *4* — тушка; *5* — моча; *6* — кал.

Позднее применение ЭДТА. Начиная с 4—5-го дня после введения иттрия, выделение его с мочой не превышает 0,5%. Инъекция ЭДТА в этой стадии опыта ведет к резкому повышению выделения иттрия (Семенов и Борисова, 1951). Так, внутрибрюшинная инъекция 20 мг Na·ЭДТА на 5-й день после инкорпорации повышает суточное выделение его с мочой с 0,37 до 5,37%; повторная инъекция на 8-й день опыта также дает выраженный эффект (рис. 8). Выделение иттрия с калом при этом практически не изменяется.

Эти данные показали, что ЭДТА весьма перспективен и на поздних стадиях отравления радиоиттрием. Разумеется, ввиду малого по абсолютному своему значению повышения выделения излучателя при позднем применении комплексона, заметное снижение содержания его в органах может быть достигнуто лишь многократными инъекциями ЭДТА. Проведенные нами в этом направлении опыты (Семенов, 1953) выявили значительную эффективность ЭДТА в ускорении выделения радиоиттрия из мягких органов и скелета, откуда он в норме практически не выделяется. При этом мы смогли установить, что Na·ЭДТА в данном случае оказывает более выраженное влияние в отношении отложенного в скелете иттрия, нежели Ca·ЭДТА. Так, если последний при 15-дневном применении его, начиная со второго дня после инкорпорации иттрия, выводит 20% отложившегося в скелете количества металла, то Na·ЭДТА — 36% (табл. 9). Статистическая проверка указывает на полную достоверность полученных различий как между контрольной и подопытными группами, так и между обеими подопытными группами животных (вероятность случайности полученных различий в содержании радиоиттрия в скелете меньше 0,0001).

В отношении ускорения выделения иттрия из печени оба препарата ЭДТА оказали одинаковый эффект, в то время как в отношении почек Na·ЭДТА более эффективен, чем Ca·ЭДТА. Насколько можно судить по некоторому повышению содержания радиоактивности в тушке, оба препарата ЭДТА вызывают частичное «перекачивание» излучателя в мягкие ткани (возможно, в мышцы).

В общем под влиянием 16-кратного введения Na·ЭДТА из организма крысы выводится на 23%, а под влиянием Ca·ЭДТА — на 12% больше иттрия, чем за тот же срок в контроле.

Таблица 9

Влияние позднего (2—16-й день) применения Na · ЭДТА и Ca · ЭДТА на содержание Y^{91} в органах крыс *

Органы	Контроль	Na · ЭДТА		Ca · ЭДТА	
	% введенного Y	% введенного Y	% контроля	% введенного Y	% контроля
Печень . .	1,23±0,10	0,68±0,06	55,3	0,69±0,05	56,0
Почки . . .	1,49±0,10	0,77±0,07	51,5	1,25±0,12	83,8
Скелет . .	46,32±1,71	29,77±1,09	64,2	36,88±1,23	79,5
Тушка . .	20,64±1,98	22,60±1,99	109,0	22,38±2,47	108,0
Итого . . .	69,68±2,55	53,82±2,51	77,2	61,20±2,91	87,8

* В каждой группе по 10 крыс.

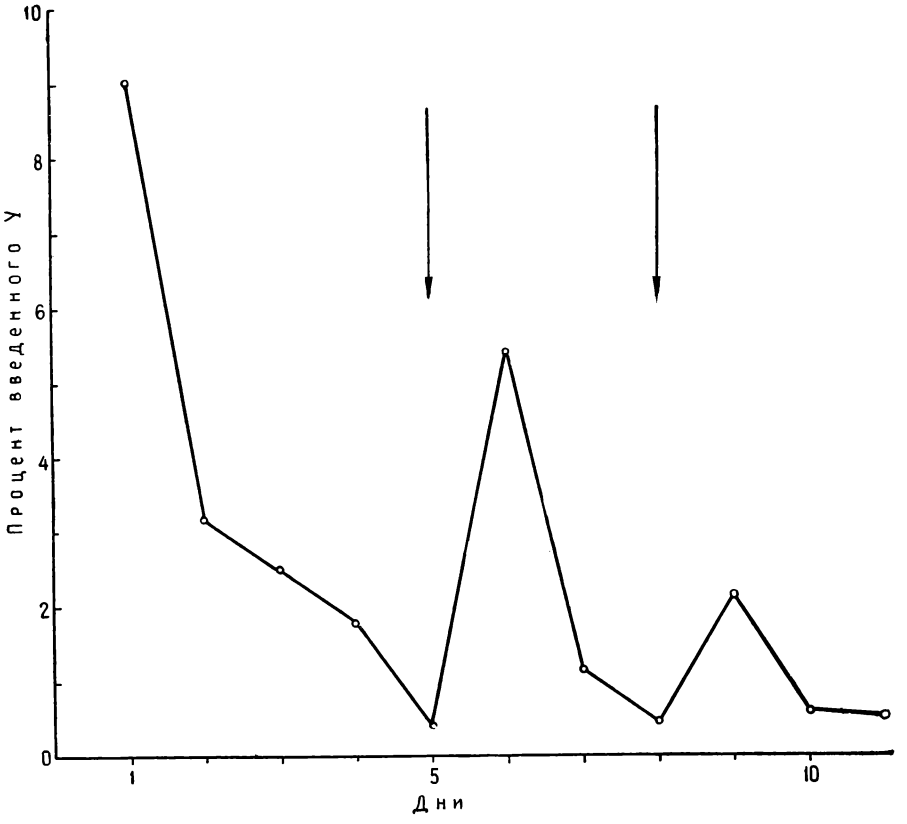


Рис. 8. Влияние ЭДТА на интенсивность выделения иттрия с мочой крысы.
Стрелки указывают момент введения ЭДТА.

Сходные с нашими результаты получили Кон и сотрудники (1953), которые применяли поочередное введение Na·ЭДТА и Ca·ЭДТА в течение 8 дней, начиная с 15-го дня после инкорпорации радиоиттрия. Они наблюдали снижение содержания излучателя в скелете с 62,2 до 47,8%; выделение радиоиттрия с мочой при этом повысилось с 4,5 до 17,2%. Такая же комбинация комплексонов, но по два раза в день, дала примерно тот же

результат: снижение содержания излучателя в скелете с 55,8 до 39,4% и в печени — с 1,48 до 0,45%; выделение с мочой повысилось в этом случае с 3,68 до 16,2%. Полученное указанными авторами выведение радиоиттрия из скелета, выраженное, как в нашем случае, в процентах содержания излучателя в скелете контрольных животных, составляет в первом опыте 23%, а во втором — 30%. Эти величины лежат между установленными в наших опытах, что и понятно, так как Кон с сотрудниками применяли комбинацию из обоих препаратов ЭДТА.

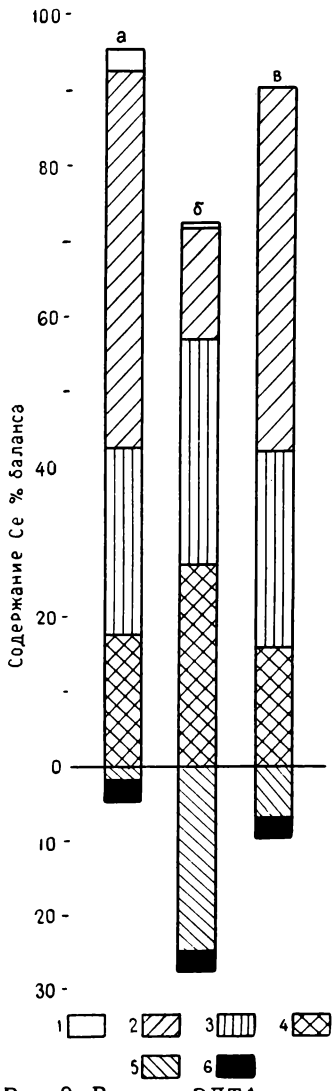


Рис. 9. Влияние ЭДТА на величину отложения церия в органах и выделение его с мочой и калом крысы.

а — контроль; *б* — ЭДТА через 2 минуты; *в* — ЭДТА через 1 час. *1* — почки; *2* — печень; *3* — скелет; *4* — тушка; *5* — моча; *6* — кал.

Церий

Основную опасность представляет «долгоживущий» радиоцерий Ce^{144} (период полураспада равен 275 дням), которого в выдержанном производственном растворе β-излучателей накапливается до 70%. Резорбция церия из кишечника ничтожно мала (доли процента), однако из легких резорбируется 50% этого металла. Основными органами накопления церия являются печень (60%) и скелет (25%). Выделение его из печени идет довольно быстро ($T_{1/2} = 10$ дням), в то время как из скелета — крайне медленно ($T_{1/2} > 500$ дней). Отсутствие выделения церия из скелета и очень высокое отложение этого излучателя в печени ведет к сильному поражению костного мозга, печени и кишечника, через который он, в основном, удаляется из организма. В хронической стадии наблюдается развитие опухолей как мягких тканей (печень, кишечник), так и скелета.

Раннее применение ЭДТА. Ранняя однократная инъекция ЭДТА (Кач, Пани и Трегубенко, 1951) резко снижает отложение церия в печени (с 50—60% до 15—20%) и почках (с 3% до 0,6%), повышая выделение его с мочой в течение первых суток с 2 до 25% (рис. 9). Выделение церия с калом в первые сутки после инъекции ЭДТА заметно не изменяется. Таким образом, выведенные комплексоном 23% излучателя не соответствуют значительно большему снижению его отложения в печени; разница «перекачивается» в скелет и мягкие ткани. Дальнейшее выделение церия, происходящее в норме преимущественно с калом (по 0,5—2% в день), даже снижается по сравнению с контролем, что объясняется меньшим остатком его в печени подопытных животных.

Инъекция ЭДТА через час после инкорпорации церия дает едва заметный эффект: выделение с мочой повышается лишь до 7% за счет некоторого снижения отложения излучателя в печени; при этом уже не наблюдается повышения отложения его в скелете.

Позднее применение ЭДТА. Начиная с 3-го дня, выделение церия с мочой в норме не превышает 0,1%. Инъекции ЭДТА на 9-й, 16-й, 24-й и 30-й

дни опыта (Кач, Пани и Трегубенко, 1951) резко повышают интенсивность выделения его через почки (рис. 10), однако, как мы видим, это сопровождается некоторым падением выделения церия с калом.

В целях выяснения возможности ускорения выделения радиоцерия из органов и тканей нами был поставлен длительный опыт с многократными инъекциями Na·ЭДТА и Ca·ЭДТА (Семенов, 1953), по окончании которого определялось содержание активности в органах и тканях контроль-

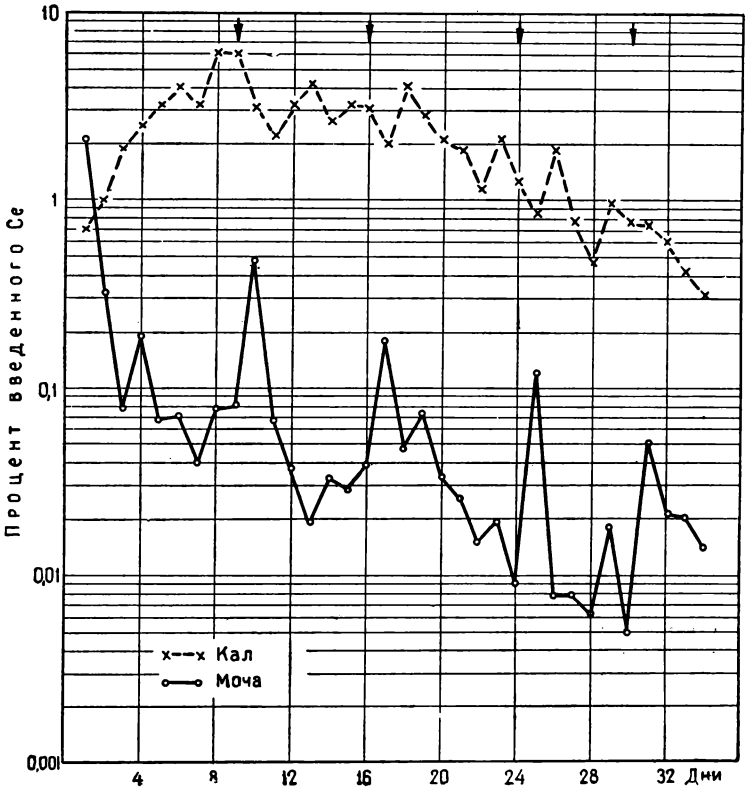


Рис. 10. Влияние ЭДТА на интенсивность выделения церия с мочой и калом крысы.
Стрелки указывают момент введения ЭДТА.

ных и получавших инъекции комплексонов животных; при этом варьировали как длительность курса применения, так и срок начала применения ЭДТА. Результаты этого опыта сведены в табл. 10.

Как видно из данных приводимой таблицы, Na·ЭДТА во всех случаях (исключение — почки, при применении ЭДТА в течение второго месяца опыта) ускоряет выделение церия из органов и тканей, включая тушку. При этом, если в отношении тушки, а также до некоторой степени в отношении печени, можно говорить о зависимости эффекта от длительности применения ЭДТА, то максимальное выведение церия из скелета достигается уже после 20-дневного применения комплексона и последующие инъекции его ничего не добавляют к этому эффекту; величины содержания церия в почках колеблются не систематически. Интересно отметить, что применение ЭДТА в течение второго месяца после инкорпорации радиоцерия столь же эффективно, как и применение его в течение первого месяца. Это указывает на то, что за данный период времени не происходит из-

Таблица 10

Влияние позднего применения Na·ЭДТА на содержание церия (% введенного) в органах крыс в зависимости от длительности и срока применения комплексона *

Дни введения ЭДТА	Печень	Почки	Скелет	Тушка
Контроль	3,32±0,44	0,84±0,20	30,2±1,36	14,7±1,02
2—11	1,95±0,17	0,45±0,05	29,2±1,74	—
2—21	2,40±0,37	0,75±0,14	24,2±1,08	—
2—31	2,19±0,37	0,67±0,13	27,0±1,48	11,0±0,86
2—41	1,69±0,19	0,60±0,12	25,6±1,40	—
2—51	1,63±0,23	0,80±0,17	25,6±1,42	—
2—61	2,23±0,29	0,49±0,07	27,2±1,32	8,1±0,80
32—61	2,27±0,13	1,02±0,22	25,8±1,80	8,6±0,79

* Ежедневное внутрибрюшинное введение по 20 мг Na·ЭДТА; все животные (по 10 крыс в каждой группе) забиты на 62-й день опыта.

менений в физико-химическом состоянии церия и его доступности для комплексона в тканях.

Са·ЭДТА, как и в случае с иттрием, оказал менее выраженный эффект (табл. 11), причем различия в содержании церия в скелете контрольных и получавших Са·ЭДТА крыс статистически не реальны ($P = 0{,}3—0{,}4$).

Таблица 11

Сравнение влияния позднего применения Na·ЭДТА и Са·ЭДТА на содержание церия (% введенного) в органах крыс *

Органы	Контроль	Na·ЭДТА	Са·ЭДТА
Печень	3,32±0,44	2,19±0,37	2,23±0,39
Почки	0,84±0,20	0,67±0,13	1,03±0,25
Скелет	30,20±1,36	27,00±1,48	28,40±1,26
Бедренная кость	1,51±0,07	1,35±0,07	1,42±0,06
Берцовая кость	1,09±0,07	0,88±0,04	1,01±0,05
Тушка	14,70±1,02	11,00±0,86	11,60±0,60

* Ежедневное внутрибрюшинное введение по 20 мг Na·ЭДТА или Са·ЭДТА со 2-го по 31-й день опыта; в каждой группе по 1 крыс.

Таким образом, инъекциями Na·ЭДТА в течение 30—40 дней удается примерно вдвое снизить содержание церия в печени и на 15% в скелете. Подсчетом содержания активности в отдельных частях бедренной кости удается установить, что наиболее быстро ЭДТА выводит церий из метафиза, несколько медленнее — из эпифиза и практически не влияет на содержание его в диафизе. Статистическая недостоверность эффективности Са·ЭДТА в выведении церия из скелета дает основание до окончательной проверки данного вопроса считать, что мобилизация этого металла из костной ткани под влиянием Na·ЭДТА происходит лишь за счет декальцинации ее.

Свинец

Как известно, свинцовые отравления занимают видное место в промышленной токсикологии (Лазарев, 1954). Свинец довольно хорошо резорбируется из кишечника (10—20%), а также из легких (более 20%), накапливается в основном в скелете (35%) и печени (10%). Радиоактивный свинец производится в небольших количествах, а потому и не представляет особого радиотоксикологического интереса. Использованный нами радиоизотоп Pb^{210} является β-и γ-излучателем с периодом полураспада, равным 22,1 года.

Раннее применение ЭДТА. Инъекция Na·ЭДТА через 2—3 минуты после инкорпорации весомых количеств свинца (Семенов, 1952 б) ведет к резкому снижению отложения его в органах: в скелете — с 36 до 9%, в почках—с 5,4 до 1,7% и в печени — с 4 до 2,6% (рис. 11). В этом опыте мы не прослеживали выделения свинца с мочой и калом, однако, насколько можно судить по количеству свинца, оставшегося в организме крысы к первому дню, ЭДТА вывел до 70% инкорпорированного металла (в норме, как известно, выделение свинца из организма идет очень медленно).

Эти данные показали, что ЭДТА может быть с успехом применен для лечения свинцовых отравлений. Появившиеся в последнее время сообщения иностранных авторов подтвердили исключительные свойства ЭДТА в выведении этого металла, и в настоящее время этот комплексон широко применяется в терапии отравлений свинцом.

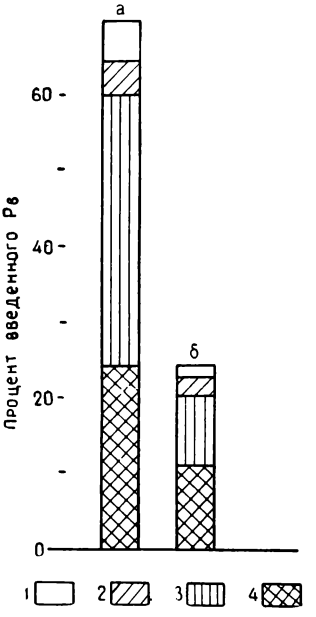


Рис. 11. Влияние ЭДТА на величину отложения свинца в органах крысы.
а — контроль; *б* — ЭДТА через 2 минуты. *1* — почки; *2* — печень; *3* — скелет; *4* — тушка.

Плутоний

Плутоний является естественно-радиоактивным элементом. В природе обнаружен в ничтожных количествах, однако в последнее время производится в широких масштабах искусственным путем в реакторах. Ввиду того, что плутоний является α-излучателем, попадание его в организм представляет исключительную опасность, так как α-частицы обладают в 10—20 раз большей поражающей способностью, чем другие типы ионизирующего излучения (β, γ). Из кишечника плутоний резорбируется в незначительных количествах (доли процента), в то время как из легких резорбция его составляет 20—25%. Основными органами отложения его являются скелет (60%) и печень (15%)[1]. Выделение плутония из печени происходит довольно быстро ($T_{1/2}$ = 10 дням), тогда как из скелета он практически не выделяется ($T_{1/2}$ более 2 лет). Главным путем выделения плутония из организма является желудочно-кишечный тракт. Длительная задержка плутония в организме, характер распределения по органам в сочетании с типом испускаемой им радиации обусловливают его высокую токсичность. В острой стадии отравления отмечается сильное поражение костного мозга (вплоть до полной аплазии), печени и кишечника; в хронической стадии, наряду с угнетением кроветворения и циротическими изменениями печени, наблюдается развитие опухолей, главным образом костных (остеосаркомы).

Раннее применение ЭДТА. Инъекция ЭДТА через 2—3 минуты после инкорпорации плутония резко снижает отложение его в скелете (с 62 до 37%), повышая выделение с мочой в течение первых суток с 1,8 до 24% (рис.12). На отложение плутония в мягких тканях и на выделение его с калом ЭДТА не оказывает практически никакого влияния (Кач, Пани и Трегубенко, 1951; Трегубенко, 1955).

[1] При непосредственном введении разных форм плутония ($PuCl_3$; $Pu(NO_3)_4$; Pu-цитрат; PuO_2^{+2}) наблюдаются существенные различия в величинах отложения их в печени и скелете.

Позднее применение ЭДТА. Выделение плутония с мочой, начиная с 3-го дня после инкорпорации его, не превышает 0,1%; инъекции ЭДТА на 10-й, 20-й, 27-й, 34-й и 45-й дни опыта вызывают резкие кратковременные подскоки в выделении радиоактивности с мочой, однако, как и в случае с церием, наблюдается одновременное снижение содержания ее в кале (рис. 13). В связи с этим, в целях выяснения вопроса относительно способности ЭДТА ускорять выделение плутония из органов и, в особенности, из скелета, откуда в норме он практически не выделяется, был поставлен длительный опыт с ежедневными инъекциями Na·ЭДТА, а также Ca·ЭДТА (Трегубенко, 1955). Результаты этого опыта сведены в табл. 12.

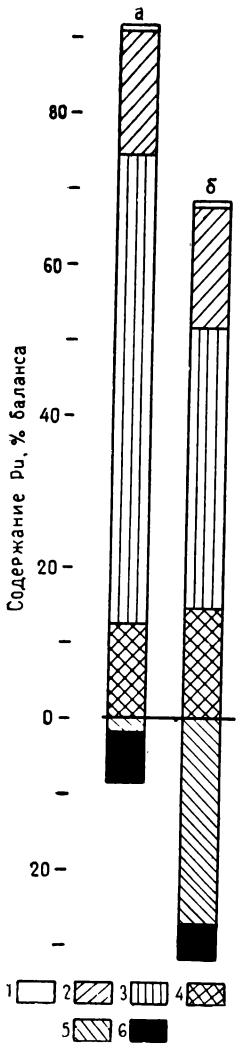


Рис. 12. Влияние ЭДТА на величину отложения плутония в органах и на выделение его с мочой и калом крысы.
а — контроль; *б* — ЭДТА через 2 минуты. *1* —почки; *2* —печень; *3* — скелет; *4* — тушка; *5* — моча; *6* — кал.

Как видно из приводимых данных, Na·ЭДТА, применяемый со 2-го по 11-й день опыта, снижает содержание плутония в скелете с 49,9 до 38,4% от введенного крысе количества излучателя; другими словами, ЭДТА выводит 23% содержащегося в скелете плутония. Более длительное применение ЭДТА (в течение 20—30 дней) усиливает этот эффект лишь до 27%. Статистическая обработка данных по содержанию радиоактивности в мягких тканях показывает, что ЭДТА практически не выводит плутоний из печени, почек и селезенки. Особенно надо подчеркнуть то обстоятельство, что, как и в случае с иттрием и церием, более позднее применение ЭДТА (с 12-го по 31-й день) дает столь же выраженный эффект, как и применение его со 2-го дня опыта.

Существенный интерес как с практической, так и с теоретической точки зрения представляет установленное в этих опытах отсутствие различий в эффективности Na·ЭДТА и Ca·ЭДТА (табл. 13).

Из данных этой таблицы видно, что Ca·ЭДТА, так же как и Na·ЭДТА, не снижая содержания радиоактивности в мягких органах (имеющиеся различия статистически нереальны), выводит из скелета 27% содержащегося в нем плутония.

Если вспомнить данные по влиянию Na·ЭДТА и Ca·ЭДТА на содержание в органах иттрия и церия, то перед нами ярко выступят существенные различия. Во-первых, это касается неэффективности ЭДТА в выведении плутония из мягких тканей и, в частности, из печени, а как мы помним, обе формы комплексона выводят церий и иттрий значительно легче из печени, чем из костной ткани. Во-вторых, обе формы комплексона мобилизуют плутоний из скелета в одинаковой степени, тогда как в случае церия Na·ЭДТА оказался практически единственно, а в случае иттрия значительно более эффективным. На этих различиях мы остановимся ниже.

ВЛИЯНИЕ ЭДТА НА РЕЗОРБЦИЮ МЕТАЛЛОВ И ИЗЛУЧАТЕЛЕЙ

Вопрос о влиянии ЭДТА на резорбцию металлов и излучателей выходит далеко за рамки чисто теоретического интереса и приобретает важное практическое значение, особенно в связи с тем, что из некоторых первичных

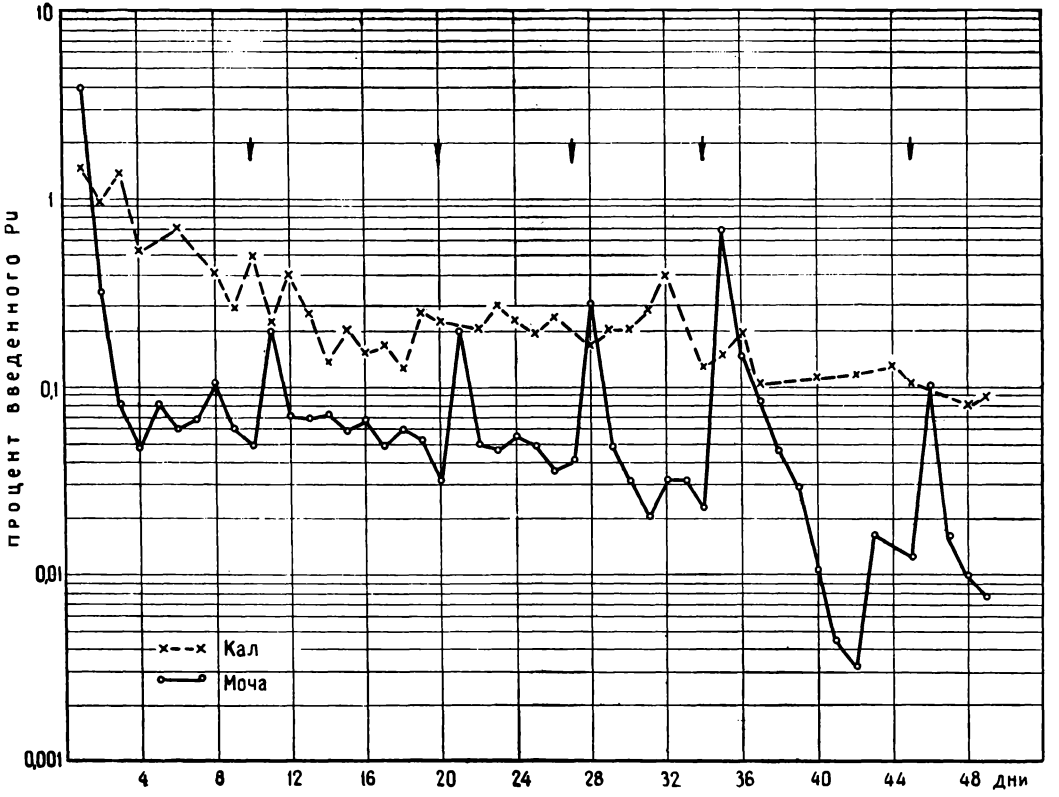


Рис. 13. Влияние ЭДТА на интенсивность выделения плутония с мочой и калом крысы.
Стрелки указывают момент введения ЭДТА.

Таблица 12

Влияние позднего применения Na·ЭДТА на содержание плутония (% введенного) в органах крыс в зависимости от длительности и срока применения комплексона *

Дни введения ЭДТА	Печень	Почки	Селезенка	Скелет
Контроль	5,35+0,49	0,51±0,09	0,67±0,03	49,9±1,00
2—11	5,64+0,65	0,48±0,06	0,66±0,12	38,4±1,72
2—21	4,75±0,35	0,36±0,04	0,50±0,07	36,2±1,73
2—31	4,87+0,26	0,36±0,03	0,47±0,04	36,4±1,96
12—31	6,04±0,86	0,44±0,11	0,63±0,12	36,2±1,74

* Ежедневное внутрибрюшинное введение по 20 мг Na·ЭДТА; все животные (по 10—15 крыс в группе) забиты на 33-й день опыта.

Таблица 13

Сравнение влияния позднего применения Na·ЭДТА и Ca·ЭДТА на содержание плутония (% введенного) в органах крыс*

Органы	Контроль	Na·ЭДТА	Ca·ЭДТА
Печень	5,35±0,49	4,75±0,35	6,54±0,51
Почки	0,51±0,09	0,36±0,04	0,43±0,05
Селезенка	0,67±0,03	0,50±0,07	0,60±0,06
Скелет	49,92±1,00	36,20±1,73	36,10±1,82

* Ежедневное внутрибрюшинное введение по 20 мг Na·ЭДТА или Ca·ЭДТА с 2-го по 21-й день опыта; в каждой группе по 12 крыс.

депо (например, из легких) мы не в состоянии удалить металл или излучатель иным путем, кроме повышения всасывания его в кровь.

Как известно (Лазарев, 1954), отложение в легких некоторых металлов ведет к серьезным нарушениям функции не только этого органа, но и сердечно-сосудистой системы. При задержке в них радиоактивных изотопов создается опасность длительного местного облучения легочной ткани и развития опухолей.

С другой стороны, ввиду того, что желудочно-кишечный тракт является одним из основных путей попадания токсических металлов и излучателей в профессиональных условиях, нам необходимо считаться с возможностью нежелательного повышения всасывания их из кишечника, особенно при раннем после отравления применении ЭДТА.

Резорбция из легких. Для выяснения возможности терапевтического применения ЭДТА при ингаляторном отравлении радиоактивными излучателями нами был поставлен следующий опыт. Три группы по 4 крысы затравливались в специально сконструированной камере влажным аэрозолем радиоиттрия. Количество проингалированного излучателя определялось по измерению радиоактивности контрольного фильтра, смонтированного в стенке затравочной камеры на уровне отверстий, через которые извне находящиеся животные вдыхали распыляемый аэрозоль; скорость откачивания воздуха через этот фильтр соответствовала среднему минутному дыхательному объему у крысы. Одна группа крыс через 3 часа после 10-минутной затравки помещалась в камеру, в которой в течение 10 минут распылялся концентрированный раствор ЭДТА; ингаляторное введение комплексона повторялось ежедневно до 8-го дня. Другой группе крыс, также по истечении 3 часов после затравки радиоиттрием, инъеци-

Таблица 14

Влияние ежедневного внутрибрюшинного и ингаляторного введения Na·ЭДТА на содержание иттрия (% проингалированного) в органах крыс на 8-й день

Группа крыс	Легкие	Печень	Почки	Скелет	Трахея	Тушка
Контроль	0,80	0,10	0,12	3,16	0,02	2,39
ЭДТА внутрибрюшинно. . .	0,11	0,02	0,01	0,79	0,01	0,80
ЭДТА ингаляторно.	0,11	0,03	0,03	0,68	0,01	1,25

ровалось ежедневно внутрибрюшинно по 20 мг Na·ЭДТА. Крысы обеих подопытных и одной контрольной групп были забиты на 8-й день, и в их органах определялось содержание радиоактивности, которое выражено в табл. 14 в процентах к проингалированному количеству радиоиттрия.

Из данных табл. 14 видно, что ЭДТА при обоих способах введения резко снижает содержание радиоиттрия в органах, включая и легкие. Мы не можем сказать, какие дозы ЭДТА поступали в легкие при ингаляторном введении его, однако, несомненно, дозы эти были ниже вводимых внутрибрюшинно (20 мг). Исходя из полученных данных, можно считать, что ингаляторное введение ЭДТА в этом случае, благодаря созданию высокой местной концентрации, окажется более эффективным, чем прочие способы введения препарата, включая внутривенный.

Резорбция из желудочно-кишечного тракта. Проведенные нами лабораторные опыты на крысах по изучению влияния ЭДТА на резорбцию излучателей из желудочно-кишечного тракта показали, что одновременное пероральное введение радиоцерия и 10 мг Na·ЭДТА или Ca·ЭДТА ведет к повышению всасывания излучателя (примерно в 20 раз), вследствие чего в органах откладывается больше церия, чем в норме (табл. 15). Общее резорбированное количество церия, введенного вместе с комплексоном, достигает лишь 1—2%, в то время как, по данным Формана, чистый ЭДТА всасывается из кишечника в большей степени (6—10%). Это указывает на то, что в желудочно-кишечном тракте происходит распад комплекса Ce·ЭДТА. По-видимому, причиной этого является кислая среда желудка (pH=1—2); в кишечнике же не все количество церия успевает связаться с комплексоном.

Таблица 15

Влияние Na·ЭДТА и Ca·ЭДТА на резорбцию и отложение в органах радиоцерия (% введенного), введенного перорально в смеси с комплексоном*

Органы	Контроль	Na·ЭДТА	Ca·ЭДТА
Печень	0,034	1,100	0,620
Почки	0,009	0,032	0,024
Скелет	0,038	0,470	0,440

* В каждой группе по 3 крысы.

Интерес представляло бы проведение подобных опытов, но с внутривенным введением ЭДТА, что важно в клиническом отношении, и если в этом случае также будет наблюдаться повышение резорбции излучателей из кишечника, то придется сделать вывод, что комплексон рационально применять лишь после тщательного промывания желудка и эвакуации радиоактивности из кишечника. В этом отношении мы считаем наиболее целесообразным следующее поведение. Быстрое промывание желудка 0,5—1-процентным раствором Na·ЭДТА (таким способом можно удалить 80—

90% поступившего в него полчаса тому назад излучателя), прием пациентом катионообменных смол (КУ-1, КУ-2, Вофатит-С) и немедленное внутривенное введение ЭДТА (см. зависимость эффективности от срока применения ЭДТА).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Прежде чем перейти к обсуждению полученных результатов необходимо сказать несколько слов о самой постановке опытов.

Отобранный нами материал включает, как было уже указано, лишь те опыты, которые проведены при стандартных условиях в отношении способа и срока применения, а также дозы и формы вводимого комплексона. Это дает возможность сравнивать результаты, полученные с отдельными излучателями[1]. В основных опытах, как было отмечено в методической части работы, применялось внутривенное введение невесомых количеств излучателей. Причиной избрания такой постановки опытов послужило то, что, во-первых, введение излучателя в отпрепарированную хвостовую вену крысы является количественно несравненно более точным, чем прочие способы аппликации (внутрибрюшинно, подкожно, а тем более перорально или ингаляторно) и, во-вторых, резорбированная из наиболее частых первичных депо в организме — легких и желудочно-кишечного тракта — доля металла, поступившего в весомых или невесомых количествах, ведет себя примерно так же, как и внутривенно введенные невесомые количества его.

В настоящей работе приводятся данные как по раннему применению ЭДТА, когда основная доля инкорпорированного металла находится еще в крови, так и по позднему применению комплексона, когда металл уже отложился в тканях организма, а в крови находится лишь равновесная доля его. Хотя первый случай и представляет больше теоретический интерес, все же для практика важно знать, каковы возможности очень скорого после инкорпорации излучателя или токсического металла, так сказать, профилактического применения данного комплексона. Второй случай, несомненно, представляет наибольший интерес для практика, однако и с теоретической точки зрения такой постановкой опыта удается выяснить важные закономерности во взаимоотношениях металлов и комплексонов в условиях организма. Остановимся прежде всего на раннем применении ЭДТА и рассмотрим влияние его на поведение излучателя в крови, а в связи с этим и на выделение его с мочой.

Опыт, в котором прослеживалось содержание радиоактивности в крови и в моче катетеризированных собак после внутривенного введения радиоцерия без инъекции или с одновременной инъекцией ЭДТА в другую вену, показал (рис. 14), что присутствие комплексона ведет к значительному ускорению выделения излучателя из крови и к резкому увеличению выделения его с мочой. Этот эффект наиболее выражен в первые полчаса опыта, то есть в течение срока, за который, по данным Формана (1953), выделяется 40% внутривенно введенного ЭДТА. В дальнейшем интенсивность выделения падает, а содержание радиоактивности в крови к 5-му часу устанавливается на заданном ей комплексоном значительно более низком уровне (0,8%), нежели у контрольной собаки (10%). Из этого опыта мы видим, во-первых, что повышенное выделение радиоактивности идет параллельно выделению ЭДТА (по данным Формана, в течение 5 часов с мочой выделяется около 96% инъецированного внутривенно ЭДТА), во-вторых, что выводимый комплексоном излучатель состоит в основном из доли, находя-

[1] Поскольку опыты со свинцом, в отличие от других металлов, проведены с весомыми количествами его, этот элемент не войдет в сравнительное рассмотрение, тем более, что нами не было прослежено выделение его с мочой.

щейся в жидкостях организма (на порядок величины более низкий уровень активности в крови подопытной собаки), и, наконец, в-третьих, что мобилизация радиоцерия из тканей для восстановления нарушенного комплексоном равновесия протекает медленно (почти параллельный ход кривых содержания радиоактивности в крови обеих собак после 5-го часа, когда ЭДТА практически уже выбыл из организма).

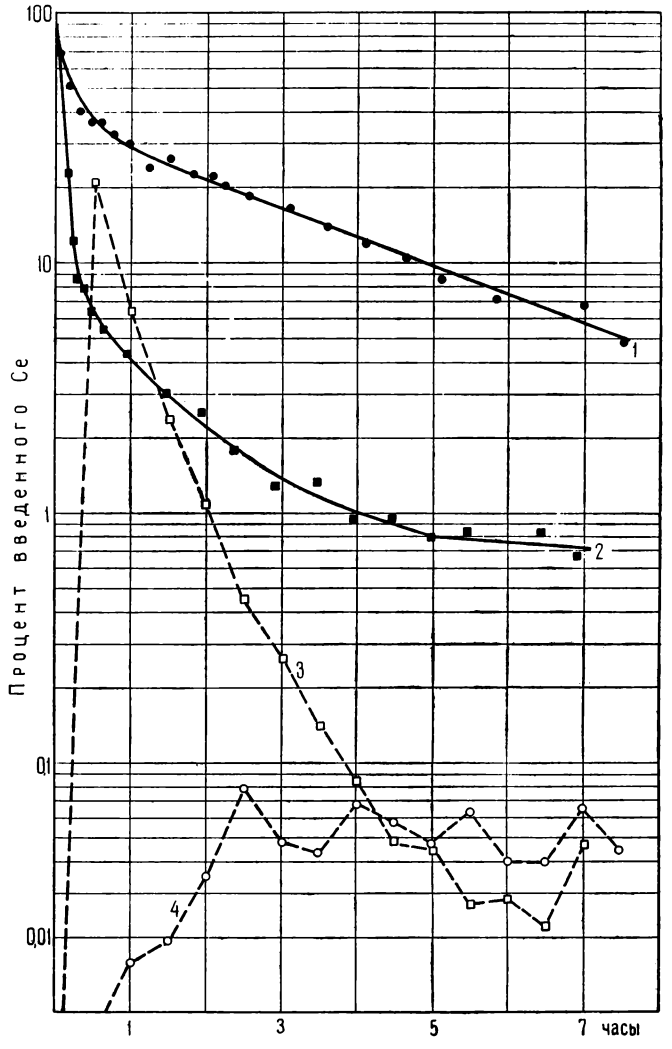


Рис. 14. Влияние ЭДТА на выбывание церия из крови и на выделение его с мочой у собаки.
Кривые: *1* — кровь (контроль); *2* — кровь (ЭДТА); *3* — моча (ЭДТА); *4* — моча (контроль).

Если теперь сопоставим данные о ранней эффективности комплексона в отношении разных излучателей, то мы заметим существенные различия (рис. 15). Так, например, выделение иттрия под влиянием ЭДТА доходит до 85%, цинка — до 55%, а церия и плутония — лишь до 25—26%; на выделение стронция комплексон вообще не оказывает влияния. Объяснить эти резкие различия неодинаковой скоростью выбывания отдельных излу-

чателей из кровяного русла в органы не удается, так как в течение 2—3 минут, предшествующих инъекции комплексона, в органах и тканях успевает фиксироваться лишь незначительная доля их. Более того, указанные различия имеют место и в случае одновременной или предварительной инъекции ЭДТА. Причину установленных различий, нам кажется, следует искать в том, что разные металлы в неодинаковой степени переходят в крови в малодоступное для ЭДТА физико-химическое состояние (грубодисперсные коллоидные частицы). Нам известно, что такие элементы как церий и плутоний, введенные в кровь в виде простых солей, откладываются в основном в печени (до 60%), в то время как иттрий—почти исключительно в скелете, а цинк занимает промежуточное положение, откладываясь преимущественно в мягких тканях. Это свидетельствует о значительных различиях в их физико-химическом состоянии в крови, так как мы знаем, что печенью захватываются главным образом грубодисперсные коллоидоподобные частицы, в то время как ионогенная форма откладывается, в основном, в скелете. В определении физико-химического состояния металла в крови несомненна роль степени образования гидроокиси его при pH крови (7,35). Так pH выпадения гидроокиси 4-валентного плутония лежит около 1, в то время как иттрия и цинка — около 7.

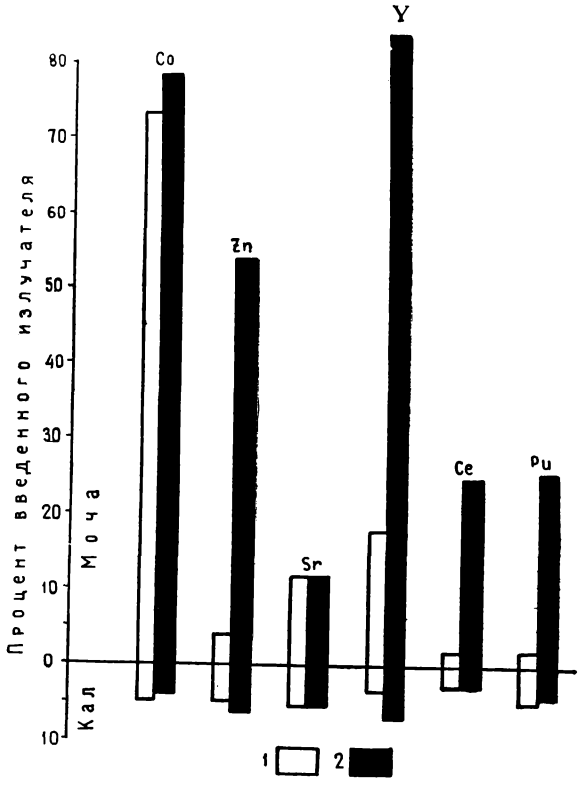


Рис. 15. Влияние раннего применения ЭДТА на выделение излучателей с мочой и калом крыс (дано выделение за первые 2 дня опыта) (в % от введенного количества).
1 — контроль; *2* — ЭДТА.

Можно считать, что чем больший процент грубодисперсной фракции (растворение ее комплексоном идет очень медленно) образует данный металл в крови, тем ниже будет эффективность ЭДТА. При одинаковой степени гидролиза на первый план в определении эффективности ЭДТА должна выступать устойчивость образуемых им комплексов с металлами. Обоими этими факторами — степенью гидролиза и устойчивостью комплексов—можно удовлетворительно объяснить различия в выведении с мочой как иттрия и цинка ($K_{уст}$ комплекса Zn·ЭДТА на два порядка величин ниже $K_{уст}$ комплекса Y · ЭДТА), так и цинка и церия, константы устойчивости комплексов которых с ЭДТА одинаковы. В отношении же слабого эффекта ЭДТА на выделение кобальта с мочой надо заметить, что этот металл и без того очень быстро и в высокой степени удаляется из организма через почки[1].

[1] Причиной столь быстрой фильтрации кобальта через почки (75% в первые сутки после внутривенного введения) пока предположительно можно считать образование кобальтом хорошо растворимых биокомплексных соединений.

К этому наш комплексон мало что может добавить. Здесь, возможно, следует говорить не об отсутствии эффекта ЭДТА, а о маскировке его высоким выделением кобальта в норме, что затрудняет оценку действительной эффективности комплексона. Более конкретный вывод в отношении кобальта мы сможем сделать при рассмотрении поздней эффективности ЭДТА.

Перейдем теперь к рассмотрению тех изменений в величине отложения излучателей во внутренних органах, которые произошли в связи с повышен-

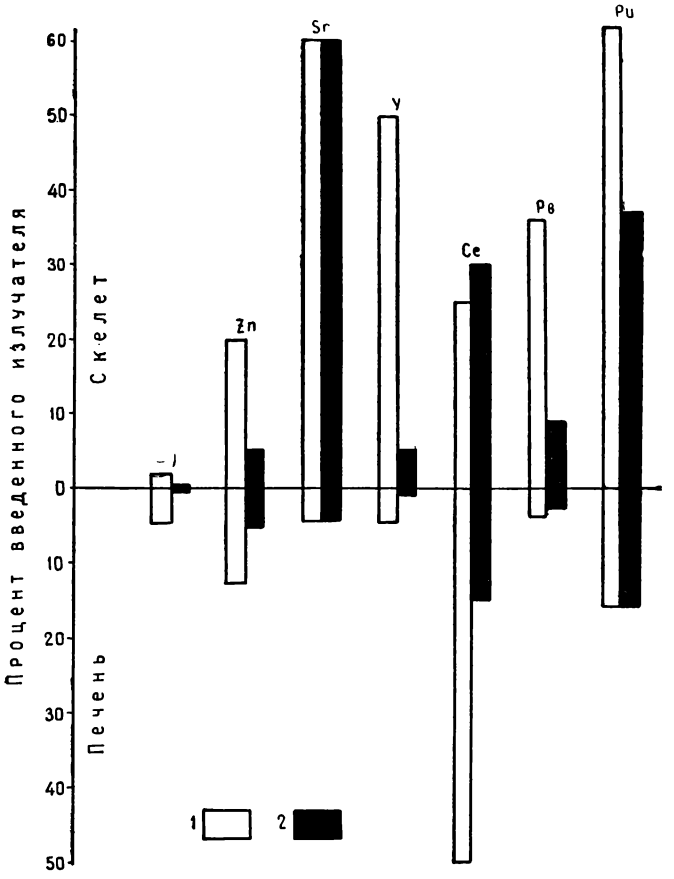


Рис. 16. Влияние ЭДТА на отложение излучателей в скелете и печени крысы (дано содержание на 2—3-й день опыта в % от введенного количества).

1 — контроль; *2* — ЭДТА.

ным выделением их из организма. Остановимся хотя бы на главных депо, а именно: на скелете и печени (рис. 16). Здесь прежде всего мы видим полное отсутствие какого бы то ни было влияния ЭДТА на отложение стронция в этих органах.

Основная доля выведенных иттрия и плутония состоит из той фракции, которая в отсутствии ЭДТА отложилась бы в скелете. Для иттрия эта фракция, составляющая примерно половину всего введенного количества, является, по-видимому, отчасти ионогенной, отчасти биокомплексной (возможно, цитрат иттрия), в пользу чего говорит быстрое выбывание его из крови без накопления в печени (отсутствие быстро исчезающей грубодисперсной фракции), а также высокое в норме выделение с мочой. В отношении

же плутония вопрос обстоит значительно сложнее,так как в данных опытах плутоний инкорпорировался в виде цитратного комплекса, чем и объясняется иное по сравнению с простой солью распределение его: низкое отложение в печени и высокое — в скелете. Это указывает на то, что присутствие цитрата препятствует образованию грубодисперсных коллоидных частиц плутония в крови, как это имеет место в случае инкорпорации простой соли $Pu(NO_3)_4$. Таким образом, цитрат, удерживая плутоний хотя бы в первые несколько минут[1] в мелкодисперсном, а частично, вероятно, и в комплексном состоянии, способствует доступности его для ЭДТА. Представляло бы интерес исследование влияния ЭДТА на простую соль плутония в целях сравнения с приводимыми здесь данными по другому легко образующему гидроокиси при pH крови металлу — церию. Последний, как мы видим из рис. 16, реагирует на введение ЭДТА довольно своеобразно: в отличие от иттрия и плутония, выводимая комплексоном доля его состоит из печеночной фракции, тогда как в скелете, вместо снижения, наблюдается некоторое повышение отложения этого металла. Объяснить подобное своеобразие можно следующим образом. Несомненно, церий находится в крови не в ионогенном и даже, по-видимому, в основном не в растворимом биокомплексном состоянии, на что указывает высокое накопление его в печени и низкое выделение с мочой. По всей вероятности, основная масса церия образует в крови коллоидоподобные частицы различной дисперсности, со сдвигом в грубодисперсную сторону (преимущественное накопление в печени). Введенный ЭДТА, помимо комплексования доступной для него молекулярно-дисперсной и пептизации мелкодисперсной коллоидоподобной фракции, по-видимому, задерживает процесс укрупнения коллоидоподобных частиц церия, что, с одной стороны, приводит к предотвращению отложения его в печени, а с другой,повышает концентрацию в крови частиц тех размеров, которые откладываются в скелете. Вполне вероятно, что с таким же положением мы встретимся и в случае простой соли плутония, а также америция, празеодима и других, сходных с церием по своему поведению в организме элементов.

В случае цинка, как мы видим из приводимого рисунка, наблюдается более или менее равномерное снижение отложения во всех органах и тканях. Это свидетельствует о том, что данный элемент, если и образует в крови неодинаковые с физико-химической точки зрения фракции, то по своей доступности для ЭДТА они не сильно отличаются друг от друга.

Итак, раннее применение ЭДТА резко снижает отложение иттрия, цинка, церия, плутония и свинца в органах и тканях, повышая выделение их с мочой. При этом, как мы уже отметили, наблюдаются следующие зависимости: а) эффективность ЭДТА при прочих равных условиях тем выше, чем больший процент излучателя в крови и межтканевой жидкости доступен для комплексования, причем доступность эта определяется физико-химическим состоянием излучателя (наиболее доступны ионогенная и растворимая биокомплексная, наименее — грубодисперсная коллоидоподобная фракции); б) эффективность ЭДТА при прочих равных условиях, включая и физико-химическое состояние излучателя в крови и межтканевой жидкости, тем выше,чем больше константа устойчивости его комплекса с ЭДТА. Помимо этих закономерностей, имеют место, как мы видели, и другие: зависимость эффективности от дозы, срока и способа введения комплексона. Причины этих закономерностей были указаны в соответствующих пунктах, но здесь хотелось бы остановиться на одном важном обстоятельстве в связи с зависимостью эффективности ЭДТА от срока его применения.

[1] Комплекс Pu-цитрат явно нестоек в условиях организма (расщепление цитрата в тканях; конкуренция процесса гидролиза), о чем свидетельствует исключительно низкое выделение его с мочой.

На первый взгляд кажется странным, что инъекцией ЭДТА даже через час после инкорпорации невесомых количеств радиоиттрия удается вывести до 60% этого излучателя, что на 40% превышает его нормальное выделение. Ведь как мы знаем, 80% иттрия исчезает из кровяного русла в течение уже первых 5 минут после внутривенного введения. Если согласиться с некоторыми авторами (Norris a. Kisieleski, 1948; Schubert et al.. 1950) в том, что быстрое выбывание из крови внутривенно введенных стронция, кальция, радия или иттрия обусловлено быстрым накоплением их в скелете, то

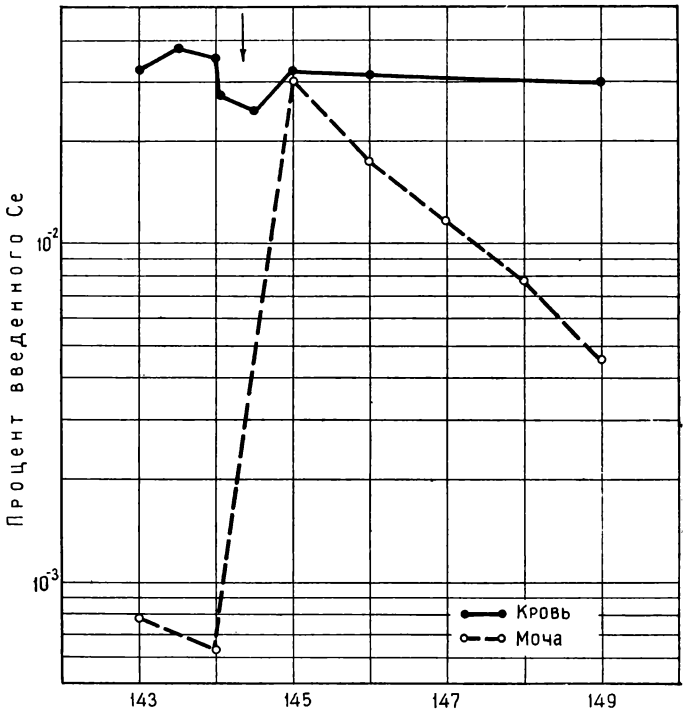


Рис. 17 Влияние позднего применения ЭДТА на содержание церия в крови и на выделение его с мочой у собаки.
Стрелка указывает момент введения ЭДТА.
По оси абсцисс отложено время в часах.

пришлось бы принять, что выводимые 40% радиоиттрия берутся из отложенного уже в тканях элемента. Однако, как показывает сама зависимость эффективности ЭДТА от срока его применения, а также очень низкая эффективность его при позднем применении, когда излучатель уже отложен в тканях, мобилизация излучателей из их депо в организме происходит с большим трудом; к такому же выводу мы пришли на основании рассмотрения кривых клиренса крови и интенсивности выделения радиоцерия с мочой собак (см. выше).

Исходя из этого, для объяснения высокой эффективности ЭДТА в выведении за час до того инкорпорированного иттрия надо принять следующее. Быстрое выбывание из крови таких излучателей, как стронций, иттрий и другие, накапливающихся преимущественно в скелете, обусловлено в первую очередь не накоплением их в костной ткани, а проникновением в межтканевую жидкость, то есть разведением инъецированной в кровь активности; как известно, накопление таких излучателей в скелете идет значительно медленнее, нежели выбывание их из кровяного русла. Зная при этом, что ЭДТА исключительно быстро проникает не только в межтканевое про-

странство, составляющее 20—25% объема тела, но, по-видимому, и в клетки (уже через минуту после внутривенного введения ЭДТА разводится примерно в 50% объема тела крысы), надо принять, что выводимые сверх нормы 40% радиоиттрия берутся комплексоном в основном из межтканевой жидкости. Разумеется, скорость и степень проникновения разных элементов в межтканевую жидкость далеко не одинаковы, однако включение ее, наряду с кровью, в область действия ЭДТА не только целесообразно, но и необходимо для правильной интерпретации получаемых результатов.

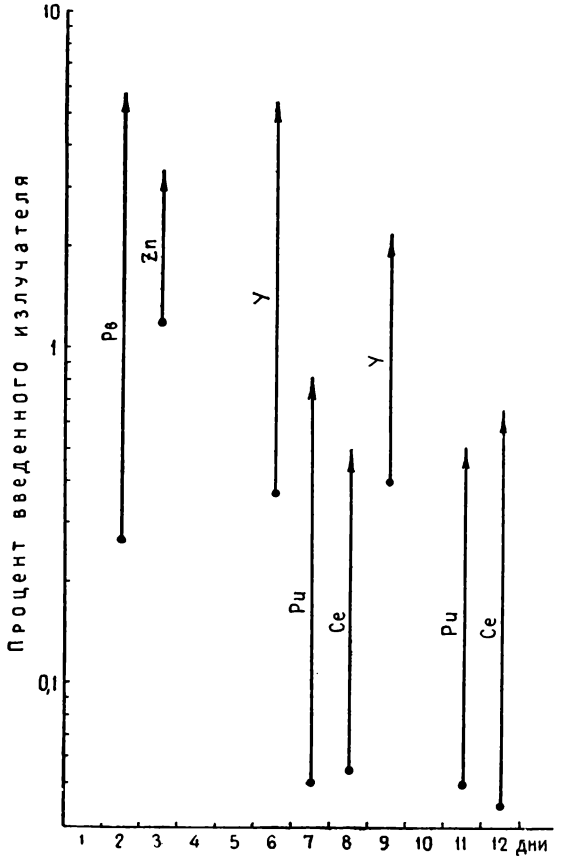


Рис. 18. Повышение выделения излучателей с мочой крыс при позднем применении ЭДТА.

Прежде чем перейти к рассмотрению приводимых в этой работе данных по поздней эффективности ЭДТА, остановимся вкратце на одном опыте, в котором собаке инъецировалось 40 мг ЭДТА через 6 дней после инкорпорации радиоцерия (рис. 17). Как видно из приводимого рисунка, инъекция ЭДТА вызывает падение уровня радиоактивности в крови с одновременным резким повышением выделения радиоцерия с мочой. Из дальнейшего хода кривых видно, что уже через час после инъекции комплексона уровень радиоактивности в крови восстанавливается, а с мочой еще продолжает выделяться повышенное количество радиоцерия. В общем, с 144-го по 149-й час опыта с мочой выделяется около 0,07% инкорпорированного излучателя, что в 20 раз превышает то количество, которое выделилось бы за этот срок без применения комплексона ($0{,}0007 \times 5 = 0{,}0035\%$). Из этих данных, конечно, нельзя сделать вывод о том, мобилизует ли ЭДТА радиоцерий непосредственно из тканей, или же выводит лишь долю, находящуюся в жидкостях организма, а наблюдаемое восстановление уровня активности в крови происходит за счет иных механизмов, независимо от ЭДТА, так как расчет показывает, что содержание радиоцерия в крови и межтканевой жидкости (0,10%) превышает выведенное комплексоном количество излучателя.

Сопоставление эффективности ЭДТА при позднем его применении в выведении различных излучателей с мочой (рис. 18) показывает, что этот комплексон повышает выделение свинца (по данным Belknap a. Perry, 1954) в 23 раза, а иттрия, церия и плутония — в 10—16 раз, то есть примерно в одинаковой степени. Это, по-видимому, говорит о том, что после установления динамического равновесия между содержанием радиоактивности

в тканях и жидкостях организма различия в доступности отдельных излучателей для ЭДТА в значительной мере стираются. Это, очевидно, объясняется меньшим разнообразием физико-химических фракций равновесной доли разных излучателей, находящейся в жидкостях организма (ионогенная и биокомплексная). Меньшая эффективность ЭДТА в отношении цинка, возможно, связана с тем,что около 75% находящейся в крови доли его содержится в эритроцитах, куда, как мы знаем, ЭДТА не проникает. Отсутствие же эффективности этого комплексона в повышении выделения радиокобальта с мочой (см. рис. 4) можно было бы объяснить, помимо конкуренции биокомплексонов, еще и медленностью процесса комплексования его с ЭДТА, что было показано Шварценбахом в опытах в пробирке.

Интересно отметить, что каждая последующая инъекция ЭДТА дает обычно менее выраженный эффект. Это, по-видимому, связано с тем, что в одной и той же ткани откладываются разные по своему физико-химическому состоянию и, следовательно, по своей доступности для ЭДТА и по способности мобилизоваться, фракции излучателей. Понятно, что каждая предыдущая порция комплексона будет вымывать из тканей (непосредственно, или путем снижения уровня излучателя в крови) наиболее лабильно связанные фракции излучателя, предоставляя последующим порциям ЭДТА менее доступные фракции.

Отсутствие различий в эффективности ЭДТА при применении его в течение первого или второго месяца опыта указывает на то, что по крайней мере за данный срок не происходит существенных изменений в локализации или в физико-химическом состоянии металла в тканях организма. Однако не исключена возможность,что в очень молодом растущем организме[1], в котором еще происходят бурные процессы роста тканей, отложившийся в скелете излучатель будет с течением времени, так сказать, замурован новообразованной костной тканью и станет «гистологически» недоступным как для комплексона, так и для обменных реакций между твердой и жидкой фазами в организме. Благодаря этому может наблюдаться снижение эффективности комплексона при более позднем (через месяцы) применении его.

Особенно надо отметить наблюдавшиеся нами различия в эффективности Na·ЭДТА и Ca·ЭДТА при позднем применении их. Как мы видели, в отношении выведения радиоиттрия и радиоцерия из мягких тканей обе формы комплексона оказались в общем одинаково эффективными, однако в выведении этих излучателей из скелета эффективность Na·ЭДТА и Ca·ЭДТА существенно различна. Так, если Ca·ЭДТА удается при вышеописанной постановке опыта вывести из скелета 20% радиоиттрия, то Na·ЭДТА — 36%. Очевидно, дополнительные 16% излучателя мобилизуются в процессе декальцинирования костной ткани комплексоном. Это обстоятельство указывает на то, что между обменом иттрия и кальция в скелете имеется определенная связь, несмотря на то, что, согласно радиоавтографическим данным, иттрий откладывается в органическом матриксе кости. Сходная картина наблюдается и с радиоцерием; только в этом случае Ca·ЭДТА дает едва заметное, статистически нереальное снижение содержания излучателя, в то время как Na·ЭДТА выводит около 15—16% его, то есть практически весь эффект получается за счет декальцинирующего действия Na·ЭДТА. В случае же плутония обе формы комплексона ускоряют выделение его из скелета в одинаковой степени, что указывает на отсутствие связи обмена плутония с обменом кальция. В отличие также от остальных излучателей, плутоний не выводится комплексоном из мягких тканей. На основании этого можно предполагать, что плутоний, содержащийся, в част-

[1] Использованные для данных опытов крысы были в возрасте 3—4 месяцев, то есть еще растущие, однако не столь интенсивно, как 3—4-недельные.

ности, в печени, не участвует в поддержании динамического равновесия между концентрациями его в жидкостях и тканях организма, выделяясь, очевидно, целиком непосредственно в кишечник.

Установленные нами различия в степени мобилизации церия из отдельных частей бедренной кости (эпи-, мета- и диафиз) можно трактовать по разному (различия в васкуляризации и интенсивности обмена в отдельных частях кости, различия в прочности связей церия со структурами их, различия в физико-химическом состоянии откладывающихся в них фракций излучателя и т. п.). Однако уже тот факт, что заметную мобилизацию излучателя вызывает лишь Na·ЭДТА, говорит в пользу значения не физико-химического состояния церия в отдельных частях бедренной кости, а степени декальцинирования их комплексоном.

Итак, препараты ЭДТА (Na·ЭДТА и Ca·ЭДТА) как при раннем, так и при позднем их применении вызывают значительное ускорение выделения ряда металлов и излучателей из организма, причем эффективность этого комплексона намного превосходит эффективность других применявшихся ранее или применяемых в настоящее время препаратов. К особым преимуществам ЭДТА надо отнести отсутствие расщепления его в организме и подавление им химической токсичности катионов металлов. В заключение следует особенно подчеркнуть то обстоятельство, что позднее применение Na·ЭДТА оказывается значительно более эффективным, чем применение Ca·ЭДТА в отношении тех металлов или излучателей, обмен которых в костной ткани каким-то образом связан с обменом кальция в ней. Расширение подобных исследований с вовлечением других излучателей выяснит наиболее рациональные методы терапии, укажет на целесообразность применения Na·ЭДТА или Ca·ЭДТА в каждом отдельном случае.

ВЫВОДЫ

1. ЭДТА, введенный парентерально в форме натриевой соли или кальциевого комплекса предварительно, одновременно или вскоре после инкорпорации излучателей, резко снижает отложение в скелете цинка, иттрия, свинца и плутония, а в мягких тканях и органах — помимо указанных элементов, еще и церия.

2. Выделение указанных элементов с мочой под влиянием ЭДТА значительно возрастает; выделение же их с калом практически не изменяется.

3. ЭДТА оказывает слабо выраженный эффект на поведение кобальта в организме и не влияет на поведение стронция.

4. ЭДТА повышает резорбцию излучателей из легких и кишечника.

5. Позднее применение ЭДТА, когда излучатель уже отложился в органах и тканях, ведет к резкому повышению выделения его с мочой (за исключением стронция и кобальта). При этом, каждая последующая инъекция комплексона обычно менее эффективна, чем предыдущая.

6. Поздним многократным (10—15 инъекций) применением ЭДТА удается вдвое снизить содержание иттрия и церия в мягких органах, а также ускорить выделение иттрия, церия и плутония из скелета. При этом обе формы ЭДТА в одинаковой степени ускоряют выделение плутония (на 25%) из скелета, в то время как в отношении иттрия и церия Na·ЭДТА значительно более эффективен (36 и 16%), нежели Ca·ЭДТА (20 и около 6%, соответственно).

7. Степень мобилизации церия комплексоном из отдельных частей бедренной кости неодинакова. Наиболее быстро церий мобилизуется из метафиза, медленнее — из эпифиза и практически не выводится из диафиза.

8. Ca·ЭДТА значительно менее токсичен для организма, чем Na·ЭДТА или Mg·ЭДТА.

9. Из всех возможных путей введения комплексона в организм наиболее рациональным является внутривенный.

10. Эффективность ЭДТА в значительной степени зависит от способа и срока применения, а также от формы и дозы комплексона.

11. Механизм действия ЭДТА, а также различия в эффективности его в отношении различных элементов хорошо объяснимы с чисто физико-химической точки зрения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Войнар А. О. Биологическая роль микроэлементов в организме животных и человека. М., Изд-во «Советская наука», 1953.

2. Кач А. З., Борн Г. И., Семенов Д. И. Изучение влияния комплексонов на поведение инкорпорированного тория. Отчет за 1949 г. Фонды Урал. фил. АН СССР, Свердловск.

3. Кач А. З., Пани Г. Э. и Трегубенко И. П. Опыты по влиянию этилендиаминтетраацетата на поведение некоторых излучателей. Отчет за 1951 г. Фонды Урал. фил. АН СССР, Свердловск.

4. Лазарев Н. В. Химически вредные вещества в промышленности. Ч. 2. Л., Госхимиздат, 1954.

5. Семенов Д. И. Влияние комплексных соединений ЭДТА на поведение иттрия в организме. Отчет за 1952 г. (а) Фонды Урал. фил. АН СССР, Свердловск.

6. Семенов Д. И. Влияние ЭДТА на поведение свинца и висмута в организме. Отчет за 1952 г. (б). Фонды Урал. фил. АН СССР, Свердловск.

7. Семенов Д. И. Эффективность комплексонов в опытах по выведению из организма излучателей при позднем длительном применении их. Отчет за 1953 г. Фонды Урал. фил. АН СССР, Свердловск.

8. Семенов Д. И. Инструкция по клиническому испытанию препаратов натрия-ЭДТА и кальция-ЭДТА. Отчет за 1954 г. Фонды Урал. фил. АН СССР, Свердловск.

9. Семенов Д. И. и Борисова Н. Д. Влияние этилендиаминтетраацетата натрия на поведение иттрия в организме. Отчет за 1951 г. Фонды Урал. фил. АН СССР, Свердловск.

10. Трегубенко И. П. Распределение плутония в организме и методы экспериментального воздействия на темп его выделения. Канд. диссертация. Ин-т биофизики АМН СССР. М. 1955.

Aub J. C., Fairhall L. T., Minot A. S., Reznikoff P. Lead Poisoning 1926, 7, 265.

Belknap E. L. a. Perry M. C. Treatment of Inorganic Lead Poisoning with Edathamil Calcium — Disodium. Arch. Ind. Hyg. a. Occup. Med. 1954, 10, 530.

Cohn S. H. a. Gong J. K. Effect of Chemical Agents on Skeletal Content and Excretion of Injected Strontium — 89. Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med. 1953, 83, 550.

Cohn S. H., Gong J. K. a. Fishler M. C. Studies on EDTA, Treatment of Internal Radioactive Contamination. Nucleonics 1953, 11, 56.

Dobson E. L., Gofman J. W., Jones H. B., Kelly L. S. a. Walker L. A. Studies with Colloids Containing Radioisotopes of Yttrium, Zirconium, Columbium and Lantanum. J. Lab. a Clin. Med. 1949, 34, 305.

Donelly G. L. a. Holman R. L. The Stimulating Influence of Sodium Citrate on Cellular Regenaration and Repair in the Kidney Injured by Uranium Nitrate. J. Pharm. a. Exp. Therap. 1942, 75, 11.

Dyckerhoff H., Marx R., Ludwig B. Uber den Wirkungsmechanismus und die Verwendbarkeit einiger blutgerinnungshemmender organischer Substanzen. Ztschr. f. d. ges. exper. Med. 1942, 110, 412.

Foreman H., Huff R. L., Oda J. M., Garcia J. Use of a Chelating Agent for Accelerating Excretion of Radio — Iron. Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med. 1952, 79, 520.

Foreman H. a. Trujillo Th. The Metabolism of C^{14}-labeled Ethylenediaminetetraacetic Acid in Human Beings. J. Lab. a. Clin. Med. 1954, 43, 566.

Foreman H., Vier M. a. Magee M. The Metabolism of C^{14}-labeled Ethylenediaminetetraacetic Acid in the Rat. J. Biol. Chem. 1953, 203, 1045.

Hardy H. Use of Calcium Ethylenediaminetetraacetate in Treating Heavy-Metal Poisoning. Arch. Ind. Hyg. a. Occup. Med. 1953, 7, 137.

Hursh J. B. Effect of BAL on the Excretion and Tissue Distribution of Polonium in Rats. J. Pharm. a. Exp. Therap. 1951, 104, 450.

Kety S. S. a. Letonoff T. V. Treatment of Lead Poisoning with Sodium Citrate. Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med. 1941, 46, 476.

Kissin B. a. Natelson S. Chelating Agents and Urinary Calcnli Science 1950, 112, 367.

Norris W. P. a. Kisieleski W. Comparative Metabolism of Radium, Strontium and Calcium. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol., 1948, XIII, 164.

Peters R. A., Stocken L. A. a. Thompson R. H. S. British Anti-Lewisite (BAL). Nature 1945, 156, 616.

Popovici A., Geschickter Ch. F., Reinovsky A., Rubin M. Experimental Control of Serum Calcium Levels in Vivo. Proc. Soc. Exp. Biol. a Med. 1950, 74. 415.

Raymond S. a. Gehres R. F. Ethylendinitrilotetracetic Acid as Solvent for Urinary Calculi. Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med. 1950, 74, 715.

Schubert J. An Experimental Study of the Effect of Zirconium and Sodium Citrate Treatment on the Metabolism of Plutonium and Radioyttrium. J. Lab. a. Clin. Med. 1949, 34, 313.

Schubert J., Finkel M., White M., Hirsch G. Plutonium and Yttrium Content of the Blood, Liver and Skeleton of the Rat at Different Times after Intravenous Administration. J. Biol. Chem. 1950, 182, 635.

Schubert J. a. Wallace H. The Effect of Zirconium and Sodium Citrate on the Distribution and Excretion of Simultaniously Injected Thorium and Radiostrontium. J. Biol. Chem. 1950, 183, 157.

Schubert J. a. White M. R. Effect of Sodium and Zirconium Citrate on Distribution and Excretion of Injected Radiolead. J. Lab. a. Clin. Med. 1952, 39, 260.

I. О КЛАССИФИКАЦИИ ВОЗМОЖНЫХ ПУТЕЙ ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ОБЩИЙ ЭФФЕКТ ОБЛУЧЕНИЯ

Н. В. ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ и Н. В. ЛУЧНИК

Современная радиобиология представляет собой чрезвычайно обширную гетерогенную область исследования. Ионизирующие излучения применяются в разной форме для разных целей работниками многих специальностей. Широкое применение атомной энергии в мирных целях вызывает необходимость более полно и глубоко изучить различные аспекты биологического действия ионизирующих излучений. В связи с этим все больше и больше публикуется работ по радиобиологии. Радиобиологическая литература, объединяющая, по сути дела, все работы, связанные с воздействием ионизирующих лучей на живые организмы, уже давно стала необозримой. Для того, чтобы не запутаться в огромной массе фактов и материалов, не погрязнуть в грубом эмпиризме, полезно время от времени заниматься так называемым «биофизическим анализом материала». Подобный анализ сводится к тому, что в радиобиологические работы вносится точка зрения биофизика, который пытается осмыслить и систематизировать эмпирический материал в соответствии с общей биофизической методологией.

В многочисленных и разнородных радиобиологических работах в разное время выделялись определенные преимущественные направления, по которым на соответствующих этапах шло развитие радиобиологии и смежных с ней прикладных дисциплин. Однако всегда (и не без оснований) на первом плане стояло изучение повреждающего действия ионизирующей радиации, в связи с тем, что оно являлось наиболее известным и пока что наиболее важным. В этом широком направлении велись экспериментальные работы, посвященные борьбе с вредным действием излучений.

Как будет показано ниже, поиски более или менее эффективных средств для предупреждения и лечения лучевых поражений сильно затруднены. По своей природе лучевое поражение должно представлять собой весьма гетерогенный синдром, ввиду того что первичный повреждающий агент, являясь неспецифичным, обладает высокой энергией и способностью к проникновению. В связи с этим, под действием облучения могут возникать весьма разнообразные изменения в любых органах и тканях организма. Вот почему здесь особенно полезным оказывается «биофизический анализ материала», о котором уже говорилось выше. При этом необходимо подчеркнуть, что такой анализ ни в коей мере не заменяет частных даже чисто эмпирических попыток радиобиологов и клиницистов найти новые эффективные средства для борьбы с лучевым поражением. В настоящей статье делается попытка дать своего рода теоретическое обоснование для эксперимен-

тальных работ, посвященных борьбе с вредным биологическим действием ионизирующих излучений.

В лаборатории биофизики с 1948 г. ведутся экспериментальные работы, главная цель которых состоит в том, чтобы создать теоретические и экспериментальные основы для разработки способов борьбы с лучевыми поражениями. Настоящее сообщение является первым в серии работ этого направления, имеющее целью создание определенной рабочей схемы и построение рабочих гипотез, которые облегчили бы практические поиски средств и факторов, уменьшающих лучевые поражения. Само собой разумеется, что в настоящее время совершенно невозможно построить подлинную теорию в данной области. На основании немногих известных теоретических основ биологического действия ионизирующих излучений мы стараемся построить чисто феноменологическую схему возможных путей, дать систему средств и факторов, так или иначе воздействующих на биологический эффект излучений. Нам кажется, что в настоящее время такой путь правильнее, чем попытки создать конкретизированные теории и гипотезы как о детальных механизмах комплексного явления биологического эффекта излучений на многоклеточные организмы, так и о путях защиты от этого эффекта.

* * *

Первичные процессы, происходящие при прохождении ионизирующих излучений через вещество, изучены очень хорошо, и здесь нет надобности подробно описывать их. Достаточно указать только на те свойства указанных процессов, о которых нужно помнить при дальнейших рассуждениях. Ионизирующее излучение представляет собой поток заряженных частиц (протоны, электроны, α-частицы) или нейтральных (электромагнитные кванты, нейтроны). Однако и в последнем случае при прохождении лучей через вещество возникают заряженные частицы (кванты рентгеновского или γ-излучения, например, образуют вторичные электроны, а быстрые нейтроны — протоны отдачи). Заряженные частицы при прохождении через вещество взаимодействуют с отдельными его атомами, отдавая им всю свою энергию или только ее часть. Эта энергия передается одному из электронов, который либо переходит на более высокий энергетический уровень (возбужденный атом), либо вовсе покидает сферу притяжения ядра (ионизированный атом). Роль возбуждений в осуществлении биологического действия ионизирующих излучений ничтожна по сравнению с ролью ионизаций. Энергия же, приходящаяся на одну ионизацию, весьма велика; она составляет около 33 электрон-вольт, что значительно превосходит энергию активации большинства химических реакций. В связи с тем, что при каждом элементарном акте абсорбируется столь большая энергия, средняя плотность ионизации в единице объема оказывается очень низкой. Так, в ткани, облучаемой дозой 1000 r, один ионизированный атом образуется примерно на 50 миллионов не ионизированных. Поэтому одним из важных факторов, определяющих эффект облучения, является линейная плотность ионизации. В ряде случаев ионизации могут возникать вдоль пути заряженной частицы на очень близком расстоянии друг от друга, причем, конечно, создаются иные условия для реакции, чем при изотропном распределении ионизаций по всему объему. Особенно следует подчеркнуть два обстоятельства: во-первых, то, что первичный процесс отдачи энергии ионизирующего излучения веществу складывается из элементарных физических актов, при каждом из которых атомам вещества сообщается очень значительная энергия, и, во-вторых, то, что абсорбция их химически неспецифична, что приводит к большой гетерогенности протекающих химических изменений.

При рассмотрении биологического действия ионизирующих излучений даже на отдельные клетки или микроорганизмы далеко не всегда удается

выделить и учесть реакции, связанные с элементарными процессами. Только в редких случаях, даже при воздействии на элементарные биологические реакции и структуры, удается установить взаимно однозначное соответствие между элементарными первичными физическими актами и учитываемыми биологическими изменениями. Большинство же наблюдаемых биологических реакций оказывается связанным с первичными процессами сложной цепью причинных связей, пока еще редко и не до конца поддающихся расшифровке и конкретизации. Это особенно нужно иметь в виду при попытках анализировать действие лучей на сложные многоклеточные организмы. Но, с другой стороны, при этом необходимо всегда учитывать и хорошо изученные процессы отдачи энергии веществу.

Совершенно общие и, несомненно, правильные рассуждения приводят к заключению о том, что сами первичные процессы в такой сложной и гетерогенной системе, какой является живое вещество, могут иметь место в структурах весьма различного биологического значения. Например, с самого начала абсорбция энергии может происходить в «массовых» молекулах живого вещества, не играющих заметной индивидуальной биологической роли. Более того, абсорбция может происходить и в молекулах, до некоторой степени «посторонних», каковыми являются многочисленные молекулы воды и других неорганических веществ, а также органических продуктов клеточного обмена. Такие же первичные физические акты могут совершаться и в биологически важных молекулах, например, в молекулах ферментов, гормонов или витаминов. Наконец, во всех клетках имеются органеллы микроскопической и субмикроскопической величины, играющие существенную роль в жизни клеток, в основе которых, по современным представлениям, лежат определенные макромолекулярные или надмолекулярные (например, мицеллярные) структуры. Часть этих органелл не только высоко специфична, но и уникальна в пределах клетки и замечательна свойством автокатализа (конвариантной редупликации) или, как принято говорить в биологии, способностью к самостоятельному размножению. В таких структурах также могут совершаться первичные физические акты, благодаря которым возможны, с определенной вероятностью, зависящей от общей плотности облучения, то есть от дозы, с одной стороны, и от размеров структуры и ее реактивной способности, с другой стороны, весьма глубоко идущие изменения клеток. На этом, между прочим, и основано применение биофизического анализа при изучении реакции ряда элементарных биологических структур на облучение. Таким образом, уже рассмотрение одних лишь возможных первичных элементарных физических взаимодействий между ионизирующей радиацией и живым веществом показывает необходимость возникновения чрезвычайно далеко идущей гетерогенности и пестроты этих эффектов, особенно, если принять во внимание дальнейшее возможное взаимодействие первично измененных молекулярных структур и клеточных органелл. К таким взаимодействиям, несомненно, имеющим массовый характер, нужно отнести так называемое вторичное действие, под которым мы понимаем действие первичных продуктов радиолиза воды на различные структуры и органеллы клетки. Образующиеся при этом продукты, в первую очередь водородные атомы, свободные гидроксильные и гидропероксильные радикалы и молекулы перекиси водорода, как известно, обладают весьма большой химической активностью и способны реагировать с молекулами большинства органических веществ, входящих в состав клетки.

Таким образом, к прямому и непосредственному действию ионизирующих излучений, помимо первичных взаимодействий радиации с органическими молекулами и внутриклеточными структурами, нужно отнести и вторичное взаимодействие тех же молекул и структур с продуктами радио-

лиза воды. Некоторые авторы называют такое вторичное взаимодействие «непрямым действием излучений». Это выражение представляет собой перевод английского термина indirect, который нельзя признать удачным, так как рассматриваемый тип действия излучений отнюдь не является непрямым или косвенным. Реакции биологически важных молекул при этом действительно являются вторичными, так как осуществляются в результате двух элементарных актов: образования продуктов радиолиза воды и реакции этих продуктов с органическими молекулами, вместе с тем их следует считать прямыми, так как они из-за малой продолжительности жизни продуктов радиолиза воды, исчисляемой часто ничтожными долями секунды, теснейшим образом связаны во времени и пространстве с первичными элементарными физическими актами — ионизациями. Не следует, однако, забывать, что, помимо прямого, ионизирующие излучения могут и должны оказывать действительно косвенное действие. В общей форме оно сводится к тому, что те или иные изменения или вещества, образующиеся в результате прямого действия радиации, могут и должны, особенно в многоклеточных организмах, обладающих сложной координацией систем и функций, вызывать, например, по нейрогуморальным путям, косвенное действие в других, часто непосредственно не облученных местах, и в иное, более позднее время. Это косвенное действие, называемое некоторыми авторами общим или действием на расстоянии, само собой разумеется, может быть чрезвычайно разнообразным и зависит, в основном, от морфофизиологической структуры, динамики и взаимоотношений физиологических процессов, протекающих в данном многоклеточном организме.

Такова, в общих чертах, картина действия ионизирующих излучений на живые организмы, которую мы можем представить себе на основании всей суммы современных знаний. Резюмируя, можно сказать, что следует различать прямое действие излучений на вещество, разбивающееся на первичное и вторичное, и косвенное действие, связанное с природой и структурой облученного организма и зависящее от них. Прямое действие находится во взаимно однозначном соответствии с первичными физическими актами абсорбции, тогда как косвенное отдалено от последних во времени и пространстве.

* * *

На основании общих соображений, высказанных выше, можно попытаться в самой общей форме обсудить вопрос о теоретически возможных путях воздействия на биологический эффект облучения.

Само собой разумеется, что воздействие на косвенный эффект излучений теоретически вполне возможно. Система косвенных эффектов, принципиально ничем не отличающихся от любых других патофизиологических процессов, происходящих в организме, должна допускать на определенных этапах и фазах возможность тех или иных терапевтических вмешательств, хотя бы в форме симптоматического лечения. Во всех этих случаях мы будем иметь дело, в основном, с лечением тех или иных косвенных последствий радиопатологического воздействия на организм. К числу таких способов лечения относится, например, применение антибиотиков, основанное на том, что в организме, ослабленном в результате облучения, и, вероятно, в связи с поражением ретикулоэндотелиальной системы и появлением «ворот» для бактериальных инвазий, по сравнению с необлученным организмом, значительно повышается чувствительность к инфекции. Конечно, подобного рода воздействия нельзя считать этиологическими, так как в этих случаях устраняются или ослабляются не причины заболевания, а лишь те или иные конечные симптомы, или, как в данном случае, интеркуррентные заболевания. Надо, однако, подчеркнуть, что это не снижает клини-

ческого значения таких методов лечения, точно так же, как и при терапии ряда других тяжелых заболеваний.

Положение осложняется при проникновении далее вглубь радиопатологического процесса и переходе к предшествующим звеньям причинной цепи различных патологических процессов, вызываемых облучением. Но в принципе воздействие на любое действие как прямых, так и косвенных эффектов облучения в смысле протекающих уже в организме патологических процессов во всех случаях попадает в категорию симптоматической терапии. Совершенно иную группу составляют воздействия, которые в какой-то мере или форме влияют на первичный или вторичный эффекты прямого действия излучения. Надо ясно отдавать себе отчет в том, что воздействие на первичный физический механизм абсорбции ионизирующей радиации в облученном веществе практически невозможно, так как степень ее количественно зависит в основном лишь от плотности вещества. Однако принципиально вполне возможно воздействовать на происходящие в облученном организме реакции двумя теоретически мыслимыми путями. Во-первых, возможно так или иначе воздействовать на первичный эффект, создавая условия, при которых передача энергии биологически наиболее важным молекулам и структурам будет иметь иную вероятность. О возможности этого свидетельствуют результаты ряда радиационно-химических опытов, показывающих, что выход реакции определенных молекул при облучении чистого раствора может быть значительно понижен добавлением так называемых «защитных молекул» других веществ, обладающих той же или даже большей степенью сродства к первичным продуктам радиолиза воды и некоторых других растворителей. Во-вторых, теоретически возможно создание в организме таких условий, при которых первичные продукты распада будут обладать меньшим токсическим действием по сравнению с нормой. Этого можно достичь теми же путями, которые используются для создания иммунитета или резистентности организмов к введению тех или иных токсинов.

Из только что сказанного ясна принципиальная возможность создания естественной системы средств, видоизменяющих биологический эффект облучения. На основании суммы имеющихся в настоящее время знаний и фактов о биологических эффектах излучений возможные пути воздействия на эти эффекты могут быть подразделены на 3 больших класса. Первый из них объединяет условия и средства воздействия, снижающие выход молекул, измененных в результате прямого действия облучения. Второй класс состоит из средств, изменяющих организм таким образом, что при том же числе и характере измененных облучением молекул конечный биологический эффект оказывается иным. Третий класс должен включать в себя средства, главным образом, симптоматические, действующие на ход патологического процесса.

Разумеется, что эти большие классы должны подразделяться на определенные группы и подгруппы в соответствии с конкретными путями воздействия на биологические эффекты облучения.

При воздействии условий и средств первого класса выход измененных молекул, определяющих эффект облучения, может быть, по крайней мере принципиально, снижен различными способами. Выше уже говорилось о том, что степень абсорбции ионизирующих лучей зависит от плотности вещества; поэтому, вводя в облучаемую ткань атомы тяжелых элементов, можно повысить абсорбцию и тем самым увеличить биологический эффект. Возможность этого была показана в ряде опытов; делались попытки даже использовать данное явление на практике при лучевой терапии опухолей, которые для усиления действия на них радиации пропитывались солями тяжелых металлов. Значительно легче воздействовать на ионный выход

тех или иных продуктов радиолиза воды, зависящего, как известно, от ряда сопутствующих условий: от кислотности среды, температуры и наличия кислорода. Так, гидропероксильные радикалы, обладающие сильным биологическим действием, образуются только в присутствии молекулярного кислорода. Кроме того, при данном ионном выходе первичных продуктов, выход измененных биологически важных молекул может быть уменьшен в присутствии чужеродных молекул, обладающих большим сродством с первичными продуктами. Такое явление при облучении растворов хорошо изучено в радиационной химии и известно под названием «защитного эффекта». Наконец, более гипотетически, исходя из предположения, что ряд биологически важных молекул образует нестойкие промежуточные продукты, можно попытаться реактивировать последние. В опытах в пробирке это достигается, например, добавлением цистеина или восстановленного глютатиона к облученным энзимам, активность которых зависит от наличия сульфгидрильной группы.

Во втором классе воздействий также можно наметить несколько различных путей. Прежде всего организм может обладать врожденной резистентностью к облучению. Известен, например, штамм кишечной палочки, отличающийся большой устойчивостью к ионизирующим лучам. Такая повышенная резистентность может быть получена и в опыте. Особенно ярким примером передающейся по наследству видоизмененной радиочувствительности является экспериментальное получение полиплоидов. В процессе онтогенеза повышенная резистентность может быть получена путями, аналогичными с иммунизацией. После облучения или воздействия других факторов, в той или иной мере сходных с ионизирующими лучами, вслед за поражением и восстановлением следует продолжающаяся некоторое время фаза резистентности, в течение которой организм легче переносит лучевое поражение. Того же эффекта можно достичь путем воздействия на обмен непосредственно перед облучением. Известно, например, что делящиеся клетки радиочувствительнее интермитотических, поэтому можно добиться уменьшения биологического эффекта облучения, понизив митотическую активность каким-нибудь физическим или химическим средством. Теоретически можно себе представить также воздействие на те или иные энзиматические системы путем перевода их в менее чувствительное состояние. На принципиальную возможность этого указывают данные радиационной химии. Так, ионный выход при облучении растворов восстановленного дифосфопиридиннуклеотида повышается в 75 раз по сравнению с облучением его в окисленном состоянии.

Третий класс средств, действующих на ход патологического процесса, по крайней мере теоретически, представляет наиболее широкие возможности для экспериментов. Здесь можно пытаться изменить направление или интенсивность уже идущего процесса путем воздействия на него через нервную или эндокринную систему, путем блокирования тех или иных энзимов и т. п. Подобное воздействие может быть как чисто симптоматическим, если оно влияет на патофизиологический процесс в узком смысле слова, так и в какой-то мере патогенетическим, если соответствующее воздействие применяется на биохимическом уровне в отношении процессов, находящихся в прямой причинной связи с первичными физическими актами. С другой стороны, общий результат облучения может быть изменен путем повышения скорости репарационных процессов при воздействии, например, на скорость митоза или интенсивность общего обмена. Наконец, имеются еще две широкие и гетерогенные возможности — симптоматическая и заместительная терапия. В первом случае речь идет о чисто симптоматическом лечении патологических процессов без учета особенностей этиологического фактора. К такого рода терапии относится, например, уже упоми-

навшееся выше применение антибиотиков при лучевой болезни. Во втором случае можно пытаться возместить функции или молекулы, страдающие от облучения. Примером такого возмещения являются опыты по вызыванию наследственных биохимических изменений у микроорганизмов. Такие бактерии, потерявшие способность к синтезу определенных метаболитов (например, некоторых аминокислот), погибают в обычных условиях, но совершенно нормально живут и размножаются на средах с соответствующими добавками.

В таком виде представляется нам естественная система средств и факторов, влияющих на биологический эффект облучения. Однако, если говорить о практическом применении этой системы, то здесь придется столкнуться с огромными трудностями. Хотя число известных факторов, влияющих на эффект облучения, уже очень велико, но о механизме их действия можно пока строить только более или менее вероятные предположения. Приведем только один пример. Из всех средств, уменьшающих эффект облучения, лучше всего изучено влияние анаэробиоза. Почти общепринятой считается гипотеза, согласно которой уменьшение биологического эффекта облучения в отсутствии кислорода связывается с влиянием последнего на выход первичных продуктов взаимодействия излучения с водой. Действительно, при облучении воды, содержащей растворенный кислород, образуется 4 окислительных эквивалента, по сравнению с одним окислительным и одним восстановительным, образующимися при облучении абсолютно чистой воды. Но, несмотря на большую правдоподобность этой гипотезы, считать ее доказанной нельзя, во-первых, потому, что вообще данные радиационной химии, полученные в пробирочных опытах с чистыми разбавленными растворами, нельзя безоговорочно переносить на такую сложную и гетерогенную динамическую систему, какой является протоплазма, и, во-вторых, потому, что в живом организме действие анаэробиоза может быть предположительно объяснено и другими способами. Так, в отсутствии кислорода не происходит деления клеток, а покоящиеся клетки радиорезистентнее митотических, поэтому действие анаэробиоза можно объяснить его влиянием на митотическую активность. Далее, в ряде случаев известно, что определенные ферменты в окисленном состоянии оказываются более чувствительными, чем в восстановленном (выше уже приводился пример с дифосфопиридиннуклеотидом); можно думать, что защитное действие анаэробиоза связано с частичным переводом некоторых энзиматических систем в восстановленное состояние. Кроме того, можно считать, что в условиях анаэробиоза, в связи с понижением общей интенсивности обмена, уменьшается общая скорость патогенетического процесса. Наконец, более гипотетически, можно предполагать, что в отсутствии кислорода образуются те или иные «защитные» вещества. Несомненно, что возможные объяснения не исчерпываются только перечисленными. И, хотя данное выше радиационно-химическое объяснение и кажется наиболее вероятным, остальные гипотезы также не могут быть безоговорочно отброшены. При этом нужно подчеркнуть, что мы рассмотрели случай наиболее изученного воздействия. Что же касается большинства остальных воздействий, то по отношению к ним оснований для высказывания надежных гипотез еще меньше, а возможностей для различных толкований еще больше.

* * *

Как мы только что показали, на данном этапе развития радиобиологии создание пригодной для практики естественной системы средств и факторов, влияющих на эффект облучения, невозможно, хотя практическая необходимость построения системы давно назрела. История науки учит нас, что на таких этапах, когда накоплен большой фактический материал, но

создание естественной классификации имеющихся фактов невозможно, построение искусственных феноменологических систем оказывается весьма плодотворным и во всяком случае более полезным, чем попытки создания естественных систем без достаточных к тому оснований. Исходя из практической необходимости, мы предлагаем классификацию средств, влияющих на биологические эффекты облучения, построенную на чисто феноменологической основе. В качестве такой основы мы возьмем временной признак: он не только легко установим и, по самой природе вещей, наличествует в любых экспериментальных данных, но также, как мы увидим ниже, должен находиться в определенной связи с естественной системой. На основании уже имеющегося большого материала можно утверждать, что средства, влияющие на эффект облучения, характеризуются временным оптимумом аппликации. Например, такие вещества, как цистеин, цианистый калий или азид натрия снижают эффект облучения только в том случае, если они присутствуют в ткани во время облучения, поэтому их приходится вводить непосредственно перед облучением. Другие средства, вроде чужеродных сывороток или некоторых гормонов, оказываются эффективными, если их вводить за одну-две недели до облучения; введенные в день облучения они, как правило, не дают эффекта или усиливают действие радиации. Немногие средства, из которых можно назвать препараты селезенки и костного мозга, снижают действие лучей при введении после облучения. Наконец, имеются такие средства, как антибиотики и некоторые витамины, которые необходимо применять повторно до или после облучения, а иногда как до, так и после. В соответствии с этим мы и разделяем все средства, влияющие на эффект облучения, на 4 класса.

К первому классу мы относим средства, которые для достижения эффекта должны применяться заранее, однократно или повторно, с известными интервалами, но не перед самым облучением. В этот класс условимся относить такие средства, последняя (или единственная) аппликация которых производится не позже, чем за сутки до облучения. Эти средства можно называть профилактическими.

Второй класс составляют средства, присутствие которых необходимо во время облучения. Сюда будут относиться вещества, вводимые непосредственно перед облучением. За ними целесообразно закрепить название защитных средств, по аналогии с «защитными веществами» в радиационной химии. Следует заметить, что это название часто применяется для обозначения всех средств, снижающих биологический эффект облучения. Однако мы согласны с авторами, считающими, что термин «защитные вещества» нужно относить только к средствам, применяемым перед облучением. Разумеется, термин, обозначающий любые средства, уменьшающие биологический эффект облучения, нужен. Мы предлагаем говорить в таких случаях о «противолучевых средствах», так как это выражение достаточно кратко и обще и, кроме того, включает в себя указание на характер этиологического фактора.

К третьему классу относятся средства, эффективные при применении после облучения. Такие средства мы называем лечебными или терапевтическими. Сюда относятся все средства, эффективные после облучения, за исключением применяемых систематически в течение длительного времени.

Кроме того, мы считаем нужным выделить в отдельный класс средства, оказывающие противолучевое действие только при длительном систематическом применении. Этот класс труднее всего отграничить от остальных, так как большинство входящих в него средств, чисто феноменологически, можно было бы отнести также к первому и третьему классу. Вводя элемент естественной классификации, можно сказать, что к четвертому классу сле-

дует относить средства, создающие постоянный «фон». Такой фон может образоваться при непрерывном действии фактора, например, при постоянном пребывании в электрическом поле или освещении. При введении химических веществ фон создается в тех случаях, когда инъекции производятся настолько часто, что вещество непрерывно присутствует в организме. Так как действительное наличие фона можно установить далеко не всегда, то для целей феноменологической систематизации мы условимся говорить о «фоновых средствах» тогда, когда они применяются не реже, чем раз в сутки и не менее, чем в течение 6 дней.

Границы между классами в их современном виде являются, конечно, условными. Бывают случаи, когда однократно введенное вещество находится в ткани очень долго. По приведенной выше классификации оно должно быть отнесено, если вводилось за несколько дней до облучения, к первому классу. Однако, поскольку указанное вещество находилось в ткани во время облучения, его следует относить ко второму классу. Больше того, это же средство создает в организме фон и по этому признаку должно относиться к четвертому классу. Нужно сказать, что подобные затруднения существенны при естественной системе, где они должны быть разрешены и, конечно, при специальном исследовании, разрешимы. Если же речь идет о феноменологической классификации, то подобные обстоятельства, конечно, снижают теоретическую ценность самой системы, но отнюдь не являются затруднением для ее практического применения. Однако мы считаем, что приведенные выше условные временные границы в большинстве случаев объективно отражают принадлежность средств к различным классам.

Из сказанного видно, что такого рода феноменологическая система средств, взаимодействующих с биологическими эффектами излучений, ни в коем случае не может быть названа системой естественной. Но оправданием для введения ее является, с одной стороны, как уже указывалось, необходимость построения искусственной системы для внесения хотя бы некоторой ясности в чрезвычайно обширный и все время разрастающийся экспериментальный материал, а с другой, то обстоятельство, что феноменологическая система, построенная на столь простом и вместе с тем важном принципе подразделения как временная шкала действия средств, в известной мере всегда сохранит практическое значение в качестве упорядочивающей материал классификационной схемы. О взаимоотношении предложенной здесь феноменологической системы с естественной и о некоторых путях ее дальнейшей детализации будет сказано в заключительном разделе.

* * *

Выше были изложены основы, на которых, по нашему мнению, должна строиться классификация противолучевых средств. Те 4 класса, границы которых были очерчены, разумеется, не решают всей проблемы создания системы. Наоборот, ближайшей задачей в области изучения противолучевых средств является дальнейшая детализация этой системы. Наметить более мелкие подразделения в феноменологической системе значительно труднее, чем в естественной, для которой мы смогли указать ряд таких групп. Это вполне понятно. Если для детализации естественной системы было бы достаточно знаний о механизме биологического действия лучей, то для дальнейшей дифференциации феноменологической системы необходимо указать объективные критерии, что, как мы увидим, не так легко. На первый взгляд могло бы показаться, что для этого можно взять любые симптомы, достаточно просто оцениваемые количественно. Но на самом деле, из-за сложности лучевого синдрома у сложных многоклеточных организмов и тесной взаимосвязанности протекающих в них процессов ис-

следователь, избравший какой-нибудь критерий, не может быть уверен в его однозначности. Это показывает сопоставление ряда экспериментальных данных.

Почти во всех случаях, когда в опытах с противолучевыми веществами производился гематологический контроль, оказывалось, что у защищенных животных ускоряется нормализация числа лейкоцитов, хотя опыты ставились подчас со средствами, механизм действия которых был явно не идентичен. Точно так же в опытах по изучению обмена нуклеиновой кислоты оказывалось, что у защищенных животных нормализация ее синтеза происходит быстрее. Однако таких результатов и следовало ожидать, так как в выздоравливающем организме должна итти бурная регенерация, которая немыслима без восстановления синтеза нуклеопротеидов и регенерации кроветворных органов. Поэтому, хотя в некоторых случаях нормализация синтеза нуклеиновых кислот и может являться причиной выздоровления, но она же может быть и следствием выздоровления, происходящего от любых других причин. В связи с этим мы не разделяем точку зрения некоторых исследователей, считающих, что образцовая работа с противолучевыми веществами должна включать в себя подробные патологоанатомические исследования, гематологический контроль и т. п. Подобные исследования, несмотря на значительную трудоемкость, не смогут много дать: на основании сказанного можно думать, что в большинстве случаев будет наблюдаться сходная картина; это подтверждают и опытные данные. Тем не менее мы считаем, что дальнейшая детализация возможна, и притом менее трудоемкими спссобами.

Наиболее обещающим представляется сравнительный метод. Известно, например, что некоторые средства, такие как анаэробиоз или цистеин, показывают аналогичный эффект не только в ряде сходных опытов, но также в опытах на разных объектах и с разными реакциями. В отношении других средств установлено, что их действие проявляется не на всех породах, даже внутри одного и того же вида, и зависит от пола и возраста животных. Примерами таких средств являются половые гормоны и подсадка селезенок. При сравнении веществ первого и второго рода можно с достаточной уверенностью сказать, что средства, дающие хорошо репродуцируемые результаты на самых разнообразных объектах, действуют на какие-то начальные звенья патогенетического процесса, общие для всех организмов; наоборот, средства, эффект которых сильно зависит от физиологического состояния организма, действуют на поздних и дифференцированных фазах реакции. Среди веществ второго класса, то есть собственно «защитных» веществ, уже сейчас, как мы увидим ниже, можно наметить две группы. Так, испытание защитных свойств оптических изомеров цистеина показывает, что они дают приблизительно одинаковый эффект. Что же касается других аминокислот, то здесь играют роль как их оптические свойства, так и принадлежность в α-или β-форме. При том оказывается, что наибольшим защитным эффектом обладают левовращающие α-аминокислоты, то есть те формы, которые участвуют в нормальном метаболизме. Поэтому можно думать, что цистеин действует по физико-химическим, а другие аминокислоты, например, аланин, по физиологическим путям. К тому же выводу приводят и данные другого рода. В опытах на бактериях установлено, что анаэробиоз, цистеин, гидросульфит действуют одинаково при температуре 37 и 0° С, большинство же других аминокислот и кислоты лимоннокислого цикла при пониженной температуре, когда обмен веществ заторможен, эффекта не дают, хотя и обладают значительной защитой при оптимальной температуре. Приведеные примеры показывают, что сравнительное испытание противолучевых средств на разных объектах и в разных условиях может дать основу для установления более мелких феноменологических групп.

Однако подобных работ слишком мало для того, чтобы уже сейчас пытаться намечать такие группы.

Другим возможным способом является проведение опытов по совместному воздействию на облученный организм несколькими противолучевыми средствами. В случаях аддитивности их действия, потенцирования эффекта или возможного антагонизма, можно делать выводы об идентичности или разнокачественности механизма их действия. Однако в этом направлении также сделано очень мало. Следует заметить, что опыты по комбинированным воздействиям на эффект облучения должны представлять и известный практический интерес, так как, несомненно, что эффективное лечение лучевого синдрома может быть только комплексным.

Наконец, укажем еще на одну, совершенно новую возможность. Как показано во втором сообщении этой серии, кривая смертности облученных животных в зависимости от времени дает несколько вершин, или «пиков». Данные свидетельствуют о том, что такое распределение смертности животных является следствием различных причин их гибели. Анализ результатов опытов показывает, что некоторые противолучевые вещества снижают более или менее равномерно все пики смертности, большинство же их действует избирательно на какой-либо один пик, причем разные вещества снижают разные пики. Интересно отметить, что в некоторых случаях анализ пиков указывает на определенное положительное действие веществ и тогда, когда в смертности к 30-му дню, служащей обычно критерием эффекта, не удается установить разницы. Несомненно, что анализ пиков смертности может дать дополнительное средство для феноменологической классификации противолучевых средств, а также явиться основой для их сознательного комбинирования.

Таким образом, ясно, что возможна и более детальная феноменологическая классификация противолучевых средств, чем только разделение их на 4 класса, определенных выше. Но если для отнесения противолучевого средства к одному из этих классов всегда достаточно одного факта его противолучевого действия, то для дальнейшей классификации требуется дополнительный экспериментальный или теоретический анализ. При этом нужно, однако, заметить, что более подробное изучение средства может создать трудности и в отношении «грубой» классификации. Если в простом «двухвариантном» опыте при получении положительного эффекта не может быть сомнения в отнесении средства к определенному классу, то более детальные опыты могут внести такие сомнения. Известны случаи (некоторые из них описываются в нашем третьем сообщении), когда средство можно отнести к нескольким классам. Например, некоторые половые гормоны снижают смертность мышей как при введении за 10 дней, так и при введении сразу после облучения, то есть проявляют свойства и «профилактических» и «терапевтических» средств. Такие факты неизбежны и не могут явиться основанием для отказа от феноменологической классификации, так как фармакология учит нас, что почти все вещества оказывают на организм разнородное действие. Даже в фармакологии, располагающей несравненно большим числом фактов, чем направление в радиобиологии, изучающее противолучевые вещества, классифицируют лекарственные средства по их преимущественному действию.

Предлагаемая нами система противолучевых средств является, как уже подчеркивалось, чисто феноменологической и поэтому исскусственной. Эту систему, как и всякую искусственную, разумеется, следует рассматривать только в качестве временной рабочей схемы; при накоплении дальнейших знаний она должна быть и, несомненно, будет заменена системой естественной, в основу которой лягут знания о механизме действия противолучевых средств. Тем не менее, нам думается, что в этой будущей естественной си-

стеме сохранятся элементы обсужденной выше феноменологической классификации, так как положенный в ее основу временной признак связан, конечно, с механизмом противолучевого действия. Так, вероятно, большинство профилактических средств оказывает эффект путем изменения резистентности организма и потому попадет впоследствии в один и тот же класс естественной системы. Одним из связующих звеньев между феноменологической и естественной системами должно явиться изучение пиков смертности. В настоящее время снижение определенных пиков является чисто феноменологическим признаком; вместе с тем, это снижение, безусловно, находится в связи, хотя, вероятно, и неоднозначной, с механизмом действия соответствующих средств. Но позже, когда будет раскрыта природа каждого пика смертности, анализ экспериментальных данных с этой точки зрения представит возможность причислять эти средства к той или иной группе естественной системы.

Таковы основные принципы возможной в настоящее время феноменологической систематики противолучевых средств и пути для ее дальнейшей детализации. Мы считаем, что обилие накопленных фактов и быстрое развитие работ этого направления делают необходимым и своевременным создание подобной системы.

ЛИТЕРАТУРА

Траевский Э. Я. О биологическом действии ионизирующей радиации. «Усп. совр. биологии», 1954, т. 37, стр. 158—176.

Траевский Э. Я. и Очинская Г. К. О влиянии кислорода на повреждающее действие различных ионизирующих излучений. ДАН СССР, 1953, т. 89, стр. 737—740.

Коллектив авторов. Биологическое действие излучений и клиника лучевой болезни. Под ред. Игнатьева А. М., Медгиз, 1954.

Куликова В. Г., Лучник Н. В., Тимофеев-Ресовский Н. В. и Тимофеева-Ресовская Е. А. Лучевые поражения и воздействие на них. III. Влияние чужеродных сывороток, некоторых гормонов и предварительного облучения на эффект последующего облучения мышей. Статья в настоящем сборнике.

Лучник Н. В. Лучевые поражения и воздействие на них. II. Зависимость смертности облученных мышей и крыс от их штамма, пола, веса, дозы облучения и распределение этой смертности во времени. Статья в настоящем сборнике.

Макаров П. И. Физико-химические свойства клетки и методы их изучения. Л., изд. ЛГУ, 1948.

Медведева Г. А. Условия и факторы, повышающие устойчивость микроорганизмов к излучениям. «Действие излучений и применение изотопов в биологии», 1953, № 2, стр. 77—85.

Никитин С. А. Пути развития и современное состояние учения о биологическом действии рентгеновских лучей. «Усп. совр. биологии», 1946, т. 22, стр. 277—289.

Побединский М. Н. Лучевые осложнения при рентгено-радиотерапии. М., Медгиз, 1954.

Радиационная химия. Сб. статей. М., Изд-во иностранной литературы, 1953.

Радиоактивный распад и медицина. Сб. статей. М., Изд-во иностранной литературы, 1951.

Сб. работ по радиационной химии. М., Изд-во АН СССР, 1955.

Тарусов Б. Н. Основы биологического действия радиоактивных излучений. М., Медгиз, 1954.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Порядкова Н. А., Макаров Н. М. и Преображенская Е. И. К проблеме радиостимуляции растений. I. О действии слабых доз ионизирующих излучений на рост и развитие растений. Статья в настоящем сборнике.

Фрей-Висслинг А. Субмикроскопическое строение протоплазмы и ее производных. М., Изд-во иностранной литературы, 1950.

Химическое действие излучений большой энергии. Сб. статей. М., Изд-во иностранной литературы, 1949.

Шапиро Н. И., Кузин А. М. и Нуждин Н. И. Роль физиологического состояния организма при использовании защитных средств от повреждающего действия проникающих излучений. Сб. работ по радиобиологии. М., Изд-во АН СССР, 1955, стр. 51—59.

Шапиро Н. И., Нуждин Н. И. и Кузин А. М. Действие эстрогенных веществ на лучевую реакцию мышей. Там же, стр. 16—50.

Шапиро Н. И., Нуждин Н. И., Волкович М. А. и Колодий Е. Н. К вопросу о роли повреждения кроветворных органов в ходе лучевой реакции. Там же, стр. 60—82.

Эльпинер И. Е. О биологическом действии ионизирующей радиации. «Усп. совр. биологии», 1952, т. 34, стр. 219—243.

Bacq Z. M. et Herve A. Protection chimique contre le rayonnement X. Bull. Acad. Roy. Med. Belg. 1952, v. 17, p. 13—58.

Barron E. S. G., Dickman S., Munz J. A. and Singer T. P. The mechanism of action of ionizing radiotions. J. Gen. Physiol. 1949, v. 32, p. 537.

Barron E. S. G. The effect of ionizing radiations on some systems of biological importance. Symp. on Radiobiol. 1952, p. 216—240.

Barron E. S. G., Johnson P. and Cobure A. Effect of x-irradiation on the absorption spectrum of purines and pyrimidines. Rad. Res., 1954, v. 1, p. 410—425.

Bond V. P., Silverman M. S. and Cronkite E. P. Pathogenesis and pathology of post-irradiation infection, Rad. Res., 1954, v. 1, p. 389—400.

Buzzati-Traverso A. e Cavalli L. L. Teoria dell'urto ed unita biologiche elementari. Milano. Longanesi, 1947.

Dale W. M. Action of radiation on aqueous solutions: experimental work with enzymes in solution. Brit. J. Radiol., 1947, Suppl. v. 1, p. 46—50.

Errera M. et Herve A. Mécanisme d'action biologique de radiations. Liège. Desoer., 1951.

Hevesy G. On the effect of roentgen rays on Cellular division. Rev. Mod. Phys. 1945, v. 17, p. 102—111.

Glücksmann A. Biological levels of the radiosensitivity of somatic cells. Brit. J. Radiol., 1954, v. 27, p. 660—669.

Gray L. H. Actions of radiations on living cells, Brit. J. Radiol. 1952, v. 25, p. 235—244.

Gray L. H. The initiation and development of cellular damage by ionizing radiations. Brit. J. Radiol., 1953, v. 26, p. 609—618.

Gray L. H. Some characteristics of biological damage induced by ionizing radiations. Rad. Res. 1954, v. 1, p. 189—213.

Gray L. H. Conditions which affect the biologic damage resulting from exposure to ionizing radiation. Acta Radiol., 1954, v. 41, p. 63—83.

Hollaender A. Radiation biology. Vol. 1 N. Y., Mc Graw Hill. 1954.

Langendorff H. Zum Problem der indirekten Strahlenwirkung im biologischen Geschehen. Strahlenther., 1950, Bd. 83, S. 33—40.

Langendorff H. Über Beeinflussbarkeit strahlenbediengter Reaktionen durch chemische Substanzen. Strahlenther., 1951, Bd. 85, S. 391—400.

Langendorff H. Das Problem des Reaktionsvorganges bei der biologischen Strahlenwirkung. Strahlenther., 1951, Bd. 88, S. 164—176.

Lea D. E. Actions of radiations on living cells. Cambridge. CUP., 1946.

Mole R. H. Whole body irradiation-radiobiology or medicine? Brit. J. Radiol. 1953, v 26, p. 234—241.

Nickson J. J. Symposium on radiobiology. Chapman and Hall, 1952.

Patt H. M. Protective mechanisms in ionizing radiation injury Physiol. Rev. 1953, v. 33, p. 35—76.

Radiation chemistry. Discussions of the Faraday Society N12, 1952.

Risse O. Die physikalische Grundlagen der Photochemie. Erg. Med. Strahlenforsch 1931, Bd. 5, S. 71—127.

Schubert G. Kernphysik und Medizin. Göttingen. Muster-Schmidt, 1947.

Stapleton G. E., Billen D. and Hollaender A. The role of enzymatic oxygen removal in chemical protection against x-ray inactivation of b cteria. J. Bacteriol., 1952, v 63, p. 805—811.

Timofeeff-Ressovsky N. W. und Zimmer K. G. Biophysik. Bd. 1. Trefferprinzip in der Biologie. Leipzig. Hirzel, 1947.

II. ЗАВИСИМОСТЬ СМЕРТНОСТИ ОБЛУЧЕННЫХ МЫШЕЙ И КРЫС ОТ ИХ ШТАММА, ПОЛА, ВЕСА, ДОЗЫ ОБЛУЧЕНИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЭТОЙ СМЕРТНОСТИ ВО ВРЕМЕНИ

Н. В. ЛУЧНИК

ВВЕДЕНИЕ

Цель и содержание настоящей серии работ были уже изложены в первом сообщении[1]. Однако, приступая к описанию собственных экспериментальных данных, мы считаем не лишним особо подчеркнуть необходимость детального изучения реакции контрольных животных на облучение. Говорить об этом приходится, в частности, потому, что многие радиобиологи склонны недооценивать значение этого вопроса. Несмотря на огромное количество радиобиологических работ, имеется мало исследований, специально посвященных смертности облученных контрольных мышей и, в частности, работ о зависимости этой смертности от дозы лучей; при этом почти все авторы рассматривают главным образом продолжительность жизни животных, облученных очень высокими дозами лучей (Quastler, 1945 a; Rajewsky, Heuse und Aurand, 1953; Bonet-Maury et Patti, 1950). Только в работах Шапиро и Нуждина (1955) и Эллингера (Ellinger, 1945) анализируется процент выживания при облучении дозами, обычно применяемыми в опыте. Смертности облученных крыс посвящена, насколько нам известно, лишь одна работа (Clark and Uncapher, 1949). Несколько работ посвящено изучению смертности животных под действием таких излучений, как нейтроны или β-лучи (Lawrence and Tennant, 1937; Raper, Zirkle and Barnes, 1951), однако основная масса работ по экспериментальным воздействиям проводится с рентгеновскими или γ-лучами. Конечно, перечисленными работами опубликованный материал по интересующему нас вопросу не исчерпывается. Есть работы, специально посвященные некоторым частным вопросам, например влиянию пола животных на их радиочувствительность (Abrams, 1951; Langendorff, 1954). Кривые эффекта дозы для нормального контроля можно найти в работах по изучению фактора времени (Kaplan and Brown, 1952), защитного действия цистеина (Patt, Mayer, Straube and Jackson, 1953) и т. п. Однако опубликованного материала по этим вопросам еще совершенно недостаточно. Кроме того, имеющиеся данные весьма противоречивы. Разные авторы называют в качестве $ЛД_{50/30}$ для мышей дозы от 400

[1] Н. В. Тимофеев-Ресовский и Н. В. Лучник. Лучевые поражения и воздействие на них. I. О классификации возможных путей воздействия на общий эффект облучения. Статья в настоящем сборнике.

до 800 r, придерживаются различных мнений о влиянии пола и возраста животных и т. д. Вопрос о внутривидовых различиях обычно вообще игнорируется, хотя опытные данные показывают, что они могут играть немаловажную роль (Kaplan and Paull, 1952). Многие авторы не учитывают того, что их часто очень общие выводы на самом деле могут быть справедливыми только для частных условий опыта. Кроме того, до сих пор нет единой точки зрения на те параметры, которые нужно определять в опытах, где критерием эффекта является смертность животных. Одни авторы определяют среднюю продолжительность жизни животных, другие — время 50% их смертности, третьи — процент смертности к определенному дню, четвертые — дозу, вызывающую гибель 50% животных ($ЛД_{50}$). При этом, как правило, выбор ничем не мотивируется и оказывается более или менее произвольным.

Считая необходимым изучить контрольную реакцию подопытного материала, прежде чем ставить специальные опыты, мы приводим в этой работе данные о влиянии на радиочувствительность таких физиологических факторов, как порода, вес и пол животных, а также анализируем зависимость смертности животных от дозы облучения и распределение смертности облученных животных во времени. Полученные результаты показывают, что роль играют все перечисленные факторы, причем эта роль неодинакова у разных пород даже внутри одного и того же вида. Такое заключение вызывает необходимость получения подобных данных в каждой радиобиологической лаборатории и указывает на целесообразность в каждой экспериментальной работе четко характеризовать подопытный материал с этих точек зрения. Кроме того, наши результаты показывают, что подробный анализ контрольного материала сам по себе может привести к небезынтересным заключениям. Таковыми в этой работе оказались гипотеза и метод пиков смертности, которые, как нам думается, при анализе многих экспериментальных данных могут оказаться полезными.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Подопытных животных мы получали из нашего собственного вивария, где они содержались в больших деревянных клетках. Во время опыта мыши находились в стеклянных банках типа вегетационных сосудов или больших аккумуляторных банок, а крысы — в металлических клетках, по 6—8 животных в каждой. Как в виварии, так и во время опытов животные имели свободный доступ к находившимся в избытке воде и пище, состоявшей, в основном, из хлеба, круп и молока с добавкой витаминных продуктов, а в летнее время и зелени.

В нашем распоряжении было несколько популяций мышей, разводившихся отдельно. Чистокровными линиями, или штаммами, они, вероятно, не являлись и были получены в разное время из разных мест, без какой-либо характеристики. Только в двух случаях имелось обозначение исходных штаммов — С 57 и СС 57; берущие от них начало популяции были обозначены, соответственно, Ч и К. В нашем виварии инбридинг никогда не проводился, но скрещивание производилось только внутри исходных групп. Поэтому с генетической точки зрения правильнее эти группы называть популяциями. В тексте они именуются «штаммами», что, строго говоря, неправильно; однако в радиобиологической литературе слова «штамм» и «линия» вообще часто употребляются некритически, а термин «популяция» неупотребителен. Обозначаются эти популяции заглавными русскими буквами, причем, эти буквы являются чисто условными.

Облучение животных производилось γ-лучами Co^{60} и рентгеновскими лучами. Использовалось два препарата радиокобальта: вначале мощностью 40 Cu, а затем 250 Cu. Находились они в специальном помещении, снабженном необходимыми средствами телеуправления. Препараты были небольших габаритов, в связи с чем они давали изодозы, подобные изодозам от точечного источника. Рассеянное излучение распределялось внутри помещения изотропно. Мыши облучались вначале (при слабом препарате) в шестигранных алюминиевых гильзах одновременно по 4—6 животных, а затем в коробке из органического стекла, имевшей 24 ячейки.

В качестве источника рентгеновских лучей служил аппарат РУП-1, работавший при режиме 160—180 kV; 10—15 mA с фильтром 2 мм Al+0,5 мм Cu. Во время облучения крысы находились во вращающихся алюминиевых цилиндрах. Дозиметрия производилась для γ-лучей химическим способом, по окислению бензоата натрия, а для рентге-

новских лучей — фабричными дозиметрами типа «Иоиогном» и «Сименс». Для калибровки дозиметров применялась специально сконструированная большая ионизационная камера. Разработка и осуществление дозиметрии производились Н. В. Горабатюком, В. С. Перовым и А. Н. Тимофеевым-Ресовским. Ими же были разработаны описанные выше способы облучения животных. Интенсивность облучения варьировала от опыта к опыту незначительно, поскольку применялись стандартные условия. На двух препаратах кобальта она была, соответственно, около 10 и около 50 r в минуту, а при рентгеновском облучении около 15 r в минуту.

При обработке полученных результатов иногда применялись специальные методы, которые изложены в соответствующих местах текста. Вообще же статистическая обработка материала была однотипной (Романовский, 1947). Сравнение частот при более чем 20 животных производилось методом χ^2 с точным определением соответствующей вероятности (Pätau, 1942), а при меньшем числе — «точным способом» Фишера (Fisher, 1948). Доверительные интервалы определялись «точным способом» Стивенса (Fisher and Yates, 1949). В тексте материал приводится в виде таблиц и рисунков в концентрированной и удобной для обозрения форме; более развернутые данные, которые сильно загромоздили бы текст, но могут представлять интерес для некоторых читателей, вынесены в приложение в конце работы. Помимо животных, изученных в специально поставленных опытах, материалом для данного сообщения служили контрольные животные других наших исследований. Этим объясняется некоторая неравномерность в нагрузке разных доз и сравниваемых групп.

Данные о крысах получены в совместных опытах с Е. А. Тимофеевой-Ресовской.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Результаты всех опытов подразделены нами на несколько групп.Вначале рассматриваются данные, касающиеся действия физиологических факторов (штамм, пол и вес) на эффект облучения мышей, затем анализируется зависимость эффекта от дозы лучей и распределение смертности облученных мышей во времени. В отдельном разделе приводятся данные об изменчивости результатов, после чего кратко описываются аналогичные опыты на крысах.

ВЛИЯНИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РАДИОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ МЫШЕЙ

Более детальному выяснению влияния дозы облучения на смертность мышей мы сочли необходимым предпослать опыты по выяснению влияния некоторых физиологических факторов для того, чтобы знать, с какими из них и в какой мере нужно считаться при постановке дальнейших опытов. В этой связи были изучены влияние штамма, пола и веса животных, так как из перечисленных выше работ Каплана и Пауля, Абрамса, Квастлера и других известно, что именно эти факторы могут оказывать существенное влияние на результаты опытов.

Влияние штамма мышей на их радиочувствительность

Из только что перечисленных факторов наибольшую роль играет принадлежность животных к тому или иному штамму. Хотя это известно уже давно (Henshaw, 1944), но до сих пор существует лишь одно исследование, специально посвященное данному вопросу (Reinhard, Mirand, Goltz and Hoffman, 1954). В этом исследовании определялась средняя смертельная доза у четырех штаммов мышей при общем облучении, а также при местном облучении головы и при экранированной голове. Оказалось, что для всех трех условий облучения летальная доза варьирует в широких пределах (для тотального облучения от 492 до 570 r, а для местного облучения головы даже от 500 до 1443 r). В ряде работ, посвященных исследованию других вопросов, также содержатся указания на внутривидовые различия в радиочувствительности (Lorenz, Congdon and Uphoff, 1952; Kaplan and Paull, 1952).

Для суждения об относительной радиочувствительности собственного материала был поставлен следующий опыт. Из каждого из имевшихся у нас в то время штаммов (Х, М, К, Ч, С, и Н) было отобрано по 24 взрослых молодых самца (возраст около 2 месяцев) примерно одинакового веса. Все эти животные подвергались облучению дозой 600 r Co^{60} при интенсивности 10 r в минуту. Оказалось, что существуют штаммы, дающие совершенно одинаковую реакцию, в то время как другие сильно от них отличаются. На рис. 1 изображены 4 типичные кривые вымирания (цифровой материал дан в приложении 1). Можно видеть, что мыши Х и Ч дают одинаковые кривые; в данном случае не может быть сомнения, что это животные разных штаммов, так как они ясно отличаются даже фенотипически — мыши Х являются альбиносами, а мыши Ч имеют черную шерсть. С другой стороны, мыши М и Н, внешне очень похожие на мышей Х, дают совершенно другие кривые. Данные о смертности каждого из шести штаммов на 20-й 30-й, 40-й, 50-й и 60-й день после облучения приведены в табл. 1, а результаты сравнения этих данных — в табл. 2. Статистический анализ показал, что между мышами Х, К, Ч и С нет разницы в реакции на облучение ни на один из указанных сроков. Что же касается двух остальных штаммов (М и Н), то они в течение всего опыта дают иные результаты.

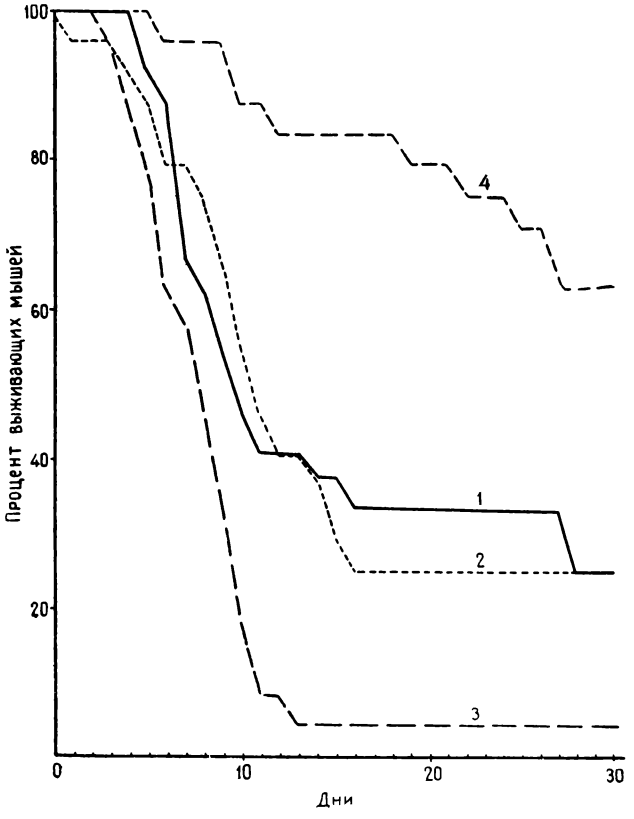


Рис. 1. Влияние штамма мышей на их радиочувствительность. Выживаемость мышей 4 штаммов в течение 30 дней после облучения дозой 600 r γ-лучей Co^{60}.
1 — мыши Х; *2* — Ч; *3* — М; *4* — Н.

На основании этого опыта можно было сказать, что имеющиеся у нас штаммы мышей по-разному реагируют на облучение. Поэтому ниже, при исследовании влияния других факторов, мы проводим анализ отдельно для мышей разных штаммов. Более подробные данные о сравнительной радиочувствительности разных мышей будут приведены в разделе о влиянии дозы облучения на смертность.

Влияние пола мышей на их радиочувствительность

Что касается влияния пола животных на радиочувствительность, то этот вопрос до сих пор нельзя считать выясненным. Некоторые авторы (J. Graham and R. Graham, 1950) находят, что животные обоих полов одинаково реагируют на облучение. Другие исследователи полагают, что самцы

Таблица 1

Радиочувствительность мышей разных штаммов

Штамм	Средний вес, г	Количество мышей	Из них погибло									
			к 20-му дню		к 30-му дню		к 40-му дню		к 50-му дню		к 60-му дню	
			Число	%	Число	%	Число	%	Число	%	Число	%
X	20,8	24	16	66,7	18	75,0	18	75,0	19	79,2	19	79,2
М	19,6	24	23	95,8	23	95,8	23	95,8	23	95,8	23	95,8
К	21,1	24	13	54,2	15	62,5	16	66,7	17	70,8	18	75,0
Ч	21,8	24	18	75,6	18	75,0	18	75,0	19	79,2	19	79,2
С	18,9	24	12	50,0	16	66,7	16	66,7	18	75,0	20	83,3
Н	24,1	24	5	20,8	9	37,5	14	58,3	14	58,3	15	62,5

Примечание. Все животные—самцы возраста около 2 месяцев, облученные тотально дозой 600 г γ-лучей Co^{60} при мощности дозы 10 г в минуту.

Таблица 2

Статистическое сравнение радиочувствительности мышей разных штаммов

Время после облучения в днях	X, М, К, Ч, С, Н			X, К, Ч, С		
	χ^2	n	P	χ^2	n	P
20	31,49	5	$2{,}5 \cdot 10^{-6}$	2,65	3	0,62
30	21,07	5	0,002	1,40	3	0,84
40	10,14	5	0,037	0,63	3	0,96
50	10,98	5	0,029	1,15	3	0,89
60	10,94	5	0,028	2,46	3	0,65

заметно чувствительнее самок (Abrams, 1951, Langendorff, 1954), третьи отмечают меньшую чувствительность самцов (Русанов, 1955). Некоторые авторы придают полученным ими результатам значение общей закономерности и, исходя из них, склонны делать далеко идущие выводы. При этом следует отметить, что в некоторых работах вообще нет указаний на пол подопытных животных или говорится, что применялись животные обоих полов.

Результаты наших опытов дают возможность сделать более объективные выводы по этому вопросу, так как мы располагаем очень разнообразным материалом с точки зрения штамма животных, их возраста, дозы облучения и других условий. На основании наших опытов можно утверждать, что у мышей разных штаммов пол оказывает различное влияние на радиочувствительность.

Мы не будем приводить весь имеющийся в нашем распоряжении материал. Рассмотрим только данные, касающиеся трех таких штаммов, в которых наблюдаются три возможные зависимости радиочувствительности от пола. Результаты соответствующих опытов на 439 мышах приведены в табл. 3 (см. также приложение 2), где сопоставлена смертность самцов и самок для трех разных штаммов мышей — X, М и К в три разных срока: на 20-й, 30-й и 40-й день после облучения, в табл. 4 приведены результаты статистической обработки.

При рассмотрении этих данных ясно видно следующее. У мышей X не удается установить реальной разницы в радиочувствительности самцов и

Таблица 3

Радиочувствительность самцов и самок мышей разных штаммов

Штамм	Пол	Доза, г	Количество мышей	Из них погибло					
				к 20-му дню		к 30-му дню		к 40-му дню	
				Число	%	Число	%	Число	%
Х	Самцы	600	114	77	67,5	81	71,0	83	72,8
Х	Самки	600	107	83	77,5	83	77,5	83	77,5
М	Самцы	500	72	53	76,3	59	82,0	64	89,0
М	Самки	500	63	39	61,9	43	68,3	47	74,6
К	Самцы	600	58	34	58,7	36	62,1	37	63,8
К	Самки	600	25	21	84,0	21	84,0	21	84,0

Таблица 4

Статистическое сравнение радиочувствительности самцов и самок мышей разных штаммов

Время после облучения в днях	Х			М			К		
	χ^2	n	P	χ^2	n	P	χ^2	n	P
20	2,77	1	0,09	2,12	1	0,14	5,05	1	0,02
30	1,22	1	0,27	3,41	1	0,06	3,90	1	0,05
40	0,67	1	0,42	4,69	1	0,03	3,40	1	0,06

самок. У мышей М в каждый из приведенных сроков смертность самцов выше; вначале разница в смертности недостоверна, но к 40-му дню увеличивается и становится статистически вполне реальной. Что же касается мышей К, то здесь наблюдается совершенно противоположная картина: среди этих мышей в большем числе погибают самки, причем разница, вначале вполне реальная, в более поздние сроки уменьшается, становясь статистически нереальной. Таким образом, ясно, что нельзя говорить о влиянии пола на радиочувствительность вообще, следует говорить о влиянии пола на радиочувствительность у определенных конкретных штаммов. Приведенные данные показывают, что смертность мышей разных штаммов весьма различна, даже при аналогичных условиях облучения и содержания. Здесь особенно интересно сопоставить влияние пола на смертность мышей с радиочувствительностью мышей соответствующих штаммов. Самцы Х и К, как мы видели, обладают одинаковой радиочувствительностью, но у первых пол не влияет на вызываемую облучением смертность, а у вторых влияет. Далее, мы видим, что у мышей М, которые, как было показано выше, наиболее радиочувствительны, самки оказываются более резистентными. У наименее чувствительных животных штамма Н наблюдается такое же влияние пола (этих данных подробно мы здесь не приводим). Таким образом, можно заключить, что хотя на радиочувствительность влияют и штамм и пол, но между влиянием обоих факторов нет никакой связи.

Из этих данных можно сделать еще один интересный вывод. Если посмотреть, как изменяется смертность с течением времени после облучения, то можно заметить, что у самцов разница между ранней и поздней смертностью больше, чем у самок. Это особенно ясно видно на рис. 2.У самцов всех штаммов смертность на 40-й день заметно выше, чем на 20-й. У самок

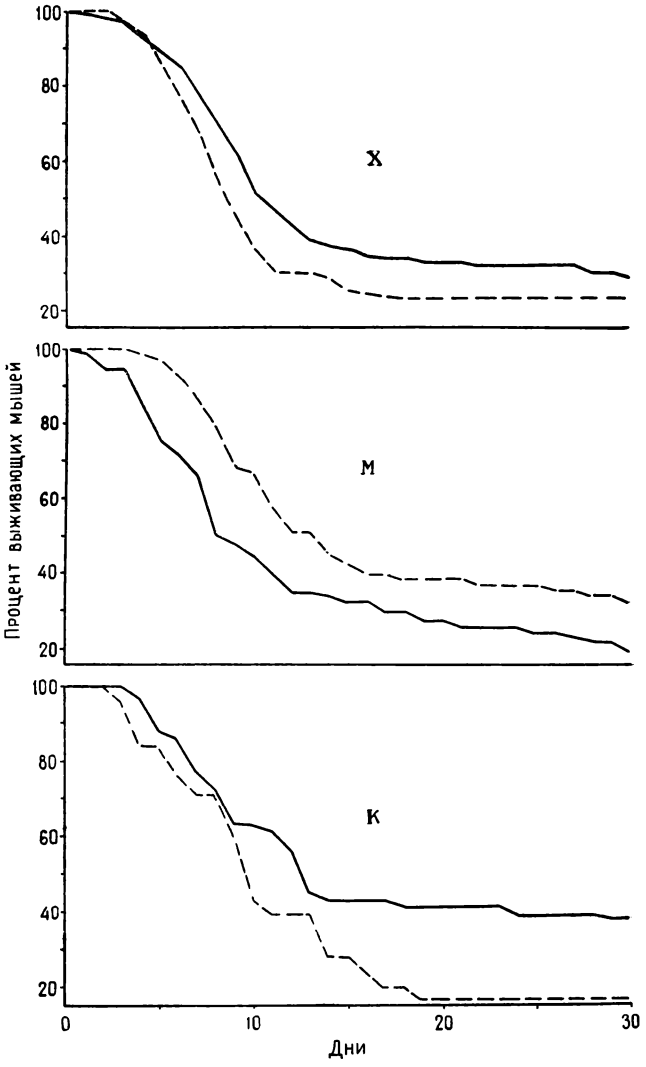


Рис. 2. Влияние пола мышей на их радиочувствительность. Выживаемость самцов и самок мышей X и K в течение 30 дней после облучения дозой 600 г и мышей M после облучения дозой 500 г.

Пунктирные линии — самки; сплошные линии — самцы

штаммов X и K вовсе нет разницы между смертностью в указанные сроки, а у мышей M смертность повышается: самок на 12,7%, самцов на 15,4%. Таким образом, влияние пола на радиочувствительность не только различно у животных разных штаммов, но оказывается разным также и в зависимости от того, в какое время после облучения производится сравнение; у мышей всех штаммов соотношение радиочувствительности изменяется симбатно (рис. 3).

Объяснить такое положение вещей можно только после специального подробного исследования. Вряд ли можно сомневаться в том, что здесь играют роль какие-то биологические (физиологические или биохимические) различия между самцами и самками и между разными штаммами. Можно предположить, что здесь играют роль половые гормоны. Это тем более вероятно, что влияние половых гормонов на лучевую смертность животных давно известно (Treadwell, Gardner and Lawrence, 1943), а также известно, что у разных штаммов мышей уровень эстрогенных гормонов может сильно варьировать (Mole, 1951). Что касается разного влияния пола на смертность в разные сроки, то этому не приходится удивляться, если считать, что лучевая смерть может происходить от разных причин (в пользу этой точки зрения имеется ряд доводов; некоторые из них приводятся и в настоящей работе).

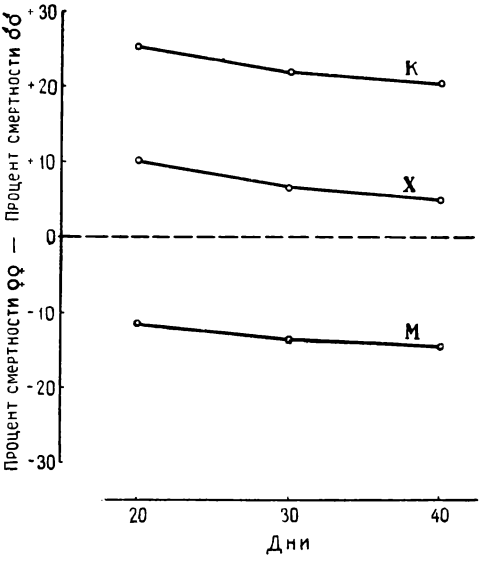


Рис. 3. Сравнение радиочувствительности самцов и самок мышей 3 штаммов.

К сказанному следует добавить, что описанные различия в радиочувствительности имеют место только при дозах порядка $ЛД_{50/30}$. При дозах порядка 1000 r и выше физиологические различия вообще перестают оказывать влияние на смертность животных. В одной из дальнейших работ нам придется специально останавливаться на этом вопросе, поэтому результатов опытов с высокими дозами облучения здесь нет смысла приводить.

Влияние веса мышей на их радиочувствительность

Изучением влияния возраста или веса мышей на их радиочувствительность занимались многие исследователи (Русанов, 1955; Шапиро и Нуждин, 1955; Quastler, 1945 б; Abrams, 1951). Известно и общепризнано, что новорожденные мыши обладают значительной резистентностью к облучению, которая у животных 3-4-недельного возраста резко падает. Что же касается зависимости радиочувствительности от возраста и веса у половозрелых мышей, то по этому вопросу в литературе существуют разногласия. Наши данные показывают, что здесь, как и в отношении влияния пола животных, нет общей закономерности.

Для выяснения влияния веса животных на радиочувствительность облучались мыши M, X и H, самцы и самки (всего 836), дозами несколько выше $ЛД_{50/30}$. Соответствующие данные приведены в табл. 5 и на рис. 4 (более подробный материал дан в приложении 3). Как видно, вес животных мало влияет на их выживаемость после облучения. В большинстве

Таблица 5

Влияние веса самцов и самок мышей разных штаммов на их радиочувствительность

Штамм	Доза облучения, г	Вес, г	Самцы			Самки		
			Количество мышей	Из них погибло к 30-му дню		Количество мышей	Из них погибло к 30-му дню	
				Число	%		Число	%
М	500	До 18,9	53	41	77,4	23	20	87,0
		19—20,9	36	33	91,7	25	16	64,0
		21—22,9	24	20	83,3	29	15	51,8
		23—24,9	37	31	83,8	34	21	61,8
		25—26,9	16	15	93,7	26	20	76,9
		Более 27	13	12	92,3	28	12	42,9
Х	600	До 18,9	27	22	81,4	24	21	87,5
		19—20,9	26	19	73,0	30	23	76,7
		21—22,9	21	18	85,7	30	24	80,0
		23—24,9	15	10	66,7	24	18	75,0
		25—26,9	9	8	89,0	10	8	80,0
		Более 27	5	4	80,0	11	5	45,4
Н	700	До 18,9	18	18	100,0	8	6	75,0
		19—20,9	25	23	92,0	24	18	75,0
		21—22,9	54	48	89,0	14	10	71,4
		23—24,9	42	32	76,2	16	11	68,8
		25—26,9	34	29	85,3	7	4	57,2
		Более 27	15	11	73,3	3	2	66,7

Таблица 6

Статистический анализ опытов по выяснению влияния веса мышей на их радиочувствительность

Штамм	Пол	χ^2	n	P
М	Самцы	4,18	5	0,53
М	Самки	14,22	5	0,01
Х	Самцы	4,03	5	0,55
Х	Самки	6,76	5	0,24
Н	Самцы	8,00	5	0,15
Н	Самки	1,51	5	0,91

случаев наблюдаются несистематические колебания, чаще всего незначительные. У мышей штамма Н заметно закономерное, но небольшое понижение чувствительности с повышением веса.

Проверка гомогенности результатов показывает, что реальная гетерогенность имеет место только в одной из 6 групп, а именно у самок М. Систематическое падение смертности мышей Н настолько незначительно, что имеющегося у нас материала оказывается недостаточно для доказательства его реальности (табл. 6).

Однако и здесь мы видим, что нельзя делать общего вывода о влиянии веса мышей на их радиочувствительность. Согласно нашим данным, вес животных обычно мало влияет или вовсе не влияет на радиочувствительность, но иногда он может оказывать существенное влияние на результаты опытов. Следует заметить, что наши результаты нельзя однозначно относить за счет влияния веса, так как, с одной стороны, известно, что у мышей вес тесно коррелирует с возрастом (Ковалевский, 1951), а с другой,— есть

указания на то, что животные одного возраста, но разной упитанности одинаково реагируют на облучение (Abrams, 1951). Однако в данном случае это несущественно, так как настоящая работа преследует в первую очередь методические цели. Ясно одно — при постановке радиобиологических опытов подопытный материал должен исследоваться на возможное влияние возраста и веса; в противном случае, опыты должны ставиться на материале, строго гомогенном в этих отношениях.

Подводя итоги этого раздела, можно сказать, что физиологические особенности облучаемых животных могут влиять на результаты опытов. При этом, что особенно важно, это влияние у разных штаммов мышей может быть различным. Поэтому в экспериментальных работах нужно точно характеризовать опытный материал, тем более, что подобные различия могут оказывать влияние и на действие «защитных веществ» (Шапиро, Кузин и Нуждин, 1955).

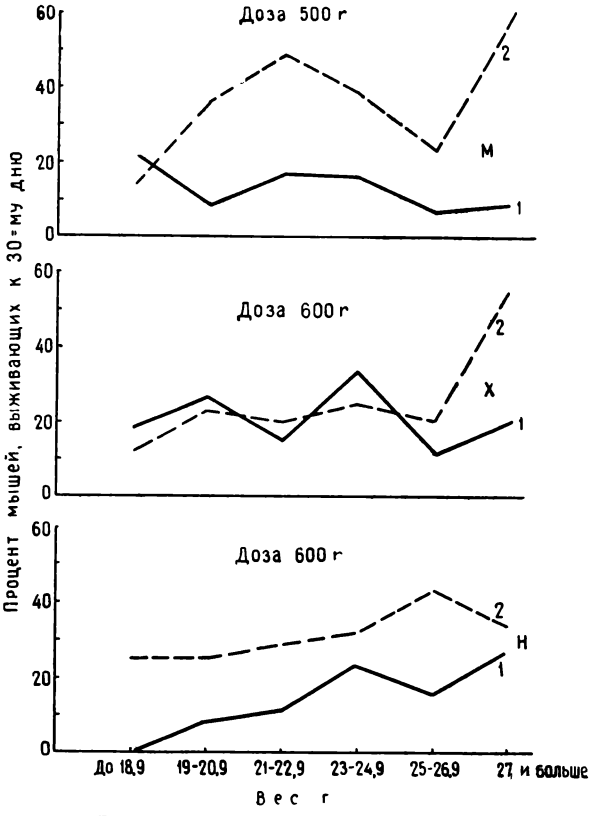


Рис. 4. Влияние веса мышей на их радиочувствительность. Выживаемость самцов и самок 3 штаммов M, X, H к 30-му дню в зависимости от их веса в момент облучения.
1 — самцы; *2* — самки.

ЗАВИСИМОСТЬ СМЕРТНОСТИ МЫШЕЙ ОТ ДОЗЫ ОБЛУЧЕНИЯ

Немаловажным является вопрос о зависимости смертности животных от дозы лучей. Определение этой зависимости не только важно само по себе, но и необходимо для обработки данных, так как без знания этой зависимости невозможно правильное сравнение эффективности разных воздействий. О теоретических кривых, которые, безусловно, правильно могли бы отразить закон вымирания облученных животных, говорить пока преждевременно, так как механизм действия радиации на организм млекопитающих изучен еще недостаточно. Единственная количественная теория биологического действия излучений — теория попаданий, как в ее чистом виде (Timofeeff-Ressovsky und Zimmer, 1947; Lea, 1946), так и в модификации для непрямого действия (Weiss, 1947), применима только для объяснения результатов опытов по облучению наиболее простых объектов. Применение ее для описания опытов по облучению мышей было бы совершенно формальным, так как число попаданий, вызывающих гибель животного (что бы ни понималось в данном случае под «попаданием»), настолько велико, что само применение этой теории лишается реального биофизического смысла.

Речь может итти о нахождении эмпирической зависимости, которая мо-

гла бы дать удобную формулу, пригодную для интерполяции и для выпрямления кривых. Многие авторы пользуются для этого в последнее время методом пробитов (Bonet-Maury et Patti, 1950; Patt, Mayer, Straube and Jackson, 1953 и др.). Этот метод был предложен и разработан Блиссом (Bliss, 1935) в применении к токсикологическим опытам. Кривые зависимости эффекта от дозы часто напоминают функцию нормального распределения. Поэтому при изображении смертности в пробитах Y, которые связываются с процентом погибающих организмов (P) соотношением

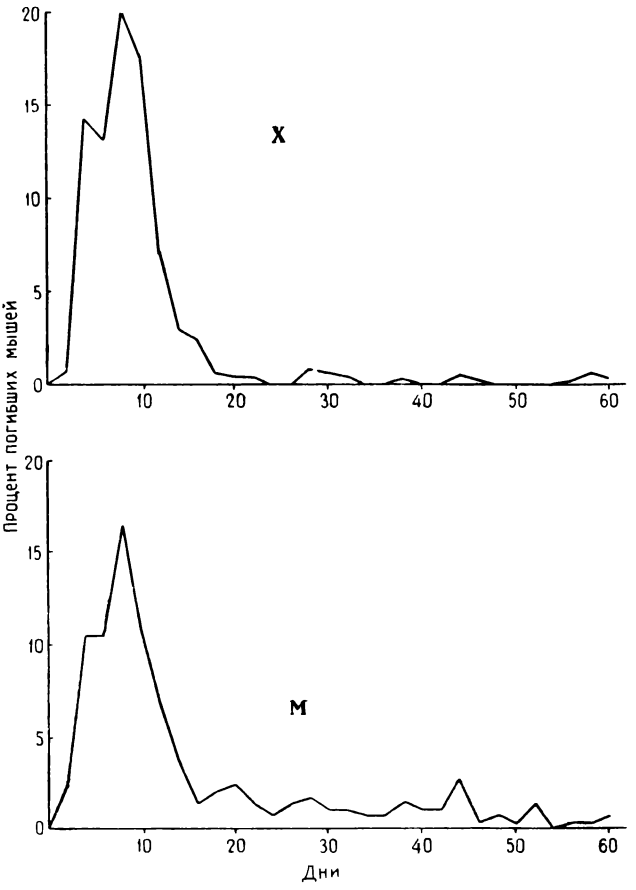


Рис. 5. Распределение смертности мышей X и M, облученных разными дозами γ-лучей.
По ординате — процент смертности за 2 смежных дня.

$$P = \frac{100}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^{Y-5} e^{-\frac{u^2}{2}} du, \quad (1)$$

зависимость эффекта от дозы D изображается прямой

$$Y = a + bD. \quad (2)$$

Следует отметить, что метод пробитов не единственно возможный. Так, Шапиро и Нуждин (1955) используют в качестве эмпирической кривой логистическую кривую, известную в физической химии также под названием автокаталитической. В этом случае выпрямление достигается преобразованием

$$Y = \lg P - \lg (100 - P). \quad (3)$$

При этом также получается хорошее соответствие с экспериментальными данными (в цитированной работе формула 3 представлена в несколько иной форме). Несомненно, что можно применять и другие преобразования.

При обработке собственных данных мы решили испробовать несколько методов для выяснения вопроса — обладает ли какой-либо из этих методов преимуществами по сравнению с другими. Наряду с пробитами и логитами было применено также угловое преобразование, при котором

$$P = \sin^2 Y. \quad (4)$$

Прежде чем заняться выяснением зависимости эффекта от дозы, нужно было избрать достаточно обоснованный критерий эффекта. Вообще говоря, таким критерием может служить средняя продолжительность жизни животных или смертность их к определенному сроку. Как будет специально показано в следующем разделе, средняя продолжительность жизни мало

подходит для этой цели, так как распределение смертности животных во времени оказывается сильно депрессивным. При определении в опыте средней продолжительности жизни животных неизбежно будет допущена большая ошибка. При высоких дозах изменчивость меньше, но средняя продолжительность жизни в широком интервале доз остается постоянной. Поэтому мы рассматриваем зависимость числа животных, погибающих к 30-му дню, от дозы (30-й день — срок, которым пользуется большинство авторов, но обычно они свой выбор ничем не обосновывают). Для проверки целесообразности применения этого срока было рассмотрено распределение смертности во времени в разных опытах. В качестве примера на рис. 5 (см. также приложение 4) приведены кривые, из которых ясно видно, что массовая гибель животных, то есть то, что обычно называют «острой смертностью», заканчивается к 15—20-му дню. Поэтому целесообразно за учетный срок принимать 20-й или 30-й день, причем трудно сказать, который из них предпочтительнее.

Для сравнения пригодности разных эмпирических формул были взяты самцы штамма Н, по которым мы имеем достаточно большой материал — 711 мышей, облученных дозами 400, 500, 600, 700, 800, 900 и 1000 г. Соответствующие цифры в чистом и трансформированном виде приведены в табл. 7.

Таблица 7

Влияние разных доз γ-лучей Co^{60} на смертность самцов мышей штамма Н

Доза, *r*	Процент гибели мышей	Трансформированные цифры		
		Пробиты	Логиты	Углы
400	22,7	4,26	28,7	1,474
500	42,7	4,82	41,0	1,877
600	69,0	5,50	56,2	0,347
700	86,2	6.08	68,0	0,788
800	94,6	6,65	77,1	1,279
900	100,0	—	90,0	—

Таблица 8

Эмпирические формулы для зависимости смертности мышей штамма Н (самцов) от дозы

Преобразование	Формула	Уравнение прямой в трансформированных координатах	$ЛД_{50/30}$, *r*
Пробиты . . .	$P=\frac{1}{\sqrt{2\pi}}\int_{-\infty}^{Y-5} e^{-\frac{1}{2}u^2}\,du$	$y=1{,}77+0{,}615x$	525
Логиты	$Y=\lg P-\lg(1-P)$	$y=-2{,}36+0{,}451x$	523
Углы	$P=\sin^2 Y$	$y=-18{,}9+12{,}26x$	525

Примечание. Параметры уравнений определялись методом средних для смертности к 30-му дню при принятии за единицу дозы 100 г.

Прямые, наилучшим образом соответствующие экспериментальным точкам, проводились методом средних (Уорсинг и Геффнер, 1953). Как видно из табл. 8, все способы дали почти совпадающие результаты. Так, $ЛД_{50/30}$, при определении тремя разными методами, оказалась равной 525, 523 и 525 г.

В табл. 9 сравнивается процент смертности, ожидаемый для каждого из этих преобразований, с полученным в опыте. Можно видеть, что расхождение между четырьмя рядами цифр настолько мало, что оказывается меньше ошибки, обычно получаемой в опыте. Интересно отметить, что чисто формально, кривая смертности мышей столь же хорошо согласуется и с формулой 12 попаданий

$$P = 1 - \sum_{n=0}^{n=11} \frac{(kD)^n e^{-kD}}{n!}. \qquad (5)$$

Таблица 9

Результаты статистической проверки пригодности разных эмпирических формул для списания зависимости смертности мышей от дозы облучения

Доза облучения, г	Процент смертности мышей к 30-му дню			
	наблюдаемый	ожидаемый		
		Пробиты	Логиты	Углы
400	22,7	22,1	21,7	20,5
500	42,7	43,8	43,5	44,5
600	69,0	67,7	69,0	65,7
700	86,2	85,9	86,4	83,8
800	94,6	95,4	95,4	95,9

Таблица 10

Параметры кривых эффекта дозы для мышей разных штаммов

Штамм	Пол	Уравнение прямой	$ЛД_{50/30}$, г	Градиент смертности на 10 г, %
Н	Самцы	$y=1,77+0,62x$	525	2,5
Н	Самки	$y=2,21+0,47x$	590	1,9
М	Самцы	$y=1,88+0,77x$	407	3,1
М	Самки	$y=1,67+0,73x$	458	2,9
Х	Самцы	$y=-0.73+1,02x$	562	4,1
Х	Самки	—	562	—

Отсюда можно сделать вывод, что при обработке данных можно пользоваться любым из этих преобразований, и выбор между ними должен определяться только техническими соображениями. Поскольку технике метода пробитов посвящено много литературы, в связи с чем соответствующие таблицы и номограммы наиболее доступны (Fisher and Yates, 1949; Bliss, 1935; Finney, 1948; Litchfield and Fertig, 1941), то наиболее целесообразным является применение этого метода до тех пор, пока не появится теоретически обоснованный метод, который заменит эмпирические формулы.

Представляет интерес сравнение кривых эффекта дозы для мышей нескольких штаммов, с которыми нам приходилось работать. В табл. 10 приведены параметры кривых эффекта дозы для самок и самцов мышей штамма Н, М и Х. Эти кривые выпрямлены методом пробитов (см. приложение 5). Наряду с уравнением прямой в трансформированных координатах приведены значения $ЛД_{50}/_{30}$ (дозы, вызывающей гибель 50% животных в течение 30 дней) и градиент смертности (повышение процента смертности при увеличении $ЛД_{50}/_{30}$ на 10r). С помощью этих величин можно судить об относительной радиочувствительности и о крутизне кривой эффекта дозы. Легко заметить, что для разных мышей кривые получаются совсем разные. $ЛД_{50}/_{30}$ изменяется от 407 до 590 r, а градиент смертности с 1,9 до 4,1%.

Таблица 11

Сравнение параллелизма и гетерогенности кривых эффекта дозы для 5 штаммов мышей

Подразделения	χ^2		$\frac{\chi^2}{n}$	P
Параллелизм	4,694	4	1,17	больше 0,05
Гетерогенность	22,656	9	2,52	0,01—0,001
Сумма	27,350	13	—	—

Таблица 12

Сравнение величины ЛД $_{50/30}$ для 5 штаммов мышей

Штамм	$\bar{x}$	$\bar{y}$	ЛД $_{50/30}$, г	P	Доверительные пределы
Х	2,790	5,767	553	—	—
Ч	2,766	5,465	545	0,99	—
К	2,777	5,101	592	1,07	0,99—1,14
С	2,790	5,240	595	1,08	
ЧК	2,875	4,980	755	1,36	1,20—1,54

Кроме экспериментов, результаты которых приведены в этой таблице, ставились опыты и с некоторыми другими штаммами мышей — Ч, К, С, и КЧ. Однако материал по ним недостаточно велик для того, чтобы проводить полный анализ каждого штамма в отдельности. Так как при визуальной оценке создавалось впечатление, что большинство этих штаммов реагирует сходно с мышами Х, то дальнейший их анализ проводится следующим образом. Для этих четырех штаммов, с присовокуплением в качестве стандарта мышей Х, были определены параллелизм и гетерогенность путем подразделения общего χ^2 по степеням свободы. Как видно из табл.11 выпрямленные кривые эффекта дозы параллельны, в то время как большая гетерогенность материала указывает на различия в величине $ЛД_{50}/_{30}$. Определение $ЛД_{50}/_{30}$ методом наибольшего правдоподобия при общей регрессии, равной 15,954, дало результаты, приведенные в табл. 12. Для мышей штамма Х, Ч, К, и С нет реальной разницы в величине $ЛД_{50}/_{30}$, тогда как мыши штамма КЧ оказываются более резистентными, превосходя в этом отношении все остальные штаммы; $ЛД_{50}/_{30}$ для этих мышей равна 755 г.

Эти результаты показывают, что имеющиеся в литературе противоречия в величине $ЛД_{50}/_{30}$ нельзя объяснять разницей в методике и неточностью дозиметрии, так как радиочувствительность внутри вида может от штамма к штамму очень значительно колебаться.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СМЕРТНОСТИ МЫШЕЙ ВО ВРЕМЕНИ[1]

Наряду с процентом выживания к определенному сроку (к 20—30-му дню), критерием степени поражения может служить и продолжительность жизни животных. Это наиболее простой критерий при облучении высокими дозами, вызывающими 100-процентную смертность. Кроме того, если бы зависящая от дозы облучения продолжительность жизни животных оказалась подверженной небольшой изменчивости, она могла бы стать более удобным критерием общего поражения, чем смертность к определенному сроку, так как по самой природе вещей этот критерий требовал бы меньшего материала. Действительно, гибель одного животного ничего не говорит о проценте смертности к 20-му дню, но вполне дает представление о про-

[1] Описываемые в этом разделе методы выявления пиков смертности и их истолкование были разработаны автором в 1949—1950 гг. См. Н. В. Лучник. «Смертность рентгенизированных крыс во времени». Отчет за 1951 г. Фонды Урал. фил. АН СССР, а также ряд дальнейших отчетов.

должительности жизни животного после облучения. На рис. 6 показана зависимость средней продолжительности жизни мышей от дозы облучения. Можно видеть, что с повышением дозы продолжительность жизни быстро падает, достигая при 1000 r 3,5 дней. При более высоких дозах продолжительность жизни остается постоянной; дальнейшее укорочение ее начинается только при дозах выше 15 000 r. Сходные кривые получали и другие авторы (Квастлер, Раевский, Боне-Мори). Кривая состоит из трех участков. Для каждого из них Квастлер дает математическое выражение зависимости продолжительности жизни животных от дозы облучения. Однако приводимые им формулы пригодны только для его собственного материала и потому не имеют общего значения. Из приведенной нами кривой ясно, что средняя продолжительность жизни животных может служить критерием поражения только при дозах меньше 1000 и больше 15000 r.

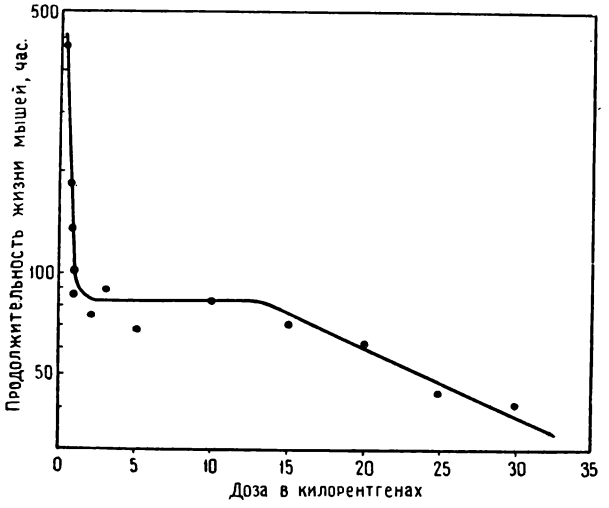


Рис. 6. Зависимость средней продолжительности жизни мышей H от дозы γ-лучей.

Для определения изменчивости средней продолжительности жизни при дозах ниже $ЛД_{100}$ мы избрали мышей X, смертность которых, как указывалось выше, не зависит от пола и возраста и потому дает наиболее гомогенный материал. Для анализа были взяты мыши, облученные дозой 600 r, при мощности дозы около 10 r в минуту. Вариационная кривая изображена на рис. 7 (см. приложение 6). Смертность к 20-му дню достигает 72,4%, поэтому функция распределения является усеченной. Анализ усеченных кривых труден не только по техническим причинам, но и потому, что усеченность может иметь разную природу. Не стопроцентная смертность животных может быть связана с тем, что некоторые индивидуумы нечувствительны к данной дозе облучения или же каждый индивидуум имеет определенную вероятность для восстановления поражения, одинаковую у всех животных или подчиненную какому-либо распределению. Кроме того, если предположить, что механизм «острой» и «хронической» смертности один и тот же, то нужно считать, что не стопроцентная смертность — явление кажущееся; оно объясняется тем, что продолжительность латентного периода подчинена резко асимметричному распределению. Во всех этих случаях метод анализа будет разным (см., например, Bliss, 1937). Поскольку в данном случае нас интересует распределение смертности во времени лишь до 20-го дня, то с чисто практической целью (для выяснения пригодности средней продолжительности жизни в качестве критерия поражения и для нахождения эмпирической зависимости) мы не будем обращать внимания на число животных, переживающих 20-й день, и поэтому сможем обработать рассматриваемое распределение как не усеченное. Результаты анализа, приведенные в табл. 13, показывают, что рассеяние чрезвычайно велико: дисперсия оказывается на 30% выше среднего арифметического. В соответствии с этим оценка 3-го и 4-го момента распределения указывает на вполне

реальную положительную асимметрию и на депрессию, точно так же высоко реальную и очень сильно выраженную. Приближенный графический анализ остальных групп животных показал, что при дозах ниже $ЛД_{100}$ рассеяние становится очень большим; при дозах около 1000 r (то есть к тому времени, когда средняя продолжительность жизни приближается к 3,5-дневному «плато») оно значительно меньше.

Из всего сказанного можно сделать вывод о недостаточной пригодности средней продолжительности жизни в качестве критерия общего поражения. При не слишком высоких дозах рассеяние настолько велико, что для получения реальных цифр нужен очень большой материал; при высоких дозах продолжительность жизни остается постоянной. Можно рекомендовать использование средней продолжительности жизни только при промежуточных дозах с таким расчетом, чтобы контрольная смертность давала очень малое рассеяние. В этом случае уменьшение средней продолжительности жизни можно установить на сравнительно небольших группах животных. Сказанное справедливо только в том случае, если изменение эффекта эквивалентно изменению дозы облучения, то есть происходит равномерно. В случае избирательного снижения эффекта, для предположения о существовании которого иногда есть веские основания, сказанное может и не иметь места.

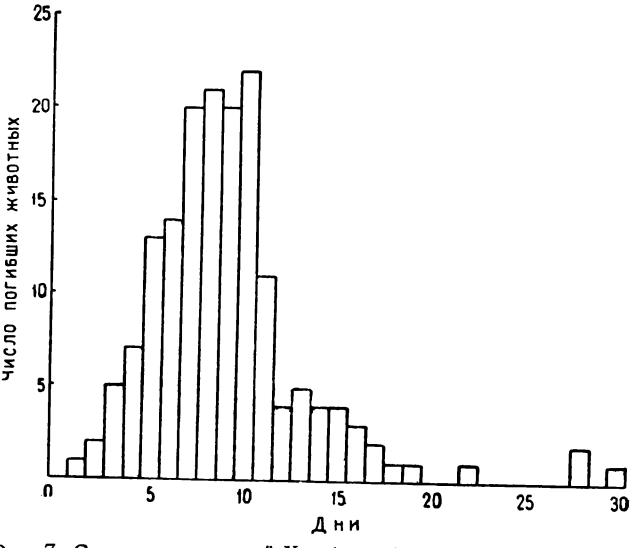


Рис. 7. Смертность мышей X, облученных дозой 600 r γ-лучей

Интересен вопрос о причинах такой сильной депрессии кривой распределения смертности. Наиболее очевидное, на первый взгляд, предположение о влиянии гетерогенности подопытного материала вряд ли правильно, так как разные популяции мышей, в разной степени гетерогенные генетически, дают одинаковую депрессию; анализ литературных данных показывает такую же депрессию и в тех случаях, когда авторы работали с генетически чистыми штаммами.

Таблица 13

Статистический анализ распределения смертности мышей штамма X во времени

Параметр распределения	Оценка параметра	k	v	s
m (средняя)	8,59	8,59	0,071	0,266
v (дисперсия)	11,36	11,36	1,630	1,275
g_1 (асимметрия)	2,15	81,69	0,037	0,192
g_2 (эксцесс)	266,9	—34676,15	0,146	0,381

У нас накопился довольно большой материал о смертности тех же мышей от различных химических веществ (в ряде случаев вещества, применявшиеся в качестве защитных, приходилось предварительно испытывать на их токсичность), при этом распределение смертности никогда не давало такого разброса. Кроме того, зависимость степени депрессии от дозы лучей показывает, что причину ее следует искать не в свойствах подопытного материала, а в особенностях действия повреждающего агента, которым в данном случае являются ионизирующие лучи. Мы считаем, что в основе рассматриваемого явления лежит гетерогенность причин гибели облученных мышей, которая, по нашему мнению[1], может быть различной. Имеются и некоторые литературные данные, подтверждающие такую точку зрения. Квастлер (Quastler, 1945 a) находит, что продолжительность жизни облученных мышей имеет 2 «характеристических значения»— 3,5 и 11,5 дней. Позднее он же (Квастлер с сотрудниками, 1951) экспериментально доказал, что смертность через 3,5 дня связана с поражением тонкого кишечника, а еще более ранняя смертность при дозах порядка 10 000 r происходит от поражения центральной нервной системы. Аналогичные результаты были получены Раевским с сотрудниками (Rajewsky, 1953). Бонд и др. (Bond, Swift, Allen and Fishler, 1950), нашли что при облучении одними и теми же дозами крысы с экранированным животом живут около 12 дней, а при местном облучении живота погибают на четвертый — пятый день. Бонд, Сильверман и Кронкайт (Bond, Silverman and Cronkite, 1954) различают при тотальном облучении 2 синдрома — интестинальный со средней продолжительностью жизни животного около 4 дней и костномозговой — со средней продолжительностью жизни животного около 11 дней. Такой подход к пониманию лучевой болезни в принципе, безусловно, правилен, однако сведение действия радиации на сложный организм к двум процессам — поражению тонкого кишечника и костного мозга — слишком примитивно и неправильно, хотя бы потому, что облучение любой части тела достаточно большой дозой вызывает гибель животных.

Исходя из этих соображений, мы решили подробнее проанализировать распределение смертности облученных мышей. Такое исследование может оказаться полезным при дифференциальном анализе поражения. Для основного анализа мы изберем мышей M, облучавшихся большим числом доз.

Математически правильнее всего было бы преобразовать экспериментальные данные таким образом, чтобы рассматривать не сами значения, а их отклонения от нормального или какого-либо иного распределения, являющегося нулевой гипотезой. Однако сейчас мы не будем пользоваться подобными преобразованиями не только потому, что такая обработка сложнее технически и у нас отсутствуют достаточно веские основания для избрания определенной нулевой гипотезы, но и потому, что такие трансформированные данные потеряли бы наглядность, а для читателя-нематематика и убедительность. Мы будем рассматривать изменение во времени величины

$$P_t = \frac{a_t}{N - \sum_{i=0}^{t-1} a_i}, \qquad (6)$$

где a_i—число мышей, погибающих в течение i-го дня;

N — общее число животных в опыте.

[1] Н. В. Тимофеев-Ресовский и Н. В. Лучник. Лучевые поражения и воздействие на них. I. О классификации возможных путей воздействия на общий эффект облучения. Статья в настоящем сборнике.

Таким образом, P_t —не что иное как оценка вероятности гибели животного в течение *t*-го дня. Распределение вероятностей более подходит для нашей цели чем распределение частот, так как на частоты сильно влияет смертность в предыдущие дни. Такой способ изображения может быть обоснован и математически, так как рассматриваемые цифры представляют собой не что иное как антилогарифм актуриальной функции Гомпертца, — функции, описывающей зависимость вероятности смерти члена популяции от возраста. На рис. 8, *1* показано изменение вероятности гибели мышей *M*, облученных дозой 500 *r*, в зависимости от времени (см. также приложение 7). Совершенно ясно что на протяжении первых 20 дней после облучения имеется ряд «пиков смертности», причем отнюдь не два, как полагают цитированные выше авторы. Вершины этих пиков приходятся на 5-й, 8-й, 11-й, 14-й и 17-й день. Из рассматриваемой группы были выделены следующие подгруппы: самцы, облученные с мощностью дозы 10 r в минуту, самки, облученные с той же мощностью, и мыши обоих полов, облученные с мощностью дозы 50 r в минуту. Распределение вероятностей смертности в этих подгруппах показано кривыми *2—4* на рис. 8. Во всех подгруппах видим 5 пиков, причем почти во всех случаях вершины падают на те же дни.

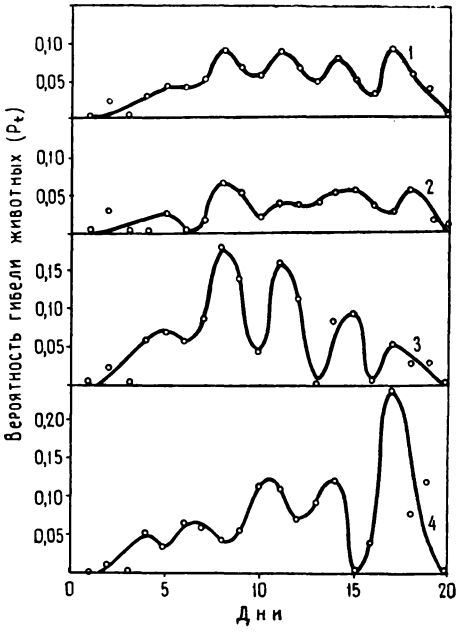


Рис. 8. Пики смертности для мышей M, облученных дозой 500 r.

1 — суммарный материал; *2* —самки, облученные с интенсивностью 10 r в минуту; *3* — животные обоих полов, облученные с интенсивностью 50r в минуту; 4 — самцы, облученные с интенсивностью 10 r в минуту.

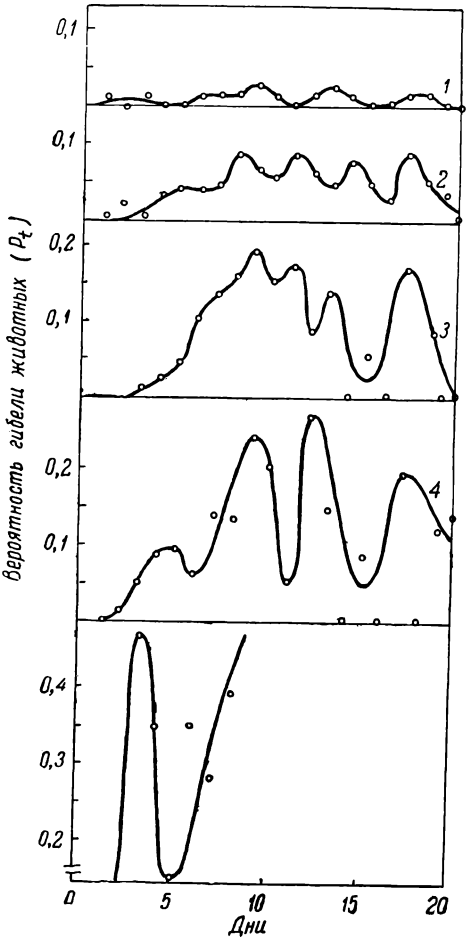


Рис. 9. Пики смертности для мышей M, облученных разными дозами γ-лучей.

1 —при облучении дозой 300—400 r; *2*—500 r; *3* — 600 r; *4* — 700 r; *5* — 800—1000 r.

Те же пики можно наблюдать и при других дозах облучения. На рис. 9 представлены результаты соответствующего анализа. При рассмотрении этого рисунка нужно считаться с тем, что в основе некоторых кривых ле-

жит небольшой материал. Необходимо обратить внимание на следующие обстоятельства. Высота пиков, разумеется, зависит от дозы. Что же касается местоположения пиков, то оно мало зависит от дозы. Так, первый пик с увеличением дозы смещается от 5-го к 3-му дню, положение же 5-го пика не зависит от дозы. В некоторых случаях пики могут сливаться (например, первый и второй при дозе 600 r, второй и третий при дозе 700 r); возможно, что это явление связано с тем, что материал по соответствующим дозам невелик. Чтобы убедиться в том, что многовершинные кривые распределения вероятности гибели облученных животных отражают смертность не только мышей М, были проанализированы 4 группы мышей разных штаммов, облученные одной и той же биологически эффективной дозой ($ЛД_{70/30}$). Результаты анализа, представленные на рис. 10, показывают, что все исследованные штаммы дают многовершинные кри-

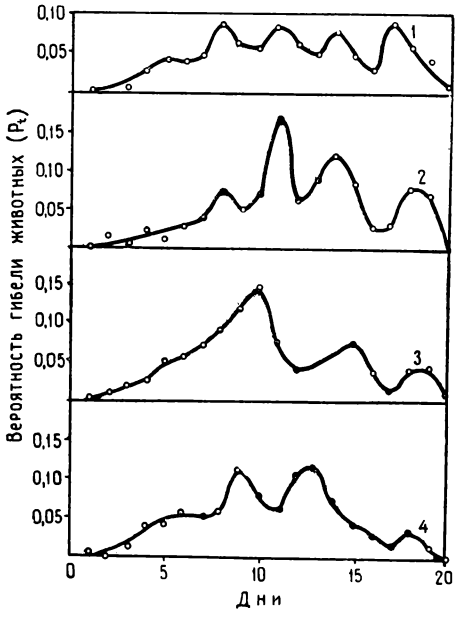


Рис. 10. Пики смертности для мышей разных штаммов, облученных одной и той же биологически эквивалентной дозой γ-лучей, равной $ЛД_{70/30}$.
1 — мыши штамма М; *2* — Н; *3* — Х, *4* — К, Ч, С.

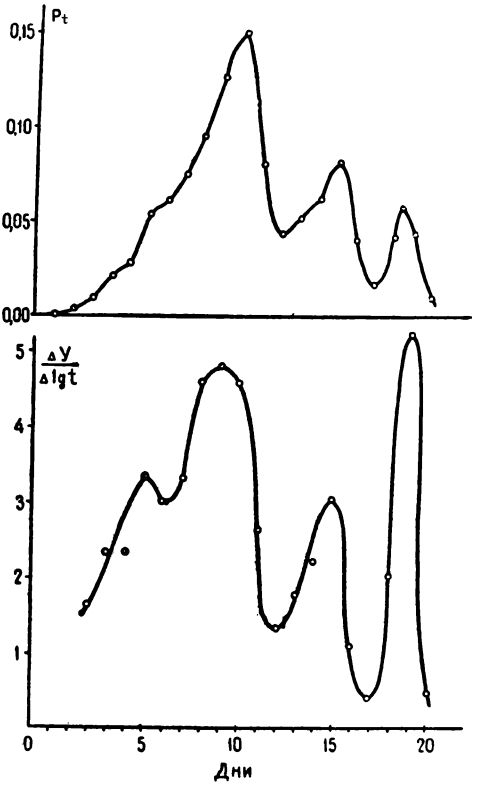


Рис. 11. Сравнение двух способов выявления пиков смертности мышей Х, облученных дозой 600 г.
Верхняя кривая — вероятность гибели, *нижняя* — приращение пробита кумулятивной смертности по логарифму времени.

вые, которые имеют между собой значительное сходство. Так, у мышей штамма М и Н вершины всех пиков, кроме последнего, совпадают во времени, у мышей Н и Х получается хорошее соответствие в относительной высоте пиков. Мы считаем, что в основе всех кривых лежат установленные выше 5 пиков; разные пики в разной степени выражены у разных штаммов и могут быть несколько смещены.

И действительно, более тонкий анализ выявляет дополнительные пики, ускользающие от внимания при примененном нами простом способе обработки. Покажем это на мышах Х. Рассмотрение кривой распределения частот смертности (см. рис. 7) показывает, что в первом приближении оно может быть описано асимметричным нормальным распределением. Поэтому,

находя приращение пробита кумулятивной смертности по логарифму времени, получаем картину, изображенную на рис. 11. Такой анализ вполне ясно указывает на наличие пика, который раньше не был заметен (вершина, соответствующая пятому дню). В приложении 8 приведен пример расчета для выявления пиков смертности обоими примененными здесь способами.

Полученные результаты представляются нам весьма интересными. В последнее время большинство авторов считает, что гибель облученных животных происходит от разных причин, и в связи с этим лечение лучевых поражений должно быть комплексным (Шапиро, Нуждин и Кузин, 1955; Граевский, 1955; Куликова, Лучник, Тимофеев-Ресовский и Тимофеева-Ресовская[1]). Пики смертности скорее всего являются отражением этих разных причин и дают тем самым дополнительное подтверждение только что высказанной точке зрения. При этом мы получаем новое аналитическое средство, полезное в первую очередь при классификации «защитных веществ». Анализ пиков смертности на фоне действия разных защитных веществ показывает, что большинство веществ избирательно действует на определенные и, что особенно интересно, на разные пики. Впоследствии, когда определенные пики будут соподчинены конкретным механизмам гибели, можно будет с помощью такого анализа с большими основаниями строить предположения о механизме защитного действия тех или иных веществ.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ДАННЫХ

Одним из важных методических вопросов, с которыми всегда необходимо считаться при планировании опытов и обработке данных, является вопрос об изменчивости подопытного материала. Рассмотрение этого вопроса в связи с опытами по облучению лабораторных животных тем более необходимо, что ряд авторов, ставивших подобные опыты, отмечает чрезвычайно высокую изменчивость результатов, «большие колебания смертности при данной дозе», «значительное влияние факторов, не поддающихся контролю» и т. п. Исходя из этого довольно широко распространенного мнения, некоторые авторы считают необходимым изучение факторов, влияющих на смертность облученных животных, каждый раз сопровождать обширным специальным контролем, то есть одновременно с подопытными животными облучать большое количество контрольных. Другие вообще смотрят пессимистически на возможность получения постоянных результатов с дозами порядка $ЛД_{50/30}$ и предлагают облучать животных очень высокими дозами, при которых изменчивость меньше (Clark and Uncapher, 1949, Bacq et Herve, 1952). Специальных же исследований по изменчивости реакции лабораторных животных на облучение почти не существует. Боне-Мори и Патти (Bonet-Maury et Patti, 1950) вычислили вариационный коэффициент при разных дозах облучения и нашли, что с повышением дозы он уменьшается. Эллингер (1955) сравнивал результаты опытов по облучению мышей в разные сезоны и в разное время года и получил почти идентичные кривые.

Для выяснения этого вопроса мы избрали мышей штамма X, облученных дозой 600 r. Эти мыши были взяты потому, что у них пол и возраст существенно не влияют на результат, и вся группа достаточно гомогенна для того, чтобы из нее не было надобности выделять только животных определенного пола и возраста. Доза 600 r была взята потому, что при этой дозе изменчивость должна быть выше, чем при более высоких дозах. Для анализа

[1] В. Г. Куликова, Н. В. Лучник, Н. В. Тимофеев-Ресовский и Е. А. Тимофеева-Ресовская. Лучевые поражения и воздействие на них. III. Влияние чужеродных сывороток, некоторых гормонов и предварительного облучения на эффект последующего облучения мышей. Статья в настоящем сборнике.

Таблица 14

Статистический анализ изменчивости реакции мышей штамма X на облучение

Число погибших мышей в группе (x)	Наблюдавшееся число групп (a)	ax	Ожидаемая вероятность гибели	Ожидаемая частота	x^2
0—3	0	0	0,027	0,918	
4	3	12	0,028	0,952	2,30
5	3	15	0,085	2,890	
6	6	36	0,179	6,086	
7	8	56	0,262	8,908	0,09
8	5	40	0,242	8,228	1,26
9	5	45	0,141	4,794	1,48
10	4	40	0,036	1,224	
Сумма	34	244	1,000	34,000	5,13

Примечание. $P=0{,}16$ для 3 степеней свободы.

340 животных были разделены на группы по 10 мышей; таким образом, получилось 34 группы, облучавшихся в одинаковых условиях. В табл. 14 приведено распределение этих групп по числу погибающих мышей. Так как вероятность гибели мышей 244/340 =0,72, то теоретически ожидаемое

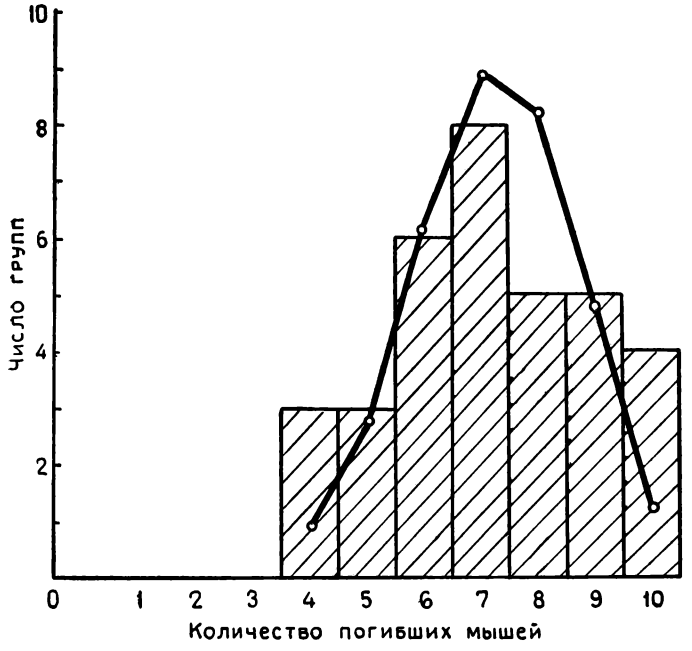


Рис. 12. Сравнение наблюдаемого распределения смертности в 34 группах мышей X, облученных дозой 600 г *(столбики)* с теоретически ожидаемым на основании биномиального распределения *(ломаная линия)*

распределение частот может быть определено из разложения бинома $(0{,}72+0{,}28)^{10}$; ожидаемые частоты приведены в той же таблице, а также на рис. 12. Сравнение полученного ряда с вычисленным дает $\chi^2 = 5{,}13$; $n = 3$; $P = 0{,}16$. Другими словами, предполагая, что смертность облученных животных подвержена нормальной изменчивости, при многократном повторении рассмотренного опыта в 16% случаев следует ожидать таких отклонений от теоретического распределения, какое получено, или еще больших. Таким образом, результаты анализа не дают оснований говорить, о какой-то ненормально большой изменчивости.

Чем же объяснить существующее мнение о плохой воспроизводимости результатов опытов по облучению лабораторных животных? Нам кажется, что причиной этого могут быть 3 обстоятельства. Во-первых, использование гетерогенного материала. Как было показано выше, пол, возраст животных, их принадлежность к тому или иному штамму может оказывать существенное влияние на результаты. Однако эти факторы вполне контролируемы и исключить их влияние нетрудно. Во-вторых, впечатление о плохой репродуцируемости результатов может создаваться при работе с небольшим материалом. Так, хотя в рассмотренном нами материале смертность в разных группах колебалась от 40 до 100%, анализ показывает, что такие колебания лежат в границах нормальной изменчивости. Столь большие колебания явились следствием малого числа животных в группе (по 10 мышей), однако не редки случаи, когда исследователи работают именно с таким небольшим количеством животных. В-третьих, нужно подчеркнуть еще одно обстоятельство. Выше мы видели, что при облучении мышей зависимость эффекта от дозы описывается очень крутой кривой, причем при дозах около $ЛД_{50}$ небольшому изменению дозы соответствует значительное изменение эффекта. Так, при облучении мышей X дозами 500—600 r изменение дозы всего на 5% приводит к изменению смертности примерно на 20%, а такие колебания в дозе вполне возможны, особенно при аппаративном получении излучений.

Поэтому следует сделать вывод, что реакции животных на облучение подчинены законам нормальной биологической изменчивости. Данные могут быть хорошо воспроизводимы при соблюдении определенных требований. Таковыми являются: гомогенный подопытный материал, достаточное число животных в опыте и надежная дозиметрия.

ОПЫТЫ НА КРЫСАХ

Как уже говорилось выше, мы исследовали не только мышей, но и крыс. Здесь нет надобности подробно рассматривать результаты контрольных опытов с крысами, тем более, что эти опыты проводились только с животными одной линии. Мы ограничимся лишь тем, что кратко охарактеризуем с количественной стороны реакцию крыс на облучение.

Таблица 15

Влияние разных доз рентгеновских лучей на смертность белых крыс

Доза облучения, r	Количество крыс	Из них погибло		Из них выжило	
		Число	%	Число	%
200	15	0	0	15	100,0
250	37	7	18,9±6,4	30	81,1±6,4
300	42	12	28,6±7,0	30	71,4±7,0
350	42	14	33,4±7,3	28	66,6±7,3
400	51	30	58,8±6,9	21	41,2±6,9
450	50	36	72,0±6,3	14	28,0±6,3
500	98	87	88,8±3,2	11	11,2±3,2
550	67	67	100,0	0	0
600	21	21	100,0	0	0
650	4	4	100.0	0	0
700	4	4	100,0	0	0
750	18	18	100,0	0	0
800	3	3	100,0	0	0
900	3	3	100,0	0	0

В табл. 15 и на рис. 13 приведены данные о зависимости смертности крыс от дозы рентгеновских лучей (см. также приложение 9). Кривая на

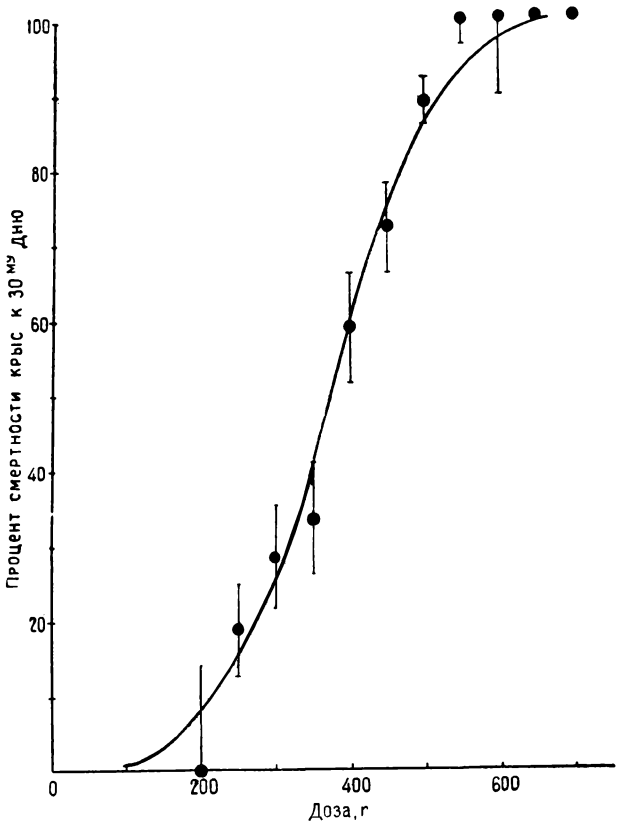


Рис. 13. Зависимость смертности крыс от дозы рентгеновских лучей.

Для доз, дающих нулевую и стопроцентную смертность, показаны доверительные пределы $P=0,10$; для остальных доз — простые ошибки. Кривая соответствует наилучшей прямой при трансформации процентов в пробиты.

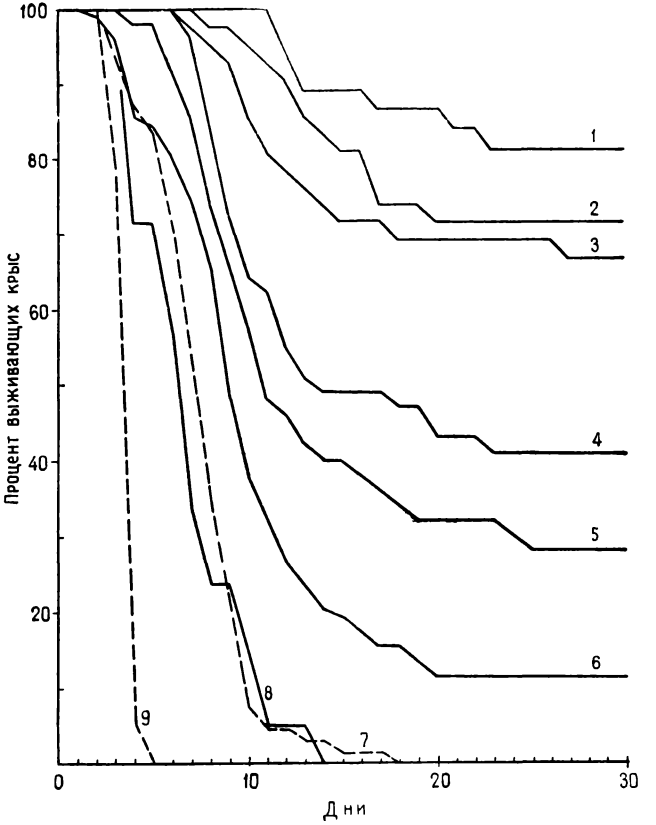


Рис. 14. Кривые смертности крыс, облученных разными дозами рентгеновских лучей.

1 — при облучении дозой 250 г; *2* — 300 г; *3* — 350 г; *4* — 400 г; *5* — 450 г; *6* — 500 г; *7* — 550 г; *8* — 600 г; *9* — 750 г.

этом рисунке очень напоминает рассмотренные выше кривые смертности мышей и точно так же выпрямляется при преобразовании процентов в пробиты. $ЛД_{50/30}$ оказывается равной 374 г. Что касается влияния физиологических факторов, то оно и здесь имеет место. Самцы оказываются несколько чувствительнее самок. Зависимость чувствительности от веса у крыс выражена сильнее, чем у мышей. В пределах от 80 до 150 г крысы показывают одинаковую чувствительность, при дальнейшем же повышении веса животные оказываются более резистентными, причем зависимость смертности от веса хорошо выражается следующей эмпирической формулой:

$$D_{эфф} = D[1 - (W - 150) \cdot 0{,}0025], \quad (7)$$

где:

W — вес крысы, г;

D — доза облучения, г;

$D_{эфф.}$ — доза, вызывающая такую же смертность среди животных весом 80—150 г.

Можно предполагать, что большая зависимость от веса, чем это имело место у мышей, объясняется большим весом животных и меньшей жесткостью излучения (крысы облучались рентгеновскими лучами), в связи с чем значительную роль может играть неравномерное распределение дозы в теле животного.

Кривые смертности крыс в зависимости от времени сходны с теми, что получаются у мышей. На рис. 14 приведены соответствующие кривые при некоторых дозах облучения. Анализ показал и здесь пики смертности, подобные тем, которые были описаны для мышей.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как уже было сказано во введении, настоящая работа преследовала в первую очередь методические цели. Перед началом изучения экспериментальных воздействий на смертность облученных животных для нас было важно узнать, как реагируют на облучение наши подопытные животные без всяких дополнительных воздействий и какие сопутствующие условия могут оказывать влияние на результаты опытов. По этому вопросу в литературе имелись противоречивые данные, и нужно было подробно изучить собственный материал, в своих условиях облучения.

В результате опытов стало ясно, что нельзя делать общие выводы относительно влияния тех или иных факторов. Так, например, что касается влияния пола на радиочувствительность мышей, то у одних штаммов нет разницы в реагировании самцов и самок, у других оказываются более чувствительными самцы, у третьих — самки. Интересно отметить, что в разное время после облучения разница в смертности самцов и самок разная. Очевидно, что в этом случае мы имеем дело не только с количественной, но и с качественной разницей в реакции на облучение. Это становится особенно ясным в свете высказанной в данной работе теории пиков смертности. Влияние веса животных также неодинаково у мышей разных штаммов.

При анализе зависимости эффекта от дозы облучения важно было обоснованно установить срок, на который учитывается смертность. В литературе нет по этому поводу единогласия. Разные авторы фиксируют смертность на 14-й, 20-й, 28-й, 30-й, 45-й или 60-й день после облучения, обычно ничем не мотивируя свой выбор. Рассмотрение кривых распределения смертности показало, что массовая гибель животных кончается около 20-го дня. Поэтому целесообразным является учет смертности на 20-й или 30-й день. Выбор между ними сделать трудно, так как, учитывая смертность на 20-й день, нельзя быть уверенным, что некоторые животные по-

Таблица 16

Сравнительная характеристика реакции на тотальное внешнее облучение мышей и крыс

Вид и штамм	Влияние физиологических факторов		Радиочувствительность $ЛД_{50/30}$, г		Форма кривой эффекта дозы	
	Пол	Вес	Самцы	Самки	S	Градиент смертности, %
Мыши						
Х	Не влияет	Не влияет	560	560	1,0	4
М	Самцы чувствительнее	Несистематическое влияние у самок	410	460	0,7	3
Н	То же	Тяжелые резистентнее	530	590	0,5	2
С	Не влияет	То же	600	600	1,0	4
К	Самки чувствительнее	То же	(590)		1,0	4
Ч	То же	?	(550)		1,0	4
КЧ	?	?	(760)		1,0	4
Крысы	Самцы чувствительнее	Тяжелые резистентнее	(370)		0,9	3

Примечание. 1. Влияние веса статистически реально только для самок мышей М и для крыс; в остальных случаях, где указано влияние веса, речь идет о систематическом, но статистически не доказанном влиянии.

2. Величины $ЛД_{50/30}$, заключенные в скобки, относятся к случаям, где эта величина определялась совместно для самцов и для самок.

3. Вопросительный знак стоит в тех случаях, когда имеющегося у нас материала было недостаточно для определенных суждений.

гибли после 20-го дня не за счет «острой» смертности; с другой стороны, при выборе 30-го дня в качестве контрольного срока в число погибших могут попасть и некоторые «подострые» животные. Однако это вопрос чисто академический, а для практических целей выбор любого из двух сроков и удобен и обоснован, тем более, что между 20- и 30-дневной смертностью разница невелика. Зависимость от дозы числа мышей и крыс, погибающих к 30-му дню, выражается S-образной кривой. Эта кривая может быть выпрямлена путем несложных преобразований, причем несколькими вполне удовлетворительными способами. В связи с этим можно предложить и ряд эмпирических формул. Параметры этих формул принимают для разных штаммов разные значения. Так, $ЛД_{50/30}$ варьирует для разных штаммов мышей от 407 до 755 r. Наклон кривой также оказывается разным: прирост смертности, соответствующий повышению дозы на 10 r в районе $ЛД_{50/30}$, колеблется от 1,9 до 4,1%.

В табл. 16 приведена сравнительная радиобиологическая характеристика всех применявшихся нами штаммов мышей. В тексте иногда приводились данные не по всем штаммам, во избежание чрезмерного увеличения объема статьи, тем более, что там это было и неважно. Здесь же приведены полные характеристики штаммов, полные в той мере, в какой это позволял имевшийся в нашем распоряжении материал.

В связи с S-образной формой кривых и их разным наклоном необходимо сказать несколько слов о сравнимости результатов. Обычно применяемое процентное сравнение приводит часто к обманчивым результатам. Из-за S-образной формы кривой в различных ее участках одному и тому же повышению дозы соответствует разное повышение смертности. Так, если при повышении на 10% $ЛД_{50/30}$ смертность увеличится, например, на 19,2%, то при повышении на ту же величину $ЛД_{90/30}$ смертность должна повыситься только на 6,3%. С другой стороны, из-за разного наклона кривых, даже в области одних и тех же эффектов (например, в районе $ЛД_{50/30}$) для одина-

кового процентуального изменения эффекта в разных случаях необходимо разное изменение дозы. Этого несоответствия можно избежать, если оперировать кривыми, выпрямленными с помощью пробитов или какого-либо другого способа. В таком случае при постоянном наклоне кривой снижение эффекта пропорционально снижению дозы. Если же сравниваются между собой опыты, поставленные на мышах, дающих разный наклон кривой, то эти данные могут быть приведены в соответствие путем деления разности пробитов на угловой коэффициент (тангенс угла наклона выпрямленной кривой). Некоторые авторы, чтобы избежать процентного сравнения, сравнивают величины $ЛД_{50/30}$. Однако для такого сравнения необходимо ставить опыты с несколькими дозами. Предлагаемый здесь способ дает то же самое при наличии только одной опытной точки (разумеется, если есть достаточно точная кривая для контрольного облучения).

В литературе, особенно обзорной и популярной, часто приходится встречать данные об относительной чувствительности разных видов млекопитающих. Наши результаты показывают, что подобные сопоставления вряд ли имеют смысл. Между 407 и 755 r (полученными нами в качестве $ЛД_{50/30}$ для разных мышей) находятся значения $ЛД_{50/30}$ для крыс, кроликов, свиней, обезьян и ослов. Поэтому в настоящее время можно сказать, что радиочувствительность млекопитающих всех исследованных видов $ЛД_{50/30}$ имеет порядок сотен рентген и что морские свинки и собаки, как правило, радиочувствительнее других животных.

Весьма интересными оказались результаты анализа распределения смертности во времени. Это распределение не является нормальным и обладает очень большой дисперсией. Поэтому использование продолжительности жизни в качестве критерия эффекта нельзя признать удобным. Депрессия распределения объясняется тем, что оно является многовершинным. Путем сравнительно простого анализа можно выявить в течение первых 20 дней после облучения 5 пиков смертности. Общие соображения и ряд фактических данных, рассмотрение которых увело бы нас слишком далеко от темы настоящей работы, заставляют считать эти пики отражением разных причин лучевой смерти. Изучение пиков смертности при анализе результатов опытов с «защитными веществами» дает, как будет показано в дальнейших работах этой серии, новую возможность для классификации этих веществ и для некоторых суждений о механизме их действия.

Часто встречающееся в литературе высказывание о плохой репродуцируемости результатов опытов по облучению млекопитающих вряд ли имеет под собой достаточные основания. Проведенный нами анализ показал, что колебания смертности от опыта к опыту вполне укладываются в рамки нормальной биологической изменчивости.

Подводя итоги всему вышеизложенному, нужно сказать, что разные животные в разных условиях могут давать очень изменчивую реакцию на облучение смертельными дозами. Однако при соблюдении необходимых условий вполне можно добиться получения хорошо воспроизводимых результатов. Важной предпосылкой для любого экспериментального исследования является достаточно подробное изучение реакции на облучение собственного подопытного материала, подобно тому, как это делают в недавно вышедшей работе Н. И. Шапиро и Н. И. Нуждин. Такое исследование должно включать в себя получение кривых эффекта дозы для всех видов и штаммов, с которыми ведется работа, а также выяснение всех условий, которые могут так или иначе влиять на получаемые цифры.

ВЫВОДЫ

1. На основании приведенных результатов опытов по облучению белых крыс и 7 штаммов мышей рентгеновскими и γ-лучами выяснены особенности

реакции этих животных на облучение и условия, влияющие на их смертность.

2. Физиологические особенности животных — пол, вес и принадлежность к тому или иному штамму — оказывают влияние на радиочувствительность. Общих закономерностей в отношении влияния пола и веса не существует — у разных штаммов они оказывают разное влияние.

3. Зависимость числа погибающих животных от дозы облучения выражается S-образной кривой. Испробованные 3 эмпирические формулы вполне соответствуют опытным данным. $ЛД_{50/30}$ оказалась разной для различных штаммов и колеблется для мышей в пределах 410—760 r, а для крыс равна 370 r. Наклон кривых также изменяется в широких пределах.

4. Распределение смертности во времени при не слишком больших дозах облучения оказывается асимметричным и депрессивным. Графически смертность выражается многовершинной кривой, причем у мышей в течение 20 дней после облучения можно различить 5 пиков смертности. Пики получены при разных дозах облучения у разных штаммов и предположительно являются отражением различных причин гибели животных.

5. При работе с гомогенным материалом и в случае соблюдения необходимых условий (достаточное количество животных и точная дозиметрия) опыты по облучению дают хорошо воспроизводимые результаты. Колебания смертности не превышают нормальной биологической изменчивости.

Приложение 1 (к табл. 1 и рис. 1)

Продолжительность жизни мышей после облучения в опыте по определению радиочувствительности животных разных штаммов

Штамм	Пол	Средний вес, г	Количество мышей	Число мышей, погибших к 30-му дню	День гибели животных																															
					1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31—40	41—50	51—60
Х	Самцы	20,8	24	18	—	—	—	—	2	1	5	1	2	2	1	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	1	—
М	„	19,6	24	23	—	—	1	2	2	4	1	3	3	4	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
К	„	21,1	24	15	—	—	—	1	2	—	—	—	2	—	1	—	6	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	1	1	1
Ч	„	21,8	24	18	1	—	—	1	1	2	—	1	2	3	2	1	—	1	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
С	„	18,9	24	16	—	—	—	—	—	3	—	2	—	1	1	3	2	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—	2	2
Н	„	24,1	24	9	—	—	—	—	—	1	—	—	—	2	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	1	—	2	—	—	—	5	—	1

Приложение 2 (к табл. 3 и рис. 2)

Продолжительность жизни мышей после облучения в опытах по выяснению влияния пола на радиочувствительность

Штамм	Пол	Количество мышей	Число мышей погибших к 30-му дню	День гибели животных																																
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31—40	41—50	51—60
Х	Самцы	114	81	1	2	1	4	5	4	9	8	9	13	5	4	5	2	1	2	1	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	2	—	1	2	2	—
Х	Самки	107	83	—	—	4	3	8	10	11	13	11	9	6	—	—	2	3	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	4
М	Самцы	72	59	1	3	—	6	8	3	4	11	2	2	4	3	—	1	1	—	2	—	2	—	1	—	—	—	1	—	1	1	—	2	5	4	1
М	Самки	63	43	—	—	—	1	1	3	4	5	6	1	6	4	—	4	2	1	—	1	—	—	—	1	—	—	—	1	—	1	—	1	4	2	2
К	Самцы	58	36	—	—	—	2	5	1	5	3	5	—	1	3	7	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	1	2	2
К	Самки	25	21	—	—	1	3	—	2	1	—	3	4	1	—	—	3	—	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Продолжительность жизни мышей после облучения в опытах по выяснению влияния веса на их радиочувствительность

Штамм	Доза облучения, г	Пол	Вес,	Количество мышей	Число мышей, погибших к 30-му дню	День гибели животных																												
						1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
М	500	Самцы	до 18,9	53	41	1	2	—	6	1	1	2	2	3	2	—	1	2	2	1	1	6	1	2	—	2	—	—	—	—	1	1	—	—	1
	500		19—20,9	36	33	—	1	—	—	6	2	4	6	1	—	4	3	2	1	—	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	500		21—22,9	24	20	—	—	—	4	3	2	2	—	—	1	2	—	—	2	—	—	2	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—
	500		23—24,9	37	31	—	1	1	2	—	1	1	2	1	4	—	3	1	—	1	—	1	1	2	1	2	—	1	—	1	—	—	1	3	—
	500		25—26,9	16	15	—	—	—	—	1	—	—	3	3	2	1	—	—	—	—	—	2	—	1	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—
	500		27 и выше	13	12	—	—	—	—	1	1	—	3	—	1	3	—	—	1	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	500	Самки	до 18,9	23	21	—	1	—	—	1	—	1	2	2	—	1	—	1	4	—	—	2	—	—	—	2	—	1	1	—	—	—	1	—	1
	500		19—20,9	25	16	1	—	—	—	—	—	—	3	3	1	—	1	—	—	—	1	—	1	1	—	1	1	—	1	—	—	—	1	—	—
	500		21—22,9	30	16	—	—	—	—	1	2	1	1	—	1	2	1	—	—	1	—	—	3	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	1	—	—
	500		23—24,9	34	22	—	1	—	—	—	1	2	2	2	—	2	3	—	1	3	—	—	—	—	—	1	—	1	1	—	1	—	—	—	1
	500		25—26,9	26	20	—	2	1	—	—	—	2	2	3	1	2	2	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—
	500		27 и выше	28	12	—	—	—	1	1	1	—	—	2	—	—	—	1	3	2	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Х	600	Самцы	до 18,9	27	22	—	1	1	—	1	1	3	2	6	1	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—
	600		19—20,9	26	19	—	—	2	—	1	—	1	2	6	2	1	—	—	—	1	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
	600		21—22,9	21	18	1	—	—	1	—	—	1	1	3	1	1	1	1	—	1	—	—	—	4	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—
	600		23—24,9	15	11	—	—	—	2	2	—	—	1	1	—	—	—	1	—	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
	600		25—26,9	11	10	—	—	1	1	—	1	1	1	—	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	600		27 и выше	3	2	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Приложение 3 (к табл. 5 и рис. 4) (окончание)

Штамм	Доза облучения, *r*	Пол	Вес, г	Количество мышей	Число мышей погибших к 30-му дню	День гибели животных																												
						1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
X	600	Самки	до 18,9	24	21	—	1	1	1	2	1	4	4	1	—	—	1	2	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	600		19—20,9	30	23	—	—	1	1	—	4	1	3	2	4	2	1	1	—	—	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	600		21—22,9	32	26	—	—	2	—	1	4	3	3	3	2	—	—	—	1	2	—	—	2	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	2
	600		23—24,9	24	18	—	—	—	—	—	5	3	1	5	1	1	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	600		25—26,9	10	8	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	1	1	1	—	1	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	600		27 и выше	11	5	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—	2	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
H	700	Самцы	до 18,9	18	18	—	1	—	3	1	2	4	1	1	1	—	1	—	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	700		19—20,9	25	23	—	—	3	2	—	—	5	1	2	1	6	—	1	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	700		21—22,9	54	48	—	—	4	2	—	3	4	3	7	5	5	5	2	2	—	—	1	1	2	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—
	700		23—24,9	42	32	—	—	—	—	4	1	2	2	5	2	2	3	4	1	1	—	—	1	1	—	—	—	—	1	1	—	—	1	—	—
	700		25—26,9	34	29	—	—	1	2	—	—	1	1	3	7	5	4	2	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—
	700		27 и выше	15	11	—	—	—	—	3	1	—	—	3	—	—	2	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	700	Самки	до 18,9	8	6	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	700		19—20,9	24	18	—	—	—	2	1	—	2	2	—	2	2	—	—	5	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	700		21—22,9	14	10	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	—	—	—	1	2	—	2	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
	700		23—24,9	16	11	—	—	1	—	1	—	—	—	—	1	1	2	—	1	1	—	—	—	1	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—
	700		25—26,9	7	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	700		27 и выше	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—

Приложение 4 (к рис. 5)

Цифровой материал для построения вариационных кривых

Показатель гибели животных	Штамм	Количество мышей	День гибели животных														
			1—2	3—4	5—6	7—8	9—10	11—12	13—14	15—16	17—18	19—20	21—22	23—24	25—26	27—28	29—30
Число	X	497	3	71	65	99	87	34	15	12	3	2	2	—	—	4	3
Процент			0,6	14,3	13,1	19,9	17,5	6,9	3,0	2,4	0,6	0,4	0,4	—	—	0,8	0,6
Число	M	295	7	31	31	49	32	20	11	4	6	7	4	2	4	5	3
Процент			2,4	10,5	10,5	16,6	10,8	6,8	3,7	1,4	2,0	2,4	1,4	0,7	1,4	1,7	1,0

Показатель гибели животных	Штамм	Количество мышей	День гибели животных														
			31—32	33—34	35—36	37—38	39—40	41—42	43—44	45—46	47—48	49—50	51—52	53—54	55—56	57—58	59—60
Число	X	497	2	—	—	1	—	—	2	1	—	—	—	—	1	3	2
Процент			0,4	—	—	0,2	—	—	0,4	0,2	—	—	—	—	0,2	0,6	0,4
Число	M	295	3	2	2	4	3	3	8	1	2	1	4	—	1	1	2
Процент			1,0	0,7	0,7	1,4	1,0	1,0	2,7	0,3	0,7	0,3	1,4	—	0,3	0,3	0,7

Приложение 5 (к табл. 10)

Влияние разных доз γ-лучей Co^{60} на смертность мышей разных штаммов

Штамм	Пол	Доза облучения, *r*	Количество мышей	Число погибших мышей	%	Число выживших мышей	%
Н	Самцы	400	66	15	22,7±5,2	51	77,3±5,2
		500	54	23	42,7±6,7	31	57,3±6,7
		600	113	78	69,0±4,3	35	31,0±4,3
		700	298	257	86,2±2,0	41	13,8±2,0
		800	56	53	94,6±2,3	3	5,4±2,3
		900	34	34	100	0	0
		1000	90	90	100	0	0
	Самки	500	30	11	36,7±8,8	19	63,3±8,8
		600	65	31	47,7±6,2	34	52,3±6,2
		700	112	78	69,7±4,3	34	30,3±4,3
		800	36	36	100	0	0
		1000	90	90	100	0	0
М	Самцы	400	34	12	35,3±8,2	22	64,7±8,2
		500	198	168	84,8±2,5	30	15,2±2,5
		600	56	52	92,9±1,1	4	7,1±1,1
		700	24	24	100	0	0
		800	15	15	100	0	0
		900	13	13	100	0	0
		1000	12	12	100	0	0
	Самки	400	40	14	35,0±6,3	26	65,0±6,3
		500	199	121	60,8±3,5	78	39,2±3,5
		600	38	31	81,5±6,3	7	18,5±6,3
		700	36	35	97,2±2,2	1	2,8±2,2
Х	Самцы	500	32	5	15,6±6,4	27	84,4±6,4
		600	156	120	76,9±3,4	36	23,1±3,4
		700	169	155	91,7±2,1	14	8,3±2,1
		800	23	23	100	0	0
		900	33	33	100	0	0
	Самки	600	151	116	76,8±3,4	35	23,2±3,4

Приложение 6 (к табл. 13 и рис. 7)

Распределение смертности во времени у мышей штамма X, облученных γ-лучами (доза 600 г) (Материал для определения статистических параметров средней продолжительности жизни облученных животных)

Пол	Количество мышей	Число мышей, погибших к 20-му дню	День гибели животных																												
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Самцы	114	77	1	2	1	4	5	4	9	8	9	13	5	4	5	2	1	2	1	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	2	—	1
Самки	107	83	—	—	4	3	8	10	11	13	11	9	6	—	—	2	3	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Итого . . .	221	160	1	2	5	7	13	14	20	21	20	22	11	4	5	4	4	3	2	1	1	—	—	1	—	—	—	—	—	2	—	1

Приложение 7 (к рис. 8, 9, 10)

Распределение смертности мышей разных штаммов после воздействия разными дозами лучей (Материал, использованный для расчета пиков смертности)

Штамм	Доза облучения, r	Количество мышей	Число мышей, погибших к 30-му дню	%	День гибели животных																											
					1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
М	300—400	74	26	35,2	1	—	1	—	—	1	1	1	2	1	—	1	2	1	—	—	1	1	—	3	1	1	—	2	2	1	2	—	—	—
	500 (самцы—10 г в 1 мин.)	120	106	88,2	—	2	1	6	4	7	6	4	5	10	8	5	6	7	—	2	12	3	4	—	3	2	1	1	1	2	—	1	2	1
	500 (самки—10 г в 1 мин.)	137	83	60,6	1	4	1	—	3	1	2	8	6	2	4	4	4	5	5	3	2	5	1	1	2	2	3	4	2	2	1	4	—	1
	500 (самки и самцы—50 г в 1 мин.)	122	95	77,8	1	3	—	7	8	6	8	16	8	3	10	6	—	4	4	—	2	1	1	—	1	1	—	—	1	—	1	1	—	2
	600	70	63	90,0	—	—	1	2	3	7	8	8	8	5	5	2	3	—	1	—	3	1	1	—	1	1	—	—	—	1	1	2	—	1
	700	60	56	93,4	—	1	3	5	5	5	3	6	5	8	5	1	5	2	—	1	—	2	—	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	1
	800—1 (0	40	40	100,0	—	1	19	7	2	4	2	2	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Н	700 (самки)	164	116	70,7	—	3	1	4	2	5	6	11	7	9	20	6	8	10	6	2	2	5	4	—	—	2	1	1	—	—	—	—	1	—
X	600	339	244	72,0	1	3	7	9	17	18	21	25	30	31	14	7	8	9	11	5	2	5	5	1	4	4	2	—	—	—	—	2	—	3
К, Ч, С	600	147	102	69,4	1	—	2	6	6	8	7	7	13	8	6	9	9	5	3	2	1	2	1	—	2	—	—	2	—	—	—	—	2	—

Способы расчета для выявления пиков смертности (для примера взят материал по облучению 339 мышей штамма X дозой 600 г)

Исходные данные		1-й способ (определение вероятности гибели животных)		2-й способ (определение приращения пробита смертности по логарифму времени)						
Дни после облучения, t	Число погибших мышей, a_t	Число выживших мышей $x_t = N - \Sigma a$	$P_t = \frac{a_t}{x_t}$	Кумулятивная смертность $c_t = \Sigma a$	Процент смертности $\frac{100\ c_t}{N}$	Пробит смертности, Y	ΔY	Логарифм времени $\lg t$	$\Delta \lg t$	$\frac{\Delta Y}{\Delta \lg t}$
0	0	339	0,000	0	0,0	0,00	—	—	—	—
1	1	339	0,003	1	0,3	2,25	2,25	0,00	—	—
2	3	338	0,009	4	1,2	2,74	0,49	0,30	0,30	1,63
3	7	335	0,021	11	3,3	3,16	0,42	0,48	0,18	2,33
4	9	328	0,027	20	5,9	3,44	0,28	0,60	0,12	2,33
5	17	319	0,053	37	10,9	3,77	0,33	0,70	0,10	3,30
6	18	302	0,060	55	16,2	4,01	0,24	0,78	0,08	3,00
7	21	284	0,074	76	22,4	4,24	0,23	0,85	0,07	3,29
8	25	268	0,095	101	29,8	4,47	0,23	0,90	0,05	4,60
9	30	238	0,126	131	38,7	4,71	0,24	0,95	0,05	4,80
10	31	208	0,149	162	47,8	4,94	0,23	1,00	0,05	4,60
11	14	177	0,079	176	52,0	5,05	0,11	1,042	0,042	2,62
12	7	163	0,043	183	54,1	5,10	0,05	1,080	0,038	1,32
13	8	156	0,051	191	56,2	5,16	0,06	1,114	0,034	1,76
14	9	148	0,061	200	59,1	5,23	0,07	1,146	0,032	2,19
15	11	139	0,079	211	62,4	5,32	0,09	1,176	0,030	3,00
16	5	128	0,039	216	63,8	5,35	0,03	1,204	0,028	1,07
17	2	123	0,016	216	64,4	5,36	0,01	1,230	0,026	0,39
18	5	121	0,041	223	65,8	5,41	0,05	1,255	0,025	2,00
19	5	116	0,043	228	70,2	5,53	0,12	1,278	0,023	5,22
20	1	111	0,009	229	70,6	5,54	0,01	1,300	0,022	0,46

Приложение 9 (к табл. 15 и рис. 13)

Продолжительность жизни крыс после воздействия разными дозами рентгеновских лучей

Доза облучения, г	Количество крыс	Число погибших крыс к 30-му дню	День гибели животных																												
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
200	15	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
250	37	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	—	—	—	1	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—
300	42	12	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	1	1	2	1	1	—	3	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
350	42	14	—	—	—	—	—	—	1	—	2	3	2	1	1	1	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
400	51	30	—	—	—	—	—	—	2	6	6	4	1	4	2	1	—	—	—	1	—	2	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
450	50	36	—	—	—	1	—	3	3	6	2	6	5	1	2	1	—	1	1	1	1	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—
500	98	87	—	1	3	10	1	4	6	9	16	11	5	6	3	3	1	2	2	—	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
550	67	67	—	—	4	5	2	8	11	14	10	8	2	—	1	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
600	21	21	—	—	—	6	—	3	5	2	—	2	2	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
650	4	4	—	—	—	1	1	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
700	4	4	—	—	2	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
750	18	18	—	—	4	13	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
800	3	3	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
900	3	3	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

ЛИТЕРАТУРА

Граевский Э. Я. Исследования по защите животного организма от повреждающего действия ионизирующих излучений. Сессия АН СССР по мирному использованию атомной энергии. Заседания отд. биол. наук. М., Изд-во АН СССР, 1955, стр. 34—50.

Ковалевский К. М. Лабораторное животноводство. М., Медгиз, 1951

Куликова В. Г Лучник Н. В., Тимофеев-Ресовский Н. В. и Тимофеева-Ресовская Е. А. Лучевые поражения и воздействие на них. III. Влияние чужеродных сывороток, некоторых гормонов и предварительного облучения на эффект последующего облучения мышей. Статья в настоящем сборнике.

Романовский В. И. Применение математической статистики в опытном деле. М., ОГИЗ, 1947.

Русанов А. М. Выносливость белых мышей к воздействию рентгеновских лучей в различные периоды развития. Вестн. рентгенологии и радиологии, 1955 г., № 3, стр. 17—19.

Тимофеев-Ресовский Н. В. и Лучник Н. В. Лучевые поражения и воздействие на них. I. О классификации возможных путей воздействия на общий эффект облучения. Статья в настоящем сборнике.

Уорсинг А. и Геффнер Д. Ж. Методы обработки экспериментальных данных. М., Изд-во иностранной литературы, 1953.

Шапиро Н. И. и Нуждин Н. И. Влияние различных доз рентгеновского облучения на выживаемость мышей. Сб. работ по радиобиологии. М., Изд-во АН СССР, 1955, стр. 5—15.

Шапиро Н. И., Нуждин Н. И. и Кузин А. М. Действие эстрогенных веществ на лучевую реакцию мышей. Там же, стр. 16—50.

Шапиро Н. И., Кузин А. М. и Нуждин Н. И. Роль физиологического состояния организма при использовании защитных средств от повреждающего действия проникающих излучений. Там же, стр. 51—59.

Abrams H. L. Influence of age, body weight and sex on susceptibility of mice to the lethal effects of X-radiation. Proc. Soc. Exptl. Biol. Med. 1951, v. 76, p. 729—732.

Bacq Z. M. et Herve A. Protection chimique contre le rayonnement X Bull. Acad. Roy. Med. Belg. 1952, v. 17, p. 13—58.

Bliss C. L. The calculation of the dosage mortality data. Ann. Appl. Biol., 1935, v. 22, p. 307—333.

Bliss C. L. The calculation of the time mortality curve. Ann. Appl. Biol. 1937, v. 24, p. 815—852.

Bond V. P., Swift M. N., Allen A. C. and Fishler M. C. Sensitivity of abdomen of rat to X-irradiation. Am. J. Physiol., 1950, v. 161, p. 323—330.

Bond V. P., Silverman M. S. and Cronkite E. P. Pathognesis and pathology of post-irradiation infection. Rad. Res., 1954, v. 1, p. 389—400.

Bonet-Maury P. et Patti F. Lirradiation mortelle de la souris par les rayons x et γ. Essais therapeutiques. J. Radiol. Electr., 1950, v. 31, p. 286—289.

Clark W. and Uncapher R. Dosage-mortality in rats given total-body roentgen irradiation. Proc. Soc. Exptl. Biol. Med., 1949, v. 71, p. 214—216.

Ellinger F. Lethal dose studies with x-rays. Radiology, 1945, v. 44, p. 125—142.

Ellinger F., Morgan J. E. and Cook E. B. Reproducibility of the lethal effect of total-body irradiation in mice. Radiology, 1955, v. 64, p. 210—218.

Finney D. I. Probit analysis. Cambridge. 1948.

Fisher R. A. Statistical methods for research workers 10 th. Ed. Edinburgh. 1948.

Fisher A. R. and Yates F. Statistical tables for biological, agricultural and medical research. 3-th Ed. Edinburgh. 1949.

Graham I. B. and Graham R. M. The modification of resistauce to ionizing radiation by humoral agents. Cancer, 1950, v. 3, p. 709—717.

Henshaw P. S. Experimental roentgen injury. II. Changes produced with intermediate-range doses and a comparison of the relative susceptibility of different kinds of animals. J. Nat. Cancer. Inst. 1944, v. 4, p. 485—501.

Kaplan H. S. and Brown M. B. Mortality of mice after total-body irradiation as influenced by alterations in total dose, fractionation and periodicity of treatment. J. Nat. Cancer. Inst., 1952, v. 12, p. 765—775.

Kaplan H. S. and Paull I. Genetic modification of respouse to spleen shielding in irradiated mice. Proc. Soc. Exptl. Biol. Med., 1952, v. 79, p. 670—672.

Langendorff H., Koch R. Untersuchungen uber einen biologischen Strahlenschutz. VI. Strahlentherapie, 1954, Bd. 94, S. 250—257.

Lawrence I. H. and Tennant R. Comparative effects of neutrons and X-rays on the whole body. J. Exptl. Med., 1937, v. 66, p. 667.

Lea D. E. Actions of radiations on living cell. Cembridge. 1946.

Litchfild I. T. and Fertig I. W. On a graphic solution of the dosage-effect curve. John Hopk. Hosp. Bull. 1941, v. 69, p. 276—286.

Lorenz E., Congdon C. and Uphoff D. Modification of acute irradiation injury in mice and guinea-pigs by bonemarrow injections. Radiology, 1952, v. 58, p. 663—877,
Mole R. H. Protection from whole body irradiation by chemical means. J. Chim. Phys. 1951, v. 48, p. 258—261. Discussion.
Pätau K. Eine neue $\varkappa^2$ — Tafel Z. Indukt. Abst. — Vererb., 1942, Bd. 80. S. 558—564.
Patt H. M., Mayer S. H., Straube R. L. and Jackson E. M. Radiation dose reduction by cysteine. J. Cell. Comp. Physiol., 1953, v. 42, p. 327—341.
Quastler H. Studies on roentgen death in mice. I. Survival time and dosage. Am. J. Roentg. 1945 a, v. 54, p. 449—456.
Quastler H. Studies on roentgen death in mice. II. Body weight and sensitivity Am. J. Roentg. 1945 b, v. 54, p. 457—561.
Quastler H., Lanzl E. F., Keller M. E. and Osborne J. W. Acute intestinal radiation death. Studies on roentgen death in mice III. Am. J. Physiol., 1951, v. 164, p. 546—556.
Rajewsky B., Aurand K. und Heuse O. Weitere Untersuchungen zum Problem der Bestrahlung der weissen Maus mit hohen Dosen von Rontgenstrahlen. Z. Naturforschg. 1953, Bd. 8b, S. 524—526.
Rajewsky B., Heuse O. und Aurand K. Weitere Untersuchungen zum Problem Ganzkörper Bestrahlung der weissen Maus. Sofortiger Tod durch Strahlung. Z. Naturforschg. 1953, Bd. 8b; S. 157—159.
Raper J. R., Zirkle R. E. and Barnes K. K. Comparative lethal effects of external beta-irradiation. Nat. Nucl. En. Ser. Div. IV, 1951, v. 22 E, p. 62—76.
Reinhard M. C., Mirand E. A., Goltz H. L. and Hoffman J. G. Mouse strain differences in response to radiation. Proc. Soc. Exptl. Biol. Med., 1954, v. 85, p. 367—370.
Timoféeff-Ressovsky N. W. und Zimmer K. G. Biophysik. Bd. I,. Das Trefferprinzip in der Biologie. Leipzig. 1947.
Treadwell A., Gardner W. and Lawrence J. H. Effect of combining. estrogen with lethal doses of roentgen-ray in swiss mice. Endocrinology 1943, v. 32, p. 161—164.
Weiss I. Aspects of the chemical and biological action of radiations. Trans Faraday Soc. 1947, v. 43, p. 314—324.

III. ВЛИЯНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ СЫВОРОТОК, НЕКОТОРЫХ ГОРМОНОВ И ПРЕДВАРИТЕЛЬНОГО ОБЛУЧЕНИЯ НА ЭФФЕКТ ПОСЛЕДУЮЩЕГО ОБЛУЧЕНИЯ МЫШЕЙ

В. Г КУЛИКОВА, Н. В. ЛУЧНИК, Н. В. ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ и Е. А. ТИМОФЕЕВА-РЕСОВСКАЯ

ВВЕДЕНИЕ

В первом сообщении этой серии средства, влияющие на лучевое поражение, были классифицированы с точки зрения эффективного их применения (до облучения, во время и после облучения). В настоящем сообщении приводятся предварительные результаты наших опытов со средствами, относящимися к группе «профилактических».

Общие представления о первичном фотохимическом действии ионизирующих излучений на органические вещества заставляют предполагать, что синдром лучевого поражения частично связан с отравлением организма продуктами распада и «чужеродными» молекулами, возникающими в результате облучения. Исходя из этого представления, в нашей лаборатории, с одной стороны, было начато изучение действия весьма слабых доз излучателей преимущественно на растения; при этом главным было представление о возможном стимулирующем действии небольших концентраций продуктов распада после применения слабых доз ионизирующих излучений, подобно тому, какое оказывают в фармакологии весьма слабые дозировки ядов. С другой стороны, совершенно естественно сформулировалась идея о возможности своего рода иммунизации против лучевого поражения, вернее, против той его части, которая связана с вышеупомянутым образованием продуктов распада.

В связи с этим уже в 1949 г. был проведен небольшой опыт по введению крысам коровьей сыворотки за 12—14 дней до облучения летальной дозой рентгеновских лучей. Этот опыт, проводившийся В. Н. Стрельцовой и Н. В. Тимофеевым-Ресовским, дал положительные результаты — увеличение средней продолжительности жизни «сывороточных крыс» по сравнению с контрольными с 4 до 9 дней.

Аналогичные опыты на мышах были проведены в Америке и также дали положительные результаты (J. Graham and R. Graham, 1949, 1950). Вслед за этим нашей лабораторией были продолжены опыты по введению мышам чужеродных сывороток и начаты систематические исследования ряда «защитных» веществ. При этом вскоре выделилась упомянутая вначале группа профилактических средств, к которой, помимо сывороток, мы относим некоторые гормоны и слабые дозы γ-лучей, применяемые за несколько дней или недель до массивного облучения. Несмотря на то, что подобные опыты

уже проводились разными авторами, до сих пор не было произведено совместного рассмотрения и четкой классификации различных «защитных» веществ и факторов. В частности, из общей массы их достаточно ясно не выделялась группа «профилактических» средств, так или иначе воздействующих на эффект облучения.

В настоящей работе описываются результаты проводившихся нами опытов по изучению влияния предварительного введения мышам чужеродных сывороток, половых гормонов и предварительного облучения слабыми дозами γ-лучей на смертность мышей, облученных летальными дозами γ-лучей Co^{60}. Объем отдельных опытов невелик, но принципиальное сходство результатов, взаимно подтверждающих друг друга, дает возможность уже сейчас сделать некоторые выводы и создать себе общее представление о природе своеобразного профилактического действия испытанных факторов.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Описываемые опыты были поставлены на 1176 мышах штаммов X, К, М и Н. В опытах использовались самцы и самки в возрасте 2—4 месяцев. Облучение производилось γ = лучами Co^{60}. Характеристики применявшихся штаммов, а также данные о технике облучения и условиях содержания животных даны в предыдущей работе этой серии [1]. Критерием поражения служила смертность животных, которая учитывалась два раза в сутки. Исследовавшиеся вещества вводились мышам однократно, в разное время до облучения или сразу после облучения подкожно, внутрибрюшинно или внутримышечно. Все препараты были заводского производства; фолликулин (эстрон) и диэтилстильбэстрол применялись в масляных растворах, а метилтестостерон — в виде водной эмульсии. В различных опытах дозы облучения и количества вводимых веществ варьировались. В следующем разделе описываются результаты опытов. В тексте приводятся кривые и таблицы обработанного материала; весь же основной цифровой материал дается в приложениях в конце работы.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Все рассматриваемые ниже опыты разбиты на опыты с сыворотками, опыты с половыми гормонами и опыты по предварительному облучению малыми дозами.

ОПЫТЫ С СЫВОРОТКАМИ

В данном разделе описываются опыты с двумя сыворотками: с нормальной лошадиной сывороткой и с видовонеспецифической сывороткой — ВНС (Беленький, 1950). Материалом для первого опыта служили 213 белых мышей штамма X и Н, материалом для второго опыта — 168 белых мышей тех же штаммов. Все мыши получали дозу 700 r γ-лучей Co^{60}. В принципе постановка опытов с обеими сыворотками одинакова. Та и другая вводилась однократно, подкожно, за 11 дней до облучения в количествах 0,25; 0,5; 0,75 и 1,0 $см^3$ или сразу после облучения в количествах 0,5 и 1,0 $см^3$. Все животные периодически взвешивались. Сначала рассмотрим опыты с обеими сыворотками, вводившимися за 11 дней до облучения, после чего опишем опыты с теми же сыворотками, вводившимися сразу после облучения.

В табл. 1 представлены результаты опытов с лошадиной сывороткой на 117 мышах (дозировки: 0,25 $см^3$, 0,5 $см^3$, 0,75 $см^3$ и 1,0 $см^3$). Из таблицы видно, что у всех групп мышей, получивших сыворотку, несколько повысилась средняя продолжительность жизни, при учете которой принимались во внимание первые 20 дней после облучения, так как наши опыты, а также ряд других опытов показали, что при облучении животных «острая» смертность приходится на срок максимум в 20 дней; животные, пережившие

[1] Н. В. Лучник. Лучевые поражения и воздействие на них. II. Зависимость смертности облученных мышей и крыс от их штамма, пола и веса, дозы облучения и распределение этой смертности во времени. Статья в настоящем сборнике.

Таблица 1

Влияние лошадиной сыворотки, вводимой за 11 дней до облучения, на продолжительность жизни и смертность мышей штамма X, облученных γ-лучами (доза 700 *r*)

Доза сыворотки, см³	Количество мышей	Из них погибло к 20-му дню		Из них выжило к 20-му дню		Средний процент выживших мышей по всем вариантам	Средняя продолжительность жизни в днях
		Число	%	Число	%		
0,25	18	16	88,9	2	11,1		8,8
0,50	20	18	90,0	2	10,0		9,5
0,75	19	16	84,2	3	15,8	9,2	8,8
1,00	24	24	100,0	0	0,0		10,1
Контроль	36	35	97,2	1	2,8	2,8	7,6

Таблица 2

Влияние сыворотки ВНС, вводимой за 11 дней до облучения, на продолжительность жизни и смертность мышей штамма X, облученных γ- лучами (доза 700 *r*)

Доза сыворотки, см³	Количество мышей	Из них погибло к 20-му дню		Средняя продолжительность жизни мышей в днях	Средний процент выживших мышей по всем вариантам
		Число	%		
0,25	12	12	100,0	4,9	
0,50	12	12	100,0	4,6	6,3
0,75	12	12	100,0	8,0	
1,0	12	12	100,0	7,7	
Контроль	24	24	100,0	6,8	6,8

этот срок, обычно живут сравнительно очень долго. В общем, из таблицы видно, что средняя продолжительность жизни мышей, которым вводилась сыворотка, оказалась почти на 25% выше, чем контрольных мышей; наилучшие результаты дала доза в 1,0 см³. Процент выживания мышей увеличился еще больше, чем процент средней продолжительности жизни и составил в среднем для всех доз 9,25, против 2,7% в контроле. Доза сыворотки в 0,75 см³ дала наилучший эффект в отношении выживания. Для большей наглядности на рис. 1 графически изображена кривая смертности контрольных животных данного опыта и суммарная кривая смертности животных, получивших разные дозы сыворотки (развернутый материал дан в приложении 1). На рис. 1 ясно видна упоминавшаяся выше разница в смертности контрольных и «сывороточных» мышей, причем статистическая обработка (по методу χ^2) дала для 10-го дня $P=0{,}004$, а для 20-го дня $P=0{,}055$. В первом случае разница является вполне достоверной, а во втором лежит на границе реальности. Надо еще отметить, что общее состояние мышей (которым вводилась сыворотка) в первые 5 дней после облучения несколько лучше по сравнению с контрольными; пережившие облучение мыши сравнительно быстро восстанавливают нормальный вес и в дальнейшем начинают прибавлять в весе.

Опыты с введением сыворотки ВНС проводились, как уже было сказано, по той же схеме, что и с введением нормальной лошадиной сыворотки. В табл. 2 приведены данные о смертности контрольных и всех «сывороточных мышей, облученных разными дозами лучей. Ввиду чрезвычайно жаркого летнего времени продолжительность жизни облученных мышей несколько ниже, чем в первом опыте, хотя эта разница статистически нереальна. В целом, в отличие от первого опыта, здесь не получилось никакой реальной разницы в средней продолжительности жизни контрольных мышей и мышей, получивших различные дозы сыворотки ВНС. Статистически

реальных различий в весе животных по отдельным вариантам обнаружено не было. Все контрольные и «сывороточные» мыши погибли раньше 20-го дня. Цифровой материал приведен в приложении 2. Для наглядности на рис. 2 графически изображены (так же, как на рис. 1) кривая контроля данного опыта и суммарная кривая смертности животных, получивших разные дозы сыворотки ВНС. Эти кривые ясно иллюстрируют отсутствие какого-либо защитного эффекта.

Введение сывороток после облучения производилось почти по такой же методике, как описанное выше предварительное введение сывороток. Иными были штамм животных (мыши Н) и интенсивность γ-облучения (та же

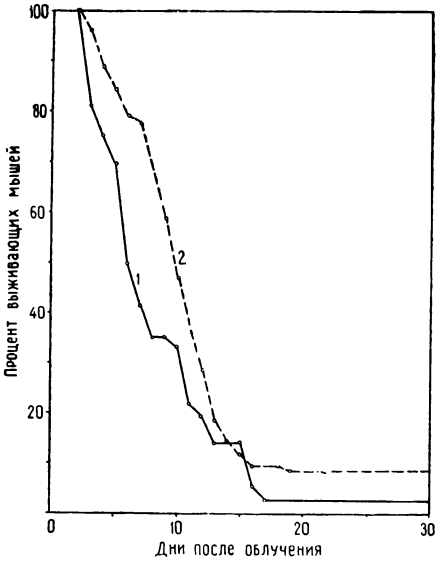


Рис. 1. Влияние лошадиной сыворотки, вводимой за 11 дней до облучения, на смертность мышей Х, облученных дозой 700 г.

1 — контроль; *2* — при введении лошадиной сыворотки.

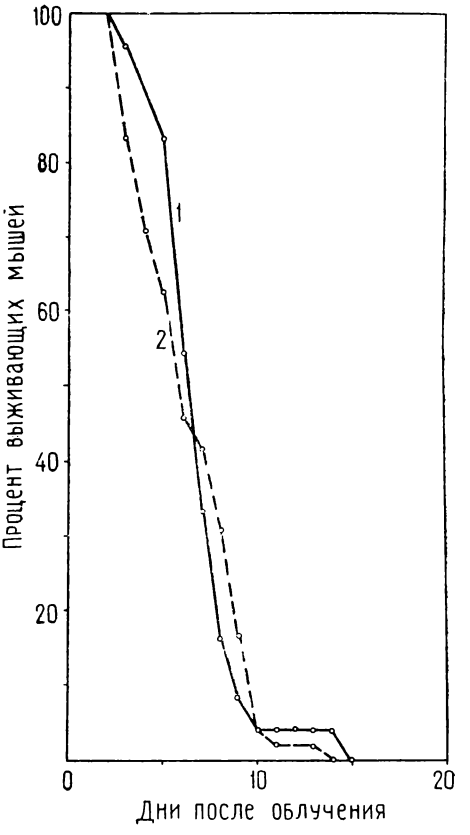


Рис. 2. Влияние сыворотки ВНС, вводимой за 11 дней до облучения, на смертность мышей Х, облученных дозой 700 г.

1 — контроль; *2* — при введении сыворотки ВНС.

общая доза 700 r давалась с мощностью дозы около 60 r в минуту). Сыворотки вводились непосредственно после окончания облучения; практически интервал времени между концом облучения и введением сыворотки не превышал 10 минут. Одно и то же количество сыворотки (0,5 и 1,0 см³) вводилось самцам и самкам.

В табл. 3 приведены результаты опыта с лошадиной сывороткой (подробный материал дан в приложении 3). Большая дозировка лошадиной сыворотки несколько снизила смертность мышей, особенно самцов. Однако разница между смертностью в контроле и во всех опытных группах невелика и при нашем объеме опыта не является статистически достоверной.

Результаты опытов с сывороткой ВНС, вводившейся непосредственно после облучения, представлены в табл. 4 и приложении 4. Здесь также не удалось обнаружить реального влияния сыворотки на выживание облученных животных.

Таблица 3

Влияние лошадиной сыворотки, вводимой сразу после облучения, на смертность мышей штамма Н, облученных γ-лучами (доза 700 *r*)

Доза сыворотки, см³	Пол	Количество мышей	Из них погибло к 30-му дню		Из них выжило к 30-му дню		*P*
			Число	%	Число	%	
0,5	Самки	16	13	81,2	3	18,8	0,1262
0,5	Самцы	16	13	81,2	3	18,8	0,1129
1,0	Самки	16	6	37,5	10	62,5	0,2397
1,0	Самцы	16	12	75,0	4	25,0	0,0506
Контроль	Самки	16	9	56,1	7	43,9	—
Контроль	Самцы	16	16	100	0	0	—

Таблица 4

Влияние сыворотки ВНС, вводимой сразу после облучения, на смертность мышей штамма Н, облученных γ-лучами (доза 700 *r*)

Доза сыворотки, см³	Пол	Количество мышей	Из них погибло к 30-му дню		Из них выжило к 30-му дню		*P*
			Число	%	Число	%	
0,5	Самки	12	10	83,2	2	16,8	0,1972
0,5	Самцы	16	16	100	0	0,0	0,2419
1,0	Самки	16	12	75	4	25	0,5000
1,0	Самцы	16	13	81,3	3	18,7	0,5000
Контроль	Самки	16	11	68,8	5	31,2	—
Контроль	Самцы	16	14	87,5	2	12,5	—

ОПЫТЫ СО СТЕРОИДНЫМИ ГОРМОНАМИ И ИХ АНАЛОГАМИ

Рассмотрим результаты опытов с эстрогенным гормоном эстроном (фолликулин), с его синтетическим аналогом диэтилстильбэстролом и с мужским половым гормоном метилтестостероном.

Опыты с эстрогенными веществами были поставлены на 280 белых мышах — самцах и самках штамма Х. Доза облучения во всех случаях составляла 600 r при мощности дозы около 10 r в минуту. Вещества вводились, как уже говорилось, в масляном растворе, чаще всего подкожно, за 10 дней до облучения, непосредственно перед облучением или сразу после облучения. Фолликулин в некоторых опытах вводился также внутрибрюшинно или внутримышечно. Дозировка диэтилстильбэстрола не варьировала и составляла 0,1 мг на животное, что соответствует 2000 ЕД. Обычной дозировкой фолликулина было 1000 ЕД, часть мышей получала по 500, 2000 и 4000 ЕД.

Результаты всех опытов с фолликулином приведены в табл. 5 (развернутые данные в приложении 5). Из таблицы ясно, что фолликулин при введении за 10 дней до облучения в дозировках 500 и 1000 ЕД значительно снижает смертность как самцов, так и самок. На самцах действие фолликулина выражено сильнее. Статистический анализ также показывает высокую реальность снижения смертности во всех этих случаях. Рис. 3 показывает, что фолликулин начинает действовать с самых ранних стадий лучевой болезни: число выживающих животных на протяжении всего опыта превышает количество живых в контроле. Все применявшиеся способы введения фолликулина дали одинаковые результаты. В одном из опытов фолликулин вводился самцам за 10 дней до облучения внутримышечно, подкожно и вну-

Таблица 5

Влияние фолликулина на смертность мышей штамма X, облученных γ-лучами (доза 600 г)

Время введения фолликулина (до и после облучения)	Дозы фолликулина, ВД	Пол	Количество мышей	Из них погибло к 30-му дню		Из них выжило к 30-му дню		P
				Число	%	Число	%	
За 10 дней	500	Самцы	12	7	58,0	5	42,0	0,005
То же	1000	Самки	25	17	67,5	8	32,5	0,03
»	1000	Самцы	52	17	32,6	35	67,4	0,00004
»	2000	Самки	5	5	100,0	0	0	0,81
»	2000	Самцы	4	4	100,0	0	0	0,09
»	4000	Самки	5	5	100,0	0	0	0,81
»	4000	Самцы	4	4	100,0	0	0	0,09
Через 10 мин.	1000	Самки	14	14	100,0	0	0	0,38
То же	1000	Самцы	15	12	80,0	3	20	0,71
За 10 мин.	1000	Самки	9	9	100,0	0	0	0,48
То же	1000	Самцы	9	9	100,0	0	0	0,09
Контроль	—	Самки	19	18	94,8	1	5,2	—
То же	—	Самцы	40	30	75,0	10	25,0	—

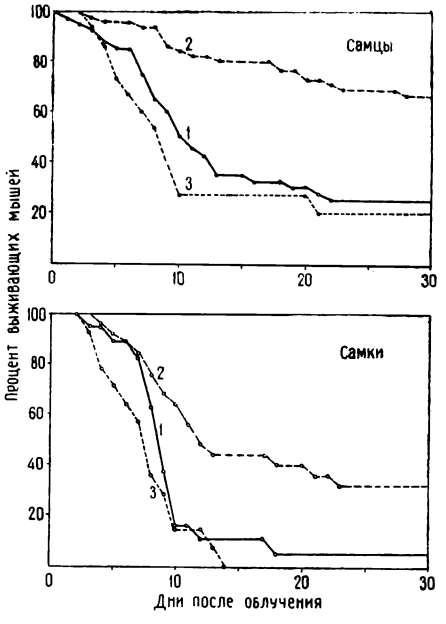


Рис. 3. Влияние фолликулина на смертность мышей X, облученных дозой 600 г.
1 — контроль; *2* — при введении фолликулина за 10 дней до облучения; *3* — при введении фолликулина сразу после облучения.

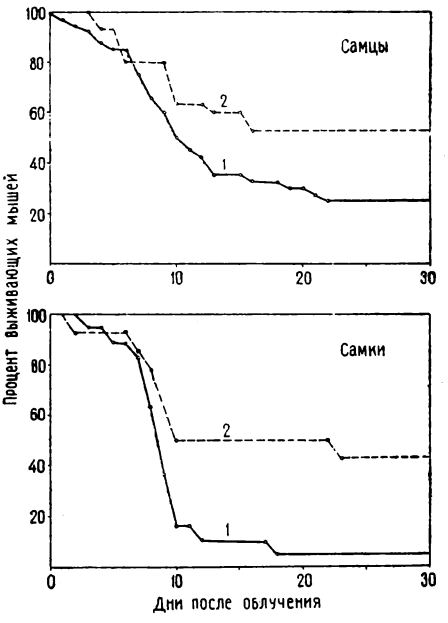


Рис. 4. Влияние диэтилстильбэстрола на смертность мышей X, облученных дозой 600 г.
1 — контроль; *2* — при введении диэтилстильбэстрола за 10 дней до облучения.

трибрюшинно; смертность в этих трех группах оказалась, соответственно, равной 26%, 20% и 20%. Так как в этом случае нельзя, разумеется, говорить ни о какой реальной разнице, то при составлении вышеприведенной таблицы материал по введению фолликулина всеми способами был объединен.

Таблица 6

Влияние диэтилстильбэстрола на смертность мышей штамма X, облученных γ-лучами (доза 600 *r*)

Время введения диэтилстильбэстрола (до и после облучения)	Пол	Количество мышей	Из них погибло к 30-му дню		Из них выжило к 30-му дню		*P*
			Число	%	Число	%	
За 10 дней	Самцы	15	7	46,6	8	53,4	0,045
То же	Самки	14	9	64,3	5	35,7	0,049
За 10 мин.	Самцы и самки	18	17	94,5	1	5,5	0,18
Через 10 мин.	Самцы и самки	20	19	95,0	1	5,0	0,14
Контроль	Самки	19	18	94,7	1	5,3	—
То же	Самцы	40	30	75,0	10	25,0	—
То же	Самки и самцы	59	48	81,3	11	18,7	—

Более высокие дозировки фолликулина — 2000 и 4000 ЕД повысили смертность животных обоих полов. Точно так же и введение гормона мышам в день облучения повысило их смертность. Хотя из-за меньшего числа животных статистический анализ и не дал здесь реальной разницы, однако тот факт, что в 7 опытных группах из 8 наблюдалась стопроцентная смертность, позволяет говорить о том, что здесь фолликулин не только не оказывает полезного действия, но и повышает смертность облученных животных. В течение всего опыта производилось наблюдение за общим состоянием мышей, их регулярное взвешивание. Существенных отличий между контрольными и опытными группами не было заметно.

Опыты с диэтилстильбэстролом были поставлены по той же схеме, что и с фолликулином, с той только разницей, что здесь не варьировались способ введения и количество вводимого гормона. Результаты этих опытов, приведенные в табл. 6, очень напоминают то, что уже было получено с фолликулином. При введении за 10 дней диэтилстильбэстрол реально повышает число выживающих животных как самцов, так и самок. Диэтилстильбэстрол, вводимый в организм в день облучения (перед облучением или сразу после облучения), точно так же, как и фолликулин, повышает смертность облученных животных; однако, как и в случае с фолликулином, статистический анализ указывает на нереальность этого повышения смертности. На рис. 4 изображены кривые, показывающие ход вымирания животных в течение опыта (цифровой материал дан в приложении 6).

Заканчивая описание опытов с фолликулином и диэтилстильбэстролом, следует еще обратить внимание на следующее обстоятельство. В контрольной группе животных самки погибали в большем числе, чем самцы. Это объясняется скорее всего случайными причинами, так как смертность контрольных самок определялась в опыте всего на 19 животных; однако в результате опытов на большом материале было установлено, что у мышей этого штамма, облучавшихся в таких же условиях, нет разницы в радиочувствительности самцов и самок[1]. Согласно этим данным, смертность самцов и самок штамма X достигает к 30-му дню, соответственно, 71,0% и 77,5%. Если сравнивать описанные результаты с более достоверными

[1] Н. В. Лучник. Лучевые поражения и воздействие на них. II. Зависимость смертности облученных мышей и крыс от их штамма, пола и веса, дозы облучения и распределение этой смертности во времени. Статья в настоящем сборнике.

результатами, полученными в контроле, то соотношение несколько изменится; при введении гормона за 10 дней его защитное действие не исчезает, но становится несколько меньшим, а вредное действие эстрогенов, вводимых в организм в день облучения, оказывается более реальным.

Опыты с метилтестостероном были поставлены на 306 мышах разных штаммов (X, K, M и H). Количество вводимого вещества в большинстве случаев составляло 1,0 мг. Метилтестостерон вводился во всех случаях внутрибрюшинно в 0,2 см³ дестиллированной воды за 10 дней до облучения или сразу после облучения; кроме того, в одном из опытов препарат вводился непосредственно перед облучением.

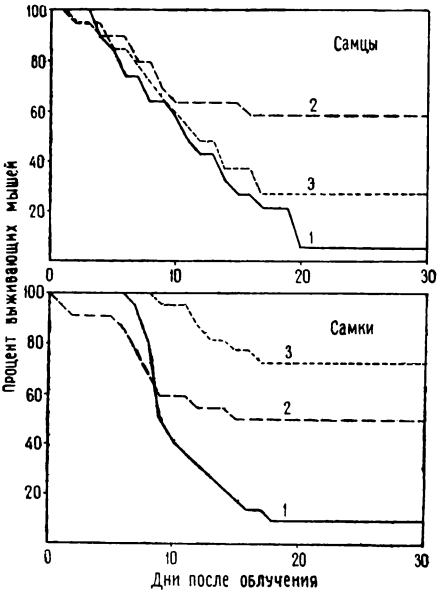


Рис. 5. Влияние метилтестостерона на смертность мышей M, облученных дозой 500 г.

1 — контроль; *2* — при введении метилтестостерона за 10 дней до облучения; *3* — при введении метилтестостерона сразу после облучения.

Основные опыты были поставлены на 140 белых мышах штамма M, самцах и самках, облучавшихся дозой 500 r γ-лучей Co^{60} при мощности дозы около 10 r в минуту. Было поставлено два сходных опыта; несмотря на то, что между обоими опытами прошло значительное время, они дали аналогичные результаты. В табл. 7 приведены цифры, полученные по каждому опыту в отдельности, а также, ввиду сходства опытов, объединенные данные; там же приведены результаты статистического сравнения, характеризующие реальность соответствующих цифр (подробные данные см. в приложении 7). Кривые, показывающие вымирание опытных и контрольных групп, изображены на рис. 5. Введение метилтестостерона за 10 дней до облучения оказало благотворное действие как на самцов, так и на самок. На самцах эффект выражен сильнее — количество выживающих самцов повысилось с 5,3 до 57,9%, тогда как число самок только — с 9,1 до 40,9%.

При введении препарата непосредственно перед облучением снижение смертности оказалось нереальным; может быть, данная нереальность объясняется тем, что в этих группах использован небольшой материал, однако и процентное снижение смертности здесь меньше, чем при введении препарата за 10 дней.

Иная картина наблюдается, если гормон вводится также в день облучения, но не перед облучением, а после него. В этом случае выживаемость самцов повышается нереально, а самок — очень сильно — с 9,1 до 68,2%, то есть более, чем в 7 раз; разница здесь статистически вполне реальна.

Таким образом, опыты на мышах M показали, что метилтестостерон при введении как за 10 дней, так и после облучения повышает выживаемость животных. В первом случае он эффективен на животных обоих полов, во втором — только на самках.

Опыты с введением метилтестостерона после облучения ставились также с мышами трех других штаммов и с мышами M, облученными более высокой дозой. Данные о подопытном материале, дозах облучения, дозировках гормона и результаты опытов приведены в табл. 8. Как видно из таблицы,

Таблица 7

Влияние метилтестостерона (1 мг на каждую мышь) на смертность мышей штамма М, облученных γ-лучами (доза 500 *r*)

Серия опытов	Пол	Время введения метилтестостерона (до и после облучения)	Количество мышей	Из них погибло к 30-му дню		Из них выжило к 30-му дню		P
				Число	%	Число	%	
1	Самцы	За 10 дней	7	2	28,6	5	71,4	0,0105
		За 10 мин.	7	5	71,4	2	28,6	0,2308
		Через 10 мин.	7	7	100,0	0	0,0	—
		Контроль	7	7	100,0	0	0,0	—
	Самки	За 10 дней	10	5	50,0	5	50,0	0,0163
		За 10 мин.	10	8	80,0	2	20,0	0,2369
		Через 10 мин.	10	3	30,0	7	70,0	0,0015
		Контроль	10	10	100,0	0	0,0	—
2	Самцы	За 10 дней	12	6	50,0	6	50,0	0,0343
		Через 10 мин.	12	8	66,7	4	33,3	0,1584
		Контроль	12	11	91,7	1	8,3	—
	Самки	За 10 дней	12	8	66,7	4	33,3	0,3202
		Через 10 мин.	12	4	33,3	8	66,7	0,0180
		Контроль	12	10	83,3	2	16,7	—
Суммарный материал	Самцы	За 10 дней	19	8	42,1	11	57,9	0,0005
		За 10 мин.	7	5	71,4	2	28,6	0,09
		Через 10 мин.	19	15	78,9	4	21,1	0,1699
		Контроль	19	18	94,7	1	5,3	—
	Самки	За 10 дней	22	13	59,1	9	40,9	0,003
		За 10 мин.	10	8	80,0	2	20,0	0,45
		Через 10 мин.	22	7	31,8	15	68,2	0,00006
		Контроль	22	20	90,9	2	9,1	—

Таблица 8

Влияние метилтестостерона на смертность облученных мышей разных штаммов

Штамм	Пол	Доза облучения, *г*	Дозировка гормона, мг	Количество мышей	Из них погибло к 30-му дню		Из них выжило к 30-му дню	
					Число	%	Число	%
X	Самцы	600	3—10	10	10	100,0	0	0,0
			1	13	11	84,6	2	15,4
			0,1—0,3	10	10	100,0	0	0,0
			—	13	13	100,0	0	0,0
	Самки	600	1	8	8	100,0	0	0,0
			—	8	8	100,0	0	0,0
K	Самцы	600	1	16	16	100,0	0	0,0
			—	16	13	81,3	3	18,7
	Самки	600	1	16	16	100,0	0	0,0
			—	16	16	100,0	0	0,0
M	Самцы	600	1	8	8	100,0	0	0,0
			—	8	8	100,0	0	0,0
H	Самцы	7 0	1	12	10	83,3	2	16,7
			—	12	11	91,7	1	8,3

все эти опыты, поставленные в общей сложности на 166 мышах, дали только отрицательные результаты (подробные данные см. в приложении 8).

ОПЫТЫ С ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫМ ОБЛУЧЕНИЕМ

Опыты, описываемые в этом разделе, были поставлены на 209 белых мышах-самках штамма Н. В первой группе опытов варьировалась доза предварительного облучения, во второй группе — промежуток времени между первым и вторым облучением.

В первой серии было поставлено 4 аналогичных опыта, каждый состо-

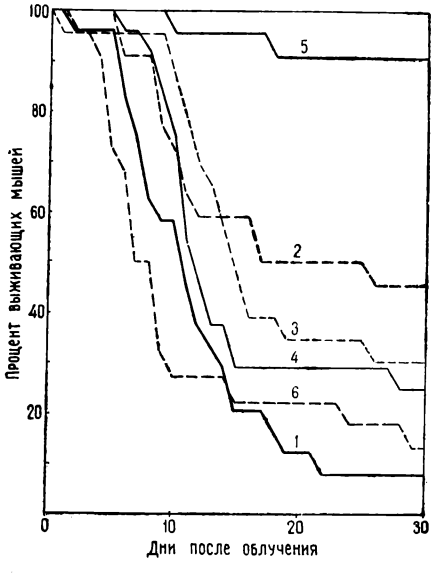


Рис. 6. Влияние предварительного облучения малыми дозами на смертность мышей от последующего облучения дозой 700 г, даваемой через 10 дней.

1 — контроль; *2* — при дозе предварительного облучения 15 г; *3* — 50 г; *4* — 100 г; *5* — 150 г; *6* — 200 г.

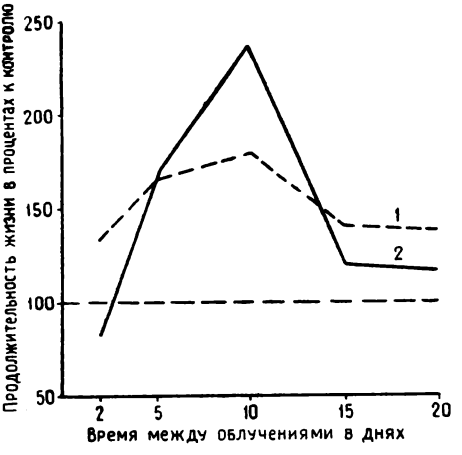


Рис. 7. Влияние предварительного облучения дозами 15 и 150 г, проведенного за 2, 5, 10, 15 и 20 дней до последующего облучения дозой 1000 г, на продолжительность жизни мышей.

1 — при дозе предварительного облучения 1 5 г; *2* — 150 г.

Таблица

Влияние предварительного облучения сублетальными дозами на смертность мышей-самок штамма Н, облучавшихся через 10 дней γ-лучами (доза 700 *r*)

Доза предварительного облучения, r	№ опыта	Количество мышей	Из них погибло к 30-му дню		Из них выжило к 30-му дню		P
			Число	%	Число	%	
15	1	6	2	33,3	4	66,7	
	2	6	4	66,7	2	33,3	
	3	6	3	50,0	3	50,0	
	4	4	3	75,0	1	25,0	
	Итого . . .	22	12	54,5±10,6	10	45,5±10,6	0,003
50	1	6	3	50,0	3	50,0	
	2	6	3	50,0	3	50,0	
	3	6	5	83,3	1	16,7	
	4	5	5	100,0	0	0,0	
	Итого . . .	23	16	69,6±9,6	7	30,4±0,6	0,055
100	1	6	5	83,3	1	16,7	
	2	6	2	33,3	4	66,7	
	3	6	6	100,0	0	0,0	
	4	6	5	83,3	1	16,7	
	Итого . . .	24	18	75,0±8,9	6	25,0±8,9	0,10
150	1	6	0	0,0	6	100,0	
	2	6	1	16,7	5	83,3	
	3	6	0	0,0	6	100,0	
	4	4	1	25,0	3	75,0	
	Итого . . .	22	2	9,1±6,1	20	90,9±6,1	$<10^{-10}$
200	1	6	4	66,7	2	33,3	
	2	6	6	100,0	0	0,0	
	3	6	5	83,3	1	16,7	
	4	4	4	100,0	0	0,0	
	Итого . . .	22	19	86,3±7,4	3	13,7±7,4	0,56
Контроль	1	6	6	100,0	0	0,0	
	2	6	4	66,7	2	33,3	
	3	6	6	100,0	0	0,0	
	4	6	6	100,0	0	0,0	
	Итого . . .	24	22	91,7±5,6	2	8,3±5,6	

Таблица 10

Влияние продолжительности интервала между облучениями на защитный эффект предварительного облучения самок штамма Н дозами 15 r и 150 r

Дозы, r		Интервал между облучениями в днях	Количество мышей	Продолжительность жизни каждого животного в днях						Средняя продолжительность жизни мышей	
предварительное облучение	второе облучение									дни	% к контролю
15	1000	2	6	2,5	2,5	3,5	3,5	8,0	8,0	4,7	134
15	1000	5	6	5,5	5,5	5,5	6,0	6,0	6,0	5,8	166
15	1000	10	6	3,5	6,0	6,5	6,5	7,0	8,0	6,3	180
15	1000	15	6	3,0	4,0	4,0	4,0	7,0	7,5	4,9	140
15	1000	20	6	3,5	3,5	3,5	4,5	6,0	8,0	4,8	137
0	1000	—	6	3,0	3,0	3,5	3,5	3,5	4,0	3,5	100
150	1000	2	6	2,5	2,5	2,5	3,0	3,5	3,5	2,9	83
150	1000	5	6	5,5	5,5	6,0	6,0	6,0	6,0	5,8	166
150	1000	10	6	7,0	7,5	8,0	9,0	9,0	9,5	8,3	237
150	1000	15	6	4,0	4,0	4,0	4,0	4,5	4,5	4,2	120
150	1000	20	6	3,5	3,5	3,5	3,5	4,5	6,0	4,1	117
0	1000	—	6	2,5	3,0	3,5	3,5	4,0	4,5	3,5	100

ял из 6 групп. Мыши в этих группах, за исключением контрольной, получали дозу 15 (мощность 15 r в минуту), 50, 100, 150 и 200 r (мощность 50 r в минуту). Через 10 дней всем животным давалась доза 700 r. Результаты этого опыта, приведенные в табл. 9 (см. также приложение 9), показывают, что предварительное облучение малыми дозами может в некоторых случаях значительно повышать резистентность мышей к последующему массивному облучению. Предварительное облучение дозой 15 r повысило выживаемость с 8,3 до 45,5%, что является статистически вполне реальным. Дозы 50 и 100 r повышают число выживающих животных не так сильно, соответственно до 30,4 и 25,0%; первая цифра лежит на границе статистической реальности, вторая — нереальна. Несколько бóльшая доза — 150 r превосходит своей эффективностью все остальные, примененные в опыте. В этом случае при предварительном облучении выживаемость животных повышается почти в 11 раз — с 8,3 до 90,9%; сомневаться в реальности такой разницы не приходится (P значительно меньше 10^{-10}). При дальнейшем повышении дозы защитное действие предварительного облучения исчезает: при дозе 200 r смертность уменьшается всего с 91,7 до 86,3%, что не является реальным. Таким образом, создается впечатление, что для дозы предварительного облучения имеется два оптимума — около 15 и около 150 r, что особенно ясно видно на рис. 6, где показана зависимость защитного эффекта от дозы предварительного облучения.

Во второй серии опытов было взято только 2 дозы предварительного облучения — 15 r и 150 r, но варьировался промежуток времени между предварительным и последующим облучением, проводившимся через 2, 5, 10, 15 или 20 дней. Доза массивного облучения была выше и составляла 1000 r, что значительно превышает минимальную абсолютно смертельную дозу; поэтому критерием эффекта здесь служила средняя продолжительность жизни, достигавшая при этой дозе в контроле 3,5 дней. В указанной серии был поставлен лишь один опыт, поэтому результаты его можно рассматривать только как предварительные. Эти результаты приведены в табл. 10 и на рис. 7, из которых видно, что обе дозы предварительного облучения дают наилучший эффект, если их применять за 10 дней до последующего облучения. Однако в отношении большей дозы этот оптимум сильнее выражен; для дозы же в 15 r время предварительного облучения играет меньшую роль.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как следует из вышеизложенного, средства воздействия, применявшиеся в опытах совместно с облучением γ-лучами, а именно: лошадиная сыворотка, фолликулин, диэтилстильбэстрол, метилтестостерон и предварительное облучение малыми дозами γ-лучей — снижают вредный эффект последующего облучения массивной дозой. Общим для этих средств воздействия является довольно своеобразный временной оптимум действия. Если, например, цистеин снижает смертность облученных животных только тогда, когда вводится не позже, чем за час до облучения (Patt, Tyree, Straube and Smith, 1949), а стрептомицин эффективен только при повторных инъекциях после облучения (Miller, Hammond and Tompkins, 1950), то средства, изучавшиеся в описанных выше опытах, проявляют свой эффект при однократном применении за 10—11 дней до облучения. Поэтому все указанные средства следует отнести, по предложенной нами ранее классификации[1], в группу профилактически действующих.

Как уже говорилось во введении, почти со всеми описанными выше средствами работали и другие авторы. Не собираясь давать здесь литературного обзора, мы хотим сравнить полученные нами результаты с некоторыми данными других исследователей. Нужно сказать, что в общем почти все авторы получали аналогичные результаты в том смысле, что эти вещества, как и некоторые родственные им, как правило, снижали смертность облученных животных, если вводились за одну-две недели до облучения. Иногда получались и резко противоречивые данные. Так, Боне-Мори и Патти (Bonet-Maury et Patti, 1950) в опытах с лошадиной сывороткой не наблюдали снижения смертности облученных мышей. Другие авторы (Pigoury, Nizza et Charny, 1954) не смогли подтвердить защитного действия малых доз облучения. Однако подобные случаи резких противоречий редки и обычно легко объяснимы, о чем речь идет ниже. Что же касается деталей, то здесь противоречия велики. Так, в недавно вышедшей работе Шапиро, Кузина и Нуждина (1955) утверждается, что диэтилстильбэстрол снижает смертность самцов и девственных самок, а на размножавшихся самок не влияет. Нам же удалось установить снижение смертности размножавшихся самок, хотя и меньшее, чем самцов. Работая с тем же препаратом, Дж. Грехем и Р. Грехем (J. Graham and R. Graham, 1950) нашли, что на смертность облученных самок этот гормон не влияет, тогда как введение его самцам за 10 дней до облучения повышало их смертность, а введение после облучения понижало ее, в отличие от наших опытов, где введение гормона после облучения оказывало вредное действие. Имеются также данные об эффективности диэтилстильбэстрола при введении его как до, так и после облучения животным обоего пола (Mirand, Hoffmann, Reinhard and Goltz, 1954).

Дать конкретное и надежное объяснение этим противоречиям невозможно без специального экспериментального исследования. Но нам думается, что в значительной мере эти противоречия могут быть объяснены физиологическими особенностями подопытного материала. В настоящей работе показано, например, что метилтестостерон при введении после облучения оказался эффективным только на мышах одного штамма из 4 исследованных. В пользу такого объяснения говорят также данные Шапиро с сотрудниками, приведенные в цитированной выше работе. В частности, различия в действии диэтилстильбэстрола на самок в наших опытах и в опытах Ша-

---

[1] Н. В. Тимофеев-Ресовский и Н. В. Лучник. Лучевые поражения и воздействие на них. I. О классификации возможных путей воздействия на общий эффект облучения. Статья в настоящем сборнике.

пиро становятся понятными, если вспомнить, что радиочувствительность самцов и самок наших подопытных мышей штамма X одинакова, а у мышей линии А, с которыми поставлены опыты московских авторов, самки оказываются более радиорезистентными, чем самцы.

Необходимо остановиться здесь на одном факте, важном с точки зрения классификации веществ, снижающих эффект облучения. Хотя в этой работе речь идет о средствах с профилактическим действием, но что касается метилтестостерона, то наряду с профилактическим он оказывает также и собственно защитное действие. Выше мы говорили о том, что защитное действие отмечалось другими авторами также для диэтилстильбэстрола. Дж. Грехем и Р. Грехем (J. Graham and R. Graham, 1950) нашли, что и эстрон (фолликулин) снижает смертность мышей при введении в день облучения. Единственно возможным объяснением мы считаем следующее. Вещества с профилактическим действием могут одновременно обладать и другим действием, скорее всего не связанным с первым. Это тем более вероятно, что в некоторых опытах, наших собственных и описанных в литературе, «профилактические» вещества при введении в день облучения усугубляли вредное действие последнего, как этого и следует ожидать, если проводить параллель между действием этих веществ и процессами, происходящими в организме при иммунизации. Мы считаем, что некоторые вещества при введении животным в день облучения оказывают двоякого рода действие на организм животного: вредное, сопряженное с «профилактическим действием», и, не связанное с ним, полезное защитное действие. Этому не приходится удивляться, если вспомнить, что в фармакологии вещества классифицируются обычно по их преимущественному действию на те или иные системы и процессы, так как каждое лечебное средство, наряду с основным, обладает также и побочным действием.

О предположительном механизме действия чужеродных белков и некоторых других средств уже говорилось во введении к этой работе. Мы считаем весьма вероятным, что чужеродные белки вызывают своего рода иммунизацию против продуктов распада, образующихся в организме при массивном его облучении. Полученные данные не противоречат этой гипотезе. Наоборот, факты, приведенные в работе, подтверждают ее: сыворотка ВНС, являющаяся видовонеспецифической, в отличие от лошадиной, не обладает профилактическими свойствами, несмотря на сходный химический состав. Очевидно, носителем профилактических свойств является именно чужеродность вводимой сыворотки. Было бы чрезвычайно интересно поставить опыты для параллельного исследования иммунизирующего действия чужеродных сывороток при белковом отравлении и «иммунизации» против массивного облучения. Совпадение кривых повышения резистентности организма против обоих этих вредных средств воздействия явилось бы доказательством нашей гипотезы.

Что касается механизма действия половых гормонов, то пока нет возможности высказать достаточно обоснованную рабочую гипотезу. С одной стороны, имеются указания на то, что большие дозы эстрогенных гормонов вызывают в организме изменения, сходные с изменениями, возникающими под действием ионизирующих лучей (Patt, Straube, Tyree, Swift and Smith, 1949); с другой стороны, есть веские данные о том, что профилактическое действие женских половых гормонов при облучении связано с их специфическим эстрогенным действием на отдельные органы и ткани (Шапиро, Нуждин и Кузин, 1955). Оба эти факта могут и не противоречить друг другу, но их явно недостаточно для высказывания конкретных обоснованных предположений. Однако влияние ряда физиологических факторов на защитное действие веществ рассматриваемой группы и изменчивость этого действия делают несомненным то, что указанные вещества действуют не на начальных

физико-химических, а на сравнительно поздних физиологических ступенях общей радиобиологической реакции. Весьма вероятно, что действие половых гормонов связано с повышением защитных сил самого организма, как это считают Шапиро, Кузин и Нуждин (1955).

В опытах по предварительному облучению малыми дозами установлен один весьма интересный факт. Оказалось, что дозы 15 и 150 r дают лучший эффект, чем промежуточные дозы 50 и 100 r. Таким образом, имеются две оптимальные дозы. Наиболее вероятно, что в этих двух случаях мы имеем дело с разными механизмами. Мы предполагаем, что механизм действия дозы 150 r является в какой-то мере сходным с механизмом действия чужеродных сывороток и половых гормонов, и здесь имеет место своего рода иммунизация. Что же касается дозы в 15 r, то она настолько мала, что вряд ли способна вызвать патологический процесс, достаточный для развития более или менее значительной фазы резистентности. Очень может быть, что мы имеем дело еще с одним случаем стимулирующего действия малых доз ионизирующей радиации[1]. Подтверждением такой точки зрения являются результаты опытов по варьированию времени предварительного облучения, где для 15 и 150 r получилась разная зависимость от времени между двумя облучениями. Несомненно, что подобные опыты надо расширить и углубить.

В заключение нужно сказать несколько слов о методической ценности опытов такого рода, как описанные в настоящей работе. Опыты по «антилучевой иммунизации» могли бы явиться средством для проверки ряда гипотез биологического действия излучений. Например, в случае подтверждения предположения о том, что вредное действие лучей связано с образованием в организме какого-либо определенного вещества, можно с большой вероятностью ожидать, что профилактическое применение этого вещества вызовет иммунизацию против последующего облучения. Нужно сказать, что некоторые авторы, в соответствии со своими взглядами на механизм лучевой болезни, использовали для антилучевой иммунизации такие вещества, как гистамин (Forfota und Karady, 1937) или перекись водорода (Fainstein, Cotter and Hampton, 1954). Однако такого рода попыток было еще очень мало. Аналогично этому можно пытаться снижать эффект облучения путем вызывания в организме за определенное время до облучения тех патологических процессов, которым приписывается значение в лучевом синдроме Наконец, весьма интересным представляется применение веществ, оказывающих на организм действие, сходное с действием ионизирующих лучей (так называемые радиомиметики). Таким способом можно было бы внести некоторую ясность в классификацию митотических ядов. Из сказанного становятся понятными и некоторые новые пути, по которым могут идти дальнейшие поиски средств с профилактическим действием.

ВЫВОДЫ

1. Описаны опыты по изучению влияния чужеродных сывороток, половых гормонов и предварительного облучения малыми дозами на облученных мышей. Эти средства объединяются в группу «профилактических», так как они при применении за 1—2 недели до облучения снижают смертность от облучения.

2. Лошадиная сыворотка, введенная за 11 дней до облучения, повышает выживаемость и продолжительность жизни мышей, а при введении сразу после облучения не оказывает заметного влияния. В аналогичных опытах

[1] Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. А. Порядкова, Н. М. Макаров и Е. И. Преображенская. К проблеме радиостимуляции растений. I. О действии слабых доз ионизирующих излучений на рост и развитие растений. Статья в настоящем сборнике.

с видовонеспецифичной сывороткой снижения смертности не отмечалось.

3. Фолликулин и его синтетический аналог — диэтилстильбэстрол при введении за 10 дней до облучения снижают смертность самцов и самок. При введении в день облучения эти вещества, наоборот, несколько повышают смертность животных.

4. Метилтестостерон снижает смертность самцов и самок при введении за 10 дней до облучения, а при введении сразу после облучения — только самок.

5. Предварительное облучение малыми дозами за 10 дней до массивного облучения снижает эффект последнего. Оптимальные дозы для предварительного облучения: около 15 и 150 r.

6. Высказано предположение о сходстве между указанными средствами воздействия и о снижении эффекта облучения путем повышения защитных сил организма.

Приложение 1 (к табл. 1 и рис. 1)

Влияние лошадиной сыворотки, введенной за 11 дней до облучения (доза 700 г) на распределение смертности мышей

Доза сыворотки, см³	Количество мышей	Число мышей, погибших к 30-му дню	День гибели животных																												
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
0,25	18	16	—	—	—	2	1	3	—	1	1	1	1	4	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,50	20	18	—	—	1	2	1	1	—	—	—	4	4	—	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,75	19	16	—	—	1	1	—	—	—	6	4	—	—	1	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
1,00	24	24	—	—	1	1	2	—	1	1	2	4	4	2	3	—	1	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Контроль	36	35	—	—	7	2	2	7	3	2	—	1	4	1	2	—	—	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Приложение 2 (к табл. 2 и рис.2)

Влияние сыворотки ВНС, введенной за 11 дней до облучения (доза 700 г) на распределение смертности мышей

Доза сыворотки, см³	Количество мышей	Число погибших мышей	День гибели животных														
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
0,25	12	12	—	—	3	1	3	3	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—
0,50	12	12	—	—	4	3	—	2	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—
0,75	12	12	—	—	—	—	—	3	—	3	3	3	—	—	—	—	—	—
1,00	12	12	—	—	1	2	1	—	—	1	2	3	1	—	—	1	—	—
Контроль	24	24	—	—	1	—	3	7		4	2	1	—	—	—		1	—

Приложение 3 (к табл. 3)

Влияние лошадиной сыворотки, введенной сразу после облучения (доза 700 r), на распределение смертности мышей

Доза сыворотки, см³	Пол	Количество мышей	Число мышей, погибших к 30-му дню	День гибели животных																													
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
0,5	Самки	16	13	—	—	—	—	—	—	2	1	1	2	1	—	—	—	1	—	—	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
0,5	Самцы	16	13	—	—	—	—	7	1	—	2	—	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1,0	Самки	16	6	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
1,0	Самцы	16	12	—	—	—	—	4	2	—	—	1	1	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Контроль	Самки	16	9	—	—	1	1	—	1	1	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Контроль	Самцы	16	16	—	—	1	—	8	—	—	2	1	2	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Приложение 4 (к табл. 4)

Влияние сыворотки ВНС, введенной сразу после облучения (доза 700 r), на распределение смертности о лученных мышей

Доза сыворотки, см³	Пол	Количество мышей	Число мышей, погибших к 30-му дню	День гибели животных																													
				1	2	3		5	6	7	8	9	1о	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
0,5	Самки	12	10	—	—	—	—	—	1	1	3	1	—	1	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,5	Самцы	16	16	—	—	—	2	5	2	1	—	1	2	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
1,0	Самки	16	12	—	—	—	1	—	3	1	—	2	—	1	—	2	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1,0	Самцы	16	13	—	—	—	—	4	1	—	—	—	4	—	1	—	—	—	2	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Контроль	Самки	16	11	—	—	—	—	1	—	—	4	—	2	2	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Контроль	Самцы	16	14	—	1	1	3	4	—	1	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Приложение 5 (к табл. 5 и рис. 3)

Влияние фолликулина на распределение смертности мышей, облученных γ-лучами (доза 700 г)

Время введения фолликулина (до и после облучения) и дозировка	Количество мышей	Число мышей, погибших к 30-му дню	Пол	День гибели животных																												
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
За 10 дней 500 ЕД	12	7	Самцы	—	—	1	1	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
За 10 дней 1000 ЕД	25	17	Самки	—	—	—	1	1	1	1	2	2	1	2	2	1	—	—	—	—	1	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—
За 10 дней 1000 ЕД	52	17	Самцы	—	—	1	—	—	1	1	—	4	1	1	—	1	—	—	—	—	2	—	2	—	1	1	—	—	—	—	1	—	—
За 10 дней 2000 ЕД	5	5	Самки	—	—	—	2	1	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
За 10 дней 2000 ЕД	4	4	Самцы	1	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
За 10 дней 4000 ЕД	5	5	Самки	—	—	—	1	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
За 10 дней 4000 ЕД	4	4	Самцы	—	—	—	—	2	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
После облучения 1000 ЕД	14	14	Самки	—	—	1	2	1	1	1	3	1	2	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
После облучения 1000 ЕД	15	12	Самцы	—	—	1	1	2	1	1	1	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
До облучения 1000 ЕД	9	9	Самки	—	—	—	1	2	2	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
До облучения 1000 ЕД	9	9	Самцы	1	4	—	—	2	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Контроль	19	18	Самки	—	—	1	—	1	—	1	4	5	4	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Контроль	40	30	Самцы	1	1	1	2	1	—	4	4	2	4	2	1	3	—	—	1	—	—	1	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—

Приложение 6 (к табл. 6 и рис. 4)

Влияние диэтилстильбэстрола на распределение смертности мышей, облученных γ-лучами (доза 600 г)

Время введения диэтилстильбэстрола (до и после облучения)	Пол	Количество мышей	Число мышей, погибших к 30-му дню	День гибели животных																												
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
За 10 дней	Самцы	15	7	—	—	—	1	—	2	—	—	—	1	—	—	2	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
За 10 дней	Самки	14	8	—	1	—	—	—	—	1	1	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
За 10 мин.	Самки Самцы	18	17	—	—	2	6	3	1	1	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Через 10 мин	Самки Самцы	20	19	—	—	—	2	4	4	3	1	3	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—		—	—	—	—	—	—	—
Контроль	Самки	19	18	—	—	1	—	1	—	1	4	5	4	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Контроль	Самцы	40	30	1	1	1	2	1	—	4	4	2	4	2	1	3	—	—	1	—	—	1	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—

Приложение 7 (к табл. 7 и рис. 5)

Влияние метилтестостерона на распределение смертности мышей, облученных γ-лучами (доза 500 г)

Пол	Время введения метилтестостерона (до и после облучения)	Количество мышей	Число мышей, погибших к 30-му дню	День гибели животных																												
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Самцы	За 10 дней	19	8	—	1	—	1	—	—	2	—	2	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	За 10 мин.	7	5	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
	Через 10мин.	15	15	—	1	—	—	2	—	1	2	1	1	1	1	—	2	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
	Контроль	19	18	—	—	—	2	1	2	—	2	—	1	2	1	—	2	1	—	1	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Самки	За 10 дней	22	13	—	1	1	—	—	1	2	2	2	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—
	За 10 мин.	10	8	—	—	—	—	—	—	4	—	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Через 10мин.	22	7	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	2	1	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
	Контроль	22	20	—	—	—	—	—	—	1	3	7	2	1	1	1	1	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Приложение 8 (к табл. 8)

Влияние метилтестостерона на распределение смертности облученных мышей разных штаммов

Штамм	Пол	Доза облучения, г	Дозировка, мг	Количество мышей	Число мышей, погибших к 30-му дню	День гибели животных																												
						1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
X	Самцы	600	3—10	10	10	1	—	—	2	2	1	1	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
			1	13	11	—	—	1	—	3	2	—	2	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
			0,1—0,3	10	10	—	—	—	1	—	5	3	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
			—	13	13	—	—	1	—	4	1	4	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Самки		1	8	8	—	—	1	2	—	1	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
			—	8	8	—	—	1	—	—	2	—	2	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
K	Самцы	600	1	16	16	1	1	1	1	1	1	—	—	3	2	—	—	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
			—	16	13	—	—	—	1	4	1	1	3	1	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Самки		1	16	16	1	1	2	1	1	1	—	4	2	1	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
			—	16	16	—	—	1	3	—	3	1	—	3	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
M	Самцы	600	1	8	8	—	—	—	—	—	1	—	—	2	—	1	—	—	—	—	—	2	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—
			—	8	8	—	1	—	1	—	—	1	—	3	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
H	Самцы	700	1	12	10	—	—	—	—	—	—	1	—	1	3	2	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
			—	12	11	—	—	—	—	—	—	—	—	2		3	2	2	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Приложение 9 (к табл. 9 и рис. 6)

Влияние предварительного облучения на распределение смертности облученных мышей

Дозы, г		Количество мышей	Число мышей, погибших к 30-му дню	День гибели животных																														
предварительное облучение	второе облучение			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
10	700	22	12	—	—	—	—	—	2	—	—	3	1	2	1	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
50	700	23	16	1	—	—	—	—	1	—	1	2	2	2	1	2	2	2	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
100	700	24	18	—	—	—	—	—	1	—	1	2	5	2	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
150	700	22	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
200	700	22	19	—	1	—	1		1	4	—	4	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—
Контроль	700	24	22	—	1	—	—	—	3	2	3	1	—	3	2	1	1	2	—	—	1	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—

ЛИТЕРАТУРА

Беленький Н. Г. Парентеральное белковое питание человека и животных. М., Изд-во МОИП, 1950.

Лучник Н. В. Лучевые поражения и воздействие на них. II. Зависимость смертности облученных мышей и крыс от их штамма, пола, веса, дозы облучения и распределение этой смертности во времени. Статья в настоящем сборнике.

Тимофеев-Ресовский Н. В. и Лучник Н. В. Лучевые поражения и воздействие на них. I. О классификации возможных путей воздействия на общий эффект облучения. Статья в настоящем сборнике.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Порядкова Н. А., Макаров Н. М. и Преображенская Е. И. К проблеме радиостимуляции растений. I. О действии слабых доз ионизирующих излучений на рост и развитие растений. Статья в настоящем сборнике.

Шапиро Н. И., Кузин А. М. и Нуждин Н. И. Роль физиологического состояния организма при использовании защитных средств от повреждающего действия проникающих излучений. Сб. работ по радиобиологии. М., Изд-во АН СССР, 1955, стр. 51—59.

Шапиро Н. И., Нуждин Н. И. и Кузин А. М. Действие эстрогенных веществ на лучевую реакцию мышей. Там же, стр. 16—50.

Bonet-Maury P. et Patti F. L'irradiation mortelle de la souris par les rayons X Essais thérapeutiques. J. Radiol. Electrol., 1950, v. 31, p. 286—289.

Graham J. B. and Graham R. M. Pharmacological modification of resistance to radiation — a preliminary report. Proc. Nat. Acad. Sci., 1949, v. 35, p. 102—106.

Graham J. B. and Graham R. M. The modification of resistance to ionizing radiation by humoral agents. Cancer, 1950, v. 3, p. 709—717.

Fainstein R. N., Cotter G. J. and Hampton M. M. Effect on radiation lethality of various agents relevant to the H_2O_2-catalase hypothesis. Am. J. Physiol., 1954, v. 177; p. 156—160.

Forfota E. und Karády S. Über die biologische Allgemeinwirkung der Röntgenstrahlen vom Gesichtspunkte einer durch Histamin oder ähnlich wirkende Substanzen verursachte Schockwirkung. Strahlenther., 1937, v. 59, p. 258—266.

Miller C. P., Hammond C. W. and Tompkins M. Reduction of mortality from X-radiation by treatment with antibiotics. Science, 1950, v. 111, p, 719—720.

Mirand E. A., Hoffman J. G., Reinhard M. C. and Goltz H. L. Sex hormones as protective agents against radiation mortality in mice. Proc. Soc. Exptl. Bid. Med., 1954, v. 86, p. 24—27.

Patt H. M., Tyree E. B., Straube R. L. and Smith D. E. Cysteine protection against X-irradiation. Science, 1949, v. 110, p. 213—214.

Patt H. M., Straube R. L., Tyree E. B., Swift M. H. and Smith D. E. Influence of estrogens on the acute X-irradiation syndrome. Am. J. Physiol., 1949, v. 159, p. 269—280.

Pigoury L., Nizza P et Charny J. Une ou deux irradiations totales par rayons X, déterminent-elles, chez le Rat, une «radio-résistance» ou une «radio-sensibilité»? C. R. Soc. Biol. 1954, v. 148, p. 827—828.

К ПРОБЛЕМЕ РАДИОСТИМУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ

I. О ДЕЙСТВИИ СЛАБЫХ ДОЗ ИОНИЗИРУЮЩИХ ИЗЛУЧЕНИЙ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Н. В. ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ, Н. А. ПОРЯДКОВА, Н. М. МАКАРОВ и Е. И. ПРЕОБРАЖЕНСКАЯ

ВВЕДЕНИЕ

В течение ряда лет нами ведутся опыты, целью которых является попытка дать биофизический анализ некоторых основных радиобиологических реакций. Среди этих работ особое место занимают опыты, посвященные изучению действия относительно слабых доз ионизирующих излучений на развитие живых организмов. Наибольший материал нами пока накоплен по вопросу о влиянии замачивания семян в слабых концентрациях растворов излучателей на рост и развитие растений. Этому вопросу в основном и посвящается настоящее сообщение, в котором, кроме того, кратко сообщается о результатах некоторых других опытов и в особой главе излагаются основы теоретической интерпретации полученных результатов.

Как известно, главным направлением абсолютного большинства радиобиологических работ было и остается до сих пор изучение угнетающего, патологического и летального воздействия различных ионизирующих излучений на живые организмы. Но надо сказать, что уже в самом начале развития радиобиологии, вскоре после открытия рентгеновских лучей, стали появляться отдельные указания на возможность «стимулирующего» действия слабых доз ионизирующих излучений. В течение первых десятилетий, однако, результаты этих немногих и в большинстве своем случайных наблюдений терялись в огромной массе работ, специально (и совершенно справедливо) посвященных изучению различных патологических изменений, вызываемых более или менее сильными дозами излучения. В табл. 1 приведены основные из известных нам работ, в которых имеются те или иные указания на стимулирующее действие слабых доз ионизирующих излучений на живые организмы и их ткани. Ранние работы трудно использовать, так как проводились они на недостаточном материале с применением неудовлетворительной методики и, прежде всего, без достаточно точного учета применявшихся доз. Надо, однако, заметить, что к 30-м годам настоящего столетия стали появляться работы и даже серии работ, специально посвященных проблеме радиостимуляции. В этой связи необходимо упомянуть работы Стоклазы, стремившегося показать в опытах на ряде культурных и дикорастущих растений стимулирующее

Таблица 1

Основные данные о стимуляции ионизирующими излучениями различных признаков некоторых видов живых организмов

Объект	Реакция	Тип излучений	Автор, журнал, год
	I. МИКРООРГАНИЗМЫ		
Тифозная палочка	Стимуляция роста	*X*	**Andreoni** et al. Ric. Scient. 1951, A, 21
Золотистый стафилококк	То же	*X*	**Andreoni** et al. J.Radiol., 1950, 31
Дрожжи	Повышение сопротивляемости к последующему облучению	*X*	**Schön** und **Magnus.** Strahlenther, 1953
	Усиление процессов брожения	*X*	**Zeller.** Strahlenther, 1926, 23 **Рохлина.** «Вестник рентгенол. и радиол.», 1926, 16
Патогенные гифомицеты	Стимуляция роста	*Ra*	**Miescher.** Fortschr. Geb. Röntg., 1925, 33
Инфузории	Повышение метаболизма, ускорение размножения	*X*	**Crowther.** Proc. Roy. Soc., 1926, B. 100 **Ancel.** Arch. Phys. Biol., 1926, 5
	II. МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ		
Гидра	Усиление почкования, ускорение созревания половых элементов, стимуляция регенерации	*X*	**Заварзин** и **Стрелин.** «Вестн. рентгенол. и радиол.», 1928, 6
Дождевой червь	Стимуляция регенерации	*X*	**Жинкин.** Тр. лаб. эксп. зоол. и морф. животн. АН СССР, 1934, 3
Аскарида, яйца	Стимуляция деления	*Ra*	**Lazarus** et al. Strahl., 1913, 3
Морской еж, яйца	Ускорение развития	*Rn*	**Bohn.** Presse medic, 1903
Шелкопряд, гусеница	Ускорение развития яиц, укорочение стадии куколки, увеличение веса кокона	*Ra*	**Arata** a. **Naoti.** Proc. Imp. Acad., 1926, 2. **Hastings.** Arh. Midd. Iesex. Hosp,, 1912
Дрозофила	Удлинение жизни	*X*	**Gowen.** Anat Rec. 1951 **Царапкин,** неопубл.
	Ускорение развития потомства	*X*	**Воскресенский.** Тр. съезда по генетике, 1930, т. 2
Лягушка, головастики	Усиление роста	*X*	**Hoffmann.** Strahlenther, 1922,13
Аксолотль	Ускорение вылупления из яиц	*X*	**Haecher** u. **Lebedinsky.** Strahlenther, 1922, 13
	Ускорение регенерации и появление добавочных конечностей	*X*	**Личко.** Тр. лаб. эксп. зоол. и морф. животн. АН СССР, 1934, т. 3 **Brunst.** Am. J. Roentg. 1952, 68
Курица, яйца	Ускорение развития	*X*	**Репрев.** «Вестн. рентгенол. и радиол». 1927, 5
Мыши	Удлинение жизни	γ	**Lorenz.** Am. J. Roentg. 1949, 63

* В графе «Тип излучений» приняты следующие обозначения:
X —рентгеновские лучи;
Ra—радий;
Rn—эманация;
γ—γ-лучи;
β—β-лучи;
e—электроны.

Таблица 1 (Продолжение)

Объект	Реакция	Тип излучений	Автор, журнал, год
Мыши	Повышение сопротивляемости к инфекции	*X*	**Киселев.** «Вестн. рентгенол. и радиол», 1936, 16
»	Повышение сопротивляемости к летальным дозам лучей	*X*	**Cronkite** et al. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 1950,73 **Bonet-Maury.** Brit. J. Rad. 1954, 27
»	То же	β	**Raper** et al. Natl. Nucl. En. Ser. 1951
Крысы	Повышение сопротивляемости к CO	*X*	**Cameron.** Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 1939
Морские свинки	Удлинение жизни	γ	**Lorenz.** Am. J. of Roentg., 1949
Кролики	Образование биогенных стимуляторов	*X*	**Ершкович.** Сб., посв. 75-летию Филатова, 1950
Обезьяны	Повышение сопротивляемости к CO	*X*	**Cameron.** Radiol, 1941, 36
	III. МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ РАСТЕНИЯ		
Ревень, семена	Стимуляция роста и развития	*X*	**Занкевич и Брунст.** Тр. ин-та бот. АН УССР, 1937
Сахарная свекла	Повышение сахаристости	*Ra*	**Дробков.** «Наука и жизнь», 1947, 3
Мак, семена	Ускорение роста и развития	*X*	**Körnicke.** Jahrb. wiss. Bot. u. Fortschr. Geb. Röntgst. 1915, 1919 **Занкевич и Брунст.** Тр. ин-та бот. АН УССР, 1937
Капуста, семена	Ускорение роста и развития	*X*	**Körnicke.** Jahrb. wiss. Bot. u. Fortschr. Geb. Röntgst., 1915, 1919.
Салат, семена	Увеличение энергии прорастания	*X*	**Evler.** Jahrb. Wiss Bot., 1906. 56
Редис, семена	Увеличение энергии прорастания	*X*	**Evler.** Jahrb. wiss Bot., 1906, 56
Редька, семена	Стимуляция веса зеленой массы	*X*	**Miege et Coupé.** C. R. Acad. Sc. Paris. 1914, 159
Тыква, семена	Увеличение энергии прорастания	*X*	**Evler.** Jahrb. wiss. Bot., 1906, 56
Дыни	Ускорение созревания и увеличение урожая	*X*	**Тушнякова и Василевский.** 1934. Цит. Бреславец, 1946
Огурцы, семена	Увеличение энергии прорастания	*X*	**Evler.** Jahrb. wiss. Bot., 1906, 56
Бобы, семена	Ускорение прорастания	*X*	**Evler.** Jahrb. wiss. Bot., 1906, 56 **Iven.** Strahlenther, 1925, 19. **Promsy** a. **Drevon.** Rev. Gen. Botan., 1912, 24
» »	Ускорение роста растений	*X*	**Sax.** a. **Brumfield.** Am. J. Bot. 1943, 30
» »	Ускорение роста и развития растений	*X*	**Körnicke.** Jahrb. wiss. Bot. u. Fortschr. Geb. Röntgst., 1915, 1919. **Altmann.** Fortschr. Geb. Röntgst., 1923, 31
Горох, семена	Стимуляция прорастания, повышение всхожести	*X*	**Чехов.** Тр. Томск. ун-та, 1934, 86 **Bossi.** Ric. Scient., 1951, 21
» »	Ускорение роста и развития растений	*X*	**Schmidt.** Berl. Klin. Wochschr., 1910, 21 **Кольцовы.** Тр. Зап. Лен. с.-х.. ин-та, 1925, т. 2
» »	Стимуляция урожайности	*X*	**Бреславец и Атабекова.** Тр. ВИУА, 1935, вып. 8

Таблица 1 (продолжение)

Объект	Реализация	Тип излучений	Автор, журнал, год
Горох, все стадии	Стимуляц ия урожайности		**Барабанов.** ДАН СССР, 1939, 34
			Дробков. Тр. биогеох. лаб., 1939,5
			Дробков. «Наука и жизнь», 1947, 3
Фасоль, семена	Ускорение прорастания семян и развития растений	*X*	**Promsy** a. **Drevon.** Rev. Gen. Bot. 1912, 24
			Körnicke. Jahrd wiss. Bot. u. Fortschr Geb. Röntgst, 1915, 1916
Фасоль, семена	тимуляция деления клеток, роста, дифференциации	*X*	**Rochlin, Gleichgewicht.** Fortschr. Geb. Röntgst. 1925, 33
Чечевица, семена	Стимуляция прорастания семян, повышение всхожести, ускорение развития растений	*X*	**Promsy** a. **Drevon.** Rev. Gen. Bot., 1912, 24.
			Чехов. Тр. Томск. ун-та 1934, 85
Люпин, семена	Ускорение прорастания семян и развития растений	*X*	**Körnicke.** Jahrb. wiss. Bot. u. Fortschr. Geb. Röntgst. 1915, 1916.
			Promsy a. **Drevon.** Rev. Gen. Bot., 1912, 24
Люпин, семена	Ускорение созревания и увеличение урожая	*X*	**Тушнякова и Василевский.** 1934, цит. Бреславец, 1946
Соя, семена	Ускорение созревания и увеличение урожая	*X*	**Тушнякова и Василевский.** 1934.
			Long u. **Karsten.** Plant Physiol., 1936, 11.
» »	Ускорение развития растений	*X*	**Фролов.** Тр. с.-х. акад. имени Тимирязева, 1936
Вика, семена	Ускорение развития растений	*X*	**Левитский и Араратян.** Тр. прикл. бот. ген. сел., 1931, 27
Хлопчатник, семена	Ускорение созревания, повышение урожайности	*X*	**Цурюпа,** 1935. Цит. Бреславец, 1946
Лен, семена	Стимуляция роста и развития растений	*X*	**Фролов.** Тр. с.-х. акад. имени Тимирязева, 1936.
			Занкевич и Брунст. Тр. ин-та бот. АН УССР, 1937
» »	Стимуляция прорастания семян, повышение всхожести	*X*	**Чехов.** Тр. Томск ун-та, 1934, 85
Кресс, семена	Ускорение прорастания семян	*X*	**Maldinay** a. **Touvenin.** Rev. Gen. Bot. 1898, 10
Кресс, семена	Стимуляция веса зеленой массы	*X*	**Miege** et. **Coupe.** C. R. Acad. Sc. Paris, 1914, 159
Сирень	Сокращение периода зимнего покоя	*X*	**Weber.** Biochem. Zeitschr. 1922, 128
Кендырь	Увеличение высоты стеблей	*X*	**Зауров.** 1927, цит. Бреславец, 1946
Вьюнок, семена	Ускорение прорастания семян	*X*	**Maldinay** a. **Touvenin.** Rev Gen. Bot. 1898, 10
Картофель, клубни	Увеличение среднего веса клубня		**Sprague** a. **Lenz.** Science, 1929, 69
Картофель, семена	Усиление прорастания	*X*	**Sparrow** a. **Christensen.** Am. J. Bot., 1950, 37
Томаты	Ускорение созревания и увеличение урожая	*X*	**Тушнякова и Василевский,** 1934, цит. Бреславец, 1946
Махорка, семена	Стимуляция роста и развития	*X*	**Занкевич и Брунст.** Тр. ин-та бот. АН СССР, 1937
Кок-сагыз, все стадии	Повышение веса корней и урожая каучука	*Ra*	**Дробков.** ДАН СССР, 1941, 32
Чуфа, клубеньки	Ускорение созревания и увеличение урожая	*X*	**Тушнякова и Василевский,** 1934, цит. Бреславец, 1946

Таблица 1 (окончание)

Объект	Реакция	Тип излучений	Автор, журнал, год
Рожь, семена	Стимуляция прорастания семян, повышение всхожести, ускорение развития		**Promsy** a. **Drevon.** Rev. Gen. Bot. 1912, 24. **Чехов.** Тр. Томск. ун-та 1934, 85
Рожь, семена	Стимуляция развития вегетативных и генеративных органов		**Дорошенко.** Тр. по прикл. бот. и сел., 1929, 118
Рожь, семена	Стимуляция урожайности	*X*	**Бреславец** и др. «Вестн. рентгенол. и радиол.» 1935, 1, т. 10; Тр. ВИУА, вып. 8; «Вестн. рентгенол. и радиол.» т. 14
Пшеница, семена	Увеличение энергии прорастания, повышение урожайности, ускорение созревания	*X*	**Цурюпа**, 1935, цит. Бреславец, 1946. **Фролов.** Тр. с.-х. акад. имени Тимирязева, 1936, 1
» »	Ускорение развития растений	*X*	**Kõrnicke,** 1915, 1919. **Кольцовы.** Тр. Зап. Лен. с.-х. ин-та, 1925, т. 2
Ячмень, семена	Стимуляция прорастания семян, повышение всхожести	*X*	**Чехов.** Тр. Томск. ун-та, 1934, т. 85
» »	Ускорение роста и развития	$\overline{e}$	**Dittrich** et al. Strahlenther, 1949, 80
Овес, семена	Ускорение развития растений	*X*	**Kõrnicke,** Jahrb. wiss. Bot. u. Fortschr. Geb. Röntgst. 1915, 1919
Овес, семена	Стимуляция развития вегетативных и генеративных органов	*X*	**Дорошенко.** Тр. по прикл. бот. и сел., 1929, 118
» »	Стимуляция прорастания семян, повышение всхожести	*X*	**Чехов.** Тр. Томск. ун-та, 1934, т. 85
Просо, семена	Ускорение прорастания семян	*X*	**Maldinay** a. **Touvenin.** Rev. Gen. Bot., 1898, 10
» »	Стимуляция развития вегетативных и генеративных органов	*X*	**Дорошенко.** Тр. по прикл. бот. и сел., 1929, т. 118
Рис, семена	Ускорение прорастания, повышение урожайности на 40%	*X*	**Jamada.** J. Phys. Terapy. 1917, 6. **Nakamura.** Proc. of Koto-Kwav. 1918, 111. **Komuro.** Bot. Magaz. 1922, 36
Кукуруза, семена	Ускорение развития	*X*	**Kõrnicke.** Jahrb. wiss. Bot. u. Fortschr. Geb. Röntgst. 1915, 1919
Райграс, семена	Повышение всхожести, увеличение веса стеблей и числа корней	*X*	**Бреславец.** Растение и лучи Рентгена. М.-Л., 1946.

действие слабых доз и концентраций естественных излучателей; однако его довольно широкие опыты были не особенно убедительны, так как в них не применялась единообразная, сравнимая и достаточно точная методика (Stoklasa u. Penkava, 1932). Лишь с развитием современной дозиметрии в 30-е годы стали появляться работы, проведенные на довольно обширном материале и с применением точной методики. Необходимо в первую очередь упомянуть весьма убедительные опыты ряда советских авторов, которые на нескольких видах культурных растений (горох, пшеница, лен и др.) показали, что предпосевное воздействие на семена небольшими дозами

рентгеновских лучей (50—1000 r) в большинстве случаев давало повышение урожайности по сравнению с контролем (Атабекова, 1936—1938; Афанасьева, 1935, 1936, 1938; Бреславец, 1935, 1937, 1940; Чехов, 1934). Позднее А. А. Дробков (1939, 1947) опубликовал результаты своих опытов по стимуляции урожая некоторых культурных растений под влиянием слабых концентраций естественных радиоактивных элементов (в основном α-излучателей). Как видно будет из дальнейшего, в опытах с радием нам не удалось подтвердить эти результаты, которые и с теоретической точки зрения представляются нам маловероятными (о чем подробнее будет сказано позже). Наконец, в 40-е и 50-е годы появляется ряд работ иностранных авторов (в основном посвящены другим специальным вопросам радиобиологии), которые при применении слабых доз наблюдали ясную стимуляцию изучавшихся реакций культурных растений (Baetge u. Begemann, 1949, Bossi, Lupo, 1951; Dittrich u. and., 1949, Sbx a. Brumfield, 1943 и др.).

Основной проблемой для экспериментального изучения мы избрали вопрос о действии слабых доз ионизирующих излучений на рост и развитие растений, семена которых перед посевом облучались или замачивались в растворах излучателей. Разумеется, такая методика позволяет только частично изучить непосредственное действие облучения на процент всхожести и скорость прорастания семян; в основном же нами изучается более или менее отдаленное последействие, проявляющееся на последующих стадиях развития после облучения эмбрионов. При облучении семян растений извне мы имеем дело с экспериментальным воздействием лишь на определенную эмбриональную стадию развития и частым последействием на дальнейшие стадии развития. При замачивании семян в растворах излучателей основному воздействию подвергаются также эмбриональные стадии, но ввиду образования в проростках небольших депо излучателей растения за весь период вегетации подвергаются чрезвычайно слабому, растянутому во времени и все убывающему в своей интенсивности облучению. Таким образом, в этом случае мы имеем дело с комбинацией последействия и очень слабого непосредственного воздействия излучений на различные стадии развития растений. Этой методикой преимущественно мы и пользовались считая ее, исходя из некоторых теоретических соображений, наиболее эффективной и стремясь в начале опытов добиться максимально возможного стимулирующего эффекта слабых доз.

С самого начала опыты проводились нами на основе определенных теоретических представлений о первичных механизмах абсорбции и характере распределения энергии ионизирующих излучений в облученном веществе; указанные представления служили основанием для интерпретации получаемых биологических эффектов и в этой связи уже раньше применялись одним из нас, а также и некоторыми другими авторами и изложены в ряде сводок по биофизике ионизирующих излучений (например, Buzzati-Traverso, Cavalli, 1948; Lea, 1946; Timofeeff-Ressovsky u. Zimmer, 1947). Исходные теоретические соображения вместе с теоретической интерпретацией результатов будут изложены после описания экспериментального материала.

Настоящая работа открывает серию намеченных и частично уже законченных исследований, посвященных проблеме радиостимуляции растений; для последующих работ этой серии она служит и, своего рода, общим теоретическим введением. В связи с таким вводным характером в эту работу включены данные из ряда других опытов, которые описываются весьма кратко, без приведения всего развернутого материала. Подробное описание некоторых приведенных здесь опытов будет дано в последующих специальных работах этой серии.

В работе использованы некоторые экспериментальные данные Н. В. Лучника, Е. Н. Сокуровой и Е. А. Тимофеевой-Ресовской.

За существенную помощь при обсуждении по организации нижеописанных работ выражаем глубокую благодарность А. К. Уральцу.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для описываемых ниже опытов служил ряд видов культурных растений. Главным объектом исследования был горох сорта «Капитал». Воздействию подвергались семена перед их проращиванием или посевом. В ряде дополнительных опытов в качестве материала были использованы клубеньковые бактерии, азотобактер, общий комплекс бактериальной флоры почвы, сообщества пресноводного перифитона и элодея.

По методике лучевого воздействия все опыты могут быть разбиты на 3 группы: облучения семян извне γ-лучами; замачивание семян в растворах излучателей и другие методы воздействия в специальных опытах.

Предпосевное облучение семян извне производилось в большинстве опытов γ-лучами мощного препарата радиокобальта (Co^{60}). Семена облучались либо в сухом, либо в замоченном состоянии; в последнем случае облучение производилось как в течение всего времени замачивания до набухания, так и в различные отрезки времени замачивания (в начале, в середине или в конце). При облучении сухих семян сильно отличающимися дозами константными выдерживались либо время экспозиции, либо мощность дозы, так как биологический фактор времени при этом не имеет значения; при облучении же прорастающих, замоченных или замачиваемых семян дозы варьировались изменением расстояния при сохранении одинакового времени экспозиции. Во всех этих опытах дозы выражались в рентгенах.

В опытах с растворами радиоизотопов можно варьировать продолжительность замачивания и концентрации излучателей. При замачивании семена набухают, впитывают в себя раствор; это набухание у семян каждого вида растений протекает по определенной кривой, несколько зависящей от температуры. Например, у гороха при температурах от $+5$ до $+20°C$ в первые 1,5—3 часа набухание идет медленно, затем до 15—20 часов протекает быстро, достигая к 20 часам более 90% от максимального значения, и затем опять протекает очень медленно. Для создания некоторого депо излучателей семена целесообразно замачивать до 75—90% максимального набухания. Бобовые, как правило, замачивались дольше, чем злаки. При замачивании семян в течение 10—20 часов наиболее эффективными в смысле стимуляции являются растворы излучателей сравнительно слабых концентраций (от 0,25 до 25 mCu на 1 л). В лабораторных опытах брались пробы исходного раствора, остатков раствора после замачивания и семян для определения в них концентраций излучателей. В опытах с бактериями также применялось облучение извне γ-лучами Co^{60} (облучение производилось либо в питательной среде, либо в воде) или внесение излучателей в определенных концентрациях в питательную среду. Наконец, в опытах с перифитоном излучатели в определенных концентрациях вносились в воду аквариумов.

При облучении или замачивании в лабораторных условиях сравнительно небольшого количества семян, предназначенных для лабораторных или небольших полевых опытов, никаких затруднений не возникает. Для облучения и замачивания очень большого количества семян, само собой разумеется, необходимо специальное оборудование, в частности, требуются чрезвычайно мощные источники излучателей и специальные стенды, которыми мы не располагаем. Для замачивания вначале были использованы эмалированные ванны, поставленные на козлы. В них через шланг наливалась вода, вливалось и перемешивалось соответствующее количество концентрированного раствора излучателей и насыпались семена; по окончании замачивания остатки раствора через нижний сток ванны спускались в специальную яму, семена слегка промывались водой, стекавшей в ту же яму, а затем выгребались из ванны и подсушивались на брезентах. Этот кустарный способ замачивания большого количества семян чрезвычайно неудобен; неудобство усугубляется тем, что для механизированного высева семена после замачивания должны быть достаточно подсушены, а при таком способе выгребание семян из ванны и их подсушивание является нелегким делом. Поэтому зимой 1951—1952 г. нами была сконструирована и построена весьма простая и дешевая специальная установка, позволяющая без особой затраты труда и времени замачивать и подсушивать практически любое количество семян. Эта установка представляет собой длинный навес, в одном конце которого на небольшом возвышении пола расположены 4 бака из оцинкованного железа емкостью около 2 $м^3$ каждый. Эти баки установлены на поперечной оси, проходящей несколько выше и спереди центра тяжести, так, что, находясь в устойчивом положении, они могут в то же время без особых усилий опрокидываться вперед для более удобного высыпания замоченных семян. Эти баки снабжены защищенным сеточкой нижним стоком с вентилем, через который спускаются остаток раствора и промывная вода, стекающие по особому желобу в специальную яму. Передняя стенка баков скошена под соответствующим углом для более удобного вываливания семян на

пол навеса при опрокидывании баков. От переднего края каждого бака до конца навеса расположен длинный ток из аккуратно пригнанного деревянного пола, огражденный с боков поставленными на ребро досками. На этом току семена перед высевом распределяются тонким слоем и подсушиваются периодическим ворошением граблями и лопатами. Подсушенные семена сгребаются лопатами до противоположного конца тока, насыпаются в мешки и затем отвозятся в поле. На рис. 1 показаны общий вид и отдельные части этой установки. При наличии такой установки замачивание необходимого количества семян не представляет никаких затруднений. Требуется лишь аккуратное обращение с активными растворами и семенами.

Для изготовления растворов излучателей мы брали смесь из нескольких β-излучателей, обладающих достаточно жестким излучением и не слишком коротким периодом полураспада (в основном Sr^{89}, Sr^{90}, Y^{90}, Zn^{95}, Nb^{95}, Ru^{106}, Cs^{137}, Ce^{144}); употреблялись не химически чистые, а более дешевые технические препараты. Концентрация активности определялась по β-излучению в долях кюри на 1 л раствора.

При уборке растений, брались аликвотные пробы органов для изготовления препаратов, радиоактивность которых измерялась с помощью счетных установок «Б». Активность растений выражалась как в концентрациях (в пересчете на единицу массы), так и в пересчете на одно среднее растение. В разных лабораториях и полевых опытах учитывались различные признаки растений, в зависимости от вида, стадии развития и целей опыта. В производственных посевах урожай сена или зерна учитывался соответствующим хозяйством (под нашим контролем) обычным способом.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Проводившиеся опыты мы подразделяем на три группы:

1) лабораторные опыты, в которые входят наши основные оранжерейные опыты с несколькими культурами, легшие в основу всех последующих, а также ряд специальных опытов, проводившихся в теоретических целях и для первоначальной наметки некоторых новых специальных направлений в работе;

2) полевые опыты, проводившиеся на делянках разных размеров с применением метода предпосевного замачивания семян в слабых концентрациях раствора излучателей;

3) производственные опытные посевы некоторых сельскохозяйственных культур, проведенные в течение четырех лет на общей площади примерно в 300 га.

ЛАБОРАТОРНЫЕ ОПЫТЫ

Лабораторные опыты могут быть подразделены на следующие группы:

а) основные опыты по замачиванию семян ряда культурных растений, главным образом гороха, в различных растворах излучателей, по облучению семян извне и внесению излучателей в почву;

б) опыты с бактериями, перифитоном, элодеей;

в) специальные опыты;

г) цитологический анализ материала опытов по облучению извне и замачиванию семян в растворах излучателей.

Лабораторные опыты на культурных растениях проводились в специальных оранжереях при одинаковых условиях температуры, влажности и освещения для разных вариантов одного и того же опыта. Растения при этом высаживались либо в ящики с почвой, либо в вегетационные сосуды с питательными растворами.

Основные опыты с культурными растениями

Мы не будем приводить весь накопленный за 5 лет работы экспериментальный материал: это не представило бы особого интереса, так как многие опыты по своей постановке и результатам существенно не отличались друг от друга. Большое количество одинаковых параллельных опытов мы ставили для того, чтобы удостовериться в полной реальности тех эффектов слабых

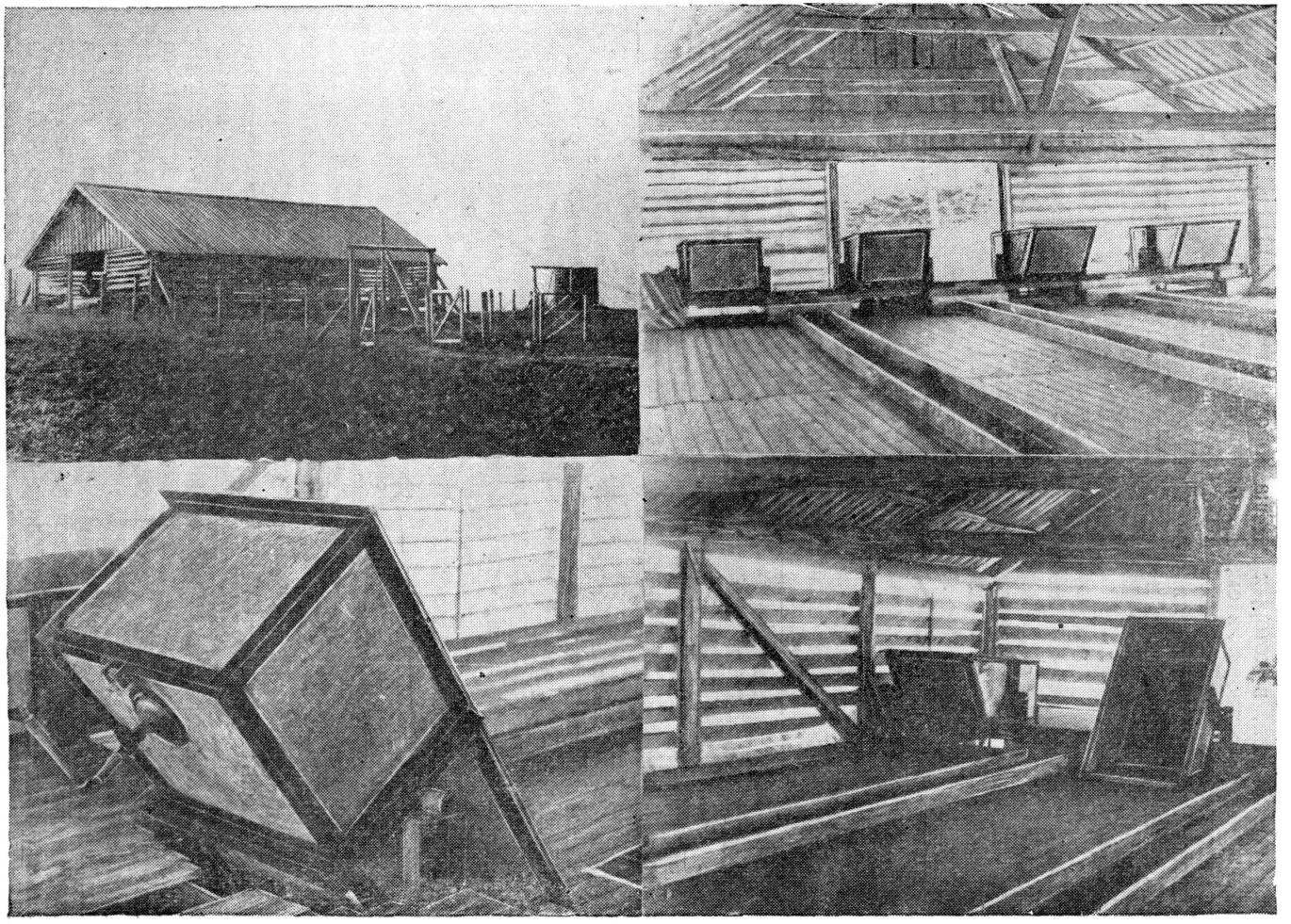


Рис. 1. Установка для предпосевного замачивания семян в производственных количествах.
В верхнем ряду общий внешний и внутренний вид, в нижнем — баки и тока установки.

доз ионизирующих излучений, которые находятся в центре нашего внимания в данной работе. Поэтому приведем фактический материал лишь из наиболее обширных «стимуляционных» опытов на горохе, а также на некоторых других растениях.

В ряде опытов, в которых семена гороха замачивались в различных концентрациях раствора из смеси β-излучателей, была отмечена следующая общая закономерность: применение слабых концентраций этого раствора вызывает некоторую стимуляцию растений, выражающуюся в превышении массы вегетативных органов и семян над таковыми в контроле. При повы-

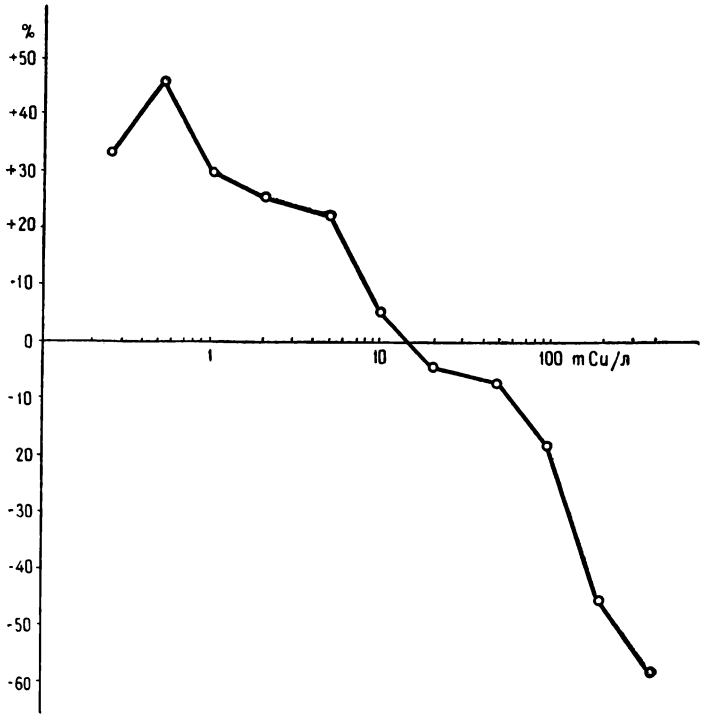


Рис. 2. Кривая зависимости эффекта от концентрации раствора β-излучателей в опытах с горохом.

Даны усредненные по всем учтенным признакам и опытам отклонения (в процентах) от контроля. Концентрации растворов смеси β-излучателей нанесены на абсциссе в логарифмическом масштабе.

шении концентраций стимуляция прекращается и переходит в угнетение, выражающееся в уменьшении массы вегетативных органов и семян по сравнению с контролем. Еще более высокие концентрации вызывают летальный эффект, при котором семена или не всходят совсем или, если всходят, то все проростки более или менее быстро отмирают. Суммарный результат ряда таких опытов, усредненный для каждой концентрации раствора, приведен в виде кривой на рис. 2. На кривой показаны результаты опытов по замачиванию семян гороха в течение 24 часов в растворе из смеси нескольких β-излучателей 11 различных концентраций от 0,2 до 400 mCu на 1 л по β-излучению. Концентрации от 0,2 до 10 mCu на 1 л дают стимуляцию, наиболее ясно выраженную при слабых концентрациях от 0,2 до 5,0 mCu на 1 л. При дальнейшем повышении концентрации стимуляция переходит в угнетение. Кривая рис. 2 получена в опытах с концентрациями

раствора лишь до 400 mCu на 1 л. Еще более высокие концентрации дают весьма изменчивые результаты: либо выживает лишь небольшое число растений, и процент выживших весьма сильно колеблется от опыта к опыту, либо все проростки погибают на ранних стадиях развития. Концентрация около 1000 mCu на 1 л может считаться абсолютно летальной при всех условиях; лишь изредка она дает небольшой процент проростков, быстро отмирающих на ранних стадиях развития. Кривая эффекта дозы (рис. 2) была положена в основу всех дальнейших опытов, в которых главное внимание было уделено изучению эффекта слабых концентраций, как правило, дающих некоторую стимуляцию растений и располагающихся в диапазоне примерно от 0,1 до 10 mCu на 1 л.

В большинстве опытов с горохом обработка семян производилась следующим образом. Контрольные семена, в течение 20—24 часов замачивались (практически до полного набухания) в водопроводной воде. В остальных вариантах семена в течение того же срока замачивались в слабых концентрациях (0,2—2,0 mCu на 1 л) раствора из смеси нескольких β-излучателей. Затем намоченные семена обычным способом проращивались в чашках Петри с влажным песком и через двое суток высаживались по 30 бобов в одинаковые деревянные ящики, наполненные одинаковой почвой. По каждому варианту опыта ставилось несколько повторностей, которые располагались на одном и том же стеллаже в одной и той же оранжерее. Поливка велась равномерно. Таким образом, все растения одного опыта развивались в одинаковых условиях температуры, освещения и влажности. Во время уборки, проводимой на разных стадиях развития, количественно учитывались вес корней, стеблей, листьев, бобов, семян и клубеньков, число цветов и семян, а также длина растений и число листьев, все это мы называем признаками. Из разных органов растений изготовлялись препараты для определения концентрации радиоактивности. В большинстве опытов определялся также сухой вес органов.

В табл. 2 приведены результаты уборки 9—10-недельных растений гороха из 5 различных опытов; во всех опытах несколько различных слабых концентраций раствора усреднены на концентрацию в 0,5 mCu на 1 л. Приводимые в таблице данные выражены в абсолютных цифрах в пересчете на одно растение, а также в процентах по отношению к контролю. Из этой таблицы видно: все изученные признаки дали более или менее заметное превышение над контролем, особенно значительное отклонение дал вес корневых клубеньков. В последней вертикальной графе таблицы, кроме того, приведен вес семян, полученных в ходе конечной уборки зрелых растений. На рис. 3 графически изображены отклонения (в процентах от контроля) результатов 5 опытов с горохом, приведенных в табл. 2. В среднем положительные отклонения от контроля составляют: в весе корней 67%, клубеньков 127%, надземной массы 32% и в весе семян 44%. Уже из этой таблицы видно, что замачивание семян в слабых концентрациях растворов β-излучателей вызывает не только некоторую стимуляцию развития вегетативной массы, но и увеличение веса семян зрелых растений.

В табл. 3 приведены результаты одного большого опыта, в котором горох убирался в возрасте 2, 4, 6, 8, 10 недель и в состоянии полной зрелости. Приводятся вес сырой надземной массы для всех сроков уборки (для конечной уборки — сухой вес), вес корней и длина растений всех возрастов (за исключением растений, полученных при конечной уборке), вес клубеньков у 6,- 8- и 10- недельных растений, число бобов у 10-недельных и у растений конечного урожая. Из таблицы видно, что стимуляция распространяется на все стадии развития растений. Так же как и в предыдущих опытах, особенно высокий процент стимуляции получен для корневых клубеньков. Типичной является чрезвычайно большая разница в числе бобов у конт-

рольных и стимулированных растений 10-недельного возраста. Эта разница в несколько раз уменьшается при полной зрелости, отражая большую скороспелость стимулированных растений; визуальные наблюдения показывают, что у стимулированных растений развитие протекает несколько быстрее, первые цветы и первые бобы появляются на несколько дней раньше, чем в контроле.

Отклонения (в процентах) веса корней, вегетативной массы и других признаков растений из вышеописанного опыта графически изображены на рис. 4.

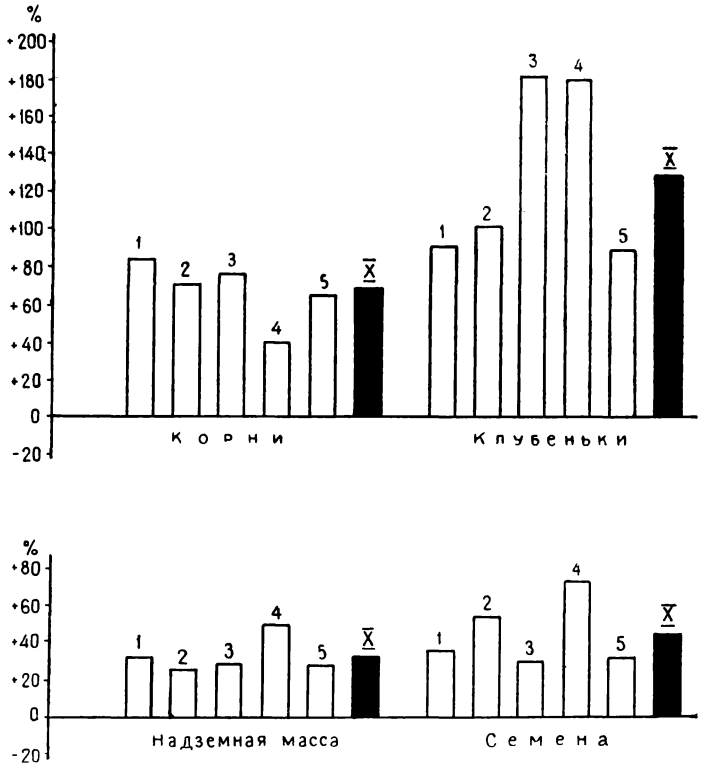


Рис. 3. Отклонения (в процентах от контроля, в пересчете на одно растение) веса корней, клубеньков и надземной массы растений в возрасте 9—10 недель и семян из конечного урожая.

Данные 5 опытов по замачиванию семян гороха в слабых концентрациях раствора β-излучателей. *1—5* — отдельные опыты; X̄ — среднее из опытов.

Ряд таких опытов проводился на нескольких других видах растений: вике, бобах, фасоли, сое, люцерне, клевере и пшенице. Результаты этих опытов приведены в табл. 4. Для всех вышеуказанных видов, кроме пшеницы, в таблице приведены вес надземной массы и вес корней, для 4 видов однолетних бобовых—длина растений и для тех же бобовых и пшеницы—вес семян из конечного урожая. Из этой таблицы видно, что, так же как и в опытах с горохом, у всех 7 видов, в результате замачивания семян в слабых концентрациях раствора β-излучателей, по всем изученным признакам было получено более или менее заметное превышение контроля, что графически показано на рис. 5.

В большинстве опытов на разных стадиях развития растений брались пробы для определения радиоактивности. В нескольких специальных опы-

Таблица 2

Результаты лабораторных опытов по замачиванию семян гороха в течение 20 часов в растворе β-излучателей

Признак растений	1-й опыт			2-й опыт			3-й опыт			4-й опыт			5-й опыт		
	контроль	0,5 mCu на 1 л	% к контролю	контроль	0,5 mCu на 1 л	% к контролю	контроль	0,5 mCu на 1 л	% к контролю	контроль	0,5 mCu на 1 л	% к контролю	контроль	0,5 mCu	% к контролю
Вес корней . . .	0,47	0,87	185	0,39	0,67	171	0,35	0,62	177	0,23	0,32	139	0,39	0,65	166
Вес клубеньков .	0,09	0,17	189	0,12	0,24	200	0,10	0,28	280	0,015	0,042	280	0,08	0,15	187
Вес надземной массы	5,79	7,63	132	7,15	9,05	126	8,99	11,55	129	3,89	5,94	149	4,65	5,92	127
Урожай семян . .	1,35	1,84	136	1,15	1,75	152	1,27	1,65	130	0,49	0,84	171	0,80	1,05	131

Примечание. Абсолютные цифры даны в граммах на одно растение (для урожая семян—по результатам конечной уборки; для остальных признаков—по результатам уборки растений в возрасте 9—10 недель).

Таблица 3

Результаты лабораторного опыта по замачиванию семян гороха в растворе β-излучателей 0,5 mCu на 1 л в течение 24 часов

Возраст растений во время уборки в неделях	Средняя длина растения, см			Вес корней на 1 растение, г			Вес клубеньков на 1 растение, г			Надземная масса, г			Среднее число бобов на 1 растение		
	контроль	опыт	% к контролю	контроль	опыт	% к контролю	контроль	опыт	% к контролю	контроль	опыт	% к контролю	контроль	опыт	% к контролю
2	11,5	16,3	142	0,12	0,25	208	—	—	—	0,67	0,91	136	—	—	—
4	21,0	34,1	162	0,22	0,32	145	—	—	—	1,27	2,08	163	—	—	—
6	51,9	62,5	120	0,36	0,45	125	0,06	0,13	216	3,83	4,75	124	—	—	—
8	96,5	116,6	121	0,39	0,63	162	0,12	0,24	200	6,55	8,71	133	—	—	—
10	134	164	122	0,35	0,62	177	0,10	0,28	280	8,99	11,55	129	0,32	1,96	612
Полная зрелость	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,90	2,21	116	2,06	2,62	127

тах, на которых мы здесь останавливаться не будем, детально изучался баланс радиоактивности как при замачивании семян, так и на всех дальнейших стадиях развития стимулированных и подавленных растений. В общих чертах результаты этих опытов сводятся к следующему. Концентрация радиоактивности в замоченных семенах заметно превышает концентрацию в растворе; при непродолжительном замачивании (0,5—3 часа) основная масса радиоактивности обнаруживается в кожуре, а при более длительном (6—24 часа), по мере проникновения раствора в семядоли, радиоактивность начинает распределяться в семени более равномерно. С образованием проростка и дальнейшим ростом часть радиоактивности из семени переходит в растение, хотя значительная доля ее остается в неиспользованной части семядолей и в кожуре. С момента отмирания семядолей в молодых растениях образуется более или менее константное депо радиоактивности, определенным образом распределяющееся и перераспределяющееся по различным частям и органам; с ростом растений, естественно, концентрация радиоактивности (количество на единицу массы) падает, а, кроме того, небольшая часть

Таблица 4

Результаты уборки различных видов культурных растений

Вид	8-10-недельные растения									Конечный урожай					
	средняя длина, см			средний вес, г			надземная масса, г			число бобов или колосков			вес семян, г		
	контроль	опыт	% к контролю	контроль	опыт	% к контролю	контроль	опыт	% к контролю	контроль	опыт	% к контролю	контроль	опыт	% к контролю
Вика	94,4	108,4	115	0,34	0,50	147	2,53	2,98	118	1,78	2,68	150	0,35	0,53	152
Бобы	67,4	75,5	112	5,60	9,83	177	18,66	19,74	106	1,92	2,35	122	2,44	2,98	122
Фасоль	16,1	17,0	106	1,20	—	—	5,70	6,40	112	1,50	1,96	131	1,33	1,74	131
Соя	17,8	32,2	181	2,80	5,40	193	7,00	8,90	127	1,36	1,86	137	0,17	0,24	141
Люцерна	—	—	—	4,71	5,54	118	3,22	4,67	144	—	—	—	—	—	—
Клевер	—	—	—	1,96	2,98	152	4,09	5,62	137	—	—	—	—	—	—
Пшеница	—	—	—	—	—	—	1,91	2,09	109	1,20	1,53	127	0,63	0,99	157

Примечание. Контрольные семена замачивались в течение 20 часов в водопроводной воде, а семена опытного варианта—в растворе β-излучателей концентрацией около 0,5 mCu на 1 л. Данные приведены в пересчете на одно растение.

ее выделяется через корневую систему в окружающую среду. Радиоактивность распределяется по основным органам растений (корни, стебли, листья, плоды, семена) в зависимости от химического элемента и систематического положения вида. В основном, у всех растений почти все химические элементы дают максимальные концентрации в корнях и минимальные в генеративных органах, особенно в зрелых семенах. В течение индивидуального развития растений несколько раз происходит известное перераспределение веществ, выражающееся в изменениях концентраций радиоактивности в тех или иных органах. В табл. 5 и 6 в качестве примера приведены результаты определения активности в основных органах растений гороха на разных стадиях развития после замачивания семян в двух различных концентрациях раствора радия и раствора смеси β-излучателей; при этом в табл. 4 указаны концентрации радиоактивности, а в табл. 5 — радиоактивность на одно растение и распределение ее по органам. На рис. 6 приведены кривые средней концентрации радиоактивности в надземной массе гороха разного возраста и средняя радиоактивность на одно растение тех же возрастов. Из рисунка видно, что концентрация радиоактивности падает с ростом растений, в то время как среднее содержание радиоактивности на растение остается почти неизменным и лишь слегка понижается к концу вегетации.

На рис. 7 показаны средняя радиоактивность по основным органам и средняя ее концентрация в тех же органах растений гороха в возрасте 9 недель. Наконец, на рис. 8 показано сравнительное распределение нескольких различных химических элементов по основным органам гороха двух разных возрастов. Из рисунка ясно видно, что различные химические элементы, например, рутений и цезий, довольно существенно отличаются друг от друга по своему распределению в растении. Для достижения более равномерного распределения элементов в растении нами берется смесь различных β-излучателей.

Таким образом, все вышеописанные опыты показали, что слабые концентрации β-излучателей вызывают у растений общую стимуляцию, выражающуюся в некотором ускорении развития, увеличении роста, а также увеличении массы как вегетативных органов, так и семян, по сравнению

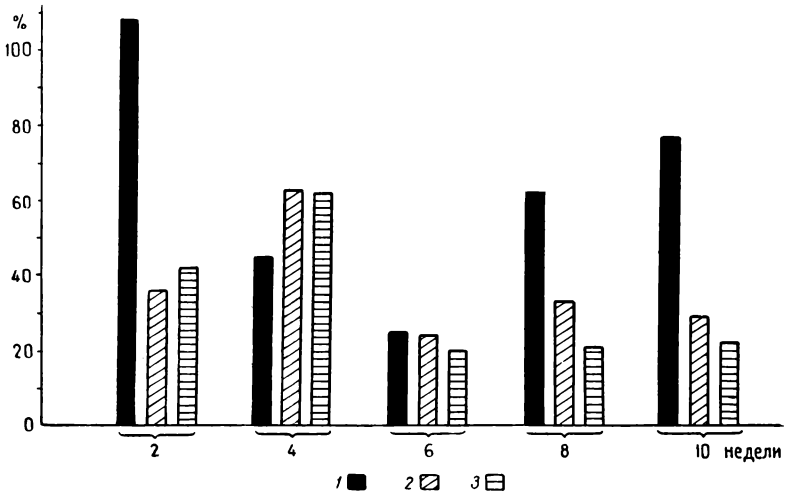


Рис. 4. Отклонения (в о ентах от контроля) веса корней, надземной массы и длины растений в возрасте от 2 до 10 нед ель в пересчете на одно растение из опыта по замачиванию семян горо ха в смеси β-излучателей, концентрацией 0,5 mCu на 1 л.

1 — корни; 2 — надземная масса; 3 — д лина растения.

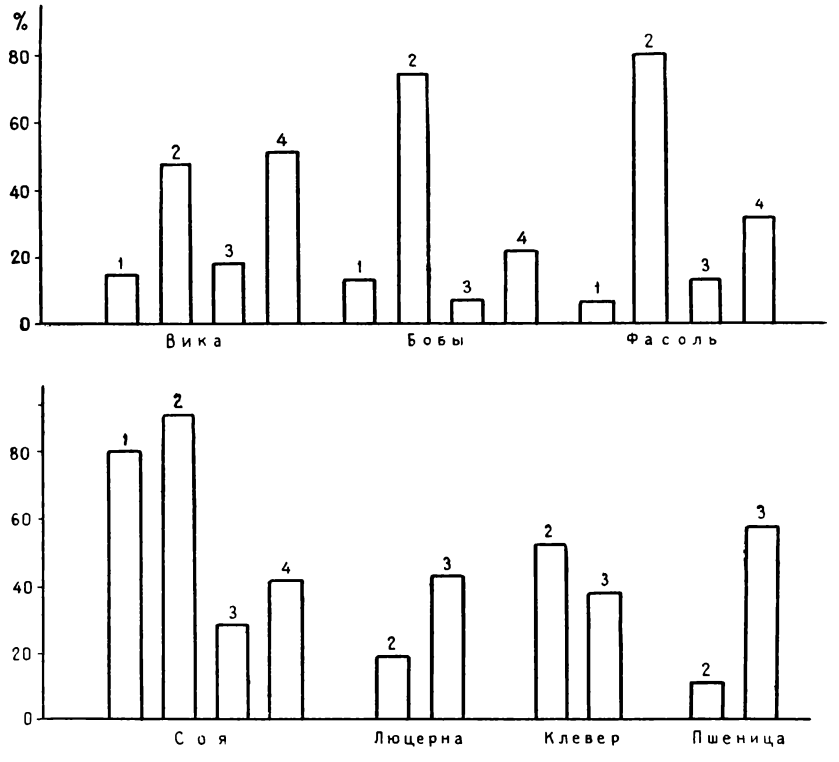


Рис. 5. Отклонения (в процентах от контроля) признаков различных видов культурных растений из опытов по замачиванию семян в смеси β-излучателей, концентрацией 0,5 mCu на 1 л.

1 — длина растений; *2* — вес корней; *3* — вес надземной массы; *4* — вес семян.

Таблица 5

Концентрация радиоактивности (Cu на 1 кг сырого веса) в растениях гороха, выросшего из семян, замоченных в активных растворах

Возраст растений в неделях	Органы	Смесь β-излучателей		Радий	
		0,5 mCu на 1 л	10 mCu на 1 л	0,025 mCu на 1 л	0,5 mCu на 1 л
3	Корни	$310 \cdot 10^{-8}$	$360 \cdot 10^{-7}$	$140 \cdot 10^{-8}$	$20 \cdot 10^{-7}$
	Стебли . . .	$120 \cdot 10^{-8}$	$92 \cdot 10^{-7}$	$66 \cdot 10^{-8}$	$30 \cdot 10^{-7}$
	Листья . . .	$160 \cdot 10^{-8}$	$170 \cdot 10^{-7}$	$67 \cdot 10^{-8}$	$37 \cdot 10^{-7}$
6	Корни	$630 \cdot 10^{-8}$	$410 \cdot 10^{-7}$	$37 \cdot 10^{-8}$	$20 \cdot 10^{-7}$
	Стебли . . .	$21 \cdot 10^{-8}$	$27 \cdot 10^{-7}$	$67 \cdot 10^{-8}$	$24 \cdot 10^{-7}$
	Листья . . .	$52 \cdot 10^{-8}$	$64 \cdot 10^{-7}$	$60 \cdot 10^{-8}$	$34 \cdot 10^{-7}$
9	Корни	$130 \cdot 10^{-8}$	$130 \cdot 10^{-7}$	$19 \cdot 10^{-8}$	$16 \cdot 10^{-7}$
	Стебли . . .	$24 \cdot 10^{-8}$	$24 \cdot 10^{-7}$	$10 \cdot 10^{-8}$	$6 \cdot 10^{-7}$
	Листья . . .	$33 \cdot 10^{-8}$	$35 \cdot 10^{-7}$	$13 \cdot 10^{-8}$	$18 \cdot 10^{-7}$
	Семена . . .	$20 \cdot 10^{-8}$	$25 \cdot 10^{-7}$	$66 \cdot 10^{-8}$	—
Полная зрелость	Семена	$9 \cdot 10^{-8}$	$8 \cdot 10^{-7}$	$6 \cdot 10^{-8}$	$3 \cdot 10^{-7}$

Таблица 6

Радиоактивность органов гороха (в Cu на одно растение) и распределение ее по органам при предпосевном замачивании семян

Возраст растений в неделях	Органы	Смесь β-излучателей				Радий			
		0,5 mCu на 1 л		10 mCu на 1 л		0,025 mCu на 1 л		0,5 mCu на 1 л	
		активность	распределение, %	активность	распределение, %	активность	распределение, %	активность	распределение, %
3	Корни	$84 \cdot 10^{-11}$	36	$78 \cdot 10^{-10}$	38	$370 \cdot 10^{-12}$	42	$70 \cdot 10^{-11}$	29
	Стебли .	$51 \cdot 10^{-11}$	21	$33 \cdot 10^{-10}$	16	$190 \cdot 10^{-12}$	22	$51 \cdot 10^{-11}$	21
	Листья .	$100 \cdot 10^{-11}$	43	$96 \cdot 10^{-10}$	46	$320 \cdot 10^{-12}$	36	$120 \cdot 10^{-11}$	50
6	Корни .	$200 \cdot 10^{-11}$	58	$85 \cdot 10^{-10}$	41	$42 \cdot 10^{-12}$	4	$17 \cdot 10^{-11}$	8
	Стебли	$44 \cdot 10^{-11}$	13	$40 \cdot 10^{-10}$	19	$560 \cdot 10^{-12}$	53	$88 \cdot 10^{-11}$	37
	Листья .	$100 \cdot 10^{-11}$	29	$83 \cdot 10^{-10}$	40	$450 \cdot 10^{-12}$	43	$130 \cdot 10^{-11}$	55
9	Корни .	$260 \cdot 10^{-11}$	61	$170 \cdot 10^{-10}$	64	$37 \cdot 10^{-12}$	12	$33 \cdot 10^{-11}$	11
	Стебли .	$84 \cdot 10^{-11}$	19	$53 \cdot 10^{-10}$	20	$140 \cdot 10^{-12}$	44	$84 \cdot 10^{-11}$	27
	Листья .	$84 \cdot 10^{-11}$	20	$44 \cdot 10^{-10}$	16	$140 \cdot 10^{-12}$	44	$190 \cdot 10^{-11}$	62
	Клубеньки	$4 \cdot 10^{-11}$	—	$3 \cdot 10^{-10}$	—	$1 \cdot 10^{-12}$	—	$1 \cdot 10^{-11}$	—

с контролем. Эта стимуляция распространяется более или менее равномерно на все органы и все стадии развития растений. Радиоактивность, образовавшаяся в семенах во время их замачивания, частично переходит из семядолей в развивающиеся растения, распределяясь и перераспределяясь в них в зависимости от химической природы излучателей и вида растений.

Перейдем к описанию некоторых специальных вопросов, изучавшихся нами в лабораторных опытах на горохе.

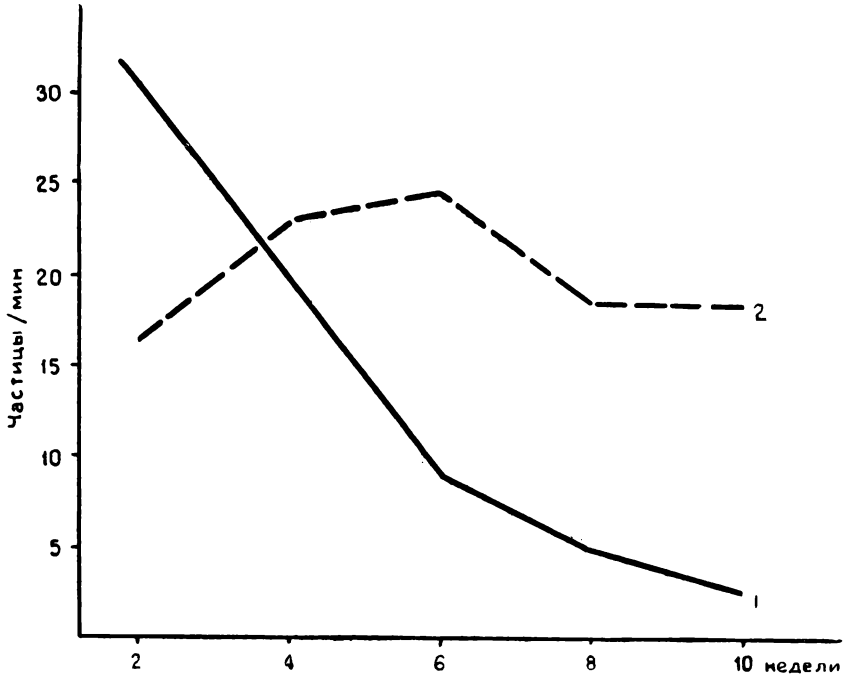


Рис. 6. Изменение концентрации радиоактивности зеленой массы растений гороха в зависимости от времени.

1 — радиоактивность в тысячах частиц на 100 г сырого веса; *2* — радиоактивность в десятках частиц на одно растение.

Во всех вышеописанных опытах семена растений замачивались в растворе смеси нескольких β- и γ-излучателей. Наряду с этим, представлялось весьма интересным сравнить результаты действия β- и γ-излучателей, с одной стороны, и α-излучателей, с другой стороны. В качестве α-излучателей удобнее всего, на первый взгляд, использовать полоний, являющийся чистым α-излучателем; но работа с полонием затрудняется тем, что в щелочной, нейтральной и даже слабокислой среде он весьма легко выпадает из раствора и оседает на стенках сосудов, семена же большинства растений очень плохо переносят замачивание в кислых растворах. Поэтому большинство опытов нами проводилось с растворами радия. Радий, хотя и является смешанным α-β-γ-излучателем, но по физической дозе более 90% падает на долю α-частиц, благодаря чему его практически можно рассматривать как α-излучатель. Опыты с использованием радия проводились по той же методике и схеме, что и вышеописанные опыты со смесью β-излучателей. Концентрации радия нами были взяты такие, которые по физической дозе излучений (в рентгенах) соответствуют определенным слабым концентрациям смеси β-излучателей. Эквивалентные по дозам концентрации раствора

радия примерно в 20 раз меньше по числу распадов в минуту на единицу объема (доли Cu на 1 л), чем растворы смеси β-излучателей.

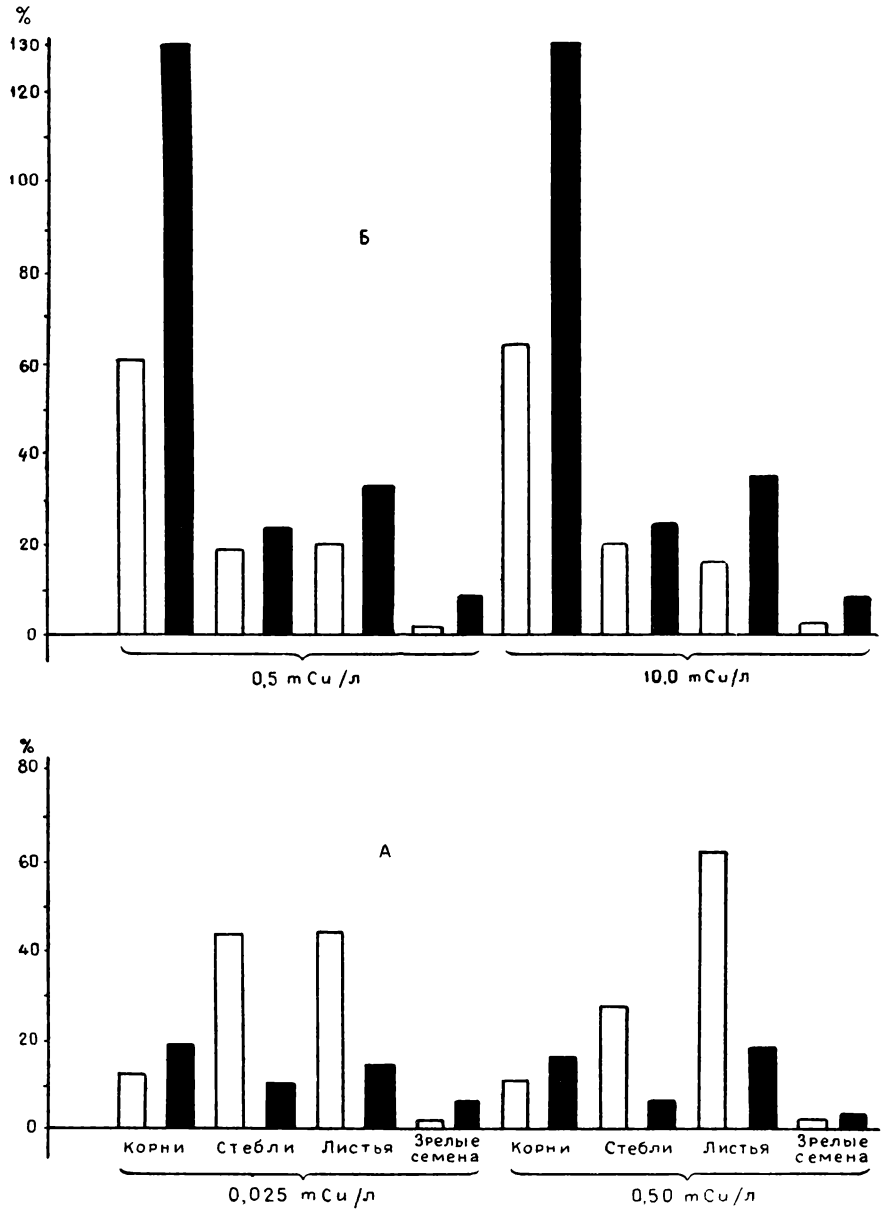


Рис. 7. Содержание радиоактивности в органах 9-недельных растений гороха (незаштрихованные столбцы) и концентрация радиоактивности в тех же органах (заштрихованные столбцы) при предпосевном замачивании семян в слабой и сильной концентрациях раствора смеси β-излучателей *(Б)* и в слабой и сильной концентрациях раствора радия *(А)*.

По оси ординат — содержание излучателей в процентах от найденной радиоактивности и концентрация излучателей: для слабых доз — в сотых, а для сильных — в десятых долях mCu на 1 кг сырого веса органов растений.

В табл. 7 приведены результаты уборки гороха 6-недельного возраста из опыта, в котором семена замачивались в 6 возрастающих слабых кон-

центрациях смеси β-излучателей (0,25; 0,50; 1; 5; 10 и 20 mCu на 1 л), и в 6 эквивалентных им по физической дозе излучения концентрациях раствора радия (0,0125; 0,0250; 0,050; 0,25; 0,50 и 1 mCu на 1 л). Из таблицы видно, что замачивание в растворе из смеси β-излучателей дало результаты, принципиально вполне соответствующие вышеописанным, а также усредненным на кривой рис. 2. Совсем иную картину дало замачивание семян

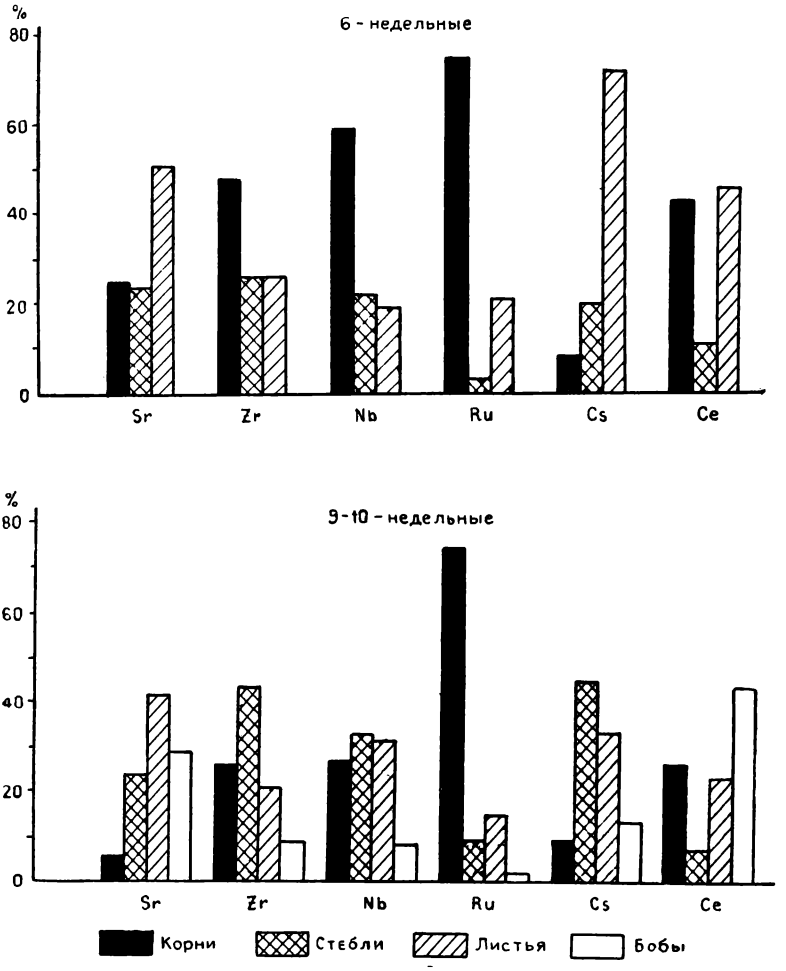


Рис. 8. Содержание излучателей (Sr^{90}, Zr^{95}, Nb^{95}, Ru^{106}, Cs^{137} и Ce^{144}) в органах растений в возрасте 6 и 9—10 недель в процентах к радиоактивности всего растения.

в растворе радия: ни один из признаков не превышает контроля, даже наиболее слабая доза вызывает заметное угнетение растений, которое возрастает с повышением концентрации раствора и в наиболее высокой концентрации (эквивалентной лишь слегка угнетающей концентрации β-излучателей — 20 mCu на 1 л) кончается летально. Так же, как и стимулирующий эффект β-излучателей, подавляющее действие радия распространяется на все органы растения и стадии его вегетации, за исключением корневых клубеньков и конечного урожая семян, которые (в пересчете на одно растение) в вариантах замачивания в наиболее слабых концентрациях раствора ра-

Таблица 7

Результаты опытов по замачиванию семян гороха в различных концентрациях растворов β-излучателей и радия, эквивалентных друг другу по физической дозе излучения

Концентрация раствора, mCu на 1 л.	Смесь β-излучателей						Концентрация раствора, mCu на 1 л.	Радий					
	Длина растения		Вес корней		Вес надземной массы			Длина растений		Вес корней		Вес надземной массы	
	см	%	г	%	г	%		см	%	г	%	г	%
Контроль	57,9	100	0,19	100	3,33	100	Контроль	59,7	100	0,18	100	2,91	100
0,25	82,4	142	0,31	163	4,57	137	0,013	48,8	82	0,16	89	1,94	67
0,50	76,8	133	0,32	168	4,46	134	0,025	45,6	76	0,15	83	1,81	62
1,0	73,3	127	0,31	163	4,30	129	0,05	42,5	71	0,15	83	1,54	53
5,0	72,2	125	0,25	131	3,49	105	0,25	27,8	47	0,10	56	1,18	41
10,0	69,2	119	0,19	100	2,97	89	0,5	8,2	14	0,06	33	0,42	14
20,0	64,8	112	0,19	100	2,73	82	1,0	0	0	0	0	0	0

Примечание. В одних и тех же горизонтальных строках приведен материал по концентрациям излучателей, дающих эквивалентные физические дозы. Данные усреднены на одно растение в возрасте 6 недель.

дия дают некоторое превышение массы над контролем. На рис. 9 графически изображены отклонения (в процентах от контроля) нескольких признаков гороха разных возрастов, усредненные по трем слабым и двум более сильным из вышеупомянутых концентраций растворов β-излучателей и радия.

Таким образом, действие α-частиц оказалось отличным от действия β-и γ-излучений; даже очень слабые концентрации радия не вызывают заметной стимуляции развития растений, а подавляющее и, в конце концов, летальное действие выражено (при эквивалентных дозах) значительно сильнее, чем у β-излучателей.

До сих пор мы концентрировали внимание на немногих основных признаках подопытных растений. Это делалось для того, чтобы не загромождать таблицы и рисунки лишним материалом и яснее показать основные эффекты стимуляции или угнетения. Однако, как уже упоминалось в начале этого раздела, в большинстве опытов учитывались основные данные — общая длина растений, число листьев, вес корней, клубеньков, стеблей и листьев, число цветов, число и вес бобов, число и вес семян. Из этих данных можно было легко вычислить также, например, среднюю длину междоузлий, средний вес одного боба, среднее число семян на один боб и, так называемый, абсолютный вес семян (вес тысячи семян в граммах). Учет всего этого дает весьма полную картину морфологии как стимулированных, так и угнетенных растений по сравнению с контролем. В наиболее наглядной форме изменения морфологических признаков подопытных растений могут быть показаны, как это уже делалось выше, графически в виде отклонений от контроля, принятого за 100%. На рис. 10 такие «морфологические профили» приведены для гороха двух возрастов из опытов с разными слабыми концентрациями раствора смеси β-излучателей и раствора радия; при этом данные усреднены по трем наиболее низким и по двум более высоким концентрациям. Из этого рисунка особенно ясно видны как общее стимулирующее или подавляющее действие, так и относительная лабильность различных признаков. Угнетенные растения, помимо пониженных количествен-

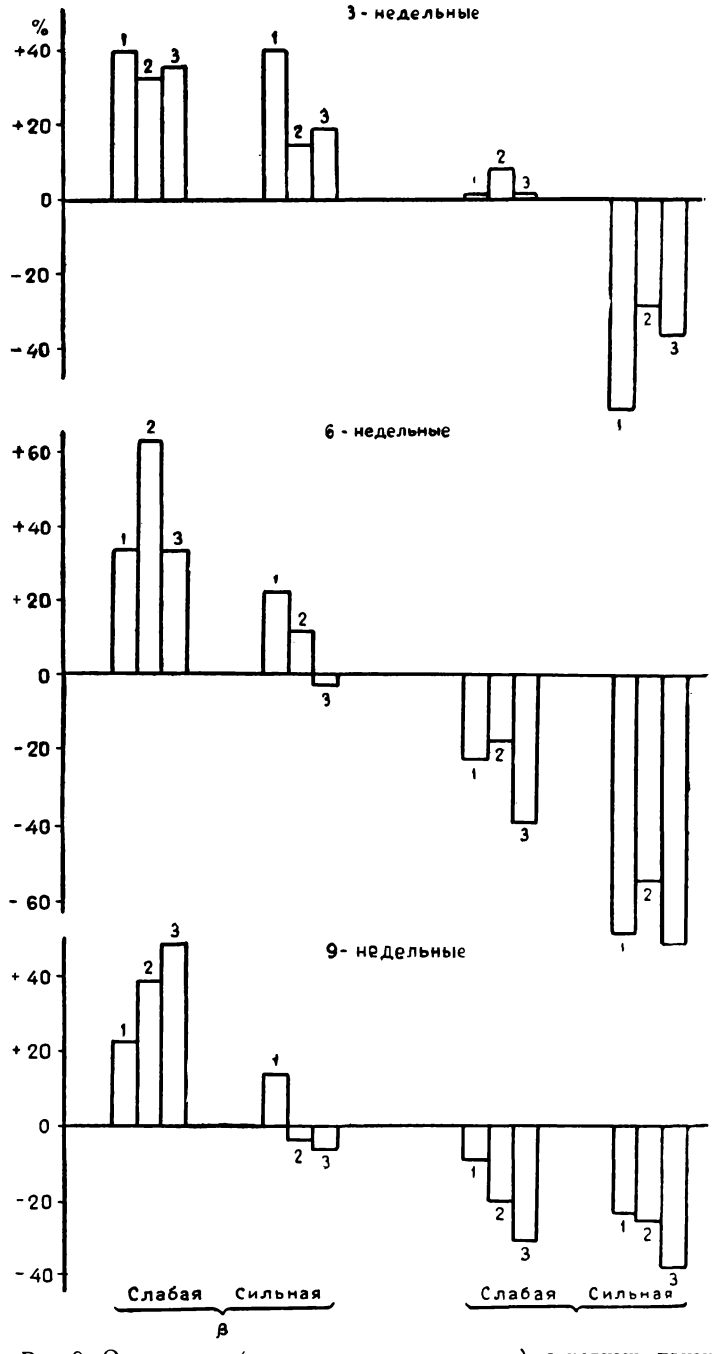


Рис. 9. Отклонения (в процентах от контроля) основных признаков у 3,-6- и 9-недельных растений гороха из опытов по замачиванию семян в слабой и сильной концентрациях раствора смеси β-излучателей (β) и в слабой и сильной концентрациях раствора радия (α).

1 — средняя длина растений; *2* — вес корней; *3* — вес надземной массы.

ных (весовых и счетных) признаков, показывают еще ряд прогрессирующих с возрастанием дозы излучений чисто тератологических признаков, из которых наиболее типичными являются альбинотическая пятнистость листьев, деформация листовых пластинок, появление нерегулярной изрезанности края листовой пластинки и изменение общего вида растений, сводящееся к укорочению первых междоузлий, в крайних случаях приводящему к образованию своего рода прикорневой розетки. Часто, особенно при воздействии сильными дозами α-излучателей, основные побеги отмирают, а у некоторых молодых растений гороха начинает развиваться боковой побег. Такие растения, развившиеся из бокового побега, могут (с опозданием) по массе не только догнать, но и перегнать контрольные растения. Это, по-видимому, объясняется тем, что развитие бокового побега протекает уже при сравнительно хорошо сформировавшейся корневой системе. Стимулированные же растения (см. рис. 10) в общем сохраняют нормальные пропорции частей. Наконец, небезынтересно отметить одно специальное наблюдение. Измерения длины растений гороха в опытах, давших разную степень стимуляции и угнетения роста, были биометрически обработаны с вычислением для каждого варианта среднего арифметического ($\bar{x}$) длины растений и соответствующего вариационного коэффициента (v). Сопоставление отклонений средних арифметических и соответствующих вариационных коэффициентов от контроля, изображенное на рис. 11, показывает обратную зависимость между абсолютными значениями $\bar{x}$ и v. С повышением среднего арифметического вариационный коэффициент падает, а с его понижением, наоборот, возрастает. Это указывает на более дружное развитие и рост стимулированных растений не только по сравнению с подавленными, но и с контрольными. Подавление же увеличивает индивидуальную изменчивость и неоднородность.

Несколько подробнее можно остановиться еще на вопросе о повышении конечного урожая семян. Слабые дозы β-излучателей во всех вышеописанных опытах в той или иной степени повышали конечный урожай семян. Однако в разных случаях это, по-видимому, достигалось различными путями. В табл. 8 приведены (в пересчете на одно растение) вес надземной массы и семян, число бобов, число семян на 1 боб, абсолютный вес семян и вес семян в процентах от веса надземной массы («относительный урожай семян») конечного урожая из нескольких различных опытов с горохом. Отклонения (в процентах) всех этих признаков от контроля графически изображены на рис. 12. Внимательное рассмотрение табл. 8 и особенно рис. 12 показывает, что теоретически возможно повысить конечный урожай семян четырьмя путями: а) повышением веса семян пропорционально весу всей надземной массы; б) диспропорциональным повышением числа бобов на растение, в) повышением числа семян на один боб и г) повышением абсолютного веса семян.

Обычно все эти признаки в какой-то мере проявляются совместно; но в разных опытах тот или иной из них может проявляться сильнее. В большинстве случаев урожай семян, однако, оказывается повышенным главным образом за счет увеличения числа бобов на одно растение. Абсолютный вес семян (их величина) никогда не бывает сильно повышенным по сравнению с контролем.

В большинстве наших опытов определялся сухой вес органов, то есть вес сухой массы, выраженный в процентах к соответствующему сырому весу. Во всех случаях сухой вес стимулированных растений оказывается несколько повышенным, а угнетенных — несколько пониженным по сравнению с контролем. В качестве примера в табл. 9 приведен сухой вес надземной массы из опыта по замачиванию семян гороха в 6 различных концентрациях раствора β-излучателей и эквивалентных по дозам концентра-

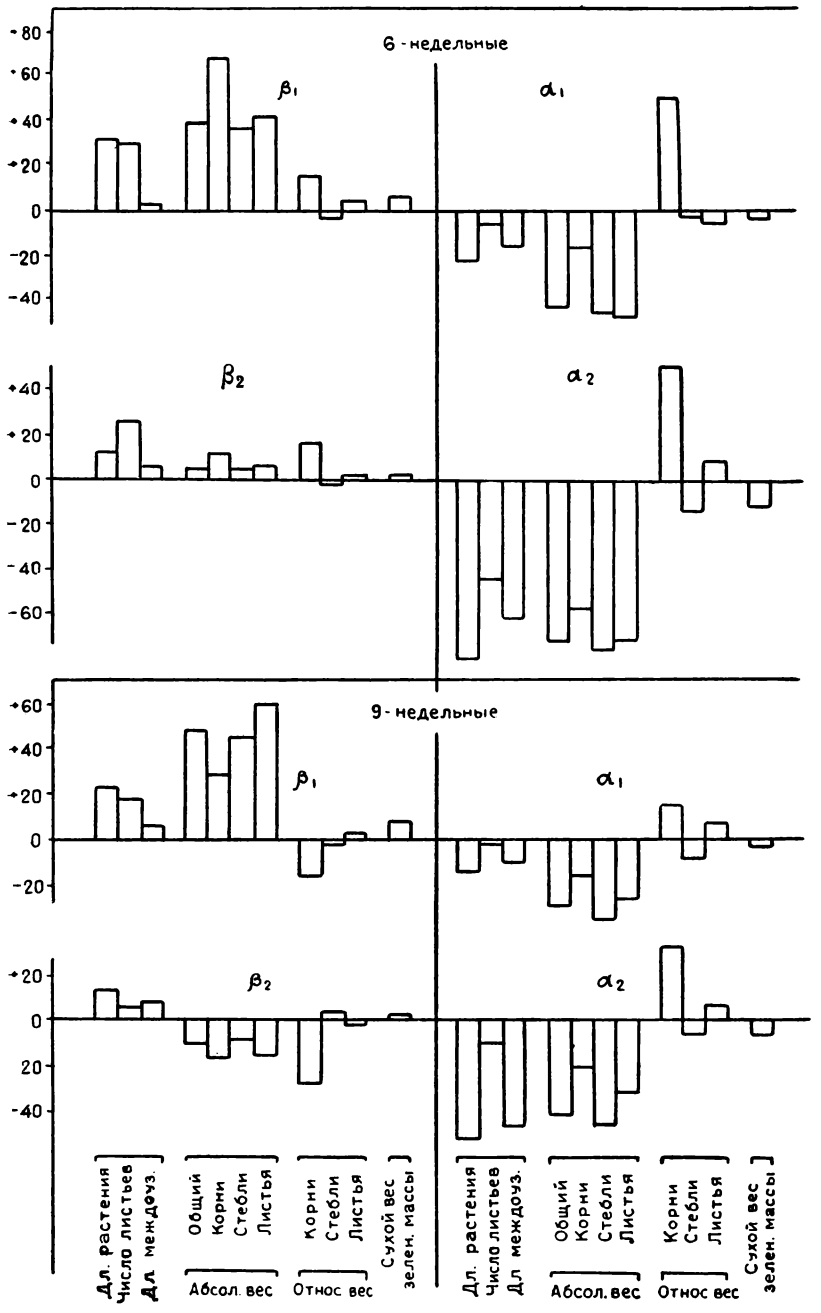


Рис. 10. Отклонения (в процентах от контроля) различных признаков 6-и 9-недельных растений гороха из опытов со слабыми и сильными концентрациями растворов смеси β - излучателей и радия.

α_1 — 0,025 mCu радия на 1 л раствора;
α_2 — 0,5 mCu радия на 1 л раствора;
β_1 — 0,5 mCu смеси β-излучателей на 1 л раствора;
β_2 — 10 mCu смеси β-излучателей на 1 л раствора.

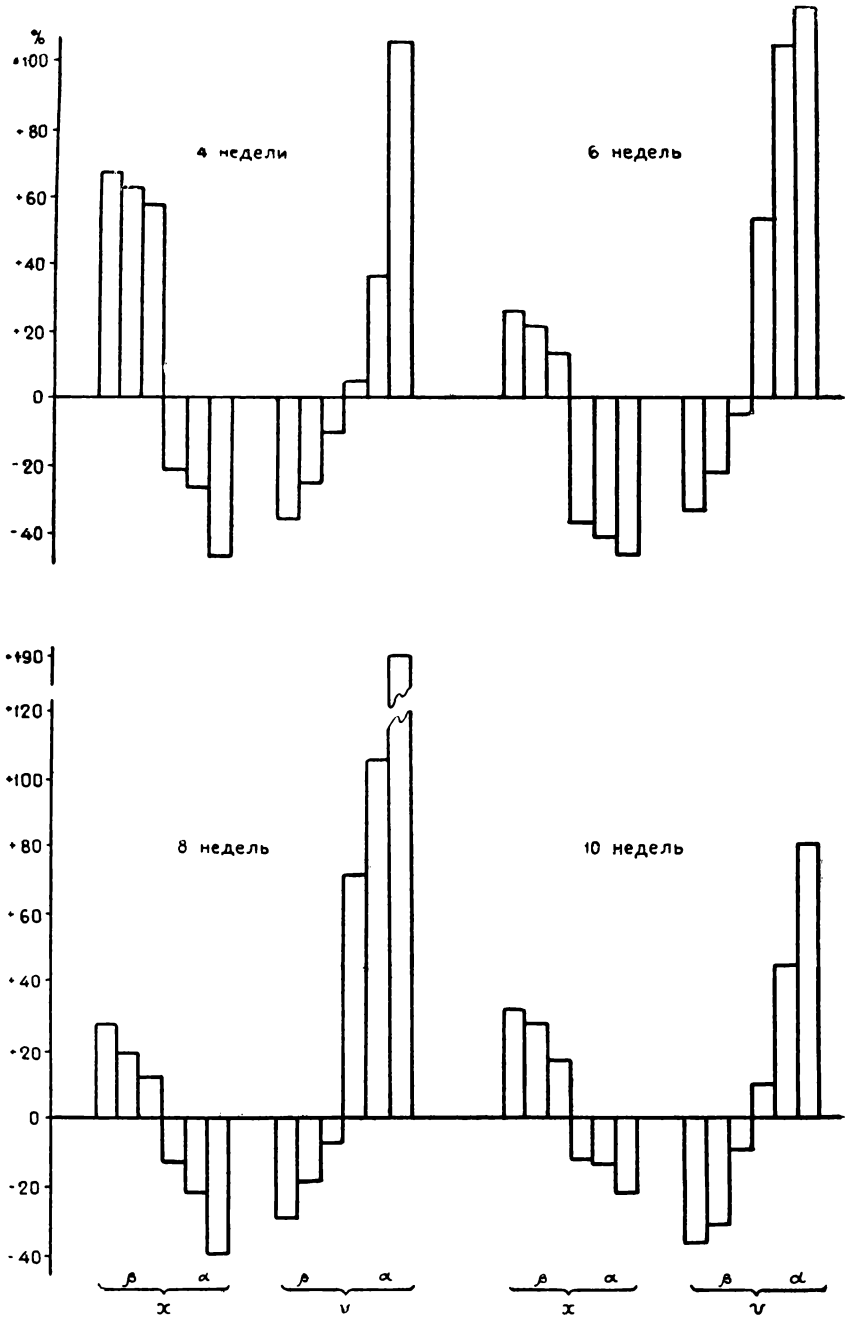


Рис. 11. Отклонения (в процентах от контроля) средних величин x и соответствующих вариационных коэффициентов v длины растений гороха 4,-6,-8- и 10-недельного возраста из опытов с тремя различными слабыми концентрациями растворов β-излучателей (β) и радия (α).

циях раствора радия. Из таблицы видно, что во всех вариантах, давших стимуляцию (см. также табл. 7), сухой вес растений несколько повышен, а вес угнетенных растений несколько понижен по сравнению с контролем. Повышение сухого веса обычно наблюдается в растительных тканях с более мелкими клетками и соответственно с большей относительной массой клеточных перегородок. Объяснение повышению сухого веса у стимулированных растений будет дано ниже.

В приведенных выше опытах было установлено, что α-частицы (при равных дозах) оказывают заметно большее подавляющее действие, чем β- и γ-излучения. Важнейшей отличительной особенностью α-частиц при прохож-

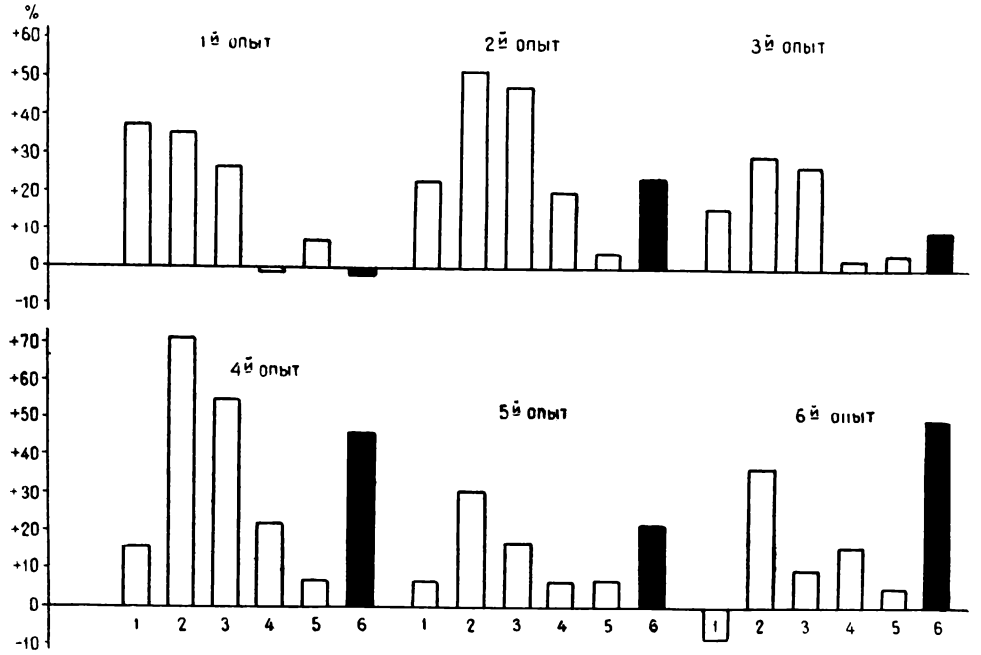


Рис. 12. Отклонения (в процентах от контроля) различных признаков конечного урожая гороха из различных опытов по предпосевному замачиванию семян в слабых концентрациях растворов β-излучателей.

1 — вес надземной массы; *2* — вес семян; *3* — число бобов; *4* — число семян на один боб; *5* — абсолютный вес семян; *6* — относительный урожай семян

дении их через вещество является чрезвычайно высокая линейная плотность ионизаций (густота ионизации) вдоль пути пробега частицы. На причинах влияния линейной плотности ионизации на биологический эффект ионизирующих излучений мы остановимся в разделе, посвященном теоретической интерпретации полученных результатов. Для экспериментальной проверки предположения о влиянии линейной плотности ионизаций нами были проведены опыты по замачиванию семян гороха в эквивалентных по дозам концентрациях жестких и весьма мягких β-излучателей. В качестве излучателей были взяты церий (со сравнительно жестким β-излучением) и прометий (с весьма мягким β-излучением). Оба эти элемента принадлежат к группе редких земель, обладают весьма близкими химическими свойствами и одинаковым типом распределения в организмах. Концентрации в 1 mCu на 1 л по β-излучению церия соответствует по физической дозе излучения концентрация примерно в 20 mCu на 1 л прометия и концентрация примерно в 2 mCu на 1 л употреблявшейся нами во всех прочих опытах смеси β-излучателей. В табл. 10 приведен результат одного из таких опытов. Из таблицы видно, что мягкие β-излучения подавляют развитие растений

Таблица 8

Основные признаки конечного урожая из опытов с горохом по замачиванию семян в растворе β-излучателей 0,5 mCu на 1 л

№ опыта	Надземная масса			Урожай семян			Число бобов			Число семян на 1 боб			Абсолютный вес семян			Относительный урожай семян		
	контроль, г	опыт, г	% к контролю	контроль, г	опыт, г	% к контролю	контроль	опыт	% к контролю	контроль	опыт	% к контролю	контроль, г	опыт, г	% к контролю	контроль	опыт	% к контролю
1	3,23	4,46	138	1,35	1,84	136	2,72	3,46	127	3,63	3,63	100	136	146	107	42	41	98
2	3,08	3,80	123	1,15	1,75	152	2,18	3,24	148	3,14	3,78	120	138	144	104	37	46	124
3	1,90	2,21	116	1,27	1,65	130	2,06	2,62	127	4,03	4,13	102	147	153	104	67	74	110
4	0,91	1,06	116	0,49	0,84	171	1,36	2,11	155	2,86	3,50	122	128	137	107	54	79	146
5	2,02	2,16	107	0,80	1,05	131	2,03	2,38	117	3,32	3,56	107	130	139	107	40	49	122
6	0,91	0,83	91	0,49	0,67	137	1,36	1,49	110	2,86	3,33	116	128	134	105	54	81	150

Примечание. Данные приведены в пересчете на одно растение и в процентах к контролю. Вес семян в графе «относительный урожай семян» дан в процентах к весу надземной массы.

Таблица 9

Сухой вес надземной массы растений гороха разных возрастов из опытов по замачиванию семян в 6 различных концентрациях смеси β-излучателей и эквивалентных по дозе излучения концентрациях радия

Вариант опыта	Смесь -излучателей						Радий					
	3-недельных	% к контролю	6-недельных	% к контролю	9-недельных	% к контролю	3-недельных	% к контролю	6-недельных	% к контролю	9-недельных	% к контролю
Контроль	24,50	100	27,48	100	34,08	100	24,50	100	27,48	100	34,08	100
1	26,52	108	29,39	107	35,71	105	24,02	98	27,42	100	33.50	98
2	26,80	109	29,71	108	36,95	107	23,77	97	26,57	99	32,92	97
3	26,28	107	28,52	103	36,17	106	24,49	100	27,19	99	34,13	100
4	25.58	104	27,75	101	34,35	101	22,18	91	24,65	90	31,29	92
5	25,12	102	27,53	100	34,34	101	—	—	23,63	86	32,99	97
6	24,33	99	27,46	100	33,82	99	—	—	—	—	—	—

Примечание. Концентрации β-излучателей составляли 0,25; 0,50; 1,0; 5,0; 10,0 и 20,0 mCu на 1 л. Концентрации радия — 0,0125; 0,0250; 0,050; 0,250 и 0,50 mCu на 1 л.

при таких дозах, при которых церий еще стимулирует развитие, а стимуляция более слабой дозой мягких β-излучений выражена заметно слабее, чем при применении эквивалентной дозы церия. В табл. 11 приведены усредненные для всех вегетативных признаков и выраженные в процентах к контролю результаты опытов по замачиванию семян гороха в 11 различных концентрациях раствора из смеси β-излучателей и в эквивалентных им по дозе излучения концентрациях церия, прометия и радия. На рис. 13 эти результаты представлены в виде кривых отклонения признаков (от контроля в процентах) для разных, эквивалентных по физическим дозам излучения концентраций смеси β-излучателей, церия, прометия и радия. Из этого рисунка ясно видно, что по своей эффективности излучатели располагаются в порядке: радий, прометий, смесь β-излучателей, церий. При рассмотрении

Таблица 10

Результаты опыта по замачиванию гороха в различных эквивалентных по дозам концентрациях церия и прометия

Концентрация излучателя, mCu на 1 л	Число растений	Длина растений		Средний вес корней		Надземная масса	
		см	%	г	%	г	%
ЦЕРИЙ (ЖЕСТКИЙ ИЗЛУЧАТЕЛЬ)							
Контроль	195	57,5	100	0,41	100	2,37	100
1	109	64,4	112	0,51	124	2,72	115
5	87	64,8	113	0,54	132	2,79	118
20	109	58,4	102	0,45	110	2,52	106
50	86	56,1	97	0,37	90	2,08	88
ПРОМЕТИЙ (МЯГКИЙ ИЗЛУЧАТЕЛЬ)							
20	113	62,1	108	0,46	112	2,58	109
100	85	56,6	98	0,40	98	2,33	98
400	109	46,2	80	0,27	66	1,76	74
000	61	38,1	66	0,19	46	1,30	55

Таблица 11

Вес корней и надземной массы (в процентах к контролю) из опытов по изучению действия смеси β-излучателей, церия, прометия и радия на горохе

Излучатель	Органы растений	Концентрации										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Смесь β-излучателей	Корни	135	150	145	138	130	110	100	96	83	58	41
	Надземная масса	131	142	125	122	115	99	92	90	81	52	43
	Среднее . . .	133	146	130	125	122	105	96	93	82	55	42
Ce	Корни	—	—	—	125	132	122	107	104	88	55	44
	Надземная масса	—	—	—	116	122	118	110	104	88	61	50
	Среднее . . .	—	—	—	121	127	120	108	104	88	58	47
Pm	Корни	—	—	—	111	—	98	—	66	46	—	—
	Надземная масса	—	—	—	109	—	98	—	74	50	—	—
	Среднее . . .	—	—	—	110	—	98	—	71	48	—	—
Ra	Корни	81	74	65	—	55	33	0	—	—	—	—
	Надземная масса	71	66	55	—	40	15	0	—	—	—	—
	Среднее	76	70	60	—	47	24	0	—	—	—	—

Примечание. В одних и тех же колонках помещены цифры для эквивалентных по дозе концентраций разных излучателей. Номера концентраций по порядку соответствуют для смеси β-излучателей концентрациям: 0,25; 0,5; 1; 2; 5; 10; 20; 50; 100; 200 и 400 mCu на 1 л. Для концентрации смеси β-излучателей 10 mCu на 1 л эквивалентными по физической дозе являются концентрации 5 mCu на 1 л церия, 100 mCu на 1 л прометия и 0,5 mCu на 1 л радия.

этого рисунка следует иметь в виду, что дозы на оси абсцисс отложены в логарифмическом масштабе.

Во всех приведенных выше опытах методика воздействия состояла в замачивании семян в растворах излучателей.

Во введении уже упоминалось, что около 20 лет тому назад советскими ботаниками (см. Бреславец, 1946) были получены положительные результаты по стимуляции растений при облучении семян рентгеновскими лучами. Нами также проводился ряд опытов главным образом по облучению семян гороха и пшеницы извне рентгеновскими или γ-лучами. Большинство этих

опытов было посвящено специальным вопросам, часть которых будет обсуждаться ниже.

В табл. 12 приведены результаты нескольких опытов на горохе, подвергнутом слабым дозам облучения. Приведенные в этой таблице опыты вполне подтверждают результаты А. И. Атабековой, А. С. Афанасьевой, Л. П. Бреславец и В. П. Чехова о том, что облучение слабыми дозами рентгеновских

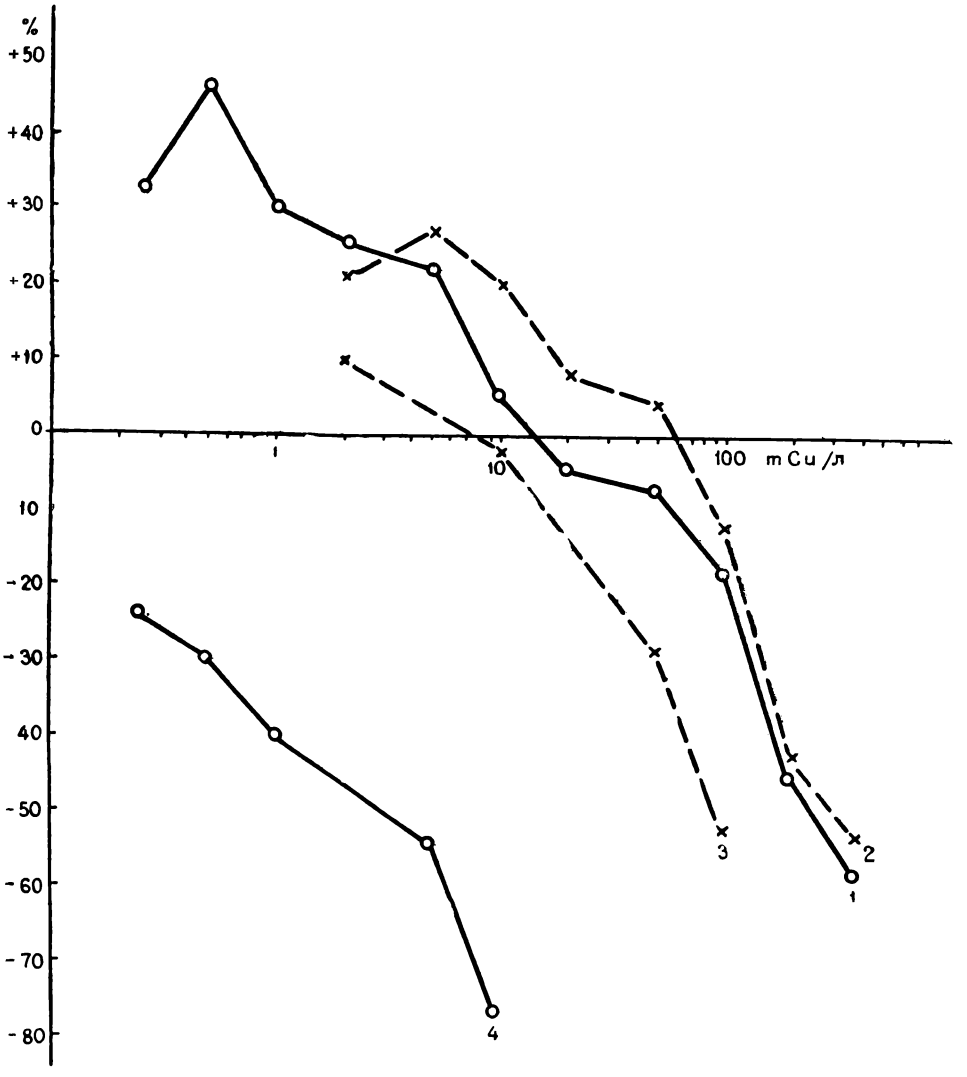


Рис. 13. Кривые зависимости эффекта от концентраций растворов различных излучателей в опытах с горохом.

Даны отклонения (в процентах от контроля), усредненные по всем учтенным признакам (вес корней, стеблей и листьев) из всех опытов. Концентрации смеси β-излучателей нанесены на абсциссе в логарифмическом масштабе в mCu на 1 л по β-излучению (*кривая 1*). Остальные излучатели брались в концентрациях, эквивалентных по дозам излучения: 0,5 mCu на 1 л церия (*кривая 2*); 10 mCu на 1 л прометия (*кривая 3*); 0,05 mCu на 1 л радия (*кривая 4*).

или γ-лучей сухих или набухших семян вызывает некоторое увеличение урожая массы как вегетативных, так и генеративных органов растений. Следует отметить, что и в этих опытах стимулированные растения давали некоторое повышение сухого веса.

Наконец, в опытах, специально посвященных вопросу о воздействии излучений на формирование растительных, почвенных и пресноводных био-

Таблица 12

Результаты опытов по облучению рентгеновскими и γ-лучами замоченных семян гороха

Вид излучения	Доза, г	Вариант опыта	Число растений	Средний вес надземной массы		Среднее число цветов		Вес семян на одно растение	
				г	%	г	%	г	%
Рентгеновские лучи	250	Контроль	214	70	100	1,46	100	—	—
		Опыт	82	81	116	1,90	130	—	—
γ-лучи	150	Контроль	726	5,48	100	—	—	2,64	100
		Опыт	800	6,80	124	—	—	3,97	150
γ-лучи	250	Контроль	160	7,52	100	—	—	5,89	100
		Опыт	177	7,06	94	—	—	7,15	122

Таблица 13

Влияние внесения β-излучателей в почву на сообщества 15 видов культурных растений

Радиоактивность, mCu на 1 м² почвы	Промежуточная уборка				Конечная уборка	
	Число растений	% к контролю	Общий вес		Общий вес	
				% к контролю		% к контролю
Контроль № 1	2107	100	4516	100	7885	100
1	2226	105	7630	169	9140	116
5	2173	103	7106	157	10945	140
Контроль № 2	2418	100	6989	100	8530	100
25	2029	84	6493	93	8050	95
50	1784	74	5708	82	7915	93
100	1837	76	5350	76	7545	88

ценозов[1], определялась общая биомасса сообщества из 15 видов различных культурных растений в 6 различных вариантах, отличавшихся концентрацией смеси β-излучателей в почве. Данные о биомассе этих сообществ в период их наибольшего развития и в конце вегетации приведены в табл. 13. Из этой таблицы видно, что и в данном случае слабые концентрации β-излучателей, содержащихся в почве, вызывают ясно выраженную стимуляцию общей биомассы растительного сообщества.

Результаты всех вышеописанных опытов можно подытожить следующим образом. Замачивание семян в слабых концентрациях раствора β- и γ-излучателей, а также облучение слабыми дозами рентгеновских и γ-лучей, как правило, вызывает некоторую стимуляцию развития растений, выражающуюся в несколько более раннем цветении и созревании, увеличении вегетативной массы на всех стадиях развития и повышении конечного урожая надземной массы и семян по сравнению с контролем. У стимулированных растений несколько повышается сухой вес органов. С повышением концентраций раствора или доз облучения стимуляция прекращается и переходит в постепенно прогрессирующее с дозой угнетение, кончающееся при достаточно высоких дозах летальным исходом. Угнетенные растения дают обычно некоторое понижение сухого веса. Применение α-частиц, даже

[1] Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. А. Порядкова, Е. Н. Сокурова, Е. А. Тимофеева-Ресовская. Работы по экспериментальной биогеоценологии. I. Влияние излучателей на биомассу и структуру наземных, почвенных и пресноводных биоценозов. Статья в настоящем сборнике.

в очень слабых концентрациях, обычно не дает заметной стимуляции, а угнетение и летальный эффект наступают при значительно меньших (по сравнению с β-и γ-излучениями) дозах. Весьма мягкие β-излучатели в отношении стимуляции оказываются менее эффективными, а в отношении угнетения более эффективными, чем жесткие β-излучатели. Сравнение действия жестких β-излучений, мягких β-излучений и α-частиц указывает на существенное значение в общем радиобиологическом эффекте линейной плотности ионизации вдоль пути пробега частицы в веществе. Наконец, следует подчеркнуть, что принципиально совершенно сходные результаты (стимуляция слабыми дозами, переходящая с повышением доз в угнетение) получаются не только при замачивании семян в растворах излучателей, но и при облучении семян извне рентгеновскими или γ-лучами, а также при внесении излучателей в почву.

Опыты с элодеей, перифитоном и бактериями

Выше нами описаны результаты основных опытов, проводившихся на нескольких видах культурных растений. Помимо этого, аналогичные опыты, частично преследовавшие совершенно иные цели, проводились и на других объектах. Ниже будут приведены результаты некоторых из этих опытов, проводившихся на элодее, пресноводном перифитоне и на бактериях.

Верхушечные отрезки элодеи определенной длины и веса облучались γ-лучами Co^{60} дозами 75, 300, 700, 1000, 4000, 16000 и 64000 r. Облученные и контрольные растения затем содержались в оранжерее в одинаковых сосудах с водой и через 2 месяца вновь промерялись и взвешивались. За это время большинство отрезков пускало корневые нити, которые также подсчитывались и взвешивались. Общая длина и общий вес всех отрезков растений, а также число и вес корневых нитей усреднялись из всех повторностей на один сосуд и для каждого варианта выражались в процентах к контролю. Результаты этих опытов приведены в табл. 14. Из таблицы видно, что слабые дозы (75—300 r) дали стимуляцию всех изученных признаков, доза в 700 r слегка подавляет общую массу растений, но дает еще небольшую стимуляцию роста корней; начиная же с дозы в 1000 r наблюдается прогрессирующее подавление общей массы растений и полное прекращение образования корневых нитей. На элодее, таким образом, были получены результаты, принципиально совершенно сходные с результатами, полученными на культурных растениях.

В ряде опытов, главной целью которых было изучение коэффициентов накопления различными пресноводными организмами излучателей, растворенных в воде, определялся прирост перифитона (обрастание подводных поверхностей, в основном, водорослями) в сосудах с озерной водой и в таких же сосудах с той же водой, но содержащей в разных концентрациях вышеописанную смесь из нескольких β-излучателей. Было проведено несколько опытов с перифитоном при различных концентрациях излучателей — примерно в пределах от 3 до 600 mCu на 1 л воды. Все варианты опыта (контроль и несколько различных концентраций β-излучателей) ставились обычно в 10 повторностях, и все сосуды (емкостью в 3 л) располагались на одном и том же стеллаже оранжереи, находясь, таким образом, в совершенно одинаковых условиях температуры, освещения и влажности. Каждый опыт продолжался несколько месяцев, после чего вся масса развивавшегося перифитона извлекалась из каждой банки и взвешивалась. Усредненная из всех повторностей масса перифитона в каждом варианте выражалась в процентах к контролю.

В табл. 15 приведены такие усредненные результаты из двух опытов с перифитоном. Данные этой таблицы показывают, что все употреблявшиеся

Таблица 14

Результаты опыта по облучению элодеи γ-лучами Co^{60} (по неопубликованным данным Е. А. Тимофеевой-Ресовской)

Дозы, r	Длина растений	Вес растений	Вес корневых нитей
Контроль	100	100	100
75	136	129	304
300	121	122	250
700	87	97	115
1000	66	76	1
4000	58	65	0
16000	53	57	0
64000	47	55	0

Примечание. Цифры представлены в % к контролю и даны на основании 2 опытов из 8 повторностей, каждый из которых длился 2 месяца.

Таблица 15

Влияние внесенной в воду смеси β-излучателей на прирост массы перифитона (по не опубликованным данным Е. А. Тимофеевой-Ресовской)

Год	Концентрация излучателя, mcu на 1 л	Сырой вес		Сухой вес	
			% к контролю		% к контролю
1953	Контроль	4,50	100	0,40	100
	3	21,30	457	1,75	433
	600	40,70	905	4,05	1010
1954	Контроль	28,44	100	6,08	100
	50	60,33	210	8,78	144
	100	83,77	300	12,67	208

Таблица 1

Результаты опытов по выращиванию клубеньковых бактерий в жидких культурах, содержащих эквивалентные по дозам излучения количества растворов смеси излучателей (по неопубликованным данным Е. Н. Сокуровой, 1951)

Время культивирования в сутках	Бактериальная масса, % к контролю		
	Раствор из смеси β-излучателей (5 mCu на 1 л)	Раствор радия (0,25 mCu на 1 л)	Раствор полония (0,83 mCu на 1 л)
1	108	98	48
2	185	110	—
5	—	82	16
11	149	85	32
16	120	79	8
21	133	112	6

концентрации β-излучателей вызывают весьма заметную стимуляцию подводного обрастания: в разных вариантах масса перифитона к концу опыта составляла примерно 200—800% от контроля. Следует заметить, что организмы перифитона забирали и концентрировали в своей массе значительную часть излучателей, содержавшихся в воде, и к концу опыта концентрация радиоактивности в сухом веществе перифитона в тысячи раз превышала кон-

Таблица 17

Влияние излучателей на число бактериальных клеток из опыта, поставленного по схеме производственного получения нитрагина (по неопубликованным данным Е. Н. Сокуровой).

Стадии культивирования бактерий		
В колбах с раствором смеси β-излучателей	В бутылях с неактивной питательной средой	В почве без радиоактивности
116	158	196

Примечание. Бактерии культивировались в течение 4 дней на жидкой среде в колбах, содержавших смесь β-излучателей, концентрацией 5 mCu на 1 л, затем на 10 дней переносились в бутылки с жидкой средой не содержавшей радиоактивности, и, наконец, на 12 дней — в обычную почву. Приводится число бактериальных клеток, выраженное в процентах к контролю.

центрацию активности в воде. Таким образом, слабые концентрации β-излучателей в воде оказывают ясно выраженное стимулирующее действие на организмы перифитона.

Исходя из отмеченной выше чрезвычайно сильной стимуляции корневых клубеньков в наших основных опытах с горохом, мы начали серию опытов на бактериях. Прежде всего были поставлены опыты на чистых культурах клубеньковых бактерий гороха для выяснения влияния разных концентраций излучателей, вносимых в твердую или жидкую питательную среду, на рост и размножение клубеньковых бактерий. В табл. 16 приведены результаты опытов с внесением в жидкую питательную среду эквивалентных по дозам излучения концентраций смеси β-излучателей, радия и полония. Как видно из таблицы, слабые концентрации β-излучателей вызывают заметную стимуляцию, выражающуюся в увеличении общей массы бактерий. Как и у высших растений, эквивалентная по дозе концентрация чистого α-излучателя полония вызывает заметное угнетение и подавление роста культур, а смешанный излучатель радий занимает промежуточное положение. В табл. 17 приведены результаты опытов с клубеньковыми бактериями в жидких питательных средах, проведенных по той же схеме, что и при производстве нитрагина. В небольших сосудах бактерии стимулировались слабыми концентрациями β-излучателей, затем переносились в крупные сосуды с обычной питательной средой и, наконец, в сосуды с почвой. Приведенные в табл. 17 результаты показывают, что стимулирующее действие β-излучателей сохраняется вплоть до перенесения бактерий в почву после прохождения через неактивную питательную среду. Это последействие оказывается даже несколько выше, чем первоначальный непосредственный эффект излучателей. В ряде дальнейших опытов (Сокурова, 1951) было установлено, что при повышении концентрации β-излучателей (более 5 mCu на 1 л) стимуляция переходит в прогрессирующее угнетение бактерий, причем практически летальная доза достигается при применении α-излучателей (так же, как и у растений) значительно раньше. Установление, помимо веса бактериальной массы, числа бактериальных клеток и их средней длины в разных вариантах опытов показало, что стимуляция бактериальных культур слабыми дозами β-излучателей выражается, в основном, в повышении темпов деления, ведущего к весьма заметному увеличению числа клеток и некоторому уменьшению средней длины по сравнению с контролем. В угнетенных культурах наблюдается обратная картина, то есть замедление темпа клеточных делений, ведущее к уменьшению числа бактериальных клеток и некоторому увеличению их средней длины. Облучение клубень-

ковых бактерий и азотобактера извне γ-лучами Co^{60} показало, что и в этом случае более слабые дозы (100—5000 r) вызывают стимуляцию, а более сильные (10000—100000 r) прогрессирующее угнетение роста культур; при этом прежде всего угнетается (а при очень высоких дозах почти полностью подавляется) клеточное деление и лишь затем, с дальнейшим повышением доз,— физиологические процессы (дыхание, азотфиксация, интенсивность общего обмена, синтез белков и т. д.).

Общие суммарные результаты всех опытов по изучению влияния различных концентраций β-излучателей на биомассу культур азотобактера и клубеньковых бактерий гороха графически изображены на рис. 14. Кривые

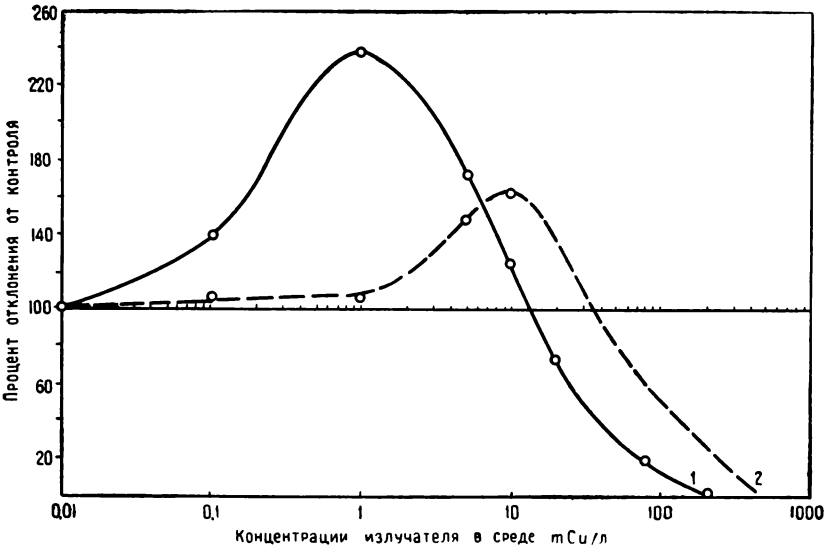


Рис. 14. Отклонение (в процентах от контроля) общей массы клубеньковых бактерий и азотобактера в среднем по всем опытам при различных концентрациях смеси β-излучателей в питательной среде (жидкие культуры). *1* — азотобактер; *2* — клубеньковые бактерии (по неопубликованным данным Е. Н. Сокуровой, 1951 — 1953).

ясно показывают стимуляцию биомассы при слабых концентрациях, переходящую с повышением концентрации в угнетение и почти полное прекращение прироста. Кроме того, из этого же рисунка видно, что клубеньковые бактерии обладают по сравнению с азотобактером более высокой радиорезистентностью. На рис. 15 показано действие эквивалентных по физическим дозам излучения концентраций α- и β-излучателей на биомассу культур азотобактера. При слабых концентрациях β-излучателей наблюдается ясно выраженная стимуляция, постепенно с повышением концентраций переходящая в угнетение; α-излучатели при всех (эквивалентных по дозам излучения) концентрациях вызывают прогрессирующее с дозой угнетение. Наконец, была изучена общая масса бактериальной флоры в одинаковых почвах, не содержащих радиоактивности и содержащих в разных слабых концентрациях (примерно от 4 до 400 mCu на 1 кг) упоминавшуюся выше смесь β-излучателей. Из приведенных в табл. 18 результатов этого опыта видно, что слабые концентрации β-излучателей вызывают заметное повышение общей массы бактериальной флоры почвы.

Таким образом, полученные нами в опытах на культурных растениях результаты, выражающиеся в стимуляции роста и развития организмов при облучении слабыми дозами β- и γ-излучателей и в угнетении

Таблица 18

Общее количество бактерий в почвах с различными количествами раствора смеси β-излучателей*

(по неопубликованным данным Е. Н. Сокуровой)

Радиоактивность, m Cu на 1 м² почвы	Время после внесения раствора излучателей (в месяцах)											
	1		1,5		2		3		4		В среднем	
	тыс/г	% к контролю	тыс/г	% к контролю	тыс/г	% к контролю	тыс/г	% к контролю	тыс/г	% к контролю	тыс/г	% к контролю
Контроль	885	100	515	100	1485	100	793	100	454	100	827	100
1	703	79	890	173	1754	118	1771	223	800	176	1184	143
5	898	101	1320	258	2757	187	919	116	1276	283	1437	174
25	802	91	1474	286	858	58	1254	158	515	113	980	118
50	581	66	585	116	1932	130	858	108	678	150	927	112
100	335	38	551	109	2124	143	826	104	576	127	882	107

*) Абсолютные цифры даны в тысячах бактерий на 1 г сухой почвы.

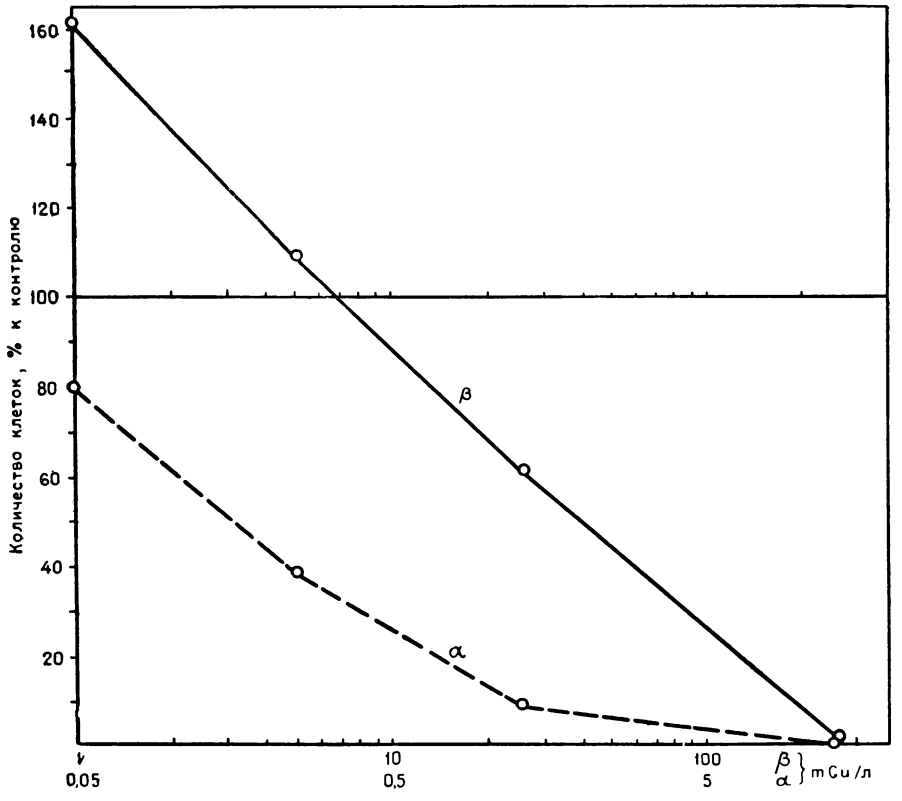


Рис. 15. Сравнение действия эквивалентных по физическим дозам излучения концентраций α- и β-излучателей на азотобактер.

Количество клеток за первые трое суток культивирования на агаровых средах (по неопубликованным данным Е. Н. Сокуровой, 1954).

более сильными дозами тех же излучений, а особенно α-частицами, подтверждаются рядом разнородных опытов на различных объектах от бактерий до высших растений.

Специальные опыты

В данном разделе кратко описаны результаты некоторых специальных опытов, ставившихся нами для разрешения тех или иных частных вопросов, а также некоторых опытов, в основном посвященных другим проблемам. Ниже будут приведены результаты опытов по облучению семян гороха в сухом и замоченном состоянии и во время прорастания, по изучению влияния фактора времени при облучении семян гороха и пшеницы на разных стадиях замачивания, а также некоторых специальных опытов по облучению и различным способам дальнейшего выращивания пшеницы и гороха и по комбинированному действию облучения и химических веществ на пшеницу.

Таблица 19

Результаты уборки гороха (в фазе цветения) из опыта по облучению сухих, набухших и проросших семян рентгеновскими лучами

Дозы, г	При облучении сухих семян				При облучении набухших семян				При облучении проросших семян			
	Надземная масса		Число цветов	% к контролю	Надземная масса		Число цветов	% к контролю	Надземная масса		Число цветов	% к контролю
	г	% к контролю			г	% к контролю			г	% к контролю		
Контроль	70	100	1,46	100	70	100	1,46	100	70	100	1,46	100
100	—	—	—	—	76	108	1,83	125	61	87	1,93	132
250	—	—	—	—	81	116	1,90	130	58	83	0,82	56
500	83	118	1,57	108	70	100	1,68	115	35	50	0,21	14
1000	76	108	1,44	97	63	90	1,33	91	0	0	0	0
5000	76	108	2,24	151	65	93	0,25	17	0	0	0	0
10000	76	108	1,91	130	—	—	—	—	—	—	—	—
20000	62	88	1,53	105	—	—	—	—	—	—	—	—

В табл. 19 приведены результаты опытов по облучению сухих, замоченных и проросших семян гороха рентгеновскими лучами. В соответствии с данными, полученными разными авторами на различных объектах, наиболее резистентными оказались покоящиеся семена; при облучении замоченных семян для получения того же эффекта требуются значительно меньшие дозы. Проростки оказываются еще менее радиорезистентными, причем стимуляции у них не было получено даже при самых низких применявшихся нами дозах (100 r).

В табл. 20 и 21 приведены результаты опытов по различному облучению γ-лучами Co^{60} семян гороха и пшеницы на разных стадиях замачивания. Эти опыты ставились по следующей схеме: были взяты две дозы облучения — слабая (150—250 r) и сильная (5000—6000 r), обе дозы применялись с разной мощностью, при экспозиции 0,5 часа, 6 часов и 24 часа. Семена облучались во время 24-часового замачивания, причем длинная экспозиция (24 часа) давалась в течение всего срока замачивания, а экспозиции в 0,5 часа и 6 часов давались либо в начале, либо в конце замачивания. Облученные семена проращивались в чашках Петри и высевались в открытом грунте на маленьких делянках в 6 повторностях. Опыты на горохе проводились дважды в течение двух последующих сезонов, а на пшенице лишь во второй сезон. Из результатов, приведенных в табл. 20, видно, что у гороха как стимулирующее действие слабой дозы, так и подавляющее действие сильной наиболее резко выражено в одних и тех же вариантах: при длительном облучении (24 часа) в течение всего времени замачивания и при коротком об-

Таблица 20

Результаты уборки урожая гороха из опыта по облучению семян γ-лучами Co^{60} на разных стадиях их 24-часового набухания

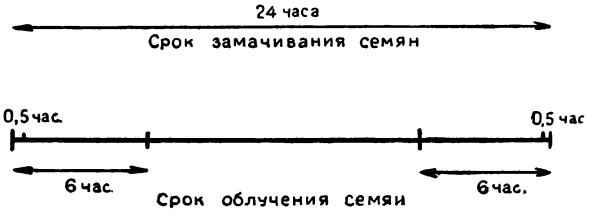
Продолжительность облучения в часах	Время облучения	Вес зерна на 1 растение, г							
		1951 г.				1952 г.			
		Слабая доза 250 г	% к контролю	Сильная доза 5000 г	% к контролю	Слабая доза 150 г	% к контролю	Сильная доза 5000 г	% к контролю
Контроль		5,89	100	5,64	100	2,64	100	2,64	100
24	В течение всего замачивания	7,15	122	4,34	77	3,97	150	2,08	79
6	В начале замачивания	5,93	101	6,28	111	3,47	181	2,46	98
6	В конце замачивания	6,85	116	4,53	80	3,68	139	2,26	86
0,5	В начале замачивания	5,99	102	5,93	105	3,24	123	2,51	95
0,5	В конце замачивания	6,65	113	5,08	90	3,60	136	2,01	76

Таблица 21

Результаты уборки урожая пшеницы из опыта по облучению семян γ-лучами Co^{60} на разных стадиях их 24-часового замачивания

Продолжительность облучения в часах	Время облучения	Доза облучения 6000 г				Доза облучения 250 г			
		Вес соломы		Вес зерна		Вес соломы		Вес зерна	
		г	% к контролю	г	% к контролю	г	% к контролю	г	% к контролю
Контроль		519	100	329	100	516	100	329	100
24	В течение всего замачивания	397	77	250	76	565	107	369	112
6	В начале замачивания	417	81	266	81	505	97	322	98
6	В конце замачивания	335	65	192	58	523	101	348	106
0,5	В начале замачивания	481	93	310	94	489	95	316	96
0,5	В конце замачивания	282	55	170	52	498	96	356	109

лучении в конце замачивания. При этом в опытах обоих сезонов получены принципиально совершенно одинаковые результаты. Данные, приведенные в табл. 21, показывают, что в опыте на пшенице были получены аналогичные результаты, отличающиеся лишь меньшей выраженностью стимулирующего эффекта слабой дозы (по-видимому, для большинства злаков ярко выраженная стимуляция вызывается несколько более высокими дозами). Полный параллелизм результатов, полученных в обоих опытах на горохе и в опыте на пшенице, особенно ясно виден на рис. 16. Эти опыты, с одной стороны, подтвердили меньшую радиорезистентность семян в стадии пол-



Срок облучения	Сильная доза (5000 - 6000 г)			Слабая доза (200 г)	
	Горох	Пшеница	Цитологические ненормальности	Горох	Пшеница
24 час.	— — —	— — —	— — —	+ + +	+ + +
Первые 6 час.	—	— —	—	+	+
Последние 6 час.	— —	— — —	— — —	+ + +	+ +
Первые 0,5 час	—	—	—	+	+
Последние 0,5 час	— — —	— — —	— — —	+ + +	+ +

Рис. 16. Схема постановки опытов *(верхний график)* и основных данных степени положительного (+)и отрицательного (—)воздействия слабой и сильной доз γ-лучей, примененных в разные сроки замачивания семян, на конечный урожай *(нижний график)*.

ного набухания; с другой же стороны, что является особенно интересным, показали полный параллелизм в распределении по вариантам стимулирующего действия слабой и угнетающего действия сильной доз. Наконец, весьма интересно то обстоятельство, что наибольший эффект сильные дозы дали при самой длительной экспозиции (24 часа). Обычно же наблюдается обратная картина: при одинаковых общих дозах облучение с меньшей мощностью вызывает меньший эффект (обычный тип влияния фактора времени). Здесь мы имеем случай своеобразного обратного действия фактора времени. Этот любопытный феномен был проверен и подтвержден в нескольких опытах на пшенице, а весьма ясное объяснение получил в результате цитологического анализа соответствующего материала, описанного в следующем разделе.

Были поставлены специальные обширные опыты с пшеницей. В табл. 22 приведены результаты опытов по облучению пшеницы тремя различными дозами (2500, 5000 и 10000 r) с разной мощностью дозы на разных стадиях 24-часового замачивания (при экспозиции 0,5 часа в начале, середине

Таблица 22

Результаты опытов по облучению семян пшеницы различными дозами на разных стадиях их 24-часового замачивания (приводится вес надземной массы 4-недельных растений в процентах к контролю)

Продолжительность облучения в часах	Время облучения	Невыдержанные семена			Выдержанные семена		
		2500 г	5000 г	10000 г	2500 г	5000 г	10000 г
0,5	В начале замачивания	94	100	86	100	103	92
	В середине замачивания . . .	94	103	80	100	105	92
	В конце замачивания	21	4	4	43	5	3
12	В первой половине замачивания	94	100	80	97	108	89
	Во второй половине замачивания	54	5	4	83	6	4

или в конце замачивания и при экспозиции 12 часов в течение первой или второй половины замачивания). Часть облученных семян после 24-часового замачивания проращивалась и высевалась, а другая часть высушивалась и выдерживалась в течение месяца. Для того, чтобы высеянные культуры развивались при одинаковых условиях, облучение семян, выдерживавшихся перед посевом в сухом виде, производилось на месяц раньше, чем облучение семян, высевавшихся непосредственно после облучения. Из таблицы видно, что облучение в конце замачивания вызывает значительно больший эффект, чем в начале. Кроме того, выдерживание семян в сухом виде в течение месяца после облучения заметно снижает эффект подавления роста при воздействии более слабой дозой в конце замачивания и становится не эффективным при более сильных дозах. Такое снижение эффекта возможно объяснить гибелью наиболее пораженных клеток перед прорастанием выдержанных семян. Для проверки этого предположения были поставлены аналогичные опыты, которые дали принципиально такие же результаты.

В ряде опытов, из которых мы остановимся лишь на двух, была изучена зависимость эффекта облучения семян различными дозами γ-лучей от условий последующего выращивания проростков гороха (на свету и в темноте). Результаты этих опытов приведены в табл. 23 и на рис. 17. Из данных таблицы и рисунка видно, что при проращивании гороха на свету сильные дозы облучения меньше подавляют рост, а слабые вызывают весьма ясно выраженную стимуляцию, почти отсутствующую на проростках гороха, развивающегося в темноте. В данном случае по отношению к действию ионизирующих излучений обнаружено явление, аналогичное так называемой фотореактивации, хорошо известной из опытов с ультрафиолетовыми лучами.

В не законченных еще опытах намечается влияние того или иного сезона на степень стимулирующего или подавляющего действия определенных доз γ-излучения на горох, в частности, уже намечается усиление эффекта подавления в условиях короткого дня.

Наконец, было изучено совместное действие облучения семян пшеницы сильной дозой γ-лучей при замачивании их в воде или в растворах гликоколла, цистеина, дрожжевого экстракта, хлористого марганца и смеси двух последних. Результаты этих опытов приведены в табл. 24 и на рис. 18. Гликоколл не оказывает никакого действия на подавляющий эффект силь-

ной дозы γ-лучей, а цистеин его несколько усиливает, дрожжевой экстракт и хлористый марганец заметно снижают угнетающее действие лучей. При этом особенно интересно то, что действие хлористого марганца и дрожжевого экстракта проявляется по-разному: хлористый марганец в основном действует на вегетативные, а дрожжевой экстракт на генеративные органы растения, смесь же этих веществ, как и следовало ожидать, в несколько ослабленной форме действует на обе группы признаков. В дальнейших опы-

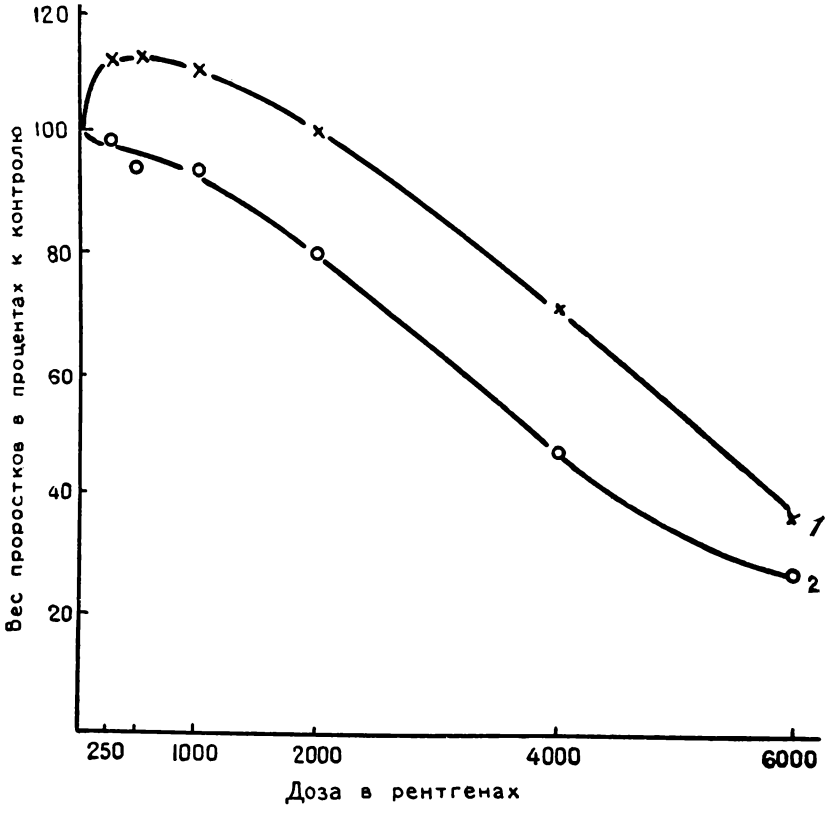


Рис. 17. Кривые эффекта дозы, полученные при облучении набухших семян гороха и дальнейшем проращивании их в течение 7 дней на свету *(1)* и в темноте *(2)*.

тах необходимо будет подыскать вещества, усиливающие стимулирующий эффект слабых доз облучения. Приведенные результаты указывают на принципиальную возможность такой комбинации.

В этом разделе, на первый взгляд, совершенно не связанном по содержанию с основной темой работы, были приведены отдельные выборки из опытов, посвященных различным специальным вопросам. Задачей данной выборки было показать, что на количественный эффект стимулирующего действия слабых доз и подавляющего действия сильных доз оказывают влияние как различные физиологические состояния облучаемого объекта, так и разные посторонние факторы, сопутствующие облучению. Взаимодействие облучения с различными другими условиями и факторами может в дальнейшем составить особую большую область специальных исследований.

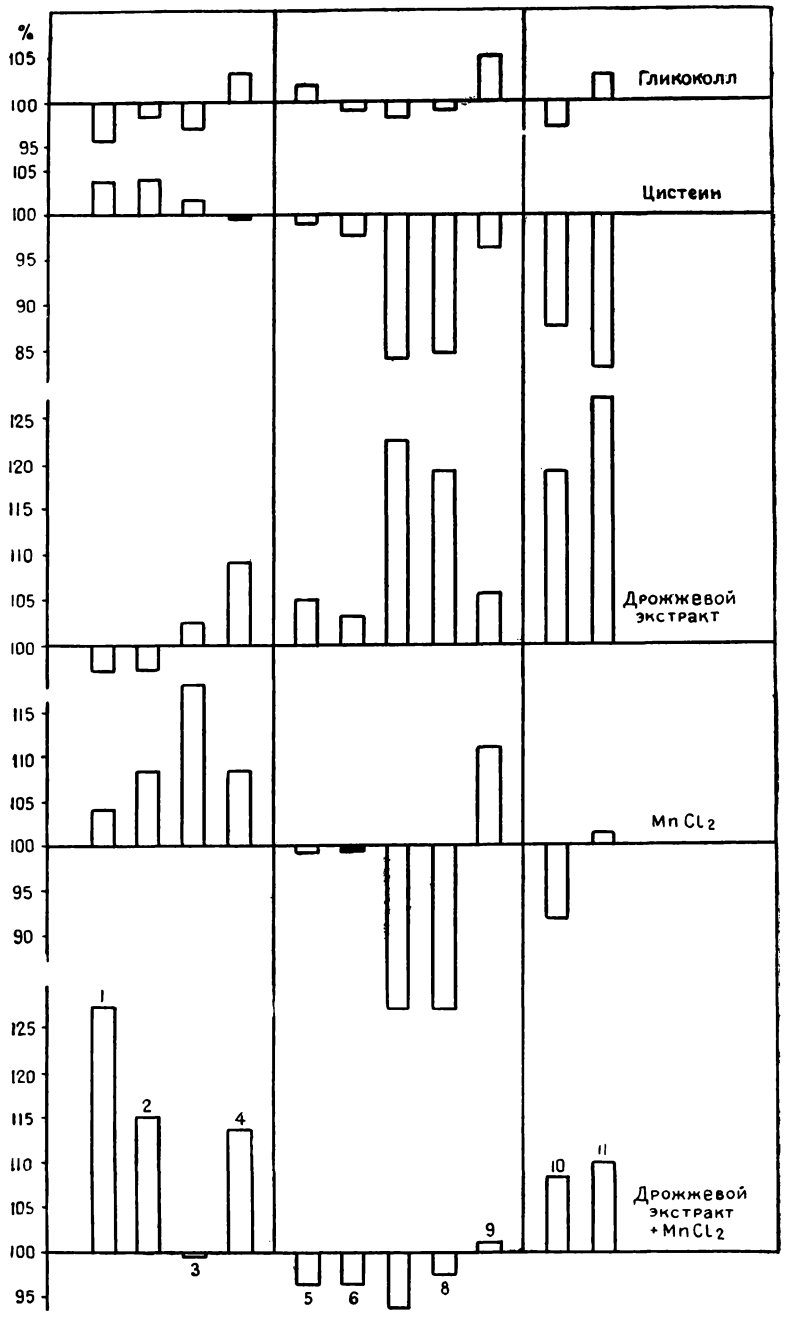


Рис. 18. Отклонения (в процентах от контроля) результатов биологического анализа растений пшеницы из опытов по воздействию на семена растворами гликоколла, цистеина, дрожжевого экстракта, хлористого марганца и смеси двух последних при одновременном облучении семян γ-лучами дозой 10000 г.

1 — общее число стеблей; *2* — число продуктивных стеблей; *3* — средняя длина растения; 4 — вес соломы; *5* — средняя длина колоса; *6* — число колосков на один колос; *7* — число зерен на один колос; *8* — выполненность; *9* — абсолютный вес семян; *10* — число зерен на одно растение; *11* — вес зерен на одно растение.

Таблица 23

Результаты опытов по облучению набухших семян гороха γ-лучами и выращиванию проростков в течение недели в темноте и на свету

Доза, г	1-й опыт (апрель-май)				2-й опыт (июль)			
	Вес надземной массы на одно растение							
	в темноте		на свету		в темноте		на свету	
	г	% к контролю	г	% к контролю	г	% к контролю	г	% к контролю
Контроль	0,56	100	0,49	100	0,97	100	0,51	100
250	0,63	113	0,55	112	0,95	98	0,57	112
500	0,54	97	0,52	106	0,91	94	0,57	112
1000	0,49	88	0,51	104	0,91	94	0,56	110
2000	0,22	39	0,35	72	0,78	80	0,51	100
4000	0,063	11	0,19	39	0,46	47	0,36	71
6000	0,045	8	0,117	24	0,27	28	0,19	37

Таблица 24

Результаты биологического анализа растений пшеницы, семена которой подвергались воздействию „защитных веществ" с сопутствующим облучением 10 000 г γ-лучей Co^{60}

Защитное вещество	Средняя длина растений		Кущение				Число зерен на 1 растение	Выполненность			Средний вес на 1 растение			
											соломы		зерна	
	см	% к контролю	Общее число стеблей	% к контролю	Число продуктивных стеблей	% к контролю		% к контролю	Число зерен на 1 колосок	% к контролю	г	% к контролю	г	% к контролю
Водный контроль . . .	64,4	100	2,68	100	2,46	100	21,2	100	0,89	100	1,18	100	0,59	100
Гликоколл .	62,5	97,1	2,58	96,4	2,42	98,5	20,6	97,3	0,88	99,0	1,22	103,3	0,61	103,3
Цистеин . .	65,5	101,5	2,79	104,0	2,56	104,0	18,5	87,5	0,76	85,4	1,18	100,0	0,49	83,2
Дрожжевой экстракт .	66,1	102,7	2,61	97,3	2,39	97,3	25,3	119,2	1,06	119,1	1,29	109,2	0,75	127,0
$MnCl_2$ . .	76,2	118,1	2,79	104,0	2,63	108,8	19,4	91,7	0,75	84,2	1,28	108,5	0,60	101,7
Дрожжевой экстракт+ +$MnCl_2$ . .	63,2	99,8	3,42	127,5	2,84	115,2	23,0	108,5	0,87	97,7	1,34	113,5	0,65	110,0

Цитологический контроль

Как уже сказано выше, во всех опытах наблюдалось любопытное явление: у стимулированных растений повышался относительный сухой вес органов по сравнению с контролем, тогда как у подавленных растений он несколько уменьшался. Это можно было истолковать таким образом, что величина клеток у стимулированных и подавленных растений была уменьшена или соответственно увеличена в связи с измененным темпом клеточного деления. Поэтому естественно следовало провести специальные гистологические и цитологические исследования для проверки указанного предположения. Кроме того, в связи с изложенными ниже теоретическими воззрениями, согласно которым действие излучений на рост и развитие растений складывается из двух конкурирующих эффектов, было чрезвычайно важно расчленить эти эффекты, для чего цитологическое исследование оказалось очень удобным методом.

Для гистологического исследования брались контрольные, подавленные и стимулированные растения из описанных выше опытов на горохе, причем измерялась величина клеток устьиц листьев и субкутикулярного слоя

стеблей, после чего на основании большого числа измерений строились вариационные кривые. Несколько таких кривых изображены на рис. 19, из которого ясно видно, что первоначальное предположение оказалось правильным. Во всех случаях клетки стимулированных растений в среднем были меньшего размера, а следовательно, число клеток на единицу объема и тем более на все растение было значительно больше, чем у контрольных. У подавленных растений наблюдалась диаметрально противоположная картина.

Из тех же опытов был взят материал для цитологического исследования. Через определенное время после замачивания в соответствующих растворах излучателей кончики корней фиксировались в смеси Карнуа. Анализ производился на временных ацетокарминовых или ацетолакмоидных мазках. Рис. 20 показывает уменьшение числа нормальных делящихся клеток и изменение их митотической активности в зависимости от дозы. Под митотической активностью мы понимаем процент делящихся клеток от их общего числа. На наличие патологических митозов исследовались анафазы и телофазы, причем ненормальными считались клетки, имеющие хотя бы один мостик или один фрагмент. Параллельно исследовалось действие α- и β-излучателей, взятых в эквивалентных физических дозах на корешках, зафиксированных через 70 часов после конца замачивания. Рис. 20 показывает, что β-излучатели (при применении стимулирующих доз) заметно повышают число делящихся клеток, в то время как α-излучатели при тех же физических дозах, с одной стороны, не оказывают существенного влияния на скорость митотических циклов, с другой стороны, вызывают значительно большее число ненормальностей в клетках, чем эквивалентные дозы β-излучателей.

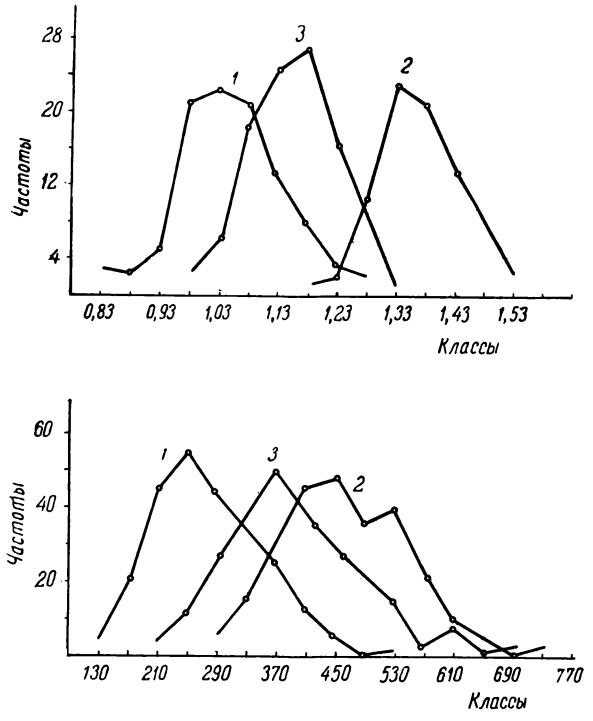


Рис. 19. Величина клеток (в условных единицах) устьиц листа *(верхний график)* и субкутикулярного слоя стебля *(нижний)* контрольных, стимулированных и подавленных растений гороха.

Семена гороха замачивались в растворах смеси β-излучателя и α-излучателя, эквивалентного по физической дозе излучения (по неопубликованным данным С. Р. Царапкина, 1950). *1* — стимуляция; *2* — подавление; *3* — контроль.

Таким образом, результаты цитологических опытов полностью подтвердили нашу первоначальную точку зрения. Кроме того, вместе с описанными выше результатами опытов с клубеньковыми бактериями азотобактером, они делают очень вероятным предположение о том, что стимуляция связана с ускорением митоза, а подавление — с ненормальностями клеточного деления, приводящими в конечном счете к гибели и соответствующих клеток.

Хотя приведенные результаты кажутся очень убедительными, но мы считаем необходимым привести некоторые дополнительные данные. Дело в том, что увеличение числа делящихся клеток под действием ионизирующих лучей является фактом давно и хорошо известным в радиобиологии. При этом иногда считают, что истинной стимуляции не происходит, а наблюдающееся повышение числа делений является компенсацией предшествующего торможения митоза и представляет собой временное явление. Указанное объяснение совершенно правильно, и такие явления мы неоднократно наблюдали в опытах по облучению извне проросших семян угнетающими дозами.

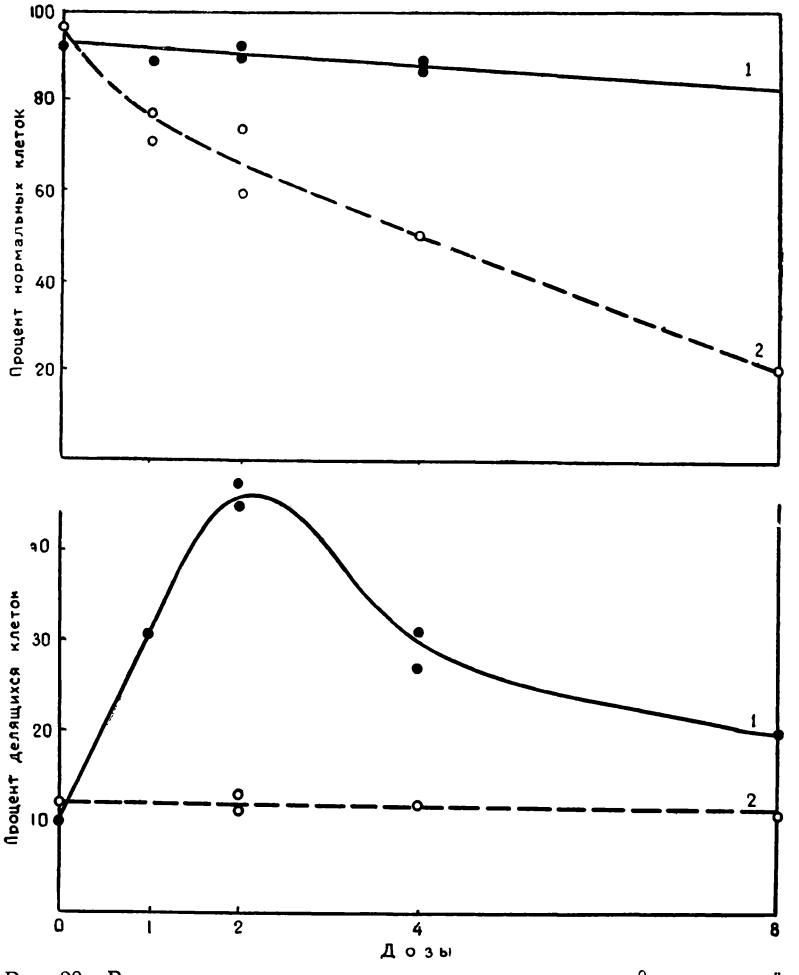


Рис. 20. Влияние замачивания семян в растворах α-и β-излучателей на скорость деления и поражение клеток в корнях гороха. (По неопубликованным данным Н. В. Лучника, 1950).

Растворы применялись в концентрациях, дающих одинаковые физические дозы. *1* — β-излучатель (смесь осколков урана); *2* — α-излучатель (радий).

Однако при замачивании семян в слабых концентрациях смеси β-излучателей или облучении слабыми дозами наблюдается совершенно иная картина. Для выяснения хода изменений митотической активности во времени были поставлены специальные опыты, в которых цитологические исследования проводились в течение нескольких дней, начиная с момента наклевывания семени. Эти опыты, результаты которых даны на рис. 21, показали, что в семенах, замоченных в растворе излучателей, деление клеток начинается

несколько позже, чем в контроле. Но вслед за небольшим отставанием идет огромная стимуляционная волна, продолжающаяся несколько десятков часов, так что ни о какой «компенсации» не может быть и речи. (В упоминавшихся выше случаях «ложной стимуляции» время повышенного числа митозов измерялось десятками минут). Затем митотическая активность держится некоторое время на нормальном уровне, после чего снова повышается. Продолжительность, время появления и высота этих волн, понятно, зависят от дозы. Таким образом, совершенно ясно, что стимуляция митоза в наших опытах не кажущееся или кратковременное явление, а поэтому и стимуляция роста и развития растений вполне может быть поставлена с нею в связь. Может показаться странным, что концентрация 1,0 mCu на 1 л, стимулирующая рост и развитие растений, здесь не стимулирует митоза. Но это явление можно объяснить тем, что опыт был поставлен в июне,

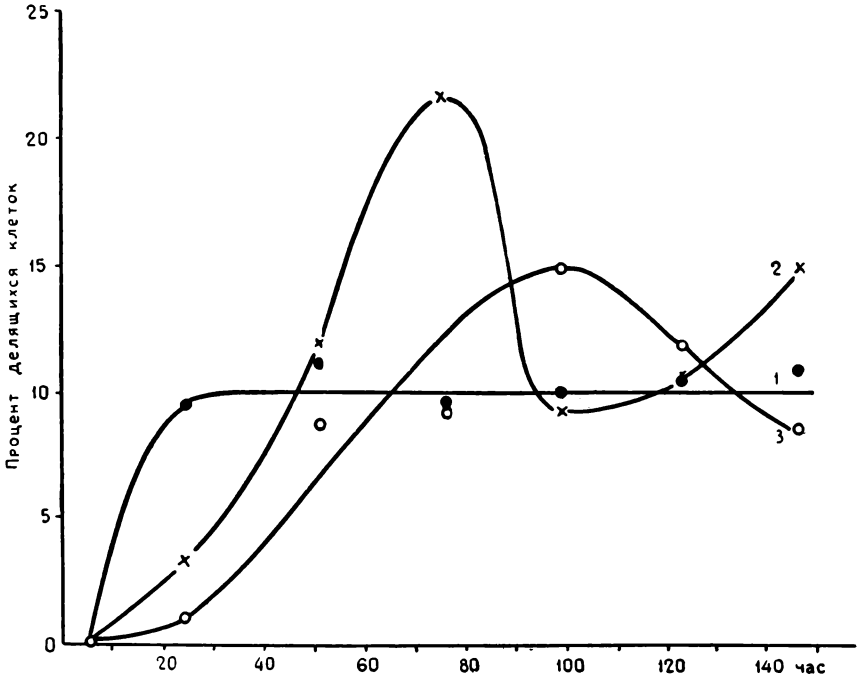


Рис. 21. Изменение процента делящихся клеток в контроле и опытных вариантах (семена гороха замачивались в концентрациях 0,25 и 0,50 mCu на 1 л) в зависимости от времени. (По неопубликованным данным Н. В. Лучника, 1950). *1* — контроль; *2* — концентрация 0,25 mCu на 1 л; *3* — концентрация 0,50 mCu на 1 л.

а по нашим наблюдениям одни и те же дозы облучения в разное время года оказывают на растения разное действие. Заметим, что в других опытах, поставленных в марте-апреле, не только концентрация 1,0 mCu, но даже 2,0 mCu оказала на митоз стимулирующее действие (см. рис. 21).

Интересным представляется количественное сопоставление цитологических данных с данными вегетационных опытов, приведенное на рис. 22. При применении α-излучателей, которые оказывают только подавляющее действие, кривые, изображающие уменьшение числа нормальных митозов и веса отдельных органов целого растения на ранних стадиях в зависимости от дозы, совпадают не только качественно, но и количественно. В опытах со стимулирующими концентрациями смеси β-излучателей максимальная стимуляция роста и наибольшее число митозов наблюдается при одной и той же концентрации. Приведенное выше сопоставление еще раз указывает

на тесную связь действия излучений на весь растительный организм с цитологическими изменениями в его клетках.

Заканчивая описание цитологических исследований, необходимо упомянуть о результатах цитологического контроля в описанных ранее опытах

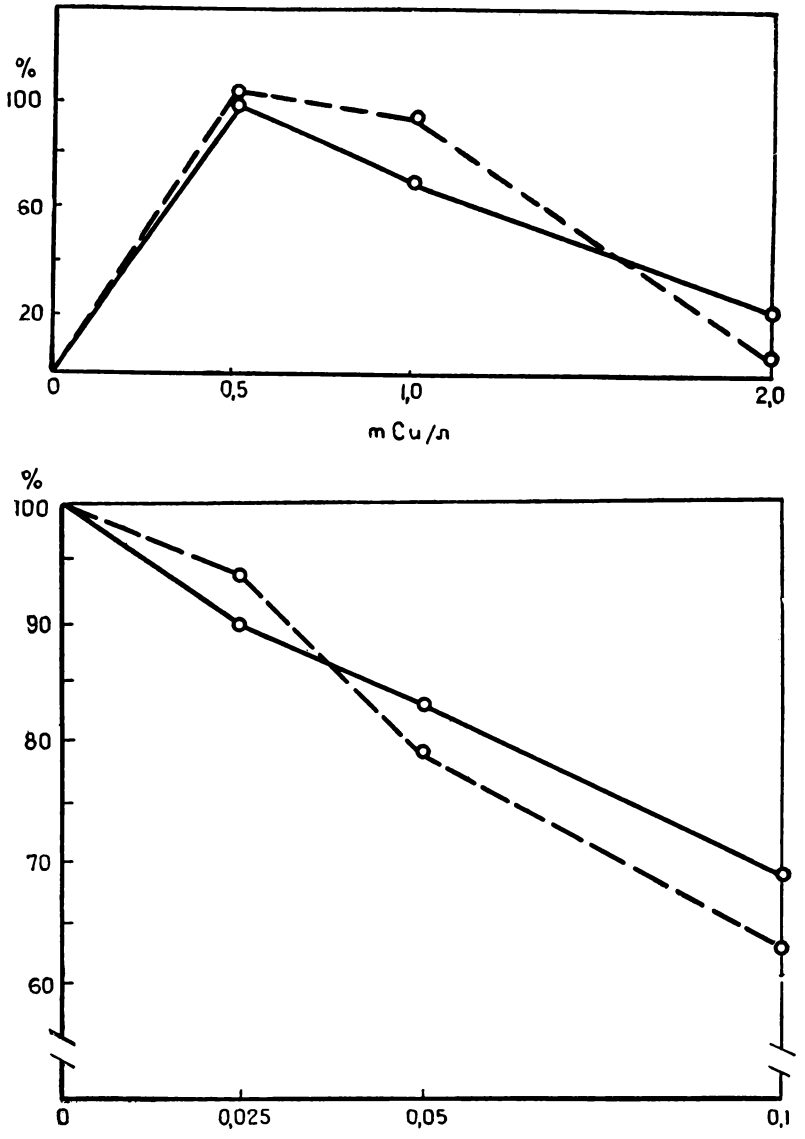


Рис. 22. Соответствие между данными вегетационных и цитологических опытов.

На верхнем графике — процент делящихся клеток (*сплошная линия*) и вес зеленой массы (*пунктирная линия*) из опытов по замачиванию семян гороха в смеси β- излучателей. Показано превышение необлученного контроля, которое для 0,5 mCu на 1 л принято за 100%. *На нижнем графике* — показан процент клеток без фрагментов (*сплошная линия*) и вес зеленой массы растений в возрасте 2 недель в процентах к контролю (*пунктирная линия*) из опытов по замачиванию семян в смеси α-излучателей радия. (По неопубликованным данным Н. В. Лучника, 1950).

по облучению извне γ-лучами разной интенсивности семян гороха на разных стадиях набухания. И в этих опытах наблюдался полный параллелизм между стимуляцией роста и ускорением митоза, с одной стороны, и подавлением роста и числом патологических внутриклеточных изменений, с другой.

Здесь удалось найти объяснение упомянутому выше феномену «обратного фактора времени». Опыты показали, что под влиянием даже небольших доз облучения происходят существенные нарушения обмена нуклеопротеидов, в частности, резкое падение содержания дезоксирибонуклеиновой кислоты. Это падение начинается через 4—6 часов после облучения. А «обратный фактор времени» наблюдается как раз в тех случаях, когда облучение продолжается более 6 часов. Это было истолковано таким образом, что клетки, в которых под действием облучения изменяется обмен нуклеопротеидов, становятся более чувствительными к последующему облучению. С теми же изменениями в обмене нуклеопротеидов связано, вероятно, и наблюдавшееся нами при длительных облучениях явление «сверхфрагментации», состоящее в том, что при продолжительном облучении даже небольшие дозы вызывают полный распад хроматина на большое число фрагментов.

Таким образом, гистологические и цитологические исследования стимулированных и угнетенных растений дали, как уже указывалось, с одной стороны, весьма ясное совпадение между степенью повышения митотической активности и стимуляцией роста растений при воздействии слабыми дозами, а также процентом ненормальных митозов и степенью угнетения растений под воздействием сильных доз; с другой стороны,— полное совпадение между повышением сухого веса у стимулированных растений и понижением его у угнетенных, увеличением числа клеток и уменьшением их величины в стимулированных культурах бактерий, уменьшением величины клеток в тканях стимулированных растений и, наконец, повышением у этих же растений митотической активности. Совпадение всех этих наблюдений ясно показывает, что в основе стимулирующего эффекта слабых доз ионизирующих излучений у растений и бактерий лежит повышение темпов клеточного деления.

Наряду с лабораторными опытами, нами были проведены полевые опыты на делянках разной величины и производственные посевы на общей площади около 300 га. Во всех этих опытах методом воздействия было замачивание семян в слабых концентрациях растворов β-излучателей с небольшим числом различных вариантов. Ниже приводятся результаты полевых опытов и производственных посевов.

ПОЛЕВЫЕ ОПЫТЫ

Результаты описанных выше лабораторных опытов приводят к следующим заключениям. У ряда живых организмов слабые дозы ионизирующих излучений, не обладающих слишком большой плотностью ионизации вдоль пути пробега частицы, будучи применены на ранних эмбриональных стадиях, вызывают, в большинстве случаев, некоторую стимуляцию роста и развития. Например, предпосевное облучение семян слабыми дозами ведет к повышению урожая различных растений. Литературные данные и собственные опыты показывают, что здесь мы имеем дело не с случайными единичными фактами, а с вполне закономерным общим явлением, характерным, во всяком случае, для бактерий и всех растений от низших до высших, и, вероятно, для всех живых организмов вообще. Те же опыты указывают на то, что в качестве наилучшей методики стимуляции является предпосевное замачивание семян в слабых концентрациях β-излучателей.

Лабораторные опыты, проводимые в оранжереях в ящиках или сосудах с почвой или питательной средой, совершенно необходимы для разработки методики и решения некоторых специальных вопросов. Не менее необходимо и проведение полевых опытов на наружных делянках разного размера и посевов в больших масштабах. В экспериментальной биологии и агрономии весьма часты случаи, когда результаты лабораторных опытов, с одной

стороны, полевых опытов, с другой, и, наконец, производственных посевов, с третьей, резко отличаются друг от друга, если не качественно, то количественно. При переходе от лабораторных опытов к наружным и, особенно, производственным посевам мы обычно встречаемся с чрезвычайно комплексными природными явлениями, в системе которых избранный экспериментатором фактор неизбежно попадает в иную комбинацию сопутствующих условий, чем в лаборатории. Из этих соображений, как только наметились положительные результаты в опытах с предпосевным замачиванием семян в слабых концентрациях смеси β-излучателей, мы, наряду с лабораторными, стали проводить полевые опыты в разных масштабах.

Нами обработаны результаты 33 полевых опытов, проводившихся на делянках площадью 2, 5, 10, 15, 50, 100 и 300 м²; большинство опытов ставилось в 5—6 повторностях, но иногда число повторностей доходило до 9. Полевые опыты ставились со следующими видами культурных растений: горохом, бобами, викой, фасолью, клевером и люцерной (из бобовых); пшеницей, ячменем, овсом и просом (из злаков); гречихой, сахарной свеклой и льном. Малые опытные делянки (до 15 м²) засевались и убирались вручную, на больших делянках (100—300 м²) посев производился конной сеялкой, а уборка — комбайном; на делянках в 50 м² проводился опыт лишь с люцерной, которая высевалась конной сеялкой, а скашивалась вручную. Предпосевное облучение семян заключалось в замачивании их в описанной ранее смеси β-излучателей. В нескольких опытах, кроме контроля, применялся лишь один вариант, длительное (12—24 часа) замачивание семян в слабой концентрации раствора (0,5—2,0 mCu на 1 л); в других — несколько вариантов, в которых семена замачивались в более высоких концентрациях раствора в течение более короткого срока. В табл. 25 приведены результаты всех полевых опытов с 6 видами бобовых; у люцерны и клевера учитывался укос травы 1-го года, а у остальных видов — урожай семян. В таблице приводится размер участков, число повторностей, урожай в контроле и опытных вариантах, пересчет урожая в ц/га и урожай в процентах от контроля. В табл. 26 в такой же форме приведены результаты всех полевых опытов с четырьмя видами злаков, а в табл. 27 приведены результаты опытов с гречихой, сахарной свеклой и льном, причем у свеклы учитывался вес корнеплодов.

Результаты всех этих опытов изображены на рис. 23 в виде процентных отклонений от контроля. Из таблиц и рисунка видно, что во всех опытах и в подавляющем большинстве вариантов были получены положительные отклонения от контроля; более или менее заметных отрицательных отклонений не наблюдалось, а небольшое понижение урожая (статистически не реальное) было в отдельных вариантах опытов с люцерной, пшеницей, ячменем и овсом. Положительные отклонения от контроля по всем культурам в среднем составляют 10—20%.

Все вышеприведенные результаты отражают опыты двух по метеорологическим условиям весьма различных сезонов, проводившиеся на разных видах растений, на делянках разной величины и с вариантами, несколько отличающимися по методике замачивания семян.

Для того, чтобы уловить различия в эффективности стимуляции по годам, культурам, величине делянок и методике замачивания, был произведен дисперсионный анализ всего материала по указанным признакам. Этот анализ показал следующее. Что касается общего по всем опытам положительного эффекта стимуляции, который достаточно виден на рис. 23, то статистическая проверка подтвердила его полную достоверность (P значительно меньше 0,0001). Проверка возможных различий по культурам, сезонам и величине делянок не дала на нашем материале статистически реальных разниц (значения P превышают 0,05). Лишь различная методика замачивания показы-

Таблица 25

Результаты полевых опытов с шестью видами бобовых

Культура	Площадь, м²	Число повторностей	Вариант опыта	Урожай		
				кг	ц/га	% к контролю
Горох	3	8	Контроль	4,179	17,40	100
			I	4,626	19,30	111
	10	5	Контроль	4,620	9,20	100
			I	5,048	10,10	109
	90	6	Контроль	25,450	4,70	100
			I	31,300	5,80	123
	100	5	Контроль	56,500	11,30	100
			I	66,100	13,22	117
			2	59,800	11,96	106
	300	5	Контроль	156,900	10,46	100
			I	165,000	11,00	106
Бобы	2,5	4	Контроль	2,450	24,50	100
			I	3,290	32,90	134
			2	3,070	37,30	123
	2,5	5	Контроль	2,697	23,74	100
			I	3,730	29,84	125
			2	3,070	24,56	103
	15	5	Контроль	12,900	17,20	100
			I	16,700	22,27	130
			2	16,100	21,47	124
			3	13,800	18,40	107
Вика	3	7	Контроль	4,283	20,40	100
			I	4,807	22,89	112
	10	5	Контроль	3,976	7,95	100
			I	5,094	10,19	128
	100	5	Контроль	25,600	5,12	100
			I	27,800	5,56	109
			2	25,400	5,08	99
Люцерна	50	4	Контроль	140,600	70,30	100
			I	163,500	81,75	116
			2	161,400	80,70	115
			3	157,600	78,80	112
			4	133,200	66,60	95
Клевер	100	6	Контроль	1245,0	207,50	100
			I	1325,0	237,50	106
			2	1233,0	206,50	100
Фасоль	3	6	Контроль	2,060	11,44	100
			I	2,705	15,03	130
			2	2,556	14,20	124
			3	2,203	12,24	107

Примечание. У люцерны и клевера учитывался укос травы первого года, а у остальных видов — урожай семян. Семена опытных вариантов замачивались в растворе β-излучателей концентрацией 0,25—1,00 mCu на 1 л.

вает реальную разницу. Более продолжительное замачивание в более слабых концентрациях раствора дает лучший эффект по сравнению с более коротким замачиванием соответственно в более концентрированных растворах. Эта разница вполне достоверна, так как в данном случае P меньше 0,01. Статистический анализ результатов этих опытов показал, таким образом, абсолютную достоверность стимулирующего эффекта и преимущество более продолжительного замачивания в более слабых концентрациях раствора. Что же касается таких факторов, как условия сезона, величина опытных делянок и принадлежность растений к тем или иным систематическим группам, то материал наш, хотя и довольно обширный, еще не достаточен для окончательного суждения об эффективности этих условий.

Таким образом, все эти 33 полевых опыта на 13 разных культурах дали

Таблица 26

Результаты полевых опытов с четырьмя видами злаковых

Культура	Площадь, м²	Число повторностей	Вариант опыта	Урожай		
				кг	ц/га	% к контролю
Пшеница	3	4	Контроль	2,262	18,81	100
			1	2,973	24,78	131
»	10	5	Контроль	5,516	11,03	100
			1	6,790	13,58	123
»	20	5	Контроль	12,260	12,26	100
			1	14,410	14,41	117
			2	14,745	14,74	121
			3	13,600	13,60	111
			4	12,735	12,73	103
»	90	3	Контроль	33,850	12,54	100
			1	44,000	16,29	130
»	100	6	Контроль	67,900	11,32	100
			1	87,100	14,52	128
			2	72,800	12,12	107
			3	60,400	10,07	89
			4	64,100	10,68	94
Ячмень	2,25	5	Контроль	2,037	18,11	100
			1	2,723	24,20	134
			2	2,359	20,97	115
»	10	5	Контроль	5,873	11,75	100
			1	6,766	13,53	115
»	100	6	Контроль	79,900	13,32	100
			1	86,800	14,47	108
			2	75,900	12,65	95
»	300	5	1	318,100	14,54	100
			2	227,000	15,13	104
Овес	3	9	Контроль	7,595	28,13	100
			1	9,191	34,04	121
»	10	5	Контроль	8,257	16,51	100
			1	8.511	17,02	103
»	90	4	Контроль	48,200	13,39	100
			1	55,450	15,40	115
»	300	5	Контроль	201,500	13,43	100
			1	214,100	14,27	106
Просо	3	4	Контроль	3,211	26,76	100
			1	4,394	36,62	137
			2	3,667	30,56	114

Примечание. Семена опытных культур замачивались в растворе β-излучателей концентрацией 0,25—1,00 mCu на 1 л.

положительный результат. В вышеприведенные материалы не включено несколько небольших опытов на огурцах, томатах и некоторых других культурах, также давших положительные результаты. Дальнейшее накопление материала позволит уточнить влияние некоторых сопутствующих факторов, таких, в особенности, как условия разных сезонов, влияния удобрений и абсолютной величины урожая, а также принадлежности культурных растений к той или иной систематической группе на результаты опытов.

Несколько подробнее мы остановимся на опытах с сахарной свеклой и люцерной.

В табл. 28 приведены результаты прорывки по двум опытам разных лет на делянках со свеклой. Из таблицы видно, что замачивание семян в растворе излучателей заметно повысило (примерно на 40%) всхожесть семян свеклы. Этот результат был подтвержден специально проведенными лабо-

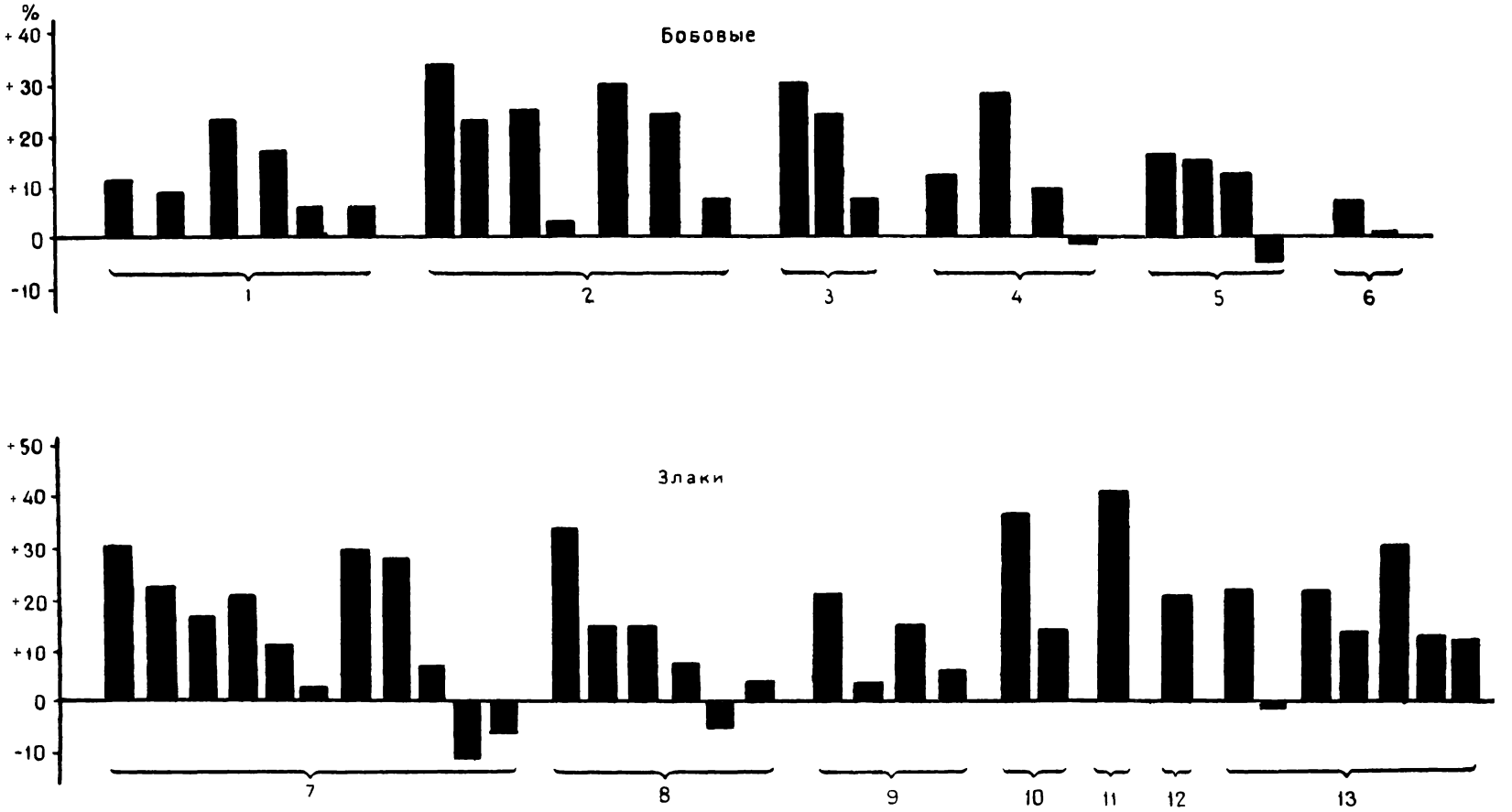


Рис. 23. Отклонения различных показателей (у люцерны и клевера — укос травы первого года, у свеклы — вес корнеплодов, у всех остальных культур — урожай семян) в процентах от контроля из полевых опытов за 2 года. Большими интервалами в пределах одной культуры разделены отдельные опыты, а малыми интервалами — варианты одного и того же опыта.

1 — горох; *2* — бобы; *3* — фасоль; *4* — вика; *5* — люцерна; *6* — клевер; *7* — пшеница; *8* — ячмень; *9* — овес; *10* — просо; *11* — гречиха; *12* — свекла; *13* — лен.

Таблица 27

Результаты полевых опытов с тремя разными видами культурных растений

Культура	Площадь, м²	Число повторностей	Вариант опыта	Урожай		
				кг	ц/га	% к контролю
Гречиха	3	4	Контроль	0,960	8,00	100
			1	1,360	11,33	141
Сахарная свекла	15	5	Контроль	162,800	217,06	100
			1	197,100	262,80	121
Лен	3	3	Контроль	0,311	3,45	100
			1	0,380	4,22	122
			2	0,310	3,44	100
»	3	3	Контроль	0,278	3,09	100
			1	0,338	3,75	122
			2	0,317	3,52	114
»	3	6	Контроль	1,189	6,60	100
			1	1,555	8,64	131
			2	1,344	7,47	113
			3	1,339	7,44	112

Примечание. Семена опытных культур замачивались в растворе β-излучателей концентрацией 0,25—1,00 mCu на 1 л.

Таблица 28

Результаты прорывки в полевых опытах с сахарной свеклой при одинаковом числе растений на всех участках

Год	Вариант опыта	Число растений	% к контролю	Вес растений, г	% к контролю	Средний вес 1 растения, г	% к контролю
1952	Контроль	1360	100	4915	100	3,61	100
	1 mCu на 1 л	1894	139	10267	209	5,42	150
1953	Контроль	14552	100	69860	100	4,80	100
	1 mCu на 1 л	20205	139	100631	144	4,98	105
	250 г	16650	114	81662	117	4,90	102

Таблица 29

Результаты уборки конечного урожая сахарной свеклы, усредненные из 5 повторностей

Вариант опыта	Число растений	Общий вес, кг		Вес на 1 растение, кг	
		ботва	корнеплоды	ботва	корнеплоды
Контроль	406	95,3	121	0,23	0,30
Замачивание в растворе β-излучателей 1 mCu на 1 л	407	124,1	163,5	0,30	0,40
% к контролю	—	130	135	130	133

раторными опытами по определению процента и скорости прорастания семян, замоченных в воде и растворе излучателей. Опыты дали превышение контроля на 41%. Результаты прорывки, приведенные в табл. 28, кроме того, показали, что уже на ранних стадиях развития сказывается стимуляция роста, выражающаяся в повышении среднего веса одного растения по сравнению с контролем. Из табл. 29 видно, что стимулировались и надземная масса и корнеплоды конечной уборки, вес надземной массы увели-

Таблица 30

Результаты уборки сырой массы в полевом опыте с люцерной за 3 года

Год укоса	Концентрация раствора смеси β-излучателей на 1 л и продолжительность замачивания семян										Среднее из 4 опытных вариантов	
	контроль		1 mCu, 12 часов		2 mCu, 6 часов		4 mCu, 3 часа		12 mCu, 1 час			
	кг	% к контролю		% к контролю		% к контролю		% к контролю	кг	% к контролю		% к контролю
1952	141	100	164	116	162	115	158	112	133	94	156	110
1953	230	100	256	111	246	107	259	113	265	115	257	112
1954 (2 укоса)	496	100	585	118	622	125	690	139	680	137	644	130
Всего .	867	100	1005	116	1030	119	1107	128	1080	125	1056	121

чился примерно на 30%, вес корнеплодов — на 33%. Наконец, определение содержания сахара в корнеплодах не дало реальной разницы между «стимулированными» корнеплодами и контролем. При увеличении урожая свеклы с помощью удобрений повышение веса корнеплодов обычно сопровождается некоторым понижением процентного содержания сахара в них. В наших опытах (так же, как обычно и под влиянием микроэлементов)

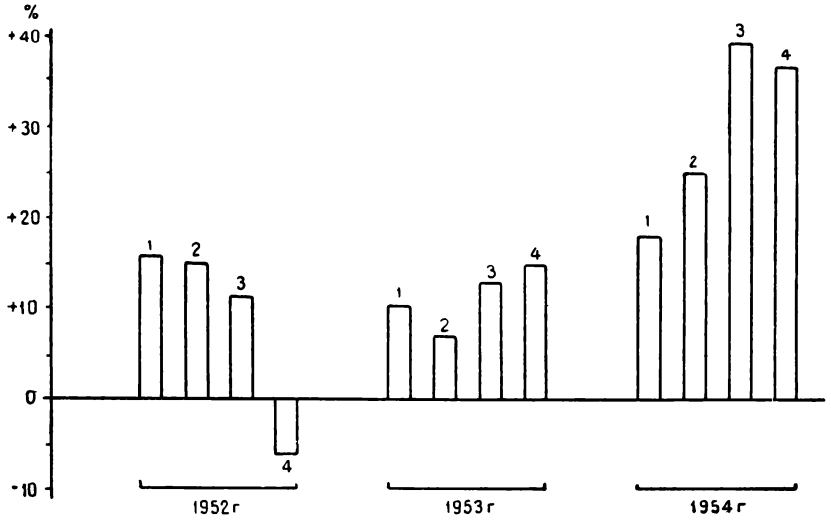


Рис. 24. Отклонения (в процентах от контроля) веса сырой зеленой массы укосов 1952—1954 гг. из полевого опыта с люцерной на делянках в 50 м² (сумма 4 повторностей).

Варианты замачивания:
1 — 12 часов в растворе с концентрацией 1 mCu на 1 л;
2 — 6 » » » 2 mCu на 1 л;
3 — 3 » » » 4 mCu на 1 л;
4 — 1 » » » 12 mCu на 1 л.

этого не наблюдалось. Следует отметить, что в корнеплодах «стимулированных» вариантов и особенно в извлеченном из них сахарном сиропе удалось обнаружить лишь ничтожные следы активности — 10^{-9} Cu на 1 кг. Это объясняется колоссальной вегетативной массой корнеплодов по сравнению с ничтожной массой мелких семян.

В табл. 30 и на рис. 24 приведены результаты одного и того же опыта с многолетней люцерной, полученные в течение 3 лет. В первый год, как уже

приводилось в табл. 25, небольшая стимуляция была в трех первых вариантах (продолжительное замачивание семян в слабых концентрациях), а в последнем (кратковременное замачивание в более высокой концентрации раствора) вес надземной массы несколько отставал от контроля. На второй год результаты выравнялись: все варианты дали примерно одинаковое превышение контроля. Наконец, на третий год опять все варианты дали превышение контроля, причем наибольшее — варианты с более высокими концентрациями раствора. Результаты этого опыта показывают, таким образом, что у многолетних культур облучение, вызывающее на первом году легкое подавление развития, может в дальнейшем перейти в стимуляцию.

Принципиально сходные результаты получаются иногда и в опытах по облучению бактерий дозами, которые вначале не только не стимулируют,

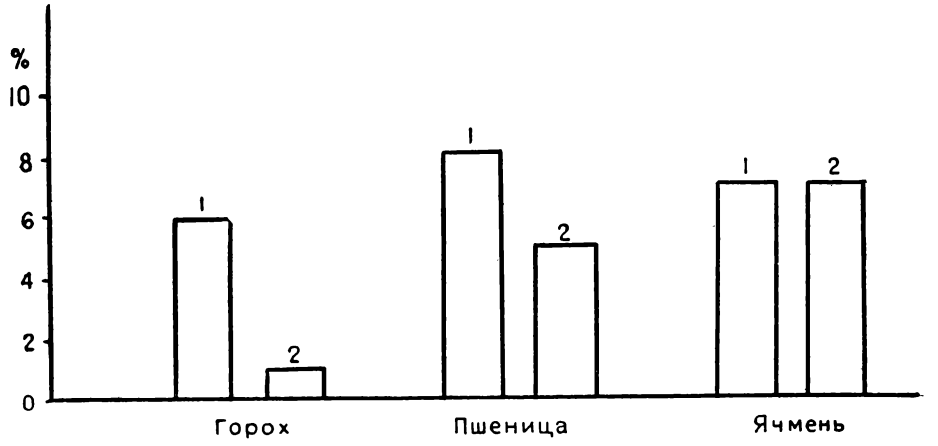


Рис. 25. Отклонения (в процентах от контроля) урожая зерна гороха, пшеницы, ячменя из опытов по посеву семян, полученных от „стимулированных" растений.
1 — опыты 1952 г.; *2* — опыты 1953 г.

но даже несколько подавляют развитие культур; в дальнейшем такое слабое подавление может переходить в стимуляцию благодаря повышению темпов клеточного деления. Опыт с люцерной состоял из 5 вариантов и 4 повторностей, были произведены четыре уборки. Столь значительный объем опыта позволил легко применить математическую обработку результатов. Все параметры опыта были подвергнуты дисперсионному анализу. Результат анализа дал весьма высокую степень достоверности стимулирующего действия замачивания семян в растворе β-излучателей, а также показал полную реальность повышения со временем стимулирующего действия более высоких концентраций раствора.

В опытах по радиостимуляции важно было выяснить, как сказывается воздействие радиации на посевных качествах семян. Поэтому было предпринято специальное исследование; высевались семена от «стимулированных», а также нормальных растений и сравнивался полученный урожай.

Эти опыты проводились на трех культурах (пшеница, ячмень и горох) в течение двух лет на больших делянках (50 и 300 $м^2$) в 5—6 повторностях. Результаты всех 6 опытов графически изображены на рис. 25. Ни в одном случае не было получено понижения урожая по сравнению с контролем; насколько реально небольшое повышение урожая, покажет лишь в будущем обработка большего материала. Было бы чрезвычайно интересно точно выяснить, существует ли в действительности такое длительное последействие. Косвенным указанием на принципиальную возможность такого

явления может служить относительно длительное последействие, наблюдаемое в ряде опытов с бактериями, а также в вышеописанных 3-летних опытах с люцерной. Во всяком случае, наш небольшой материал совершенно достаточен для доказательства полного отсутствия вредного действия оставшейся радиоактивности на посевной материал.

ПРОИЗВОДСТВЕННЫЕ ПОСЕВЫ

Небольшие производственные посевы нами были произведены на подсобном хозяйстве в 1950 г., еще до начала полевых опытов, которые задержались в связи с отсутствием у нас в то время подготовленного участка. Производственные посевы с самого начала нами проводились не как опыты, разбитые на повторности, а, в буквальном смысле слова, как производственные посевы, для которых выбиралось более или менее подходящее небольшое «однородное» поле. Примерно половина этого поля засевалась контрольными, то есть обычными не замачивавшимися семенами, а другая половина (с той же нормой высева) засевалась семенами из той же партии, но замоченными нами в растворе излучателей. Посев производился тракторными сеялками, уборка зерновых — комбайном, а трав — самоходной косилкой. Сев и уборка производились хозяйством, причем урожай с «контрольного» и «стимулированного» участков учитывался раздельно. Совместно с агрономом хозяйства мы контролировали правильность норм высева и площади полей. Как уже было упомянуто в разделе о методике, в первые два года замачивание семян производилось довольно «кустарно», а в последние 2 года в специально сконструированной и построенной установке для замачивания и сушки сравнительно больших количеств посевного материала (см. рис. 1). Семена всех культур замачивались в течение 6—12 часов в упоминавшейся выше смеси β-излучателей (концентрацией 0,25 — 0,50 mCu на 1 л) с последующей подсушкой на токах установки. В последнем году небольшие производственные посевы вики на сено и турнепса были проведены на одном из соседних хозяйств.

На общей площади около 300 га за 4 года проводились посевы следующих культур: гороха и вики на зерно, вики с овсом, клевера, люцерны и травосмеси (клевер + люцерна + тимофеевка) на сено, яровой пшеницы, ячменя и овса на зерно и турнепса на корнеплоды. Все эти 10 культур засевались по принятым в местном хозяйстве нормам высева. Средний агротехнический уровень хозяйства является довольно высоким, о чем свидетельствуют относительно высокие для данной местности урожаи.

В табл. 31 приведены результаты всех производственных посевов бобовых и турнепса. Всего было проведено 2 посева гороха, 4 посева вики на зерно, 6 посевов вики с овсом на сено, 2 посева клевера, 3 посева люцерны, 1 посев травосмеси и 2 посева турнепса (итого 20 посевов). Изо всех этих посевов только один (вика на зерно) дал отрицательное отклонение от контроля и 3 (клевер и люцерна) не дали никакого отклонения. В остальных 16 посевах было получено то или иное положительное отклонение от контроля, причем особенно бросается в глаза сравнительно высокий процент стимуляции в посевах вики на сено.

В табл. 32 приведены результаты 24 посевов трех злаковых культур (пшеница, ячмень, овес). Из них наибольшие отрицательные отклонения дали 2 посева пшеницы, 4 посева ячменя и 1 посев овса; 1 посев каждой культуры не отличался от контроля. Остальные 14 посевов дали те или иные положительные отклонения от контроля. Отрицательные отклонения от контроля в двух посевах ячменя объясняются, возможно, тем, что недостаточно просушенные сырые семена перед посевом были смешаны с гранулированным суперфосфатом, который размок и сильно затруднял сев. Из-за

Таблица 31

Результаты производственных посевов различных культур сельскохозяйственных растений на протяжении 4 лет

Культура	Вариант	Площадь, га	Урожай		
			ц	ц/га	% к контролю
Горох	Контроль	2,10	36,0	17,14	100
	Опыт	1,81	34,3	18,96	110
	Контроль	2,00	17,6	8,80	100
	Опыт	2,00	19,0	9,50	108
Вика на зерно	Контроль	0,50	6,3	12,60	100
	Опыт	0,50	7,3	14,60	116
	Контроль	4,70	28,7	6,10	100
	Опыт	5,20	34,8	6,70	110
	Контроль	1,30	24,2	18,60	100
	Опыт	1,38	22,1	16,00	86
	Контроль	1,88	26,5	14,10	100
	Опыт	2,17	32,1	14,80	105
Вика на сено	Контроль	4,00	98,8	27,70	100
	Опыт	7,00	178,5	25,70	103
	Контроль	5,00	56,8	11,38	100
	Опыт	5,00	70,5	14,11	124
	Контроль	5,00	54,0	10,80	100
	Опыт	5,00	66,0	13,20	122
	Контроль	5,20	56,2	10,80	100
	Опыт	4,80	66,9	12,90	120
	Контроль	3,00	112,8	37,60	100
	Опыт	3,00	129,9	43,30	115
	Контроль	3,00	111,9	37,30	100
	Опыт	3,00	124,8	41,60	111
Клевер	Контроль	3,05	30,3	9,93	100
	Опыт	3,05	30,0	9,84	99
	Контроль	2,18	88,3	40,44	100
	Опыт	2,10	81,6	38,74	96
	Контроль	2,79	58,1	20,78	100
	Опыт	2,96	68,1	23,00	111
Люцерна	Контроль	3,00	27,3	9,20	100
	Опыт	3,00	39,7	13,20	143
	Контроль	2,99	108,4	36,20	100
	Опыт	2,86	103,6	36,22	100
	Контроль	3,00	28,2	9,40	100
	Опыт	3,00	34,8	11,60	123
Травосмесь (люцерна, клевер, тимофеевка)	Контроль	1,86	25,3	13,60	100
	Опыт	1,86	27,3	14,70	108
Турнепс	Контроль	0,75	148,8	198,40	100
	Опыт	0,75	159,4	212,53	107
	Контроль	0,75	151,2	201,60	100
	Опыт	0,75	163,5	218,00	108

Примечание. Опытные семена замачивались в растворе β-излучателей 0,25—0,5 mCu на 1 л.

этого, по-видимому, была несколько снижена норма высева, а, может быть, и размокший суперфосфат оказывал токсическое действие на семена. Чтобы избежать подобной «неудачи», необходимо при предпосевном смешивании семян с гранулированными удобрениями следить за достаточной подсушкой замоченных семян.

Результаты всех посевов, приведенные в табл. 31 и 32, графически изображены на рис. 26. На рисунке весьма наглядно выступает общий поло-

Таблица 32

Результаты 4-летних производственных посевов трех видов злаков

Культура	Вариант	Площадь, га	Урожай		
			ц	ц/га	% к контролю
Пшеница	Контроль	2,10	36,0	17,40	100
	Опыт	1,81	34,3	18,64	110
	Контроль	1,70	32,8	19,32	100
	Опыт	1,50	38,4	25,57	132
	Контроль	1,75	37,5	21,57	100
	Опыт	1,42	33,8	23,81	110
	Контроль	1,75	39,9	22,78	100
	Опыт	1,48	35,4	23,90	105
	Контроль	9,20	85,6	9,30	100
	Опыт	9,80	98,8	10,10	109
	Контроль	9,80	149,9	15,10	100
	Опыт	9,20	137,1	14,90	99
	Контроль	1,00	13,0	12,97	100
	Опыт	1,00	14,3	14,34	110
	Контроль	1,00	13,6	13,64	100
	Опыт	1,00	16,1	16,13	118
	Контроль	1,00	25,5	25,50	100
	Опыт	1,00	23,2	23,24	91
	Контроль	1,00	20,4	20,44	100
	Опыт	1,80	33,4	18,58	91
Ячмень	Контроль	2,50	36,3	14,53	100
	Опыт	2,50	34,5	13,82	95
	Контроль	2,50	37,7	15,10	100
	Опыт	2,50	36,2	14,48	96
	Контроль	3,05	24,4	7,36	100
	Опыт	2,37	27,4	11,58	157
	Контроль	2,97	29,9	10,09	100
	Опыт	2,50	33,5	13,40	133
	Контроль	6,40	95,4	14,90	100
	Опыт	5,90	91,4	15,50	104
	Контроль	6,50	142,3	21,90	100
	Опыт	6,10	142,7	23,40	106
	Контроль	5,98	142,9	23,90	100
	Опыт	5,78	136,4	23,60	99
	Контроль	5,64	132,0	23,40	100
	Опыт	5,33	118,9	22,30	95
	Контроль	4,46	87,9	19,70	100
	Опыт	5,02	92,9	18,50	94
Овес	Контроль	9,10	98,3	10,80	100
	Опыт	5,20	66,6	12,80	119
	Контроль	4,80	55,2	11,50	100
	Опыт	5,00	58,5	11,70	102
	Контроль	4,00	73,3	18,32	100
	Опыт	3,96	65,8	16,62	91
	Контроль	4,07	68,1	16,73	100
	Опыт	4,05	69,5	17,50	102
	Контроль	4,01	66,2	16,50	100
	Опыт	4,12	81,7	19,82	120

Примечание. Опытные семена замачивались в растворе β-излучателей 0,25—0,5 mCu на 1 л.

жительный эффект стимуляции. Для проверки этого впечатления была произведена вариационно-статистическая обработка всего материала, давшая совершенно реальное положительное отклонение — в среднем + 16% для бобовых и около + 10% для злаков. Для всего материала $P = 0{,}001$,

отдельно для бобовых $P = 0{,}003$ и отдельно для злаков $P = 0{,}03$. Из этих значений P следует, что абсолютно достоверны не только положительные отклонения в среднем по всем посевам и отдельно по бобовым, но и показавшие несколько большую изменчивость злаки в среднем дают вполне достоверные положительные отклонения от контроля.

Таким образом, проведенные за 4 года 22 производственных посева дали в среднем совершенно достоверное повышение урожая на 10—15%. Материал этих производственных посевов, конечно, сравнительно невелик. Однако благодаря тому, что он охватывает результаты посевов 10 различных сельскохозяйственных культур на разных полях хозяйства за 4 весьма различных по метеорологическим условиям года, этот материал все же дает общую картину практического применения предпосевного замачивания

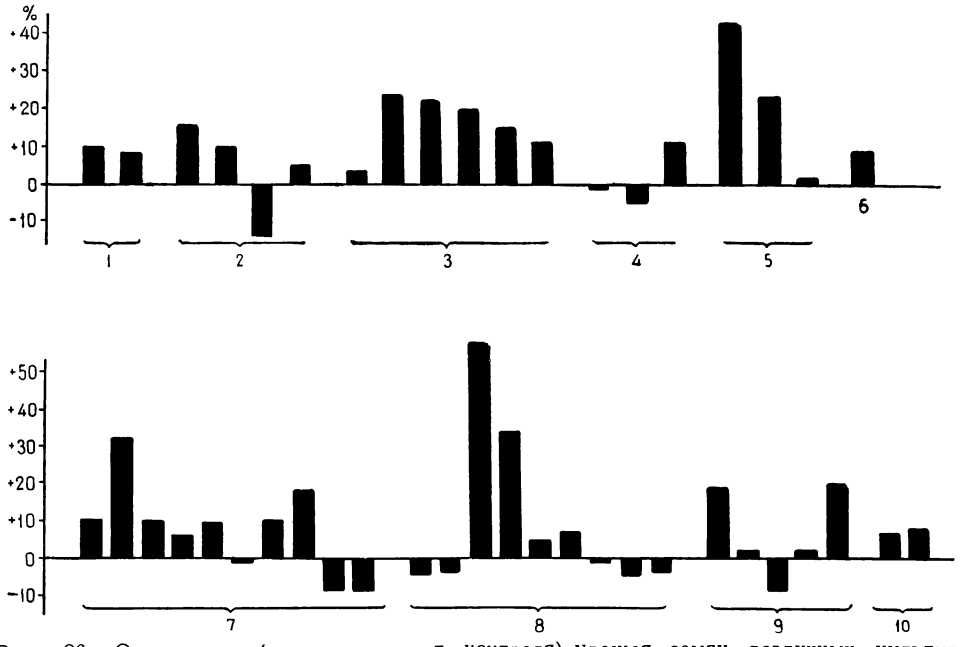


Рис. 26. Отклонения (в процентах от контроля) урожая семян различных культур с производственных посевов (за 4 года) на общей площади около 300 га.

1 — горох; *2* — вика (на зерно); *3* — вика (на сено); *4* — клевер; *5* — люцерна; *6* — травосмесь; *7* — пшеница; *8* — ячмень; *9* — овес; *10* — турнепс.

семян в слабых концентрациях раствора излучателей в разнообразных условиях производства. Проверка получаемых от стимулированных семян зерна и сена на содержание в них активности в большинстве случаев не дает реально установимой разницы по сравнению с контролем. Максимальная радиоактивность зерна ниже порядка 10^{-9} Cu на 1 кг. По сену концентрация радиоактивности несколько выше и в некоторых случаях может достигать 10^{-8} Cu на 1 кг.

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ РЕЗУЛЬТАТОВ ОПЫТОВ

Краткий итог основных результатов вышеописанных опытов сводится к следующему.

В ряде опытов на горохе, некоторых других культурных растениях, элодее и бактериях с применением очень широкого диапазона доз γ-облучения, замачивания семян в разных концентрациях раствора β-излучателей

или внесения β-излучателей в питательную среду были получены принципиально сходные результаты. Эти результаты сводятся к тому, что при воздействии слабыми дозами γ- и β-излучений рост, развитие и конечный урожай обычно несколько превышают соответствующий необлученный контроль, а при дальнейшем увеличении доз наступает прогрессирующее угнетение, переходящее при высоких дозах в летальный эффект. То же явление стимуляции слабыми дозами γ- и β-излучателей наблюдалось в лабораторных и полевых опытах, а также в производственных посевах более чем 12 различных видов культурных растений. При воздействии же физически эквивалентными слабыми дозами -излучений, обладающих очень большой линейной плотностью ионизации вдоль пути пробега частиц, стимуляции не получается, угнетающее действие равных доз сказывается значительно сильнее, и летальный эффект наступает при меньших дозах. В этой связи особенно интересен результат опытов по замачиванию семян гороха в одинаковых по дозам излучения концентрациях жестких и мягких по β-излучению изотопах редких земель. Этот результат показал, что весьма мягкое β-излучение занимает по биологическому эффекту промежуточное положение между жесткими β-излучениями и α-частицами (см. рис. 13).

При обработке результатов лабораторных опытов на горохе, как уже упоминалось, нами установлено, что сухой вес (в процентах от сырого) почти всегда несколько повышен у стимулированных растений и несколько понижен у угнетенных. Это побудило произвести гистологическое исследование тканей контрольных, стимулированных и угнетенных растений, которое показало, что у стимулированных растений на единицу объема число клеток больше, но размер их меньше, чем в необлученном контроле; у угнетенных же растений число клеток меньше, но размер их несколько крупнее, чем в контроле. Эти результаты можно интерпретировать в том смысле, что у стимулированных растений повышен, а у угнетенных понижен темп делений клеток. К тому же результату привели измерения величины бактериальных клеток в контрольных, стимулированных и угнетенных культурах. При детальном цитологическом анализе контрольных, стимулированных и угнетенных проростков гороха выяснились два весьма существенных обстоятельства. Во-первых, непосредственный счет митозов подтвердил повышенный темп деления клеток у стимулированных растений и несколько пониженный у угнетенных. Во-вторых, было показано, что под воздействием β-излучений при слабых дозах возникает чрезвычайно мало разрывов и перестроек хромосом, ведущих в следующих митозах к клеточному летальному эффекту, а под влиянием α-частиц таких разрывов и перестроек (при равных дозах) возникает значительно больше. Кроме того, как уже было показано другими авторами на различных объектах (дрозофила, традесканция, конские бобы и т. д.), процент летальных хромосомных изменений под влиянием α-частиц возрастает с дозой значительно быстрее, чем при воздействии β- или γ-излучениями.

Постараемся дать полученным результатам удовлетворительную теоретическую интерпретацию.

Сперва напомним вкратце основные черты физической природы ионизирующих излучений и первичных механизмов поглощения их энергии в облученном веществе.

К ионизирующим излучениям, как известно, относятся: а) электромагнитные колебания с большой энергией квант (большей, чем энергия самых жестких ультрафиолетовых лучей), соответственно, с малой длиной волны, то есть рентгеновские и γ-излучения разной жесткости; б) быстрые электроны, то есть катодные лучи (электроны, ускоренные в электрическом поле) и β-частицы (отрицательные и положительные электроны, выбрасываемые ядрами атомов при радиоактивных процессах) различной жесткости;

в) корпускулярные излучения, то есть протоны, дейтероны и α-частицы различного происхождения (ускоренные в электрическом поле, выбрасываемые ядрами атомов при радиоактивных процессах или образуемые в виде ядер отдачи под воздействием быстрых нейтронов) и разной жесткости. Характерной общей чертой для всех этих типов ионизирующих излучений является то, что при прохождении через вещество их энергия поглощается не теми или иными молекулярными структурами (как это, например, имеет место при прохождении видимого света, ультрафиолетовых и инфракрасных лучей), а непосредственно атомами, которые ионизируются или возбуждаются этими излучениями. При этом для каждого определенного типа ионизирующих излучений поглощение примерно прямо пропорционально плотности вещества (то есть его удельному весу).

Рассмотрим несколько подробнее механизм поглощения энергии веществом для разных типов ионизирующих излучений. Кванты рентгеновских и γ-лучей обладают сравнительно очень большой способностью проникновения в вещество, причем «половинный слой», то есть тот слой, в котором поглощается половина квант данного излучения, быстро возрастает с увеличением жесткости этого излучения. Поглощение энергии указанных излучений происходит следующим образом. Квант ионизирует один из атомов, выбивая из его электронной оболочки электрон, который, получив от кванта большую кинетическую энергию, с большой скоростью летит через вещество. Затем электрон постепенно отдает свою энергию небольшими порциями путем ионизации и возбуждения ряда атомов до тех пор, пока не растратит всю свою энергию. Мягкие кванты (с малой энергией и большой длиной волны) отдают всю свою энергию одному электрону, который в этом случае носит название фотоэлектрона. Более жесткие кванты (с большей энергией и меньшей длиной волны) обычно отдают не всю свою энергию, а лишь часть ее одному электрону (так называемый комптонэлектрон), превращаясь при этом в квант с большей длиной волны, который отдает свою энергию (всю или часть ее) другому электрону. Фото- и комптонэлектроны, образуемые рентгеновскими и γ-лучами в веществе, носят название вторичных электронов. Вторичные электроны, как уже было сказано, имеют определенную длину пробега, вдоль которого они постепенно растрачивают свою энергию на ионизацию и возбуждение атомов. Средняя энергия ионизации (с сопутствующими возбуждениями) является более или менее константной величиной для всех ионизирующих излучений и равна примерно 32—36 электрон-вольтам. Этим объясняется химическая неспецифичность действия ионизирующих излучений, ибо энергия элементарного процесса (ионизации), превышающая, как только что упоминалось, 30 электрон-вольт, значительно больше энергии активации громадного большинства химических реакций.

Необходимо указать еще на одну важную особенность вторичных электронов. Чем больше энергия, полученная вторичным электроном, тем больше ионизация вдоль пути пробега (ибо средняя энергия ионизации — константна). Кроме того, чем больше энергия вторичного электрона, тем больше его скорость и среднее расстояние между соседними ионизациями вдоль пути его пробега (само собой разумеется, в веществе одинаковой плотности, так как от плотности вещества зависит среднее расстояние между соседними ионизациями, а в связи с этим и средняя длина пробега электрона). Поэтому с увеличением энергии вторичного электрона быстро увеличивается длина его пробега. Наконец, необходимо отметить, что все вторичные электроны в конце своего пробега, когда у них остается уже мало энергии, замедляют движение и сильно повышают густоту последних ионизаций. Эти концы путей пробега быстрых электронов иногда кратко обозначают густоионизирующими «хвостами». Все вышесказанное о поглощении энергии

рентгеновских и γ-лучей в веществе для наглядности иллюстрируется рис. 27. Разумеется, на этом рисунке, так же как и в кратком описании, для большей наглядности показаны лишь самые основные черты процессов.

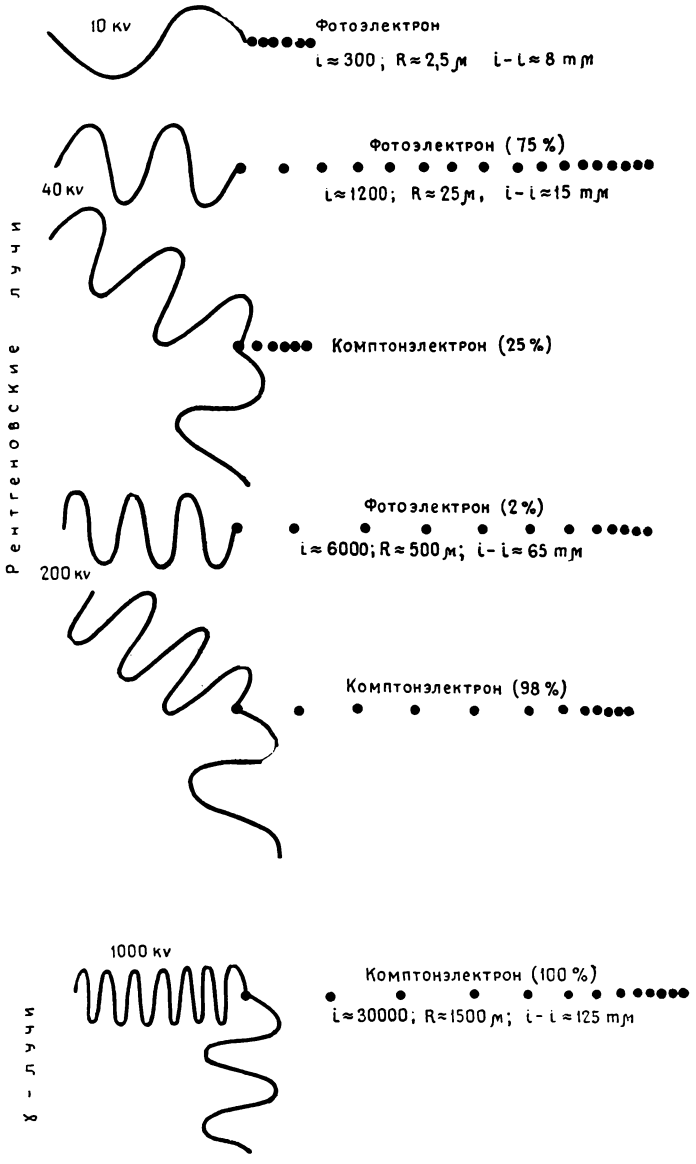


Рис. 27. Схематическое изображение процессов поглощения энергии рентгеновских и γ-излучений облученным легкоатомным веществом плотностью ≃1.

i — число ионизаций на 1 квант; R — средняя длина пути пробега вторичного электрона в микронах; $(\bar{i} - i)$ — среднее расстояние между двумя ионизациями вдоль пути пробега вторичного электрона в миллимикронах.

На быстрых электронах типа катодных лучей и β-частиц можно подробно не останавливаться: они принципиально ничем, кроме происхождения, не отличаются от вторичных электронов. Так же, как у последних, у них с увеличением жесткости, то есть энергии, частицы увеличивается число

производимых ими ионизаций и возбуждений атомов, резко увеличивается длина пути пробега и уменьшается средняя линейная плотность ионизации (увеличивается среднее расстояние между соседними ионизациями вдоль пути пробега частицы). Истинные корпускулярные излучения, то есть быстрые частицы, большей по сравнению с электроном массы (в основном протоны, дейтероны и α-частицы) несут положительный заряд и принципиально так же, как и электроны, ионизируют и возбуждают атомы вдоль пути своего пробега. Как и у электронов, с возрастанием скорости, то есть энергии, частицы (при равной массе) увеличивается число производимых ею вдоль пути пробега ионизаций и средняя длина пробега, а линейная плотность ионизации уменьшается. Однако в связи с их значительно большей массой, абсолютные значения линейной плотности ионизации вдоль пути пробега частицы намного выше, чем у электронов и при равных скоростях примерно пропорциональны массе частицы. Поэтому наибольшей линейной плотностью ионизации обладают α-частицы, затем дейтероны и наименьшей

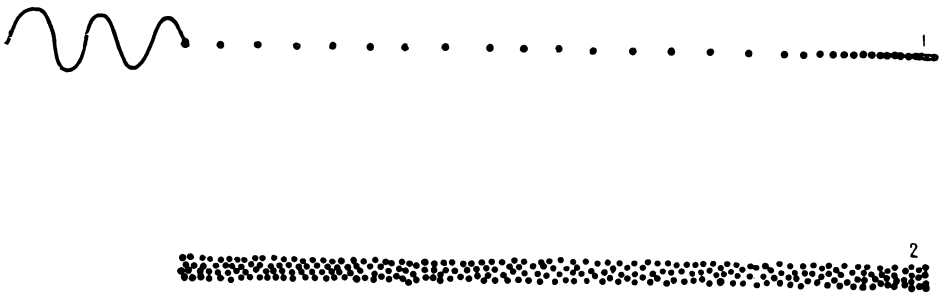


Рис. 28. Схематическое изображение вторичного электрона и α-частицы с примерно одинаковой длиной пути пробега (≈25 μ) в веществе плотностью≈1.

1 — энергия частицы рентгеновских лучей (E) = 40 $кV$, число ионизаций (i) на1 вторичный электрон = =1200, среднее расстояние между ионизациями = 20 nр; *2* — энергия α-частицы (E) = 5000 $кV$, число ионизаций (i) на 1 частицу = 150 000, среднее расстояние между ионизациями = 0,16 mμ.

протоны. Этим объясняется то, что такие частицы даже при значительно большей по сравнению с быстрыми электронами энергии обладают весьма малой средней длиной пробега в веществе той же плотности (рис. 28).

Таким образом, все типы ионизирующих излучений отдают свою энергию облученному веществу в принципиально совершенно одинаковой форме, путем ионизации или возбуждений атомов вдоль пути пробега положительно или отрицательно заряженной частицы. В зависимости от массы и скорости частицы путь ее пробега в веществе определенной плотности и линейная плотность ионизации будут различны. Следует добавить, что обычной единицей дозы ионизирующих излучений является один рентген, представляющий собой такое количество энергии, которое производит в веществе определенной плотности определенное число ионизаций*. Одинаковые дозы разных типов ионизирующих излучений оставляют, следовательно, в определенном макрообъеме вещества (например, в 1 см^3) примерно одинаковую энергию в виде одинакового числа ионизаций и возбуждений атомов. Но в зависимости от линейной плотности ионизации вдоль пути пробега частицы микрогеометрическое распределение ионизаций внутри объема, а вместе с тем и микрогеометрическое распределение абсорбирован-

* Единица „рентген" есть такое количество рентгеновских или γ-лучей, при котором сопряженная с излучением корпускулярная эмиссия в 0,001293 г воздуха образует в воздухе ионы, несущие одну электростатическую единицу электрического заряда любого знака.

ной энергии, при воздействии одинаковыми дозами разных типов ионизирующих излучений может быть весьма различным. Наконец, следует особо подчеркнуть, что практически все типы ионизирующих излучений, получаемые даже от самых мощных источников, являются излучениями очень малой плотности по сравнению, например, с видимым светом. Энергия отдельных квант и частиц у них очень велика, но число этих квант или частиц на единицу объема даже при небольших практически встречающихся дозах очень невелико. Например, если мы сравним свет с густым туманом, состоящим из мельчайших капелек воды, соответствующих квантам света, то эквивалентную по энергии дозу рентгеновских лучей можно сравнить с первыми крупными, но очень редкими каплями начинающегося ливня. Следствием малой плотности ионизирующих излучений является то, что даже самые сильные летальные дозы этих лучей по сумме вносимой ими в организм энергии ничтожно малы и непосредственно воздействуют лишь на ничтожную часть общей массы вещества. Все это можно иллюстрировать следующим наглядным примером: летальная доза рентгеновских лучей оставляет в организме человека меньше энергии (в калориях), чем стакан выпитого теплого чая. Если этому облучению с неизменной интенсивностью (достаточной для того, чтобы в течение часа создать летальную дозу) подвергать вещество, по плотности соответствующее живым тканям, то примерно половина его атомов будет ионизирована лишь через несколько тысяч лет. Из этого с полной непреложностью следует, что ярко выраженные биологические реакции на воздействие ионизирующих излучений связаны отнюдь не с общим количеством внесенной энергии, а с узко локальными процессами, протекающими первично в микрогеометрических участках облученного вещества.

Попробуем теперь представить себе, что происходит в тканевых клетках, подвергнутых воздействию ионизирующими излучениями. При этом будем исходить из двух основных и наиболее существенных положений: выше уже описанной весьма малой плотности ионизирующих излучений, с одной стороны, и явной негомогенности микроскопического строения тканей и внутриклеточных структур,— с другой. Первое обстоятельство ведет к различным количественным взаимоотношениям между разными реакциями и разными дозами излучений (к разной форме и наклону различных кривых эффекта дозы). А второе из вышеуказанных обстоятельств ведет к появлению (в разных количествах при разных дозах) необратимых и часто гибельных для клетки последствий в результате изменения или повреждения жизненно особенно важных, уникальных или представленных лишь небольшим числом внутриклеточных структур (например, хромосом, пластид, молекул некоторых биологически активных веществ и т. д.). Оно ведет также к реституируемым или более или менее безразличным для клетки последствиям при изменении или повреждении молекул, представленных в веществе клетки в массовых количествах. Конечно, и в последнем случае, при достаточно высоких дозах и соответственно высоком выходе этих реакций, неизбежны те или иные отравления клетки продуктами распада и «чужеродными» молекулами. Отсюда следует, что на основе первичного фотохимического (в широком смысле слова) процесса в облученных клетках будут параллельно протекать различные реакции, зависящие от дозы.

Выше упоминалось, что в принципе отдача энергии веществу, производимая ионизирующими излучениями, во всех случаях одинакова и заключается в ионизации и возбуждении атомов. Однако в зависимости от энергии и массы ионизирующих частиц (фото-и комптонэлектроны — при рентгеновском и γ-излучениях, β-частицы, α-частицы и протоны отдачи) резко меняется один немаловажный фактор: линейная плотность ионизации вдоль пробега частицы. Чем больше масса и меньше энергия частицы, тем

больше плотность ионизации вдоль пути ее пробега, поэтому особенно «густо» ионизируют протоны и α-частицы; густота же ионизации вдоль пути пробега электронов повышается лишь к его концу при замедлении движения. В результате этих явлений, при применении различных типов ионизирующих излучений, мы имеем различное микрогеометрическое распределение ионизации, а следовательно, и энергии в облученном веществе.

В наглядной схематической форме это представлено на рис. 29. На данном рисунке, наверху, изображено распределение одного и того же числа ионизаций, то есть одной и той же физической дозы излучений, в некотором небольшом объеме при облучении вещества β-(*слева*) и с-частицами (*справа*). В первом случае, благодаря перекрещиванию в этом объеме многих относительно длинных путей пробега β-частиц с редко расположенными вдоль этих путей ионизациями, даже при относительно небольшой дозе, ионизации и возбуждение атомов распределяются равномерно по всему объему (с небольшими сгущениями, образующимися в конце пробега электрона). То же число ионизаций при применении α-частиц дает сравнительно небольшое количество сгустков ионизации вдоль весьма коротких путей пробега этих частиц. В середине рис. 29 в увеличенном виде представлен меньший объем, очерченный в верхнем ряду; здесь для β-частиц сохраняется столь же равномерное распределение ионизации, а для с-частиц еще более увеличивается неравномерность распределения. Наконец, в нижнем ряду рассматриваемое вещество увеличено еще в восемь раз, та же разница между β- и с-частицами выражена еще более резко. Схемы нижнего ряда рисунка разделены на маленькие квадратики, примерно соответствующие среднему размеру растительных клеток. При этом ясно видно, что в случае применения β-частиц (или вторичных электронов при рентгеновском или γ-излучении) все клетки получают примерно одинаковое, небольшое количество энергии в виде нескольких ионизаций и возбуждений атомов, а в случае применения α-частиц (или протонов отдачи) отдельные клетки (при той же дозе) получают сравнительно большую порцию энергии, в то время как остальные остаются первично не облученными.

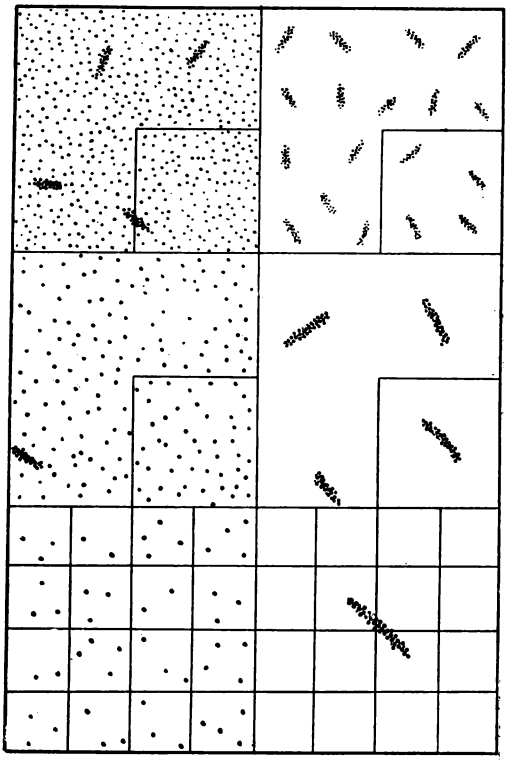


Рис. 29. Схематическое изображение микрогеометрического распределения ионизации в облученном веществе при воздействии одинаковыми дозами β-(*слева*) и с-излучений (*справа*).

В середине рисунка в увеличенном виде изображены очерченные в верхнем ряду части общего пространства, а в нижней части рисунка еще раз увеличены очерченные участки из среднего ряда. Схемы нижнего ряда разбиты сеткой на более мелкие участки, примерно соответствующие размерам клеток.

Возникающие при применении различных типов ионизирующих излучений разницы в микрогеометрическом распределении отдаваемой веществу

энергии (несмотря на принципиально одинаковый механизм абсорбции энергии всех ионизирующих излучений) могут повлечь за собой довольно существенные различия в биологических реакциях. Это и действительно наблюдается в некоторых случаях: по отношению к ряду необратимых патологических изменений α-частицы (при равных дозах) оказываются заметно эффективнее β-частиц или рентгеновского и γ-излучений.

Из сказанного выше можно сделать следующее заключение. При облучении растительных клеток в них, несомненно, будут происходить различные изменения, в том числе, например, разрывы хромосом и разрушение пластид. Из опытов разных авторов на большом числе различных видов растений известно, что с возрастающим с дозой числом таких, в большинстве случаев необратимых, повреждений этих важных клеточных структур тесно коррелирована возрастающая смертность на эмбриональных и постэмбриональных стадиях развития растений. Известно также, что эти изменения, а соответственно и смертность проростков быстрее возрастают с дозой при применении α-излучателей. В связи с вышеописанными особенностями микрогеометрического распределения ионизаций число слабо и обратимо измененных клеток при таких излучениях сравнительно невелико. При применении излучений с меньшей линейной плотностью ионизации (β-частицы, рентгеновские и γ-излучения) необратимые изменения клеточных структур и летальный эффект с увеличением дозы возрастают медленнее, а энергия распределяется по клеткам более равномерно.

Что же производит та часть энергии, которая не ведет к непосредственным фатальным эффектам для клетки? Как уже упоминалось, в результате ионизации и возбуждения атомов могут происходить самые разнообразные структурные изменения различных молекул (путем непосредственной активации или через химически активные продукты диссоциации воды и некоторых других веществ). В протоплазме клеток особенно существенную роль будут играть возникающие при этом продукты распада и денатурации белков. С повышением дозы и соответствующим повышением концентраций этих продуктов распада будет возрастать интоксикация клеток и тканей, приводящая ко все более тяжелым последствиям лучевой болезни организма. Следовательно, и эти не связанные непосредственно с жизненно особенно важными клеточными структурами процессы повлекут за собой возрастающую с дозой смертность проростков. Однако одним из общих положений фармакологии и токсикологии, особенно убедительно излагавшимся в лекциях классика русской фармакологии Н. П. Кравкова, является тот факт, что большинство чужеродных токсических веществ и продуктов распада, действуя угнетающе и губительно на клетки при достаточно высоких концентрациях, оказывает на те же клетки более или менее значительное стимулирующее, возбуждающее жизнедеятельность, влияние при очень слабых концентрациях. Поэтому при воздействии слабыми дозами ионизирующих излучений, особенно в тех случаях, когда применяются излучения с малой линейной плотностью ионизаций, мы должны ожидать проявления известной стимуляции организма в результате слабой (стимулирующей) интоксикации. Это положение иллюстрируется графически на рис. 30.

В верхней части этого рисунка нулевая линия абсциссы изображает контроль, а по ординатам отложены отклонения (в процентах) от контроля. Расположенная над нулевой линией кривая a_1 изображает медленно возрастающий с дозой общий «фотохимический» эффект α-частиц, а кривая a_2 — сравнительно быстрое нарастание необратимых повреждений внутриклеточных структур (например, разрывы хромосом). Прерывистая начальная часть кривой a_1 изображает ту часть общего «фотохимического» эффекта, при которой концентрации продуктов распада еще низки и вызывают стимуляцию клеток; так как связанная с угнетением клеток кривая a_2

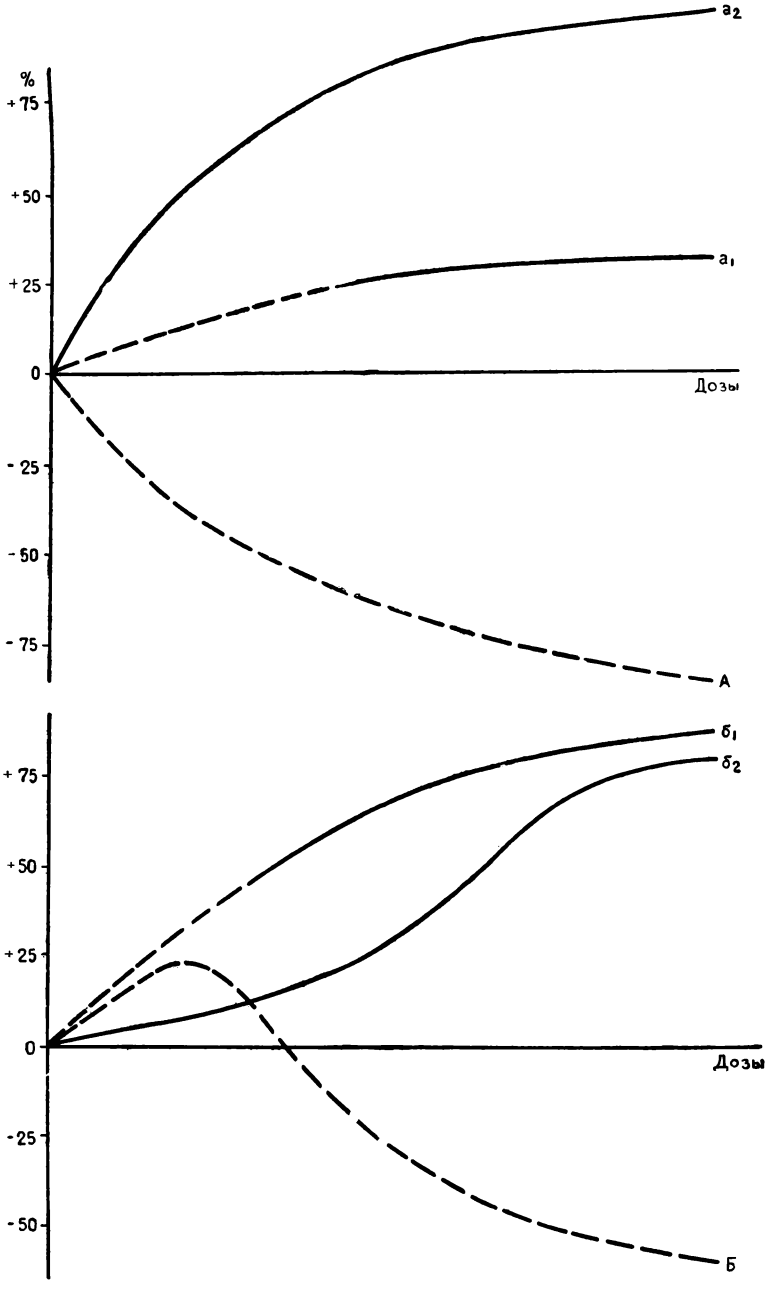


Рис. 30. Схематическое изображение биофизической интерпретации опытов с α-(*наверху*) и β-излучениями (*внизу*).

Кривые a_1 и $б_1$ изображают нарастание с дозой первичных фотохимических эффектов излучений. При слабых дозах облучения и соответственно малых выходах реакций может наблюдаться стимулирующий эффект (*пунктирная часть указанных кривых*). *Кривая* a_2 изображает быстрое, а *кривая* $б_2$ более медленное возрастание поражения внутриклеточных структур с повышением дозы. *Пунктирные кривые А и Б* изображают зависимость общего эффекта на рост и развитие растений от дозы облучения. Стимуляция (положительная часть *кривой Б*) наблюдается лишь при малых дозах β-излучателей, благодаря заметному превышению фотохимических эффектов (начальная часть *кривой* $б_1$) над поражением внутриклеточных структур (соответствующий участок *кривой* $б_2$),

на всем протяжении лежит выше кривой a_1, то общая результирующая кривая A на всем протяжении дает возрастающее с дозой угнетение растений и лежит под нулевой чертой. В нижней части этого рисунка изображено то же для β-частиц или вторичных электронов. Кривая общего «фотохимического» эффекта $б_1$ возрастает с дозой значительно быстрее, а кривая $б_2$, изображающая число необратимых повреждений внутриклеточных структур,— значительно медленнее и располагается ниже кривой $б_1$. Пунктиром в кривой $б_1$, как и в кривой a_1, изображена ее начальная часть, при которой возникают лишь очень низкие, стимулирующие жизнедеятельность клетки концентрации продуктов распада. В этом случае («стимулирующая» часть кривой $б_1$ лежит выше соответствующего отрезка кривой $б_2$) общая результирующая кривая $Б$ покажет (при малых дозах) стимуляцию, а затем уже угнетение растений. Кривые на рисунке, хотя и являются схематичными, однако основаны на общей сумме имеющихся в литературе экспериментальных данных (Buzzati—Traverso e Cavalli, 1948; Lea, 1946; Timofèeff-Ressovsky u. Zimmer, 1947).

Кроме того, если вспомнить основные результаты опытов, излагавшихся нами выше, то и для них схема рис. 30 является вполне адекватным изображением происходящего. Действительно, цитологические изменения, ведущие к гибели клеток, как было показано, возникают (уже при слабых дозах) значительно чаще при воздействии α-частицами. В связи с этим и общий летальный эффект облучения достигается при значительно меньших дозах α-частиц, чем при β-или γ-излучениях, а стимулирующего эффекта нами не наблюдалось даже при очень слабых дозах. Как и следовало ожидать теоретически, очень мягкие β-излучения дают промежуточную картину между жесткими β-излучениями и α-частицами. Малая вероятность стимуляции клеточных процессов при применении α-частиц ясно вытекает из приведенного на рис. 28 своеобразного микрогеометрического распределения энергии. Некоторой стимуляции при облучении α-частицами можно ожидать лишь через теоретически мыслимое стимулирующее действие продуктов распада (некрогормонов), образующихся в результате гибели пораженных этими частицами клеток; в отдельных случаях такая стимуляция, может быть, и наблюдается (некоторые опыты с бактериями и некоторые из выживших растений в опытах с σ-частицами).

Таким образом, теоретическое объяснение полученных нами результатов в основном сводится к следующему. Под воздействием слабых доз γ- и β-излучений процент необратимых летальных изменений (в основном кариологических) невелик, и эти изменения не переходят еще в заметное угнетение или подавление развития растений. При тех же дозах, однако, все клетки получают уже некоторую энергию в виде отдельных ионизаций, что ведет к легкой интоксикации продуктами распада, которая, в свою очередь, несколько повышает общий тонус обмена,ведущий к возрастанию темпов клеточного деления. С повышением доз увеличивается процент летальных изменений клеточных ядер, а стимулирующая легкая интоксикация переходит в более тяжелую, угнетающую развитие растений. При облучении α-частицами большинство клеток вообще не подвергается непосредственному воздействию излучений, а пропорционально с возрастанием дозы быстро растет процент убитых клеток. Этим объясняется как отсутствие стимуляции при слабых дозах α-облучения, так и быстро возрастающее с дозой угнетение, вскоре переходящее в летальный эффект.

К этому, в основном, и сводится биофизическая интерпретация наблюдавшихся нами явлений. Указанная интерпретация, само собой разумеется, намечает лишь главный механизм, лежащий в основе феномена радиостимуляции. Несомненно, что в ряде отдельных случаев на этот основной механизм накладываются те или иные частные физиологические и биохими-

ческие процессы, зависящие как от типа и физиологического состояния облучаемого организма, так и от некоторых привходящих и сопутствующих облучению условий. Этим, несомненно, объясняется, с одной стороны, общая изменчивость результатов опытов, а с другой стороны, влияние на эффект облучения ряда сопутствующих факторов и условий, которые рассматривались выше; большинство из них, однако, не может оказать какого-либо влияния на первичные физиологические процессы, связанные с облучением.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании некоторых теоретических соображений, изложенных выше, и ряда, хотя и отрывочных, но весьма разнообразных литературных данных (см. табл. 1) было сделано предположение о возможности стимуляции урожая культурных растений предпосевным замачиванием семян в слабых концентрациях раствора β-излучателей и облучением семян извне γ-излучением. При этом было предположено, что наиболее эффективным должно оказаться преимущественное воздействие на самые ранние стадии развития с весьма незначительным и постепенно затухающим воздействием на последующие фазы вегетации, что при равных дозах от воздействия α-излучений в большинстве случаев следует ожидать не стимуляцию, а наоборот, угнетение растений. В ряде опытов эти теоретические предположения были экспериментально проверены и в основном подтвердились. Вопреки результатам опытов Ю. Стоклазы и А. А. Дробкова, подтвердилось и предположение об отсутствии стимулирующего эффекта при воздействии α-излучателями. При этом выяснилось (по результатам гистологического и цитологического анализа на растениях и в опытах на бактериях), что главной биологической реакцией на воздействие слабыми дозами β- и γ- излучений, лежащей в основе стимуляционного эффекта, по-видимому, является некоторое ускорение темпов клеточного деления. Все прочие физиологические реакции клеток, являясь (это особенно ясно видно из опытов на бактериях, проведенных Сокуровой) вообще значительно более радиорезистентными, чем клеточное деление, обеспечивают вполне нормальное функционирование клеток и тканей при столь слабых воздействиях ионизирующих излучений. Исходя из ряда теоретических предпосылок и первых удачных лабораторных опытов, мы провели полевые опыты и даже небольшие производственные посевы некоторых сельскохозяйственных культур. В общем итоге 33 довольно больших опыта на 13 разных видах культурных растений дали положительный, статистически вполне достоверный результат. В среднем по всем культурам при предпосевном замачивании семян в слабых концентрациях раствора β-излучателей получается повышение урожая зерна и сена на 10—15%. Интересно, что изменчивость результатов, представлявшаяся нам (при рассмотрении отдельных опытов) весьма значительной, при обработке всего материала методом дисперсионного анализа оказалась вполне нормальной. Статистически реальное влияние большинства сопутствующих факторов на нашем, хотя и довольно большом материале, показать еще не удается. Более или менее твердо установленным можно лишь считать, что результаты стимуляции при более длительном замачивании семян (10—20 часов) в слабых концентрациях раствора оказываются лучше, чем при коротком замачивании в соответственно более высоких концентрациях. Процент повышения урожая вегетативной массы (сено) по сравнению с контролем, по-видимому, несколько выше (на 12—20%), чем зерна (на 10—15%).

Производственные посевы (всего 44 посева), проведенные нами на

общей площади около 300 га, также дали в среднем ясный и статистически абсолютно реальный положительный результат. В среднем урожай повышен — по бобовым (в основном сено) на 16%, а по злакам (зерно) на 10%. Наши производственные посевы, 10 различных сельскохозяйственных культур, так же как и полевые опыты, проводились в течение 4 лет в разных почвенно-климатических условиях, благодаря чему они дают довольно полные общие результаты, необходимые для применения этого метода стимуляции на практике.

Наконец, во всех опытах и производственных посевах нами брались пробы конечных продуктов (сено или зерно) для определения в них концентрации активности. В громадном большинстве случаев в конечном продукте при обычных методах определения с помощью счетной установки «Б» не удается получить реальную разницу между контрольным и стимулированным материалом. Концентрации активности в стимулированных продуктах ниже порядка 10^{-9} Cu на 1 кг. Это делает получаемые продукты практически безвредными, особенно в качестве кормового материала для скота. Необходимо еще напомнить, что, как указывалось в конце описания полевых опытов, семена стимулированных растений не обнаруживают ни малейшего понижения своих посевных качеств. Наоборот, в проведенных до сих пор опытах получено некоторое, правда, статистически еще не вполне достоверное, положительное последействие стимуляции семян.

На основании наших опытов, литературных данных и теоретических соображений, можно попытаться дать сравнительную оценку различных методов стимуляции растений ионизирующими излучениями. Все эти методы могут быть разбиты на 3 основные группы: предпосевное замачивание семян в растворах излучателей, предпосевное облучение семян извне рентгеновскими или γ-лучами и внесение излучателей в почву или в удобрения. Каждый из этих методов имеет свои преимущества и недостатки.

Преимущество метода предпосевного замачивания семян в растворах излучателей достаточно и с разных сторон обосновано в предыдущих разделах этого сообщения. Результаты наших полевых опытов и производственных посевов и, особенно, их вариационно-статистическая обработка показывают полную реальность стимуляционного эффекта, достигаемого этим методом (превышение контрольного урожая в среднем составляет 10 — 15%). Необходимо, разумеется, подчеркнуть, что детали методики замачивания еще далеко не доработаны и, несомненно, в будущем положительный эффект может быть еще увеличен. К достоинствам этого метода относится также простота и дешевизна, ибо наилучший эффект достигается применением смеси технических препаратов различных β-излучателей, а не дорогостоящими химически и радиоактивно чистыми препаратами отдельных изотопов. Единственным недостатком этого метода является то обстоятельство, что получаемые продукты могут содержать небольшие следы излучателей. Эти следы, однако, при тех концентрациях раствора, которые целесообразно использовать на практике (0,2; 0,5 mCu на 1 л и в особенности, если для замачивания семян применяются изотопы с не слишком длинным периодом полураспада) настолько незначительны, что не могут вызывать серьезных опасений за токсичность или недоброкачественность продукта. Это с полной уверенностью можно утверждать по отношению к кормовым травам, всем прочим продуктам, употребляемым на корм скоту, и техническим культурам.

Облучение семян извне свободно от указанного недостатка, но обладает двумя другими. Во-первых, стимуляционный эффект этого метода, по-видимому, несколько ниже и менее устойчив, а во-вторых, при облучении посевного материала в производственных количествах он требует наличия сверхмощных γ-излучателей, рабочая нагрузка которых невелика (не бо-

лее одного месяца в год), а коэффициент полезного действия низок. Практическое применение этого метода возможно лишь по отношению к весьма мелким семенам с соответственно небольшими нормами высева, которые можно было бы облучить в достаточных количествах на транспортерах, медленно движущихся над мощными γ-излучателями.

Наконец, метод внесения излучателей в почву непосредственно или через радиоактивные удобрения обладает тремя существенными недостатками. Первый из них заключается в том, что вносится относительно большое количество излучателей в поверхностный слой почвы на больших площадях, а это неизбежно ведет к образованию активной пыли, которая может развеваться ветрами на сравнительно большие расстояния, создавая серьезные опасности для населения. Второй недостаток в том, что растения могут использовать лишь незначительную часть внесенных в почву излучателей, поэтому будет ненужная и даже вредная растрата большого количества излучателей. Наконец, в то время как при замачивании семян в растворах излучателей активность по мере роста падает (практически почти до нуля к концу вегетации), конечный продукт растений, выросших на радиоактивной среде, естественно, будет содержать активность в заметных концентрациях, что подтверждается и нашими опытами на «активных» грядках. Мы считаем, однако, допустимым (не с точки зрения стимуляции, а с точки зрения использования возможных наличных запасов) практическое применение в качестве удобрения селитры, содержащей излучатели в концентрациях не свыше 2,5 mCu на 1 кг. Простой расчет показывает, что при обычных нормах внесения этого удобрения на единицу площади активность почвы (а тем самым и растений) будет совершенно ничтожной.

Таким образом, для применения в производственных условиях мы считаем наиболее целесообразным предпосевное замачивание семян в слабых концентрациях вышеупомянутой смеси β-излучателей. Другие методы смогут применяться лишь в отдельных специальных случаях: предпосевное облучение семян извне, например, лишь при обработке сравнительно небольших количеств посевного материала. А при древопосадках, может быть, можно будет использовать подсыпку в посадочные ямы почвы, грунта водоемов и илов, в которых по тем или иным причинам (например, при применении прудов-отстойников или почвенных фильтров для очистки активной воды) сконцентрировалось известное количество излучателей; однако для подтверждения возможности применения активных грунтов и илов необходимо провести ряд специальных опытов.

Все намеченные выше вопросы возможного практического применения радиостимуляции требуют, конечно, дальнейшей специальной разработки. Описанные нами в настоящем сообщении опыты представляют пока значительно больший интерес в теоретическом отношении. Возможность теоретической интерпретации результатов опытов показывает, по нашему мнению, приложимость биофизического анализа не только к простейшим радиобиологическим реакциям, но и к довольно сложным и комплексным явлениям, наблюдаемым в результате воздействий ионизирующих излучений на живые организмы. Именно эту теоретическую сторону обсуждаемой в настоящей работе проблемы следует развивать в дальнейших опытах. Особенно плодотворным и интересным будет дальнейшее углубление цитологического анализа, проводимого параллельно с общебиологическими наблюдениями за облученными растениями на разных стадиях развития. Много интересного может дать и варьирование (на основе определенных теоретических предпосылок) методики облучения и типов применяемых ионизирующих излучений. Такому развитию биофизического анализа воздействия ионизирующих излучений на растения мы надеемся посвятить ряд дальнейших работ.

От непосредственного практического применения радиостимуляции в производстве, особенно в больших масштабах и на хлебных злаках, следует воздержаться до разработки оптимальной стимуляционной методики.

ВЫВОДЫ

1. В работе приведены результаты опытов на 12 видах культурных растений, а также на элодее, пресноводном перифитоне, клубеньковых и почвенных бактериях и наземных сообществах из 15 различных видов высших растений, подвергавшихся действию слабых доз ионизирующих излучений. Исследовалось как влияние предпосевного замачивания семян в слабых концентрациях растворов излучателей, так и действие внешнего облучения γ-лучами Co^{60} и внесения излучателей в воду, питательную среду или почву.

2. В ряде опытов на горохе и других видах культурных растений, проводившихся в лабораторных условиях, было установлено, что замачивание семян в слабых концентрациях (0,2—5,0 mCu на 1 л по β-излучению) раствора из смеси нескольких β-излучателей вызывает более или менее заметную стимуляцию роста, развития и урожая растений, выражающуюся в увеличении массы вегетативных и генеративных органов на 5—40% по сравнению с контролем. При дальнейшем повышении концентраций раствора стимуляция переходит в прогрессирующее угнетение, кончающееся летальным исходом (при концентрациях выше 500 mCu на 1 л). То же самое, только с несколько менее выраженным стимулирующим эффектом слабых доз, наблюдается и при внесении излучателей в почву или облучении семян извне γ-лучами.

3. Замачивание семян в растворах α-излучателей, эквивалентных по дозам излучения вышеупомянутым растворам β-излучателей, дает не стимуляцию, а угнетение и летальный эффект, значительно быстрее возрастающие с дозой.

4. Аналогичные результаты были получены также в опытах с элодеей, пресноводным перифитоном, клубеньковыми бактериями, сообществом почвенных бактерий и сообществом различных видов культурных растений.

5. Изучено влияние стадии замачивания семян, а также действие некоторых сопутствующих факторов на эффект облучения. У стимулированных растений выявлено некоторое повышение сухого веса различных органов, а в стимулированных культурах бактерий установлено значительное повышение числа клеток при одновременном уменьшении их длины. Специальное гистологическое исследование показало, что у стимулированных растений на единицу объема ткани клеток больше, чем у контрольных, но размер их меньше; у подавленных растений размер клеток несколько увеличен, а число их меньше, чем в контроле. Летальный цитологический анализ митозов из корешков контрольных, стимулированных и подавленных растений показал, что: а) у стимулированных растений увеличена митотическая активность; б) у подавленных растений заметно повышен процент ненормальных митозов, возрастающий с дозой; в) у растений, подвергавшихся воздействию α-частиц, не наблюдается повышения митотической активности, а процент ненормальных митозов очень быстро возрастает с дозой. Все эти факты приводят к заключению, что основным результатом радиостимуляции является повышение темпов деления клеток под воздействием слабых доз β- или γ-излучений, вызывающих лишь весьма незначительное увеличение процента ненормальных митозов.

6. Почти во всех 32 полевых опытах по предпосевному замачиванию семян 12 различных культурных растений в слабых концентрациях (0,25; 1,0 mCu на 1 л) раствора из нескольких β-излучателей в течение двух се-

зонов получен более высокий урожай, чем в контроле. Из 42 производственных посевов 10 различных видов культурных растений в течение 4 сезонов на общей площади около 300 га большинство дали заметное (5—20%) превышение урожая по сравнению с контролем. Причем математическая обработка материала показала полную достоверность полученных результатов.

7. Согласно рабочей гипотезе, высказанной на основании биофизического анализа полученных результатов, в основе стимулирующего эффекта слабых доз ионизирующих излучений лежит слабая интоксикация продуктами распада, вызываемая в тканях первичным фотохимическим действием излучений. Угнетение растений, прогрессирующее с повышением доз, объясняется как повышением общей интоксикации (при достижении определенной величины теряющей стимулирующие и приобретающей угнетающие клетку свойства), так и быстро возрастающими с дозой разрушениями цитологических структур, большинство из которых ведет к гибели клетки

ЛИТЕРАТУРА

Атабекова А. И. Действие рентгеновских лучей на семена и проростки гороха. Биол. журн., 1936, т. 5, № 1, стр. 99—116.

Атабекова А. И. О влиянии рентгена на рост и развитие гороха. Биол. журн., 1937, т. 6, № 1, стр. 81—91.

Атабекова А. И. О стимулирующем действии лучей Рентгена на растения. «Природа», 1938, № 7—8, стр. 56.

Афанасьева А. С. Сохраняемость действия рентгеновских лучей на пшеницу. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1936, т. 45, стр. 433—440.

Афанасьева А. С. Действие рентгеновских лучей на воздушно-сухое, увлажненное и проросшее зерно пшеницы. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1938, т. 48, № 1, стр. 117—124.

Бреславец Л. П., Афанасьева А. С. Повышение урожайности под влиянием рентгеновских лучей. Рожь. 2. Облучение семян. Тр. ВИУА, вып. 8, 1935, стр. 245—253.

Бреславец Л. П., Афанасьева А. С. Действие рентгеновских лучей на рожь. I. Облучение семян. «Вестн. рентгенол. и радиол.», 1935, т. 14, стр. 302—324.

Бреславец Л. П., Медведева Г. Б. и Афанасьева А. С. Повышение урожайности под влиянием рентгеновских лучей. Рожь. I. Облучение проростков. Тр. ВИУА, вып. 8, 1935, стр. 237—244.

Бреславец Л. П., Афанасьева А. С. и Медведева Г. Б. Действие рентгеновских лучей на рожь. Вестн. рентгенол. и радиол., 1935, т. 14, стр. 288—301.

Баранов В. И. Об усвоении радиоактивных элементов растениями. ДАН СССР, 1939, т. 24, № 9, стр. 945—949.

Бреславец Л. П. Современное состояние рентгенобиологии растений. Бюлл. МОИП, 1937, т. 46, № 6, стр. 359—369.

Бреславец Л. П. Изменения, вызванные в растениях лучами Рентгена, и значение этих изменений для теории и практики. I. Изменение физиологических свойств. Тр. Бот. сада МГУ, вып. 3, 1940, стр. 75—118.

Бреславец Л. П. Растение и лучи Рентгена. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946.

Бреславец Л. П. и Атабекова А. И. Повышение урожая под влиянием рентгеновских лучей. Горох. Облучение семян и проростков. Тр. ВИУА. Л., вып. 8, 1935. стр. 254—258.

Бреславец Л. П., Афанасьева А. С. и Медведева Г. Б. Действие рентгеновских лучей на рожь. Вестн. рентгенол. и радиол., 1935, т. 10, стр. 288—301.

Воскресенский Н. М. О наследовании ускоряющего действия рентгеновских лучей на развитие дрозофилы. Тр. Всес. съезда генет. селекц., т. 2, Л., 1929.

Воскресенский Н. М. Передача по наследству ускоряющего действия Х-лучей. Там же.

Дробков А. А. Влияние некоторых радиоактивных элементов: урана, радия и актиния на урожай гороха. Тр. Биогеохим. лаб., 15. М., Изд-во АН СССР, 1939.

Дробков А. А. Влияние радиоактивных элементов на урожай растений. Изв. АН СССР, сер. биол., 1940, № 5.

Дробков А. А. Значение радиоактивных элементов в жизни растений. «Наука и жизнь», 1947, № 3, стр. 14—18.

Заварзин А. А. и Стрелин Г. С. К вопросу о биологическом действии рентгеновских лучей. Рентгеновские опыты над гидрами. I. (предварит. сообщен.). Вестн. рентгенол. и радиол., 1928, т. 6, № 3.

Киселев П. А. Изменение общей и местной радиорезистентности против инфек-

ции в связи с предварительным облучением лучами Рентгена. Вестн. рентгенол. и радиол., 1936, т. 16, № 5, стр. 363—371.

Лучник Н. В. и Царапкин Л. С. Влияние замачивания семян в слабых растворах излучателей на дальнейшее развитие растений. 3. Цитологическое исследование проростков гороха. Отчет за 1950 г. Фонды Урал., фил. АН СССР.

Макаров Н. М., Порядкова Н. А., Преображенская Е. И., Тимофеев-Ресовский Н. В. Полевые опыты по изучению влияния излучателей на рост и развитие культурных растений. Отчет за 1952 г. Там же.

Макаров Н. М., Порядкова Н. А., Преображенская Е. И., Тимофеев-Ресовский Н. В. Вариационно-статистическая обработка результатов 4-летних производственных посевов с применением стимуляции культурных растений методом замачивания семян в слабых концентрациях растворов из смеси излучателей. Отчет за 1954 г. Там же.

Надсон Г. А. О действии радия на дрожжевые грибки в связи с общей проблемой влияния радия на живое вещество. Вестн. рентгенол. и радиол., 1920, т. I, № 1, стр. 45.

Надсон Г. А. О действии рентгеновских лучей на клетку. «Врачебное дело», 1925, № 15/17, стр. 1210.

Надсон Г. А., Рохлина Э. Я. О поле действия, поле смерти и биологической дозиметрии радия. Вестн. рентгенол. и радиол., 1934, т. 13, № 1—2, стр. 23—34.

Надсон Г. А., Рохлина Э. Я. Действие рентгеновских лучей на протоплазму, ядро и хромосомы растительной клетки. Вестн. рентгенол. и радиол., 1934, т. 13, № 1—2.

Надсон Г. А., Штерн Е. Н. О действии ультрафиолетовых лучей на клетку дрожжей. ДАН СССР, 1931, стр. 39—44.

Порядкова Н. А., Макаров Н. М. Влияние намачивания семян в слабых растворах излучателей на дальнейшее развитие растений. XIV. Предварительные опыты по варьированию сроков намачивания и концентраций раствора бета-излучателей. Отчет за 1952 г. Фонды Урал. фил. АН СССР.

«Радиационная химия». Сб. статей. М., Изд-во иностранной литературы, 1953.

Рохлин Д. Р., Рохлина-Глейхгевихт Э. Я. Влияние малых и больших доз рентгеновских лучей на фасоль. Цитологическое исследование зоны роста главного корня. Вестн. рентгенол. и радиол., 1925, т. 3, № 3—4.

Рохлина Э. Я. О вторичных реактивных изменениях под влиянием больших доз радона. Вестн. рентгенол. и радиол., 1936, т. 16, № 6.

Сокурова Е. Н. Стимулирующее действие слабых концентраций раствора β-излучателей и раствора радия на развитие клубеньковых бактерий. Отчет за 1951 г. Фонды Урал. фил. АН СССР.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Порядкова Н. А. Влияние намачивания семян в слабых растворах излучателей на дальнейшее развитие растений. Отчет за 1950 г. Там же.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Порядкова Н. А. Влияние намачивания семян в эквивалентных по дозам растворах семи β-излучателей и радия на урожай гороха. Отчет за 1950 г. Там же.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Порядкова Н. А., Сокурова Е. Н., Тимофеева-Ресовская Е. А. Работы по экспериментальной биогеоценологии. 1. Влияние излучателей на биомассу и структуру наземных, почвенных и пресноводных биоценозов. Статья в настоящем сборнике.

Тимофеева-Ресовская Е. А. О скорости подводного обрастания (образование перифитона) в присутствии слабых концентраций. Отчет за 1952 г. Фонды Урал. фил. АН СССР.

Царапкин С. Р. Влияние намачивания семян в слабых растворах излучателей на дальнейшее развитие растений. IV. Вариационно-цитологический анализ. Отчет за 1950 г. Там же.

Чехов В. П. Влияние Х-лучей на растения. Тр. Томского гос. ун-та, т. 85, 1934, стр. 67—135.

Andreoni C. O., Lupo M., Pisani G. Roentgen stimulation du developpement des Cultures. J. Radiol., Electrol., 1950, v. 31, p. 446.

Allen A. Radiation chemistry of aqueons solutions. J. Phys. a. colloid. chem., 1948, v. 52, p. 479—490.

Atabekova A. I. Die Wirkung der Röntgenbestrahlung ruhender und Keimender Samen. Protoplasma, 1936, Bd. 25, S. 234—260.

Atabekova A. I., Medwedewa G. B., Afanassiewa A. S. Die Wirkung der Röntgenstrahlen auf Roggen, Protoplasma, 1935. Bd. 23, H. 4.

Baetge H. H. und Begemann E. Düngungsversuche mit Plantoradon. Z. f. Pflanzenernähr., Dung. Eodenkunde, 1949, Bd. 44, S. 198.

Bossi R., Lupo M. Stimulazione dei Pisum sativum secondo irradiazzione indiretto nel raggi X. Ric. Scient, 1951, v. 21, p. 379.

Brunst V. V. The Problem of Roentgen Stimulation. Am. J. Roentgenol., 1952, v. 68, p. 281.

Buzzati-Traverso A., Cavalli L. Teoria del úrto e unita biologiche elementari. Milano, Longanesi, 1948.

Chesley L. C. The effect of light upon the sensitivity of wheat seedlings to X-rays. J. Cell. Comp. Physiol., 1935, v. 6, N I, p. 69—84.

Cronkite E. P. Increased tolerance of mice to lethal X-radiation, as a result of previons sublethal exposures. Proc. Soc. Exper. Biol. Med. 1950, v. 73, p. 184.

Dale W. Action of radiation on aqueons solutions. Br. J. Radiol. 1947, Suppl. 1.

Dittrich W., Paul W., Riedel M. und Schubert G. Über strahlenbiologische Wirkungen schneller Elektronen auf Gerstenkeimlinge. Strahlenther., 1949, Bd. 80, S, 17.

Fröier K., Gustaffson Å. The Influence of X-ray dose on germination and sprouting ability in barley and wheat. Sv. Bot. Tidskr., 1941, v. 35.

Iven H. Neuere Untersuchungen über die Wirkung der Roentgenstrahlen auf Pflanzen. Strahlenther., 1925, Bd. 19, S. 413.

Lea D. E. Actions of radiations on living cells. Cambridge, C. U. P., 1946.

Lea D. E. The action of radiations on dilute aqueous solutions. The spatial distribution of (H) and (OH). Br. J. Radiol. Suppl. I, 1947.

Lorenz E. Some biologic effects of long continued irradiation. Am J. Roentg., 1950, v. 63, p. 176.

Parker F. V. Future development of the radioactive research program. Amer. Fertil., 1949, v. 110, p. 9.

Sax K., Brumfield R. T. The relation between X-ray dosage and the frequency of chromosomal aberrations. Am. J. Bot., 1943, v. 30, p. 564.

Stoklasa J., Penkava J. Biologie des Radiums und der radioaktiven Elemente. P. Parey, Eerlin, 1932.

Stubbe H. Spontane und strahleninduzierte Mutabilität. Leipzig. G. Thime. 1937.

Timofeeff-Ressovsky N. W. The experimental production of mutations. Biol. Rev., 1934, v. 9, p. 411.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Experimentelle Mutationsforschung in der Vererbungslehre. Dresden, Steinkopf. 1937.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Le mécanisme des mutations et la structure du géne. Paris, Herman, 1939.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Eine biophysikalische Analyse des Mutationsvorganges. Nova Acta Leopoldina, 1940, Bd. 9, 60.

Timofeeff-Ressovsky N. W., Zimmer K. G. Biophysik. I. Das Trefferprinzip in der Biologie. Leipzig. Hirzel, 1947.

РАБОТЫ ПО ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ

Посвящается памяти академика Владимира Ивановича Вернадского.

I. ВЛИЯНИЕ ИЗЛУЧАТЕЛЕЙ НА БИОМАССУ И СТРУКТУРУ НАЗЕМНЫХ, ПОЧВЕННЫХ И ПРЕСНОВОДНЫХ БИОЦЕНОЗОВ

Н. В. ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ, Н. А. ПОРЯДКОВА, Е. Н. СОКУРОВА, и Е. А. ТИМОФЕЕВА-РЕСОВСКАЯ

ВВЕДЕНИЕ

В дальнейшем развитии общего учения В. И. Вернадского о биосфере (Вернадский, 1921—1944) особенно интересным и актуальным нам представляется комплексное сравнительное исследование различных геохимических ландшафтов. Геохимические и, в частности, биогеохимические ландшафты, так же как и всякие, в широком смысле слова, географические подразделения (то есть пространственно ограниченные участки поверхности земли), могут подразделяться на единицы различной дробности. В любой естественно-исторической системе (географии, геологии, почвоведении, геоботанике, зоологии и т. д.), оперирующей с систематическими единицами разного объема, наука стремится постепенно создать по возможности естественную и, вместе с тем, практически удобную таксономическую иерархическую систему, в которой единицы более крупного порядка, естественно, подразделяются на более мелкие. В современной ландшафтологии (географии), в основном сформулированной Л. С. Бергом, разработка такой таксономической системы подразделения территорий находится в начальных стадиях развития и не может еще равняться с более старыми и уже очень хорошо разработанными естественными системами растений и, в особенности, животных (Берг, 1915, 1925, 1931, 1936, 1945, 1947, 1948; Неуструев, 1930; Полынов, 1925, 1934, 1946, 1947; Григорьев, 1936, 1938—1942, 1948; Роде, 1947; Солнцев, 1948, 1949; Четыркин, 1947; Исаченко, 1953; Хартшорн (Harthorne), 1939). В области же геохимии и биогеохимии работа по хорологическому подразделению территорий еще только начинается. Однако совершенно очевидно, что и с биогеохимической точки зрения биосфера может быть подразделена на единицы очень различного объема и содержания. В работах школ А. П. Виноградова и Б. Б. Полынова начинает намечаться геохимическое районирование сравнительно очень больших территорий нашей страны (Вернадский, 1938, 1940, 1942, 1944; Виноградов 1933—1952; Полынов, 1925, 1934, 1946, 1947; Перельман, 1954). С дальнейшим развитием этого геохимического районирования с особенной

остротой и во всей сложности встанет вышеупомянутая проблема создания естественной системы географо-геохимических единиц различного объема. Но уже теперь можно утверждать, что в ныне еще до конца не разработанной системе географических ландшафтов, биоценологических подразделений и в биогеохимии, так же как и в систематике живых организмов и в постоянно протекающем эволюционном процессе («микроэволюция») (Майр, 1947, Timofeeff-Ressowsky, 1940; Bayer a. Timofeeff-Ressowsky, 1943), особый интерес будут представлять самые мелкие систематические единицы. Не вдаваясь здесь в обсуждение принципов географической, геохимической и биоценологической классификации территорий, можно пока некритически использовать термин «микроландшафт» и «биогеохимический микроландшафт» для обозначения более мелких, но обладающих естественными границами территориальных подразделений, на изучении которых концентрируется внимание тех или иных конкретных исследований.

С биогеохимической точки зрения такими микроландшафтами могут являться даже весьма небольшие участки, в почвах, подпочвах, грунтах или водах которых специфическую ведущую роль играют те или иные минералы, органические соединения или рассеянные элементы (оказывающие определенное воздействие на связанные с этой территорией живые организмы), по которым этот участок достаточно резко отличается от соседних. Такими участками могут быть и небольшие сухопутные пятна и отдельные мелкие ведоемчики, отличающиеся, например, достаточно резко повышенной или пониженной концентрацией какого-либо одного или нескольких микроэлементов (играющих существенную роль в развитии живых организмов). Точно так же такой микроландшафт может отличаться присутствием в избыточных концентрациях тех или иных радиоактивных изотопов. Такие «радиологические микроландшафты» представляют особый интерес, с одной стороны, потому, что излучатели, как известно, оказывают весьма заметное влияние на развитие и рост всех живых организмов, а с другой стороны, в связи с тем, что в наше время быстро возрастает число таких микроландшафтов с повышенной концентрацией различных излучателей (под влиянием промышленной деятельности человека).

Ионизирующие излучения оказывают то или иное действие на все живые организмы. При достаточно высоких дозах это действие оказывается заметно угнетающим и кончается летальным эффектом. Угнетающие и летальные дозы при этом очень различны для разных групп организмов. В первом приближении можно считать установленным, что летальные дозы наиболее низки для высокоорганизованных позвоночных животных, лежат значительно выше для большинства беспозвоночных и растений и особенно высоки для большинства микроорганизмов; но и в пределах одной и той же группы (особенно у растений, низших животных и микроорганизмов) различные, даже близкие виды могут резко отличаться один от другого по своей радиорезистентности. Полулетальные дозы (то есть такие, которые в сравнительно короткий срок убивают 50% особей) лежат для различных живых организмов в порядках от сотен до десятков тысяч рентген. Особенно интересным в связи с описываемыми в данной работе опытами является то обстоятельство, что большинство живых организмов, по-видимому, на очень слабые дозы ионизирующих излучений реагирует не подавлением роста и угнетением развития, а стимуляцией, выражающейся в разных случаях очень различно (например, в повышении темпов клеточного деления у микроорганизмов и многих тканевых клеток, повышении всхожести семян, ускорении роста и развития многоклеточных, повышении урожая зеленой массы или плодов у многих растений). Из только что приведенного очень краткого описания основных радиобиологических явлений следуют два весьма существенных вывода: 1) разные группы живых организмов

количественно весьма различно реагируют на одинаковые дозы ионизирующих излучений; 2) слабые и сильные дозы излучений могут воздействовать на организмы (с точки зрения изменений их биомассы) в противоположных направлениях. Из этого, в свою очередь, можно умозаключить, что определенный «радиологический микроландшафт» должен оказывать весьма сложное и подчас неожиданное действие на связанный с ним комплекс живых организмов.

Любые комплексы различных живых организмов, занимающие определенную часть какой-либо территории или водоема, как известно, не являются простой суммой составляющих его видов; такой комплекс образует сообщество теснейшим образом связанных друг с другом и с факторами внешней среды видов животных, растений и микроорганизмов. Такие сообщества обычно называют биоценозами, а их место обитания — соответствующими биотопами. Исследованием биоценозов и биотопов занимается ряд различных научных дисциплин (биогеография, синэкология, биоценология); в зависимости от задач исследования и от точек зрения авторов в основные понятия вкладывается подчас различное содержание и они по-разному классифицируются (Морозов, 1914; Высоцкий, 1925; Сукачев, 1942, 1944, 1945, 1947 — 1950; Аболин, 1914, Беклимишев, 1928; Зенкевич, 1953; Кашкаров, 1933; Лавренко, 1949; Муравейский, 1948; Раменский, 1938; Титов, 1952). Существенным шагом вперед с нашей точки зрения является введенное и разрабатываемое В. Н. Сукачевым (1942, 1944, 1945, 1947 — 1950) понятие биогеоценоза и биогеоценологии. Введением понятия «биогеоценоз» прежде всего устраняется весьма неопределенное разграничение между понятиями биоценоза и биотопа, с одной стороны, и устанавливается соотношение между ними, с другой; элементарный биогеоценоз является единицей, объединяющей все живые и косные компоненты определенно ограниченного места обитания. В эту комплексную, охватывающую все составные части мельчайшего естественного участка биосферы, элементарную единицу биогеоценологии должна, конечно, включаться и динамика протекающих в ней процессов, наиболее ярко отражающихся на изменениях находящегося в состоянии динамического равновесия сообщества живых организмов. Элементарный биогеоценоз, в сущности, и является той интересующей нас единицей, которую мы выше некритически обозначили как элементарный микроландшафт. К вопросу о слиянии попыток экспериментального воздействия на элементарные микроландшафты с чрезвычайно интересной областью биогеоценологии мы вернемся в заключении этой работы.

Если из элементарного микроландшафта или биогеоценоза выделить собственно сообщество определенных организмов (например, наземный фитоценоз, бактериальную флору почвы или перифитон в пресноводном водоеме), то в нем можно прежде всего различить общую биомассу (то есть общую массу всех входящих в данное время в данное сообщество живых организмов) и качественный состав (то есть число и характер входящих в него видов, их положение в сообществе и количественное соотношение между ними). Изменяться во времени может и то и другое. В зависимости от целей исследования можно производить либо долгосрочные наблюдения над сообществом, изучая уровень динамического равновесия сообщества в течение более или менее длительного отрезка времени, либо, ограничившись краткосрочными наблюдениями (например, в течение одного лишь сезона), изучить динамику или достижение определенного максимального уровня по биомассе и качественному составу данного биоценоза за данный отрезок времени. Само собой разумеется, что всякого рода количественные исследования биогеоценозов или элементарных микроландшафтов должны пользоваться сравнительным методом, при котором либо подвергаются сравнению разные микроландшафты, либо сравнение производится по ка-

кому-либо иному параметру (время, внесение какого-либо дополнительного эдафического или климатического фактора и т. д.). Для исследования можно пользоваться как «установившимися» природными сообществами, находящимися уже в некотором состоянии длительного динамического равновесия, так и начинающими свое развитие «новыми» сообществами, заселяющими какую-либо свободную территорию или водоем, либо создаваемыми искусственно по воле экспериментатора.

Опыты, в которых используется биоценологическая методика (то есть такие, в которых в качестве наблюдаемой и измеряемой реакции используется биомасса и качественный состав определенных сообществ), могут заключаться в создании косной среды в нескольких вариантах, отличающихся друг от друга по какому-либо определенному варьируемому фактору, заселении этих вариантов косной среды определенным одинаковым комплексом живых организмов и последующем наблюдении за количественным и качественным формированием сообществ в этих различных вариантах. Такого рода опыты, с внесением различных количеств определенных излучателей в строго ограниченные участки однородной наземной или пресноводной среды, с последующим наблюдением за развитием на этих участках определенных сообществ культурных растений, бактерий или перифитона, и будут описаны нами ниже в настоящей работе. Подобного рода опыты нами продолжаются, и в данном сообщении приводятся результаты наших первых предварительных опытов, носящих ориентировочный характер, методика которых, естественно, является еще несовершенной и недостаточно проработанной. Тем не менее, ввиду крайней бедности данных в области начинающей лишь развиваться «экспериментальной биогеоценологии», сообщение результатов наших первых опытов, может быть, окажется небесполезным.

За существенную помощь в проведении опытов с надземным фитоценозом и перифитоном авторы выражают благодарность Н. М. Макарову и Л. П. Сычевой.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Исходя из соображений, изложенных во введении, нами были поставлены следующие опыты: 1) по изучению влияния внесенных в почву в разных концентрациях β - и γ - излучателей на общую биомассу и относительное развитие ярусов в сообществах, состоящих из стандартной смеси 15 различных видов культурных растений; 2) по изучению влияния тех же почв на общую биомассу и относительное развитие различных групп почвенных бактерий; 3) по изучению влияния тех же излучателей, внесенных в воду, на развитие перифитона (обрастание подводных поверхностей) и смены в нем доминирующих форм.

Опыт с сообществом культурных растений проводился на специально устроенных гидроизолированных грядках. Эти грядки представляли собою траншеи длиной в 20 м, шириной в 1 м и глубиной в 1 м, которые для гидроизоляции были выложены по дну и бортам слоем глины и листовым толем, а затем засыпаны на 50 см извлеченной при рытье траншей супесчаной подпочвой типа деградированного чернозема.

Все грядки располагались на лужайке в одинаковых условиях освещения, увлажнения и других метеорологических факторов двумя группами по 4 грядки в каждой. Схематический чертеж этих грядок с соответствующими размерами приведен на рис. 1. Из восьми грядок в опыте были употреблены семь: 3 из первой четверки и все 4 грядки из второй четверки. В качестве сообщества была взята смесь семян 15 различных видов культурных растений, причем для каждого вида бралась полная норма высева, по И. В. Якушкину (1948); таким образом, сообщество высевалось в условиях весьма значительного перенаселения. На все грядки, само собой разумеется, высевалось строго одинаковое количество тщательно перемешанной смеси семян. В сообщества были включены следующие виды культурных растений: пшеница, ячмень, овес, просо, тимофеевка, горох, чина, вика, чечевица, люпин синий, люпин желтый, эспарцет, люцерна, клевер и лен. Весной перед посевом 2 грядки (по одной в каждой четверке) были политы водопроводной водой в количестве одной ведерной лейки на 1 м^2 (контроль). Остальные 5 грядок были также политы тем же количеством воды, в которую, однако, прибавлялась смесь из нескольких радиоактивных изотопов: (Sr^{89}, Sr^{90}, Y^{90}, Nb^{95}, Zr^{95}, Ru^{106}, Cs^{137} и Ce^{144}) в количествах 1, 5, 25, 50 и 100 mCu на 1 м^2.

После внесения излучателей все грядки были тщательно перекопаны, их поверхность выровнена граблями, вручную равномерно засеяна смесью семян и еще раз равномерно заборонена граблями.

С момента появления всходов и до конечной уборки осенью на грядках проводились регулярные визуальные наблюдения. В период наиболее пышной вегетации (во второй половине июля) была произведена уборка с трех пробных площадок по 1 м², расположенных в середине и у обоих концов всех грядок. При этой уборке с каждой площадки извлекались все растения с корнями, рассортировывались по видам, просчитывались и взвешивались. При конечной уборке осенью вся надземная масса растений была аккуратно сжата на каждой грядке, высушена и взвешена; сырой вес не определялся, потому что на грядках с сильными дозами излучателей некоторые виды отстали в развитии (находились еще в полном разгаре вегетации), и сделали бы результаты сравнения сырого веса с разных грядок не реальными.

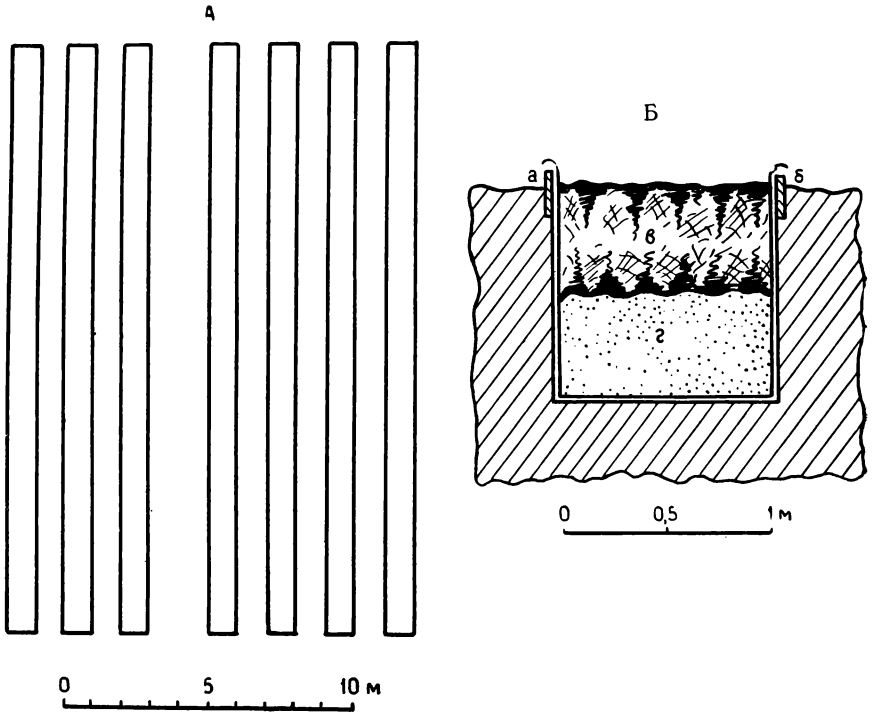


Рис. 1. Схематический чертеж гидроизолированных грядок для опытов по внесению излучателей в почву.

А. План грядок. *Б*. Разрез грядки: *а* — толь; *б* — деревянный борт; *в* — почва; *г* — песок.

В дальнейшем результаты первой уборки обрабатывались и сравнивались по отдельным видам, разным группам растений и по ярусам сообщества. Из корней, надземной массы и семян растений изготовлялись препараты для измерения радиоактивности с помощью счетных установок «Б».

Опыты по изучению сообщества почвенных бактерий производились на тех же грядках, на которых ставились опыты с сообществом культурных растений (см. рис. 1). Пробы почвы брались из верхних 10 см, содержащих основное количество более или менее равномерно распределенной активности. Отбор проб производился в стерильную посуду. Для определения количества бактерий брались навески почвы около 5 г, переносились в 95 см³ стерильной воды и взбалтывались на механической мешалке в течение 10 минут. Из полученной взвеси после соответствующих разведений производились посевы на пластинки из мясопептонного агара или приготовлялись мазки для прямого счета по Виноградскому. Через сутки культивирования при 35° подсчитывалось число колоний, и из полученных данных производились расчеты количества бактерий на 1 г сухого веса почвы. Для определения количества споровых форм исходная взвесь прогревалась перед посевом в течение 10 или 30 минут при 80°. Для определения количества азотофиксирующих бактерий исходная взвесь высевалась на безазотистую среду. При определении количества анаэробов чашки Петри помещались на время культивирования в эксикаторы (находившиеся при комнатной температуре), на дно которых

наливался щелочной раствор пирогалола. Основные опыты по изучению бактериальной флоры почвы на грядках производились в 1952 г.; кроме того, в 1951 г. на тех же грядках производились небольшие предварительные опыты, а в 1953 г. аналогичные опыты были проведены в глиняных сосудах с почвой при комнатной температуре. В этих опытах в сосудах было изучено 7 вариантов: контроль; 0,25; 1; 4; 16; 64 и 128 mCu на 1 кг почвы.

Опыты по изучению сообщества пресноводного перифитона проводились в стеклянных сосудах. В эти сосуды наливалось по 2,5 л водопроводной воды и по 0,5 л озерной воды. В часть сосудов прибавлялось некоторое количество такой же смеси радиоактивных излучателей, как и в опытах с радиоактивными почвами. Концентрации излучателей составляли по β-излучению: 3, 50, 100, 200 и 600 mCu на 1 л. Всего было проведено 2 опыта, причем в каждом опыте контроль и различные варианты ставились в 8—10 повторностях. Все сосуды одного опыта располагались на одном и том же стеллаже оранжереи и находились, таким образом, в совершенно одинаковых условиях освещения, температуры и влажности. По мере испарения все сосуды доливались водопроводной водой до исходного объема. Опыты с перифитоном продолжались от 2,5 до 5 месяцев. В конце опыта образовавшийся на дне и стенках перифитон тщательно отделялся от поверхности, вода отфильтровывалась и определялся сырой и сухой вес, а также вес золы всего осадка (перифитон+планктон) в каждом сосуде; из золы бралась кратная проба для определения активности. Радиоактивность проб воды определялась по нескольку раз в течение опыта. В одном опыте изучалась лишь общая масса перифитона; в другом же во всех вариантах просматривался качественный состав и определялись ведущие (доминирующие) формы.

Результаты опытов будут описаны раздельно для наземного фитоценоза, сообщества почвенных бактерий и перифитона.

1. СООБЩЕСТВО КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ

Описываемый здесь опыт заключался в следующем. Семена 15 видов культурных растений в количествах, равных полной норме высева каждого вида на соответствующую площадь, были тщательно перемешаны и в равных количествах высеяны на семи специальных гидроизолированных грядках площадью в 20 м² каждая.

Две грядки были контрольные, а в почву остальных 5 грядок была внесена смесь излучателей в количестве 1, 5, 25, 50 и 100 mCu на 1 м² поверхности. Подробности методики описаны в предыдущей главе. Высеянное на грядки сообщество было сильно перенаселено (так как семян каждого вида было взято в нормальном для посева количестве). Условия резкого перенаселения вызывали острую борьбу за место между растениями и тем самым создавались условия более лабильного равновесия. Все высеянные растения по своей высоте и мощности подразделялись на 3 ясно выраженных яруса. Первый, верхний ярус образовали: пшеница, ячмень, овес, горох, чина и лен; во второй ярус входили: вика, чечевица, люпин синий и просо; наконец, третий, нижний ярус образовали: люпин желтый, эспарцет, люцерна и клевер, в первый год вегетации не достигающие полного роста. Кроме высеянных растений на всех грядках проросло некоторое количество сорняков, которые нами ближе не определялись и которые в основном входили в третий и отчасти во второй ярус (тимофеевка была включена в группу сорняков).

С самого начала опыта проводились визуальные наблюдения. Всходы появились дружно на контрольных грядках и особенно на двух грядках с малыми количествами излучателей[1] (1 и 5 mCu на 1 м²). «Сильные» грядки (25, 50 и 100 mCu на 1 м²), особенно последняя из них, дали заметно менее дружные всходы, причем некоторые растения, особенно крупные злаки, явно запаздывали. Уже в первые 2—3 недели были ясно видны на глаз различия в травостое; на двух «слабых» грядках он был гуще и выше, чем в контроле, на третьей грядке на глаз не отличался от контроля, а на четвертой и, особенно, на пятой грядках был заметно хуже контрольного.

[1] Грядки с малыми количествами излучателей мы будем называть „слабыми" (слабые дозы излучения) и грядки с большим количеством излучателей — „сильными" (сильные дозы излучения).

На самой «сильной», пятой, грядке в этот первый период особенно бросалась в глаза также некоторая хлорозность растений: они в массе были заметно бледнее контрольных. Те же различия, лишь несколько сгладившиеся на глаз, сохранились и в расцвет вегетации: при этом обращало на себя внимание несколько более раннее зацветание большинства видов на двух «слабых» грядках по сравнению с контролем и заметное запаздывание цветения на пятой, наиболее «сильной» грядке. Наконец, к концу вегетационного периода яровые культуры на контрольных и трех первых грядках созрели и подсохли, на четвертой замечалось некоторое отставание в созревании ряда видов, а наиболее «сильная», пятая, грядка резко выделялась своим зеленым цветом. На этой и отчасти на четвертой грядке некоторые виды растений (особенно горох, чина и крупные злаки) показали ряд морфологических ненормальностей на разных стадиях развития, вроде альбинотической пятнистости листьев, ненормальной зазубренности края листовых пластинок, отклонений в общем габитусе растения, невыполненности бобов и колосьев.

Как уже упоминалось в главе о методике, в расцвет вегетации во второй половине июля с каждой грядки были убраны три пробных площадки по 1 м², располагавшиеся по середине и близ обоих концов грядок. При этой уборке с каждой пробной площадки извлекались все растения с корнями, разбирались по видам (14 видов и 15-я группа, объединявшая сорняки и тимофеевку, которую в этой стадии было трудно отличать от сорняков-злаков), просчитывались и взвешивались. Во время конечной уборки на каждой грядке аккуратно и низко сжиналась вся надземная масса и взвешивалась без разделения по видам и ярусам в высушенном виде. Ниже, в особых разделах, будут описаны результаты по определению общей биомассы растений, их распределение по ярусам и определение концентраций радиоактивности в различных группах и органах растений.

Биомасса

Визуальные наблюдения показали, что на грядках, в которые было внесено небольшое количество излучателей, общая масса растений превышала контроль, а на грядках с большими количествами внесенных в них излучателей отставала от контроля. Во время уборок как промежуточной, так и конечной, общая биомасса на единицу площади всех грядок точно определялась взвешиванием; во время же промежуточной уборки было просчитано и общее число растений на 3 м² каждой грядки.

В табл. 1 приведены общие результаты промежуточной уборки по вариантам. Число растений на двух слабых грядках несколько превышает контроль; это связано, по-видимому, с более дружными всходами, некоторым повышением процента всхожести, наблюдаемыми нами и в большинстве других радиобиологических опытов по воздействию слабыми дозами ионизирующих излучений на семена растений. Начиная с третьей «дозы», число растений уже заметно отстает от контроля, в четвертой «дозе» понижается заметно сильнее, чем в третьей, в пятой же практически не отличается от четвертой (хотя в связи с повышающимся угнетением следовало бы ожидать дальнейшего снижения числа растений). Это явление, как мы увидим ниже, найдет свое объяснение при анализе сообществ по группам растений и по ярусам. Общий вес растений на двух слабых грядках очень сильно превышает контроль (159 и 157% от контроля); на остальных же заметно и равномерно падает с повышением дозы. Зная число растений и их общий вес, легко определить средний вес одного растения в каждом варианте. Этот средний вес одного растения на первой слабой грядке составляет 160% от контроля, а затем равномерно падает на самой сильной пятой грядке до 100%

Таблица 1

Влияние разных доз излучателей на число и сырой вес растений в 7—8-недельном возрасте с трех пробных метровых площадок каждой грядки

Вариант опыта	Общее число растений	% к контролю	Общий вес, г	% к контролю	Средний вес 1 растения, г	% к контролю
Контроль I	2107	100	4516	100	2,14	100
1 m Cu/м²	2226	105	7630	169	3,42	160
5 m Cu/м²	2178	103	7106	157	3,23	151
Контроль II	2418	100	6989	100	2,88	100
25 mCu/м²	2029	84	6493	93	3,20	111
50 mCu/м²	1784	74	5708	82	3,20	111
100 mCu/м²	1837	76	5350	76	2,89	100

то есть не отличается от контроля. При этом следует заметить, что сильное увеличение веса одного растения на слабых грядках произошло несмотря на некоторое повышение густоты стояния; сравнительно же слабое снижение среднего веса одного растения на остальных грядках, все еще превышающее контроль (за исключением самой сильной пятой грядки), несомненно, связано с заметным понижением густоты травостоя.

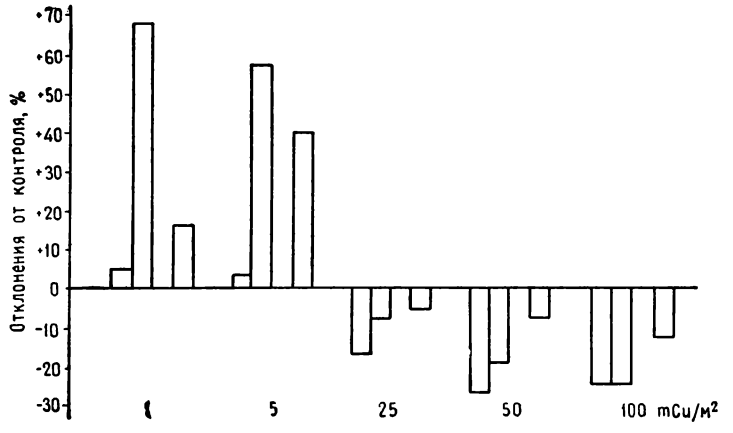


Рис. 2. Отклонения от контроля числа растений в 7-8-недельном возрасте и их общего сырого веса с 3 пробных метровых площадок каждой грядки и общего сухого веса всей биомассы грядок при конечной уборке в зависимости от содержания излучателей в почве.

В табл. 2 приведен общий сухой вес надземной массы всех растений с каждой грядки при конечной уборке. Так же, как и при промежуточной уборке, обе слабые грядки дали повышение, а остальные — понижение биомассы по сравнению с контролем; при этом наибольшую биомассу дала вторая слабая грядка (5 mCu на 1 м²)—140% от контроля.

На рис. 2 результаты количественного определения общей биомассы растений из всех вариантов во время промежуточной и конечной уборок изображены графически в виде процентных отклонений от принятого за 100% контроля. Из этого рисунка ясно видно небольшое повышение числа

растений, весьма сильное увеличение их веса на двух слабых грядках и понижение того и другого на остальных.

Таким образом, подсчет и взвешивание растений на грядках показали, что число растений и, особенно, их общий вес на двух слабых грядках (1 и 5 mCu на 1 м²) превышают контроль; на остальных грядках (25, 50 и 100 mCu на 1 м²) число и, особенно, вес растений заметно отстают от контроля. Подсчет и взвешивание растений, следовательно, вполне подтвердили результаты визуальных наблюдений, показавших, что малые количества излучателей в почве увеличивают биомассу сообщества, а большие количества уменьшают ее по сравнению с контролем.

Таблица 2

Влияние разных доз излучателей на вес сухой биомассы растений к концу вегетации (см. табл. 1)

Вариант опыта	Сухой вес, г.	% к контролю
Контроль I	7885	100
1 mCu/м²	9140	116
5 mCu/м²	10945	140
Контроль II	8530	100
25 mCu/м²	8050	95
50 mCu/м²	7915	93
100 mCu/м²	7545	88

Качественный состав сообщества

До сих пор мы рассматривали только общее число и вес растений на каждой грядке, не подразделяя их на виды или иные группировки. Если проследить изменение веса на разных грядках по отдельным видам растений, то картина, естественно, получается несколько более пестрая; разобраться в ней помогает рассмотрение различий между грядками по отдельным ярусам сообщества.

На рис. 3 приведен вес всех 15 видов растений (тимофеевка, как уже упоминалось ранее, вошла в группу сорняков) в виде процентных отклонений от контроля на всех грядках. Из этого рисунка видно, что горох, чина, чечевица, синий люпин, пшеница, ячмень, овес, просо и лен дают, если не обращать внимания на статистически, по-видимому, нереальные флюктуации, закономерное и ожидаемое повышение биомассы (стимуляцию) на грядках с небольшим количеством внесенных в почву излучателей, переходящее в более или менее заметное прогрессирующее уменьшение биомассы (угнетение) на грядках, в почву которых внесены были большие количества излучателей; то есть мы имеем здесь более или менее закономерное изменение биомассы в зависимости от дозы излучений, что можно было ожидать на основании результатов как наших собственных, так и описанных в литературе радиобиологических опытов с растениями. Вика во всех вариантах дала заметную стимуляцию биомассы; по-видимому, для ее угнетения самая высокая из наших доз оказывается еще недостаточной. Особенно интересно поведение желтого люпина, эспарцета, люцерны, клевера и, частично, сорняков, дающих два максимума биомассы на первой и последней грядках, то есть при самой слабой и самой сильной дозах излучения.

Эта разница между двумя группами растений, различающихся своим поведением при повышении доз излучений, становится отчетливой и ясной, если (для устранения случайных флюктуаций) усреднить приведенные на рис. 3 процентные отклонения для соответствующих двух групп видов. Результат такого усреднения приведен на рис. 4.

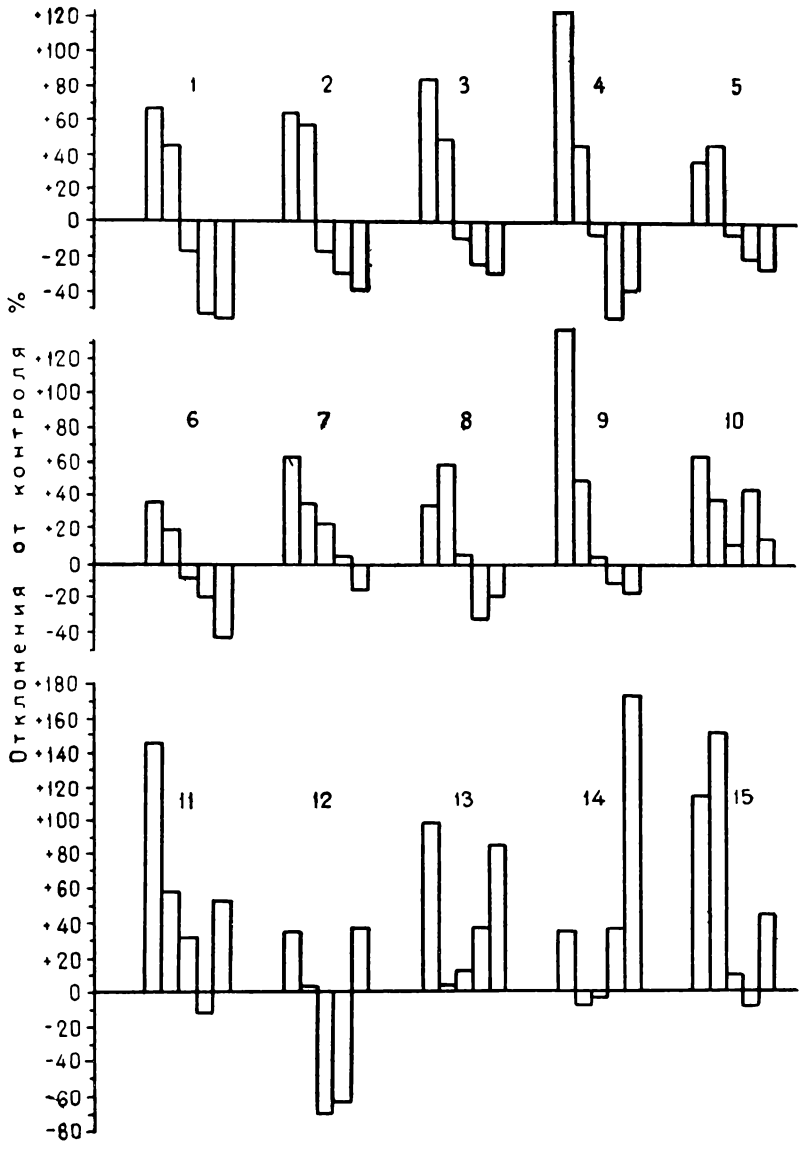


Рис. 3. Отклонения от контроля веса растений на пяти грядках с различным содержанием излучателей в почве (колонки слева направо внутри каждого вида соответствуют 1, 5, 25, 50 и 100 mCu на 1 м²).

1 — пшеница; *2* — ячмень; *3* — овес; *4* — просо; *5* — лен; *6* — горох; *7* — чина; *8* — чечевица; *9* — люпин синий; *10* — вика: *11* — люпин желтый; *12* — эспарцет; *13* — люцерна; *14* — клевер; *15* — сорняки.

В табл. 3 приведен абсолютный вес в граммах и вес в процентах от контроля для семи групп видов, близких друг другу в систематико-биологическом смысле. На рис. 5 и 6 графически изображены процентные отклонения от контроля для этих же семи групп растений по числу (рис. 5) и по весу (рис. 6). При таком подразделении на группы близких видов получаем общую картину, сходную с таковой отдельных видов (см. рис. 3); здесь бросается в глаза «двувершинность» реакции люцерны и клевера, скрытая у желтого люпина и эспарцета тем, что они объединены с другими видами. Причина этой «двувершинности» ясно вскрывается при рассмотрении числа растений сообщества и их биомассы по ярусам.

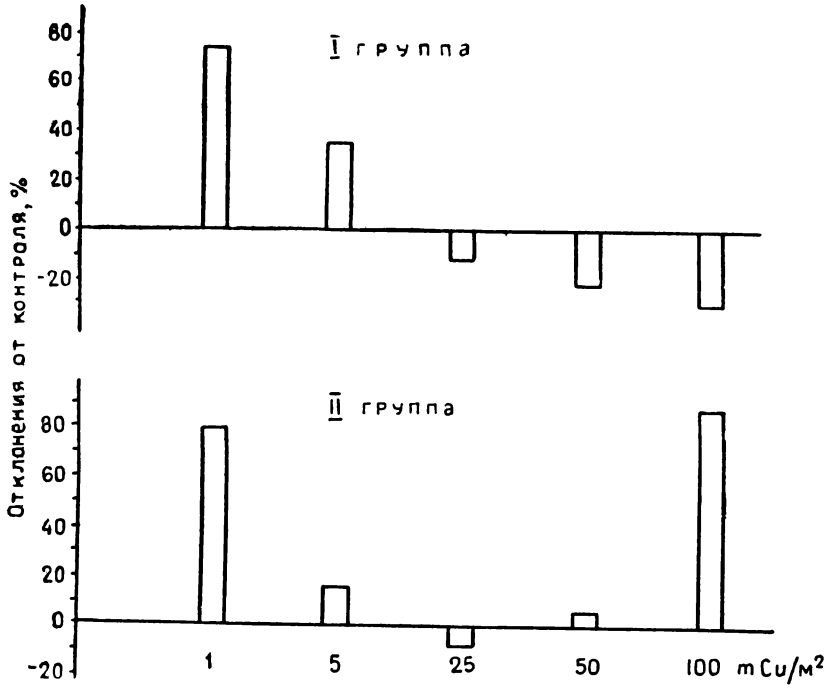


Рис. 4. Отклонения от контроля веса растений на пяти грядках с различным содержанием излучателей в почве.

Усредненные данные по двум группам видов растений: I — пшеница, ячмень, овес, просо, лен, горох, чина, чечевица, люпин синий; II — люпин желтый, эспарцет, люцерна, клевер.

В табл. 4 тот же материал промежуточной уборки разбит по ярусам сообщества. Выше уже упоминалось, что по высоте и мощности все виды сообщества, естественно, разбиваются на три яруса. Первый, верхний ярус образуют горох, чина, пшеница, ячмень, овес и лен (нами был высеян лен-долгунец, достигающий в густом сообществе сравнительно очень большой длины); во второй ярус входят вика, чечевица, люпин синий и просо, а третий, нижний ярус, образуется желтым люпином, эспарцетом, люцерной и клевером. Тимофеевка, как уже упоминалось, входит в группу сорняков, которые распределяются по третьему и второму ярусам, но нами при разбивке на ярусы не учитывались; в общей массе сообщества они составляют очень небольшую величину. Из этой таблицы видно, что число и вес растений первого яруса на грядках с большими количествами излучателей (25,50 и 100 mCu на 1 м²) быстро падают, доходя при самой сильной «дозе» до 62 и соответственно до 67% от контроля. Число и вес растений второго

Таблица 3

Число и вес растений 7—8-недельного возраста с трех пробных метровых площадок двух контрольных и пяти радиоактивных грядок. В скобках — процент к контролю

Вариант опыта	Число всех растений	Вес всех растений, г	Группа растений													
			Горох, чина		Вика, чечевица, эспарцет		Люпин желтый, синий		Люцерна, клевер		Пшеница, ячмень, овес		Просо		Лен	
			Число	Вес, г	Число	Вес, г	Число	Вес, г	Число	Вес, г	Число	Вес, г	Число	Вес, г	Число	Вес, г
Контроль I	2107	4516	158	1012	170	214	38	193	220	46	882	2653	103	98	412	237
	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)
1 mCu/м²	2226	7630	172	1440	186	328	51	464	221	66	978	4584	98	221	396	327
	(105)	(169)	(109)	(142)	(109)	(153)	(134)	(240)	(101)	(143)	(111)	(172)	(95)	(225)	(96)	(138)
5 mCu/м²	2173	7106	158	1214	173	268	51	292	169	44	1005	4633	89	140	410	352
	(103)	(157)	(100)	(121)	(102)	(125)	(134)	(151)	(78)	(96)	(114)	(174)	(86)	(142)	(100)	(148)
Контроль II	2418	6989	151	1293	205	401	55	205	273	69	1133	4470	106	138	467	307
	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)
25 mCu/м²	2029	6493	149	1225	195	419	54	324	267	70	685	3859	100	129	429	290
	(84)	(93)	(99)	(95)	(95)	(104)	(98)	(158)	(98)	(101)	(60)	(86)	(94)	(97)	(92)	(94)
50 mCu/м²	1784	5708	128	1223	197	515	47	275	249	94	798	3318	61	60	321	233
	(74)	(82)	(85)	(94)	(95)	(128)	(86)	(134)	(92)	(136)	(70)	(74)	(58)	(45)	(69)	(76)
100 mCu/м²	1837	5350	107	851	193	428	54	295	352	181	637	3019	64	88	334	244
	(76)	(76)	(71)	(66)	(94)	(107)	(98)	(144)	(129)	(262)	(56)	(68)	(60)	(66)	(72)	(79)

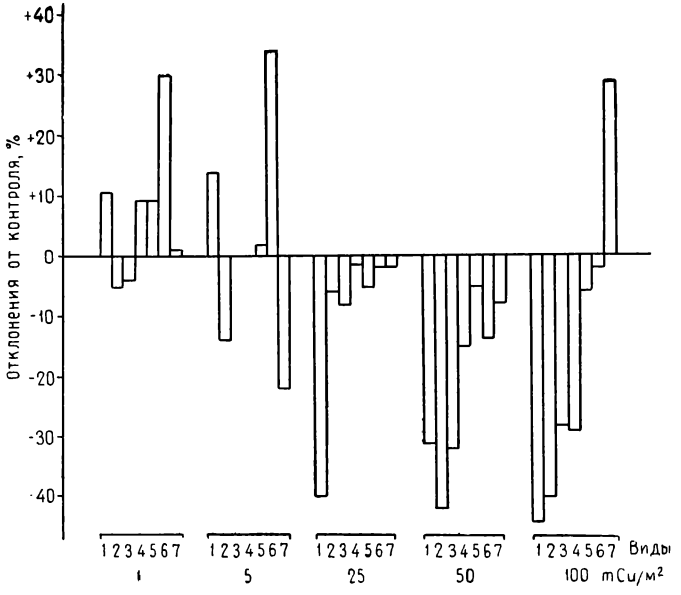


Рис. 5. Отклонения от контроля числа растений на пяти грядках с различным содержанием излучателей в почве.

1 — пшеница, ячмень, овес; *2* — просо; *3* — лен; *4* — горох, чина; *5* — вика, чечевица, эспарцет; *6* — люпин желтый и синий; *7* — люцерна, клевер.

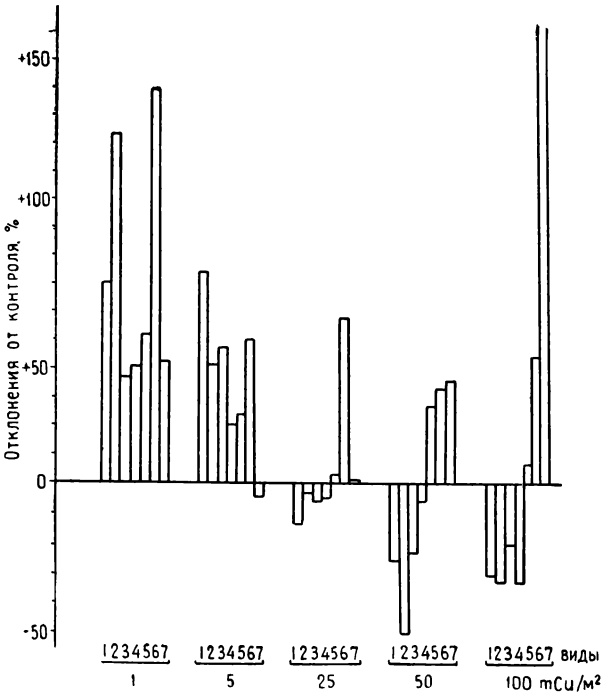


Рис. 6. Отклонения от контроля веса растений на пяти грядках с разным содержанием излучателей в почве.

1 — пшеница, ячмень, овес; *2* — просо; *3* — лен; *4* — горох, чина; *5* — вика, чечевица, эспарцет; *6* — люпин желтый и синий; *7* — люцерна, клевер.

Таблица 4

Число и вес 7—8- недельных растений, разбитых по высоте на ярусы, с трех пробных метровых площадок двух контрольных и пяти радиоактивных грядок. В скобках — процент к контролю.

Вариант опыта	Всего		1-й ярус		2-й ярус		3-й ярус	
	число	вес, г	число	вес, г	число	вес, г	число	вес, г
Контроль I	2038	4453	1497	3902	286	472	255	79
	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)
1 mCu/м²	2099	7430	1543	6351	289	940	267	139
	(103)	(167)	(103)	(163)	(101)	(199)	(105)	(176)
5 mCu/м²	2024	6776	1572	6062	249	622	203	92
	(99)	(152)	(105)	(155)	(87)	(132)	(80)	(116)
Контроль II	2370	6979	1731	6070	321	786	318	123
	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)	(100)
25 mCu/м²	1879	6216	1263	5274	317	814	299	128
	(79)	(89)	(73)	(87)	(99)	(104)	(94)	(104)
50 mCu/м²	1784	5708	1252	4774	262	799	270	135
	(75)	(82)	(72)	(78)	(82)	(102)	(85)	(110)
100 mCu/м²	1741	5054	1078	4110	257	742	406	262
	(73)	(72)	(62)	(67)	(80)	(94)	(128)	(213)

яруса на «сильных» грядках падают медленнее соответственно по числу до 80 и по весу до 94% от контроля. Наконец, растения третьего яруса дают двувершинную кривую с особенно высоким пиком на последней самой «сильной» грядке (по числу 128 и по весу 213% от контроля). Ясно,

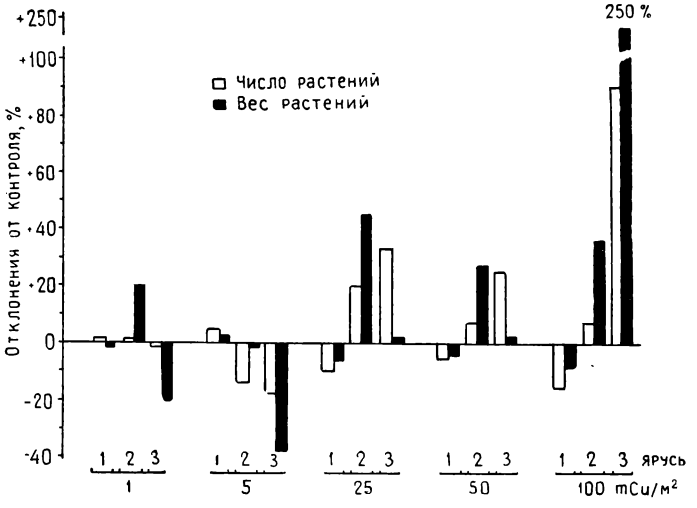


Рис. 7. Отклонения от контроля числа и веса растений по трем ярусам на пяти грядках с разным содержанием излучателей в почве.

что здесь мы имеем дело не с совершенно невероятным стимулирующим действием сильной дозы излучений, а с увеличением числа и мощности растений третьего яруса, связанным с освобождающимся для них (из-за резкого подавления растений второго и особенно первого ярусов) эдафическим пространством. Для большей наглядности результаты, приведенные в табл. 4, изображены графически на рис. 7. На этом рисунке особенно

Таблица 5

Число 7 — 8-недельных растений, разбитых по ярусам, с трех пробных площадок каждой грядки с указанием процентного участия каждого яруса в общем числе растений, принятом за 100%

Вариант опыта	Общее число всех растений	%	1-й ярус		2-й ярус		3-й ярус	
			Число	%	Число	%	Число	%
Контроль I	2038	100	1497	74	286	14	255	12
1 mCu/м²	2099	100	1543	74	289	14	267	12
5 mCu/м²	2024	100	1572	78	249	12	203	10
Контроль II	2370	100	1731	74	321	14	318	12
25 mCu/м²	1879	100	1263	67	317	17	299	16
50 mCu/м²	1784	100	1252	70	262	15	270	15
100 mCu/м²	1741	100	1078	62	257	15	406	23

Таблица 6

Вес 7 — 8-недельных растений, разбитых по ярусам, с трех пробных метровых площадок каждой грядки с указанием процентного участия каждого яруса в общем весе растений, принятом за 100%

Вариант опыта	Общий вес всех растений, г	%	1-й ярус		2-й ярус		3-й ярус	
			Вес, г	%	Вес, г	%	Вес, г	%
Контроль I	4453	100	3902	88	472	10	79	2
1 mCu/м²	7430	100	6351	85	940	13	139	2
5 mCu/м²	6776	100	6062	89	622	10	92	1
Контроль II	6979	100	6070	87	786	11	123	2
25 mCu/м²	6216	100	5274	85	814	13	128	2
50 mCu/м²	5708	100	4774	84	799	14	135	2
100 mCu/м²	5114	100	4110	80	742	15	262	5

ясно видно, как третий ярус, с увеличением количества излучателей в почве, разрастается, занимая освобождающееся от первого яруса пространство. Этим легко объясняется уже ранее нами описанное (см. рис. 3 и 4) «ненормальное» поведение желтого люпина, эспарцета, клевера, люцерны и частично сорняков. Эти виды и образуют третий, нижний, ярус сообщества. Небезынтересно отметить, что промежуточный второй ярус и в отношении реакции на повышающиеся дозы занимает промежуточное положение, давая значительно менее резкое падение числа и, особенно, веса растений с повышением количества излучателей в почве; это также, несомненно, связано со значительным освобождением (с повышением дозы) эдафического пространства наиболее быстро растущими и мощными растениями первого яруса.

Зная общее число и вес растений на пробных площадках каждой грядки, а также число и вес растений, входящих в каждый из трех ярусов, можно для каждой грядки вычислить процентное участие каждого из трех ярусов в общей биомассе сообщества. В табл. 5 приведено процентное участие каждого яруса в сообществе по числу растений, а в табл. 6 то же самое по весу. При внимательном рассмотрении этих таблиц видно, что на слабых грядках несколько повышается удельный вес первого яруса, заметно падающий на сильных грядках. На второй из слабых грядок, давшей заметное повышение числа и веса растений первого яруса, резко снижено уча-

стие в общей биомассе сообщества второго и третьего ярусов; при дальнейшем же повышении «дозы» на сильных грядках значительно повышается относительное участие второго и, особенно, третьего ярусов сообщества.

Особенно заметным этот сдвиг становится, если участие каждого яруса в контрольном сообществе принять за 100%, а соответствующие сдвиги в разных вариантах выразить в процентных отклонениях от контроля. Такой пересчет приведен в табл. 7, а на рис. 8 эти же результаты изображены графически.

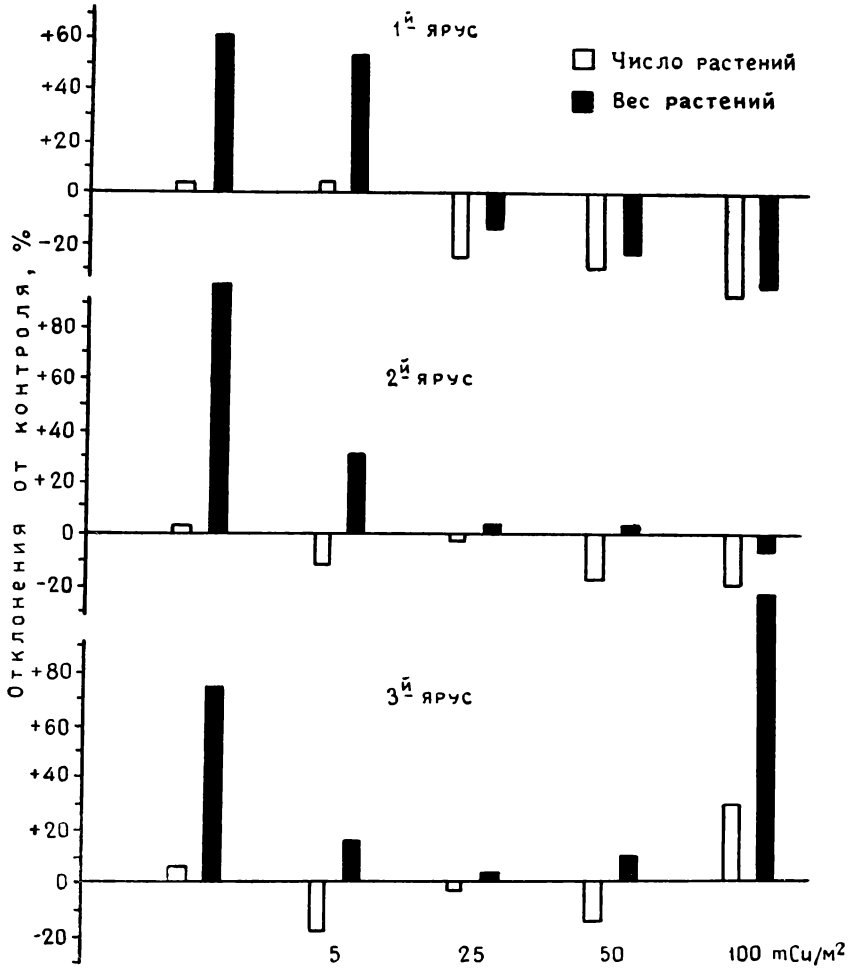


Рис. 8. Отклонения от контроля числа и веса растений по отдельным ярусам сообщества на пяти грядках.

Таким образом, анализ видового состава сообщества по отдельным вариантам показал, что различные виды количественно по-разному реагируют на повышение содержания излучателей в почве (см. рис. 3); при этом особенно ясно намечаются две группы видов: закономерно снижающих биомассу с повышением содержания излучателей на сильных грядках и дающих второй положительный пик на грядке с наиболее высоким содержанием излучателей. То же самое получается и при разбивке всех участвующих

Таблица 7

Распределение числа и веса растений по ярусам с 5 радиоактивных грядок в процентах такого же распределения в контроле, принятом за 100%

Вариант опыта	1-й ярус		2-й ярус		3-й ярус	
	Число	Вес,	Число	Вес, г	Число	Вес, г
Контроль	100	100	100	100	100	100
1 mCu/м²	100	99	100	120	100	80
5 mCu/м²	105	103	86	100	83	60
25 mCu/м²	90	94	121	145	133	100
50 mCu/м²	95	96	107	127	125	100
100 mCu/м²	84	92	107	136	191	250

в сообществах видов на 7 групп (по признаку систематической близости, рис. 5 и 6). Ненормальное поведение видов, дающих двувершинные кривые, становится понятным при анализе сообществ на разных грядках по ярусам: освобождающееся из-за значительного угнетения первого яруса эдафическое пространство дополнительно используется растениями второго и, особенно, третьего ярусов. В связи с количественно различной реакцией разных видов и пространственно эдафическими отношениями ярусов, на грядках с различным содержанием излучателей в почве заметно смещается процентное участие разных ярусов в общей биомассе сообщества.

Радиоактивность в почве и растениях

Из биогеохимических соображений небезынтересно проанализировать распределение излучателей в биомассе наземного сообщества и количественные взаимоотношения между излучателями в почве и в растениях. С этой целью, как уже упоминалось в главе о методике, у всех видов растений сообщества со всех грядок брались пробы надземной массы и корней для определения концентрации в них излучателей.

В табл. 8 приведены результаты определения радиоактивности в надземной массе, корнях и, где было возможно, в семенах всех видов растений в числе частиц в минуту на 1 г сухого веса; все эти данные приведены с поправкой на «фон» и естественное излучение контроля. В этой таблице приведены также усредненные данные по группам однолетних злаков, однолетних бобовых, многолетних бобовых и всех бобовых, а кроме того, приведено общее усреднение по всем видам растений. Исходя из прямой пропорциональности между содержанием излучателей в почве и растениях, в таблице дано усреднение концентрации радиоактивности в надземной массе и корнях у всех видов и групп растений для содержания излучателей в почве, равного 18 mCu на 1 м² поверхности. Допустимость такого усреднения легко проверить, построив идеальную кривую активностей растений (или, например, их надземной массы), исходя из средней активности на единицу количества излучателей в почве и сравнив ее с соответствующей эмпирической кривой. Такое сравнение произведено на рис. 9; из этого рисунка видно, что получается в общем неплохое соответствие, но при малых количествах излучателей в почве эмпирические концентрации излучателей в растениях несколько превышают соответствующие точки теоретической кривой, а при больших количествах — несколько отстают от них.

Таблица 8

Концентрации радиоактивности (число частиц в минуту на 1 г сухого вещества) в трех основных частях — корнях, надземной массе и некоторых видах семян для всех 14 видов культурных растений и группы сорняков со всех пяти радиоактивных грядок

Виды	1 mCu/м²			5 mCu/м²			25 mCu/м²			50 mCu/м²			100 mCu/м²			Усреднение на 18 mCu/м²	
	Надземная масса	Корни	Семена	Надземная масса	Корни	Семена	Надземная масса	Корни	Семена	Надземная масса	Корни	Семена	Надземная масса	Корни	Семена	Надземная масса	Корни
Пшеница	130	750	17	280	1300	32	850	2630	40	1060	5500	80	3600	9700	100	590	1990
Ячмень	65	1240	14	300	2060	14	500	3170	24	1080	3610	60	1530	8390	70	350	1850
Овес	60	540	0	270	2160	20	730	2910	40	1250	4410	50	2780	10420	120	510	2040
Просо	80	220	10	485	1800	40	680	2000	50	1980	5900	160	2290	7710	200	550	1760
Среднее для злаков	85	690	10	330	1830	26	680	2680	38	1340	4850	85	2550	9060	120	500	1910
Горох	330	1080	24	790	3590	36	1170	5840	56	1860	12510	80	7520	21950	90	1170	4500
Чина	100	290	2	380	1320	12	640	3800	52	1880	10520	70	4720	18220	100	770	3415
Чечевица	300	1500	4	510	2300	54	710	8520	90	3840	14290	130	5400	19030	260	1080	4560
Вика	100	2700	0	440	5120	6	810	9760	56	1760	18070	160	3850	34510	410	700	7010
Люпин желтый	310	820	—	810	2440	—	2010	5910	—	4410	9810	—	9670	12890	—	1720	3185
Люпин синий	80	960	—	200	2070	—	860	5620	—	1430	12850	—	3870	31520	—	645	5300
Среднее для однолетних бобовых	203	1225	8	520	2800	27	1030	6575	64	2530	13010	110	5840	23020	215	1013	4663
Эспарцет	300	960	—	1140	2500	—	3440	8600	—	5770	17270	—	9490	29050	—	2015	5840
Люцерна	360	540	—	770	960	—	1090	1550	—	3090	5330	—	6930	9810	—	1225	1827
Клевер	830	1310	—	1330	1750	—	2970	5080	—	5630	9250	—	12720	18010	—	2350	3540
Среднее для многолетних бобовых	495	930	—	1080	1740	—	2500	5080	—	4830	10620	—	9710	18960	—	1862	3735
Среднее для всех бобовых	300	1130	9	710	2340	27	1520	6080	50	3295	12210	110	7130	21665	215	1297	4350
Лен	70	450	10	290	860	20	560	1140	90	1670	7060	230	2860	12600	370	540	2210
Сорняки	400	780	—	700	2040	—	1800	3160	—	5140	8130	—	12240	16260	—	2030	3040
Среднее для всех видов	235	945	9	580	2080	26	1250	4680	55	2790	9635	100	5965	17340	160	1080	3470

В табл. 9 приведены концентрации активности в корнях и в надземной массе и их отношение как для всех видов растений в среднем, так и для четырех отдельных систематических групп. На рис. 10 графически изображены процентные отклонения этих величин у четырех различных систематических групп растений от соответствующей средней для всех видов. Из табл. 9 и, особенно, из рис. 10 ясно видно, что разные систематические группы растений отличаются как по общему количеству содержа-

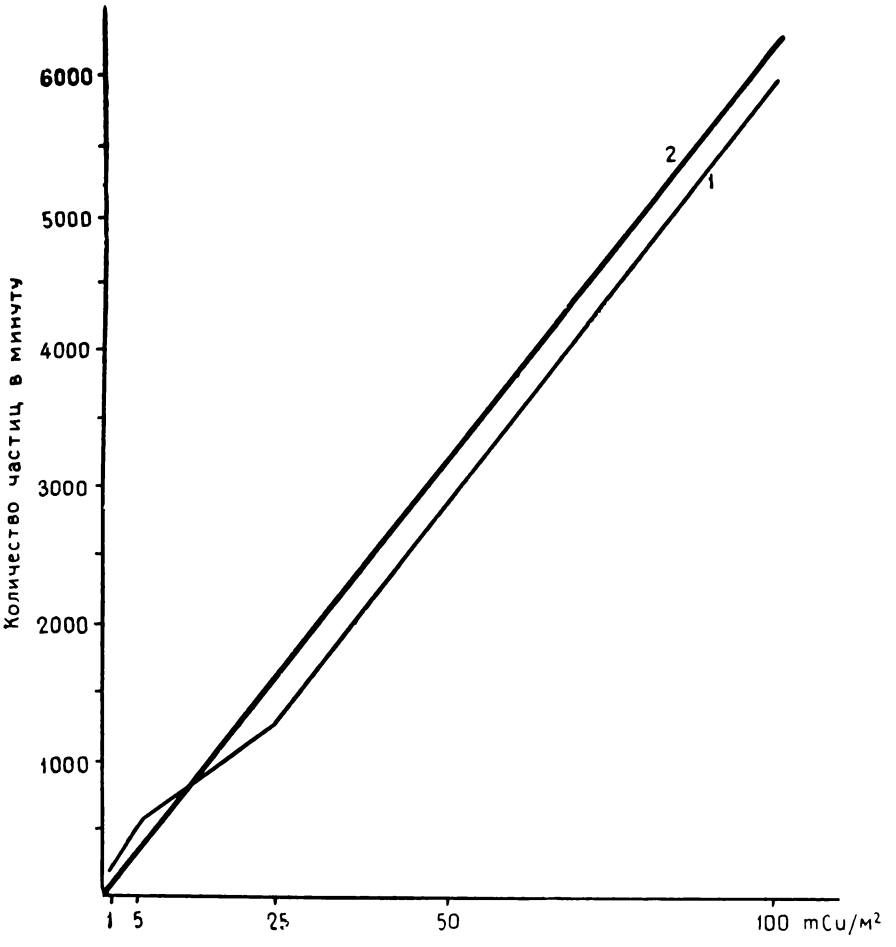


Рис. 9. Средние концентрации радиоактивности в надземной массе всех видов растений на 1 г сухого веса (*кривая 1*) с пяти радиоактивных грядок по сравнению с ожидаемой прямой пропорциональностью концентраций радиоактивности в растениях и почве (*кривая 2*).

щейся в них активности (заметно более высокому у бобовых и низкому у злаков и у льна), так и по распределению внутри растения (у льна и у однолетних бобовых концентрация активности в корнях относительно значительно выше, чем у злаков и, особенно, многолетних бобовых).

Наконец, небезынтересно сравнить концентрации активности в растениях с соответствующими исходными концентрациями ее в почвах. Ввиду крайне незначительного распространения активности в почвах водными растворами, можно в первом приближении принять, что введенное коли-

Таблица 9

Концентрация радиоактивности (в числе частиц в минуту на 1 г сухого веса в пересчете на грядку в 18 mCu/м²) корней и надземной массы в среднем для всех растений из четырех различных групп.

Группы растений: злаки (пшеница, ячмень, овес, просо), однолетние бобовые (горох, чина, вика, чечевица, люпин синий, люпин желтый), многолетние бобовые (эспарцет, люцерна, клевер) и лен.

Группы растений	Среднее число частиц в минуту на 1 г		Отношение концентраций радиоактивности в корнях и в надземной массе
	Корни	Надземная масса	
Злаки			
абсолютное	1910	500	3,8
% от среднего	55	46	119
Однолетние бобовые			
абсолютное	4660	1010	4,6
% от среднего	134	94	144
Многолетние бобовые			
абсолютное	3740	1860	2,0
% от среднего	108	172	62
Лен			
абсолютное	2210	540	4,1
% от среднего	64	50	128
В среднем из всех растений			
абсолютное	3470	1080	3,2
%	100	100	100

чество распределилось примерно в 18—20 см верхнего слоя почвы и распределено в нем более или менее равномерно. Тогда для 5 «активных» грядок мы получим средние концентрации введенной в них активности 4, 20, 100, 200 и 400 μCu на 1 кг почвы. С этими цифрами можно сравнить экспериментально установленные активности в растениях. Такое сравнение приведено в табл. 10; количественные результаты этого сравнения следует, конечно, считать сугубо приблизительными, так как нельзя ручаться за достаточно равномерное распределение активности в принятом нами слое почвы в 18 см. Во всяком случае интересно, что концентрации активности в растениях всюду лежат ниже исходных концентраций активности в почве, то есть наземные растения дают коэффициенты накопления меньше единицы. Объясняется это, по-видимому, неравномерным микрораспределением активности в почве благодаря несовершенному перемешиванию верхнего слоя горизонта А; далее тем, что, как известно, большинство элементов очень проч-

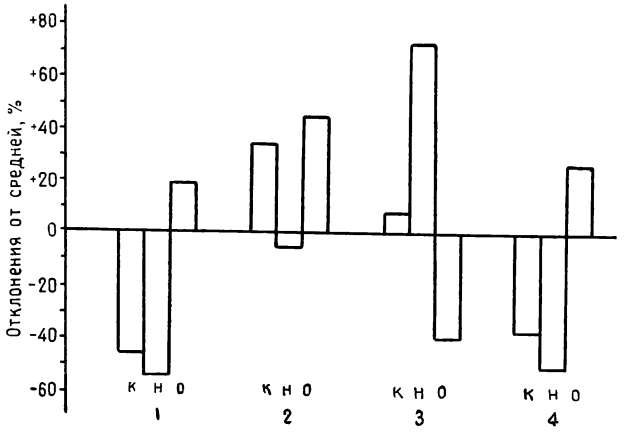


Рис. 10. Отклонения концентраций радиоактивности в корнях (*к*) и надземной массе (*н*), а также их отношение (*о*) у четырех групп растений от соответствующих средних величин по всем видам растений (см. табл. 9).

Группы растений: *1* — злаки (пшеница, овес, просо); *2* — однолетние бобовые (горох, чина, вика, чечевица, люпин синий и желтый); *3* — многолетние бобовые (эспарцет, люцерна, клевер; *4* — лен.

но сорбируются почвенными частицами; кроме того, у многих растений корневая система прорастает глубже нижней границы «активного» слоя. Таким образом, определения концентрации излучателей в растениях изучавшихся сообществ в полном согласии с теоретическим ожиданием дали для различных видов и систематических групп видов заметные различия как в общем уровне, так и в распределении излучателей по основным органам растений. Следует отметить наблюдавшуюся нами в целом ряде других опытов чрезвычайно низкую концентрацию излучателей в семенах растений. Концентрация излучателей в растениях оказалась несколько ниже средней концентрации их в верхнем слое почвы.

Таблица 10

Радиоактивность почвы и растений (в Cu/кг) в среднем на дозу в 18 mCu/м²

Объект исследования	Радиоактивность	Коэффициент накопления*
Почва	$6{,}0 \cdot 10^{-5}$	—
Корни	$2{,}0 \cdot 10^{-5}$	0,33
Надземная масса . . .	$5{,}0 \cdot 10^{-6}$	0,083
Семена	$1{,}5 \cdot 10^{-7}$	0,0025

*) Отношение радиоактивности в растениях к радиоактивности в почве.

Изучение сообществ, выросших из смеси семян 15 различных видов культурных растений, высеянных в одинаковых количествах на одинаковые грядки с одинаковой почвой, но содержавших различные количества излучателей в верхнем слое горизонта *A*, дало следующие основные результаты. Общая биомасса сообщества при малых количествах излучателей в почве (1 и 5 mCu на 1 м²) заметно превышала контроль, а при больших количествах излучателей прогрессивно уменьшалась, все более отставая от контроля. Разные виды растений реагировали по-разному, причем особенно выделялась группа из четырех видов, давшая повышение числа и веса растений не только на грядке с наименьшим количеством внесенных в почву излучателей, но и на таковой с наибольшим количеством излучателей. Анализ сообществ по ярусам показал, что внесение излучателей в почву вызывает заметные сдвиги в структуре сообщества; сильное угнетение наиболее быстро растущих и мощных растений первого яруса (на грядках с большим количеством внесенных в почву излучателей) освобождает эдафическое пространство для вообще угнетенных в этих перенаселенных сообществах растений третьего яруса, к которому и относится вышеупомянутая группа видов, дающих неожиданную «стимуляцию» на этих грядках. Общая концентрация и распределение излучателей в разных группах растений оказались, как и следовало ожидать, различными.

2. БАКТЕРИАЛЬНАЯ ФЛОРА ПОЧВЫ

В основе всех жизненных процессов в почве лежит сложное и многообразное сообщество микроорганизмов, в котором большое число видов динамически связано между собой. Любые изменения в условиях жизни почвы вызывают соответствующие изменения в сообществе почвенных бактерий. Результатов исследований по изучению действия излучений на сообщества почвенных бактерий мы не встречали в литературе, хотя такие исследова-

ния имеют, конечно, большой как теоретический, так и практический интерес.

По изучению влияния излучателей на почвенное сообщество бактерий нами было проведено две больших серии опытов, которые по своей постановке, а следовательно, и по своим результатам имели некоторые принципиальные отличия.

Для одной из этих серий опытов использовались, как уже указывалось выше, почвы грядок, в которые были внесены радиоактивные растворы для изучения влияния их на растительные сообщества. Почвы этой серии опытов были сравнительно мало радиоактивными (принимая во внимание высокую резистентность к излучателям микроорганизмов). Условия же жизни бактериальной флоры таких почв были чрезвычайно близки к условиям жизни естественных почвенных сообществ микроорганизмов. Первые предварительные опыты этой серии были проведены в течение весны и лета 1951г. с почвами, в которые было внесено на каждый 1 м² 4, 12,5 и 50 mCu растворов излучателей. На следующий год опыты этой серии были возобновлены и с этой целью исследовались почвы грядок с несколько иными количествами излучателей: 1, 5, 25, 50 и 100 mCu на 1 м² почвы.

Вторая серия подобных опытов была проведена с почвами, в которые вносились значительно большие количества радиоактивных растворов: от 0,25 до 128 mCu на 1 кг воздушно-сухой почвы. В отличие от опытов прошлой серии, радиоактивные растворы вносились не в открытый грунт, а в сравнительно небольшие количества почвы (2 кг), помещенные в глиняные сосуды, не засеянные растениями. Такие сосуды содержались в темноте при комнатной температуре и в течение 10 месяцев время от времени из них брались пробы почвы для определения количества бактерий. Для поддержания более или менее постоянной влажности почвы еженедельно увлажнялись определенным количеством воды. Небольшой объем почвы в сосудах позволил, путем тщательного перемешивания почвы с раствором излучателей, добиться гораздо более равномерного распределения излучателей, чем при внесении растворов излучателей в открытый грунт. Однако условия жизни бактериальных сообществ в небольших замкнутых сосудах были в данном случае гораздо более далекими от естественных, и это соответствующим образом сказалось на результатах опытов.

Ниже мы отдельно рассмотрим влияние растворов излучателей на общую массу почвенных бактерий и на их качественный состав.

Биомасса

Опыты, проведенные на слаборадиоактивных грядках, показали, что небольшие количества излучателей, внесенные в почвы, могут, по крайней мере временно, значительно увеличивать количество бактерий, а следовательно, и общую массу почвенной микрофлоры.

В табл. 11 приведены результаты опытов 1952 г., которые показывают, что во всех почвах с радиоактивностью от 1 до 100 mCu на 1 м² почвы общее количество бактерий лишь в первый месяц после внесения излучателей оказывается несколько сниженным по сравнению с контрольной почвой. В дальнейшем оно резко возрастает и в течение четырех месяцев, то есть всего сезона, превышает контроль. Количество бактерий в почве определялось методом посева на мясопептонные агаровые пластинки.

Для того, чтобы иметь представление об изменении не только числа бактерий, но и бактериальной массы по весу в почвах с различными количествами внесенного излучателя, был проделан следующий опыт. Через 2 месяца после внесения в почву раствора излучателей бактериальный налет, образовавшийся от посева почвенной взвеси на агар (после подсчета числа

Таблица 11

Общее количество бактерий (в тысячах на 1 г сухого веса) в почвах с различными количествами раствора излучателей

Время после внесения излучателей, в месяцах	Контроль		1 mCu/м²		5 mCu/м²		25 mCu/м²		50 mCu/м²		100 mCu/м²	
	Количество клеток	%	Количество клеток	% к контролю	Количество клеток	% к контролю	Количество клеток	% к контролю	Количество клеток	% к контролю	Количество клеток	% к контролю
1	885	100	703	79	898	101	802	91	581	66	335	38
1,5	515	100	890	173	1320	258	1474	286	585	116	551	109
2	1485	100	1754	118	2775	187	858	58	1932	130	2124	143
3	793	100	1771	223	919	116	1254	158	858	108	826	104
4	454	100	800	176	1276	283	515	113	678	150	576	127
В среднем	827	100	1184	143	1437	174	980	118	927	112	882	107

Таблица 12

Количество сухой бактериальной массы, вырастающей на агаровых пластинках через 20 часов культивирования из 1 г сухой почвы через 2 месяца после внесения в почву раствора излучателей

Вариант опыта	Сухой вес общего количества бактерий		Сухой вес споровых форм	
	Вес, г	% к контролю	Вес, г	% к контролю
Контроль	73,5	100	77,4	100
1 mCu/м²	81,0	124	92,9	120
5 mCu/м²	126,5	173	103,1	134
25 mCu/м²	119,3	162	87,4	113
50 mCu/м²	167,4	228	155,1	202
100 mCu/м²	135,4	184	124,6	161

колоний), тщательно смывался во всех повторностях определенным объемом воды и учитывался сухой вес полученной бактериальной массы (путем центрифугирования с последующим высушиванием и взвешиванием осадка). Затем из полученных данных был сделан расчет веса сухой бактериальной массы, вырастающей при посеве на агар 1 г сухой почвы. Результаты опыта приведены в табл. 12. Они показывают, таким образом, какое количество сухой бактериальной массы может быть выделено на мясо-пептонной агаровой среде через сутки культивирования из 1 г сухой почвы. Эти данные показывают, что под влиянием небольших количеств излучателей, внесенных в почву, может значительно увеличиться общий вес бактериальной флоры. Результаты, приведенные в табл. 11 и 12, графически изображены на рис. 11 в верхней части — отклонение от контроля веса бактериальной массы, а в нижней — отклонение от общего количества бактерий в зависимости от различных количеств излучателей, внесенных в почву. Из рисунка видно, что почти все опытные точки лежат выше контроля в течение всех четырех месяцев после внесения в почву раствора излучателей.

Лабораторные опыты, проведенные с почвами в сосудах также показали, что определенные небольшие концентрации излучателей в почве увеличивают общее количество бактерий по сравнению с контролем. В описываемых опытах явно «стимулирующей» оказалась только концентрация излучате-

лей в 0,25 mCu на 1 кг почвы. При этой концентрации излучателя в почве почти во всех временных точках количество бактерий на 1 г сухой почвы больше, чем в контроле (табл. 13, рис. 12). Все остальные концентрации являются угнетающими, хотя некоторые из них: 1,4 и даже 16 mCu на

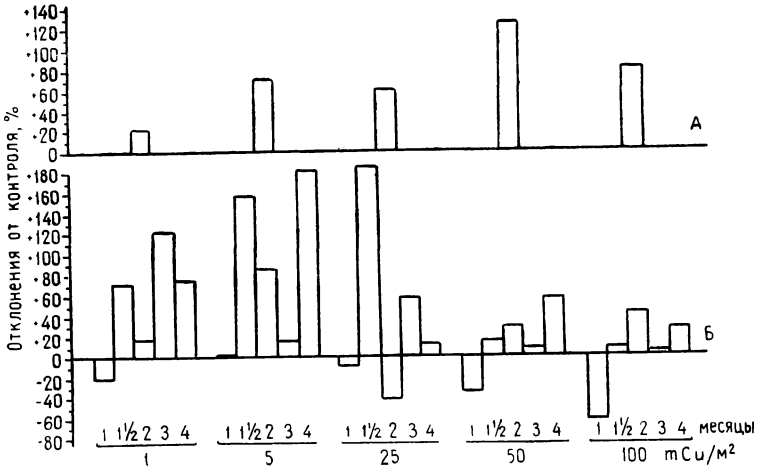


Рис. 11. Отклонения от контроля веса бактериальной массы (*А*) и общего количества бактериальных клеток (*Б*) в почвах с различным содержанием раствора излучателей.

По абсциссе — время после внесения излучателей в почву и концентрации излучателей в почве.

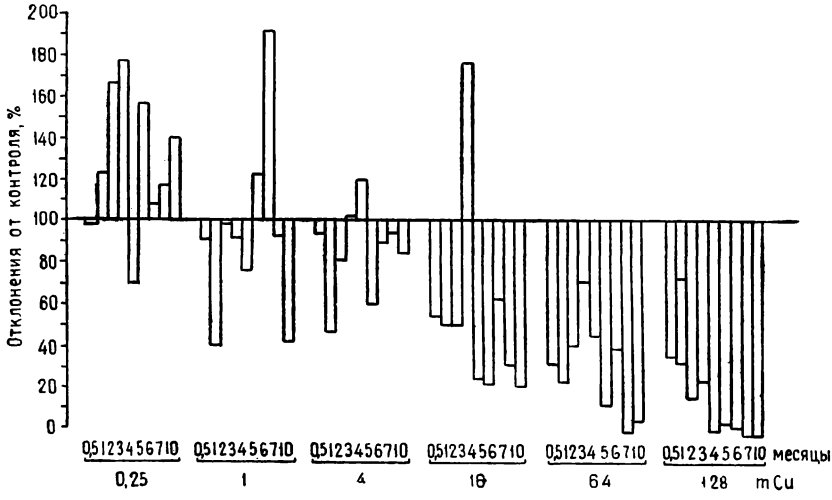


Рис. 12. Отклонения от контроля общего количества бактерий в почвах с различным содержанием излучателей.

По абсциссе—время после внесения раствора излучателей в почву и количество излучателей на 1 кг воздушно-сухой почвы.

1 кг дают временное увеличение количества клеток по сравнению с контролем. Концентрации раствора излучателей в 64 и 128 mCu на 1 кг являются резко угнетающими, причем процент угнетения числа клеток в таких дозах со временем прогрессивно увеличивается, особенно при внесении

Таблица 13

Изменение общего количества бактерий (в тысячах на 1 г сухой почвы) в почвах с различным количеством излучателей

Время после внесения излучателей в месяцах	Контроль		0,25 mCu/кг		1 mCu/кг		4 mCu/кг		16 mCu/кг		64 mCu/кг		128 mCu/кг	
	Количество бактериальных клеток	%	Количество бактериальных клеток	% к контролю	Количество бактериальных клеток	% к контролю	Количество бактериальных клеток	% к контролю	Количество бактериальных клеток	% к контролю	Количество бактериальных клеток	% к контролю	Количество бактериальных клеток	% к контрою
0,5	2190	100	2160	99	2010	92	2050	94	1210	55	721	33	795	36
1	1200	100	1470	123	500	42	577	48	608	51	284	24	399	33
2	899	100	1490	166	892	99	729	81	459	51	366	41	156	17
3	552	100	977	177	510	92	562	102	965	175	395	71	132	24
4	685	100	492	71	529	77	825	120	175	25	316	46	124	1,3
5	242	100	379	157	298	123	147	61	55	23	30,4	13	14,2	6
6	432	100	466	108	827	191	390	90	272	63	172	40	19,7	4,6
7	212	100	248	117	199	94	200	94	68	32	184	0,9	0,18	0,09
10	382	100	536	140	168	43	315	85	83	22	24,0	6	3,4	0,1

в почву раствора излучателей в количестве 128 mCu на 1 кг. Опыты, проведенные с такими большими количествами радиоактивности в почве, еще раз указывают на чрезвычайно высокую устойчивость микроорганизмов

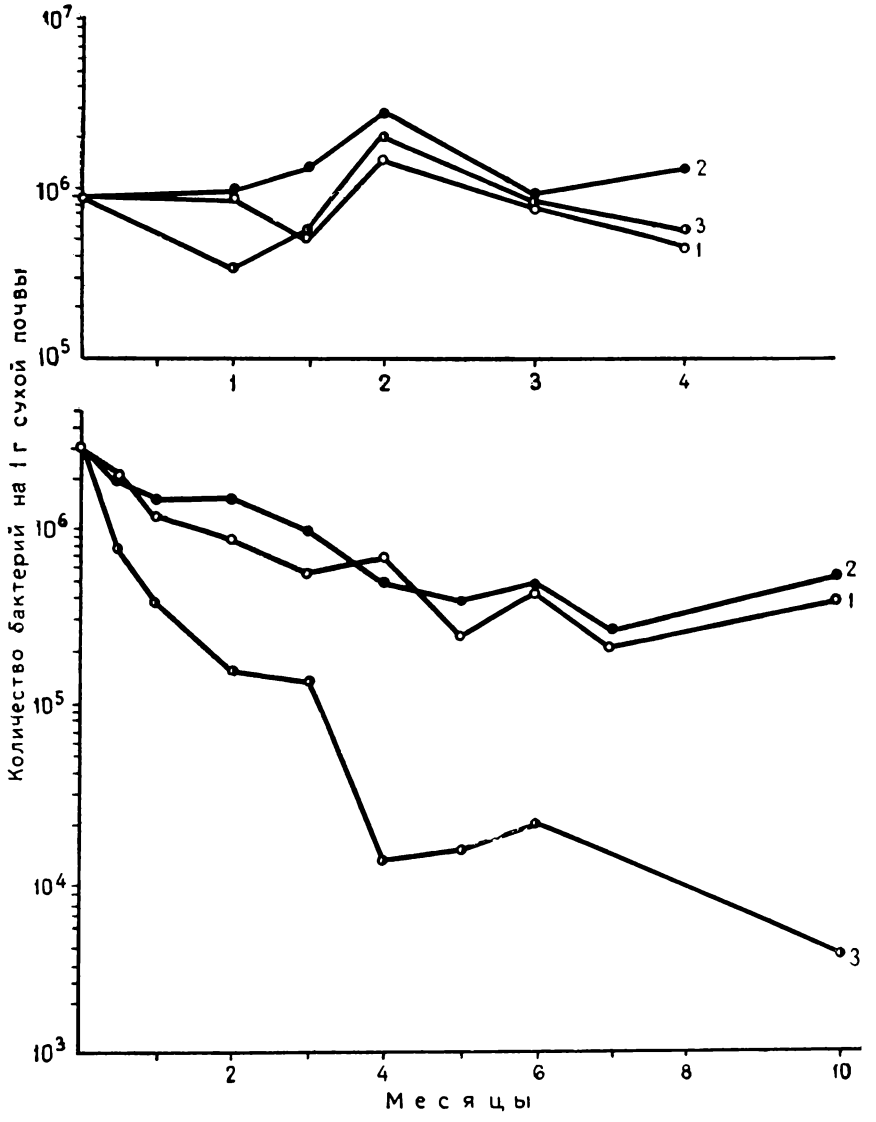


Рис. 13 Изменение во времени общего количества бактерий в почвах с различным содержанием раствора излучателей в открытых грядках *(вверху)* и в замкнутых сосудах *(внизу)*.

Вверху. Кривые: 1 — контроль: *2* — *5* mCu/м²; *3* — 100 mCu/м².
Внизу. Кривые 1 — контроль; *2* — *0*,25 mCu/кг; *3* — 128 mCu/кг.

к действию излучений. Даже при такой большой радиоактивности почвы, как 128 mCu на 1 кг, через 10 месяцев после внесения в почву раствора излучателей, при посеве выделяются отдельные колонии, обладающие вполне нормальным ростом.

Опыты, проведенные с почвами на грядках и с почвами, помещенными в сосуды, имели принципиальные различия уже в своей постановке. В связи

с этим соответствующие различия были получены и в результатах этих двух серий опытов. Эта разница в полученных результатах особенно хорошо видна из рис. 13, в верхней части которого графически изображены результаты, полученные на почвах открытого грунта, а в нижней части — на почвах в замкнутых небольших сосудах. На рисунке приводятся данные по изменению количества бактерий во времени в контрольных почвах, в почвах со «стимулирующими» количествами излучателей и в почвах с самыми большими, из взятых в опытах, количествами излучателей. Из рисунка видно, что в опытах с почвами на открытых грядках количество клеток в контроле колеблется во времени в определенных пределах, а «стимулирующая» доза излучателей — 5 mCu на 1 м², — значительно увеличивает исходное количество бактерий в почве. В почвах, находящихся в замкнутых сосудах, как в опытных, так и в контрольных, абсолютное количество бактерий со временем падает и «стимулирующая» доза раствора излучателей не увеличивает исходное количество бактерий в почве, а лишь (по-видимому, временно) уменьшает скорость падения количества клеток в почве по сравнению с контролем. Высокие концентрации излучателей (128 mCu на 1 кг) очень сильно ускоряют это падение количества клеток в почве.

Действие излучателей на качественный состав бактериальной флоры

Еще в предварительных опытах 1951 г. было показано, что различные почвенные бактерии далеко не одинаково реагируют на воздействие излучателей. Так, предварительными опытами с почвами, в которые было внесено 4; 12,5 и 50 mCu раствора излучателей на 1 м², было показано, что если общее количество бактерий в почве (определенное методом прямого счета) сильно увеличивается под влиянием 4 mCu на 1 м², слабо увеличивается в почве с радиоактивностью 12,5 mCu на 1 м² и угнетено в почве с радиоактивностью в 50 mCu на 1 м² (через 5 месяцев после внесения в почву излучателей), то азотофиксаторы слабо «стимулируются» всеми взятыми дозами излучателей, а бактерии, растущие на мясопептонной среде, угнетаются этими же дозами (табл. 14 и рис. 14). Уже эти опыты говорят о возможных значительных изменениях в сообществе почвенных бактерий под влиянием излучателей.

Таблица 14

Изменение количества бактерий (в миллионах на 1 г сухой почвы) в почвах через 5 месяцев после внесения излучателей

Вариант опыта	Количество бактерий, определяемых методом прямого счета	% к контролю	Количество бактерий, вырастающих на безазотистой среде	% к контролю	Количество бактерий, вырастающих на мясопептонном агаре	% к контролю
Контроль	2780	100	0,17	100	0,89	100
4 mCu/м²	5570	207	0,22	131	0,34	39
12,5 mCu/м²	3040	109	0,19	110	0,22	25
50 mCu/м²	1860	67	0,18	108	0,46	51

Опыты 1952 г., проведенные на большем материале, также говорят о разной чувствительности разных групп почвенных бактерий, в частности споровых и неспоровых, к действию излучателей. Результаты опытов, приведенных в табл. 15 и на рис. 15, показывают, что наиболее чувствительными к действию излучателей являются неспоровые и споровые бактерии,

выдерживающие прогревание в течение 30 минут при 80°. Споровые формы, выдерживающие прогревание в 10 минут при 80°, являются наиболее резистентными из указанных групп и не угнетаются ни одной из взятых в этих опытах концентраций излучателей в почве.

Опыты с почвами в сосудах еще более отчетливо показали разницу в действии излучателей на различные группы почвенных бактерий. Эти опыты, кроме того, показали, что все взятые группы бактерий «стимули-

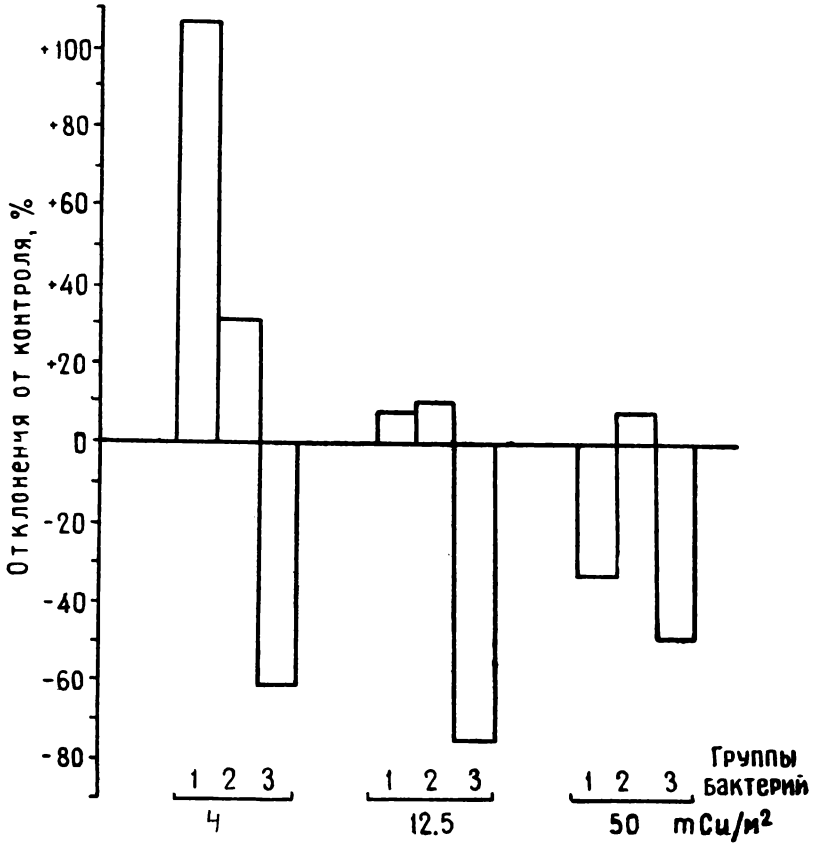


Рис. 14. Отклонения от контроля количества бактерий в почвах с различным содержанием излучателей.

1 — общее количество бактерий; *2* — азот-фиксаторы; *3* — бактерии, вырастающие на мясопептонном агаре.

руются» под влиянием небольших количеств излучателей, внесенных в почву, а при очень больших радиоактивностях почвы, действующих в течение длительного времени (10 месяцев), из всех групп бактерий выделяется небольшое количество чрезвычайно устойчивых к излучателям форм. Это отчетливо видно из табл. 16, в которой приводятся результаты только по самой малой и самой большой из взятых в опыте концентраций излучателей.

В табл. 17 и на рис. 16 приводятся суммарные по всем временным точкам данные для различных групп почвенных бактерий, показывающие их разную чувствительность к излучателям.

Результаты опытов показывают, что анаэробные бактерии значительно чувствительнее к действию излучателей, чем аэробные: количество анаэробов в почве чрезвычайно резко падает с увеличением концентрации излучателей.

Таблица 15

Изменение количества споровых и неспоровых бактерий (в тысячах на 1 г сухой почвы) в почвах с различными количествами излучателей

Бактерии	Время после внесения в почву раствора излучателя в месяцах	Контроль		1 mCu/м²		5 mCu/м²		25 mCu/м²		50 mCu/м²		100 mCu/м²	
		Количество клеток		Количество клеток	% к контролю	Количество клеток	% к контролю	Количество клеток	% к контролю	Количество клеток	% к контролю	Количество клеток	% к контролю
Споровые бактерии, выдерживающие прогревание при 80° в течение 10 мин.	1	268	100	428	160	685	255	405	151	455	174	284	106
	1,5	242	100	513	150	484	142	455	130	359	105	196	58
	2	314	100	719	229	673	215	392	125	1237	394	976	311
	3	461	100	471	102	365	79	317	69	398	86	344	75
	4	353	100	577	163	907	256	287	81	217	61	275	78
	В среднем	328	100	542	165	623	190	369	112	533	162	415	126
Споровые бактерии, выдерживающие прогревание при 80° в течение 30 мин.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1,5	203	100	297	146	530	261	231	114	246	121	101	50
	2	243	100	291	120	286	118	95	39	429	181	442	182
	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	4	82	100	339	413	220	268	38,3	47	32,4	40	38,8	47
	В среднем	176	100	309	175	345	196	121	69	236	134	193	110
Неспоровые бактерии	1	617	100	275	45	214	35	397	64	126	20	51	8,2
	1,5	173	100	377	218	835	483	1029	594	226	131	355	205
	2	1171	100	1035	88	2102	179	466	40	695	59	1147	98
	3	332	100	1300	391	554	166	937	282	460	138	482	145
	4	101	100	223	221	369	366	227	224	461	457	301	298
	В среднем	479	100	642	134	815	170	611	128	394	82	467	98

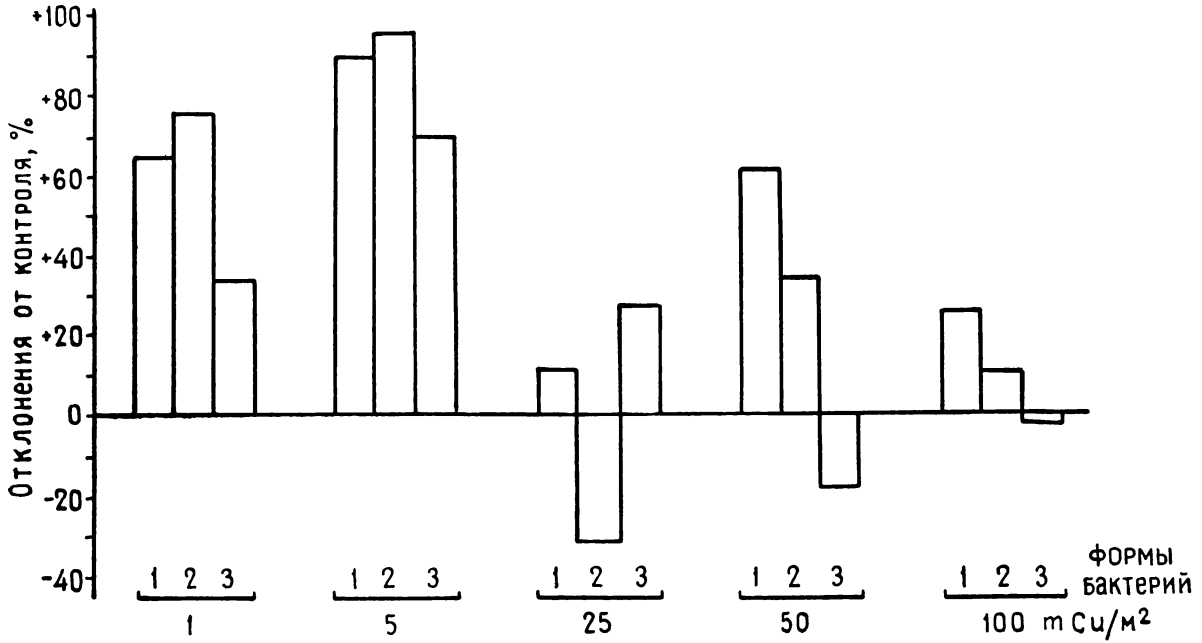


Рис. 15. Отклонения от контроля количества бактерий в почвах с различным содержанием излучателей.

1 — споровые формы, выдерживающие прогревание 10 минут при 80°; *2* — споровые формы, выдерживающие прогревание 30 минут при 80°; *3* — неспоровые формы.

Таблица 16

Изменение количества различных групп бактерий (в тысячах на 1 г сухой почвы) при внесении на 1 кг почвы 0,25 и 128 mCu раствора излучателей

Группа бактерий	Время после внесения в почву раствора излучателей в месяцах	Контроль		0, 25 mCu/ кг		128 mCu/ кг	
		Количество клеток	%	Количество клеток	% к контролю	Количество клеток	% к контролю
Споровые бактерии, выдерживающие прогревание при 80° в течение 10 мин.	0,5	1230	100	1250	101	—	—
	1	1210	100	625	52	212	18
	2	189	100	303	160	25,2	13
	3	362	100	630	177	95,5	27
	4	245	100	425	173	2,51	1
	5	145	100	240	165	0,65	0,45
	6	193	100	101	52	0,51	0,26
	7	20,7	100	23,6	114	0	0
	10	72	100	400	556	0,03	0,04
Споровые бактерии, выдерживающие прогревание при 80° в течение 30 мин.	0,5	1130	100	908	80	—	—
	1	552	100	—	—	162	29
	2	53,2	100	66,5	125	0	0
	3	185	100	212	115	0	0
	4	127	100	170	134	2,51	2
	5	20,6	100	33,8	164	0,006	0,03
	6	6,1	100	6,14	100	0,006	0,1
	7	6,25	100	6,34	101	0	0
	10	210	100	97	46	0	0
Неспоровые бактерии	0,5	960	100	910	95	—	—
	1	—	—	733	—	137	—
	2	710	100	1190	168	131	18
	3	196	100	347	177	36,5	19
	4	443	100	67	15	10,1	2
	5	97	100	139	143	0,77	0,8
	6	239	100	365	153	19,2	8
	7	191	100	224	117	0,18	0,095
	10	172	100	134	78	0	0
Анаэробы	5	84	100	93,5	111	0,82	0,98
	6	106	100	124	117	0	0
	7	50	100	38,1	76	0,04	0,08

Таблица 17

Количество бактерий (в тысячах на 1 г сухой почвы) в среднем по всем опытам в 9 временных точках и 10 повторностях

Излучатели, mCu на 1 кг воздушно-сухой почвы	Общее количество бактерий		Количество споровых форм при 10-минутном прогревании при 80°		Количество споровых форм при 30-минутном прогревании при 80°		Количество неспоровых форм		Аэробы		Анаэробы	
	Количество клеток	% к контролю	Количество	% к контролю	Количество клеток	% к контролю	Количество клеток	% к контролю	Количество клеток	% к контролю	Количество клеток	% к контролю
Контроль	755	100	407	100	260	100	348	100	295	100	80,0	100
0,25	913	121	444	109	187	72	469	135	364	123	85,2	106
1	659	87	363	89	147	56	296	85	441	150	104	130
4	644	85	350	86	149	57	294	85	246	83	44,0	55
16	433	57	264	65	44,7	18	169	49	215	73	25,9	32
64	256	34	122	30	13,9	5	134	39	68,1	23	1,75	2
128	170	23	42	10	20,4	8	128	37	11,3	4	0,29	0,4

* Средние цифры по общему количеству аэробных бактерий из 3 временных точек (на 5-й, 6-й и 7-й месяцы со времени внесения в почву излучателей), в которых определялось количество анаэробных бактерий.

Неспоровые формы более чувствительны к действию излучателей, чем споровые формы; количество неспоровых форм с увеличением количества излучателей в почве вначале более резко падает по сравнению с контролем, чем количество споровых форм. Тот парадоксальный, на первый взгляд, факт, что в почвах с большими концентрациями радиоактивности (64 и 128 mCu на 1 кг) соотношение споровых и неспоровых форм бактерий смещается в сторону увеличения доли неспоровых форм, связан, на наш взгляд, со следующим.

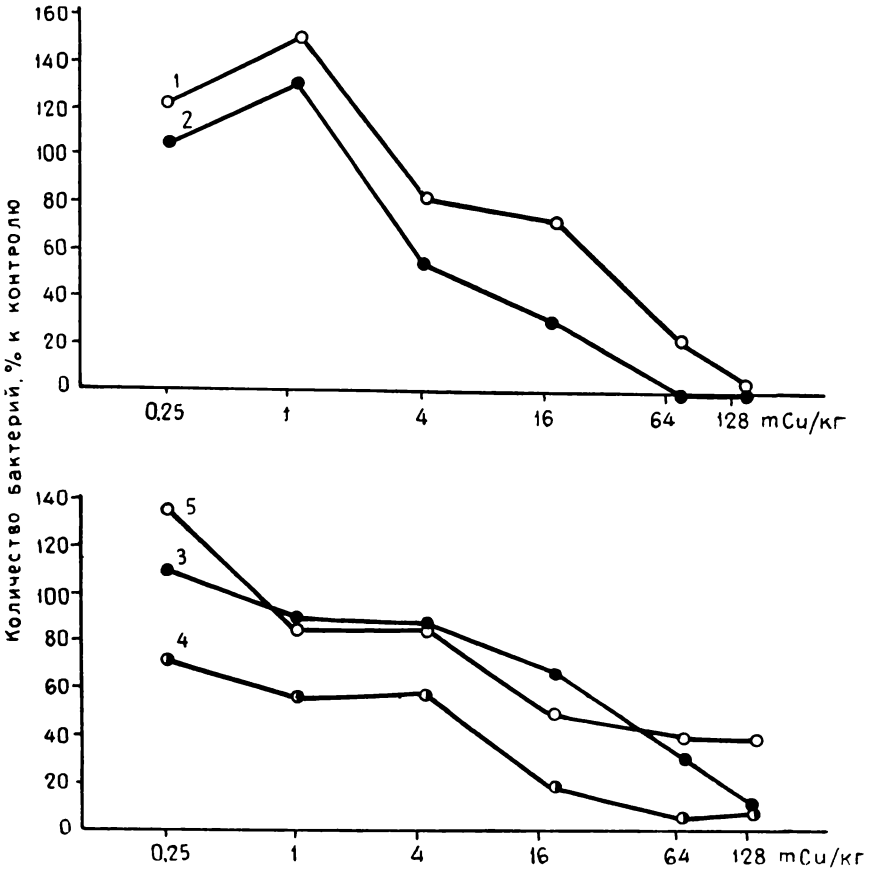


Рис. 16. Изменение количества бактерий различных групп в зависимости от содержания излучателей в почве.

По абсциссе—количество излучателей в mCu на 1 кг воздушно-сухой почвы (логарифмический масштаб).

Кривые: — аэробы; *2* — анаэробы; *3* — споровые формы, выдерживающие прогревание при 80° в течение 10 минут; *4* — неспоровые формы, выдерживающие прогревание при 80° в течение 30 минут; *5* — неспоровые формы.

Споровые формы бактерий отделялись от неспоровых в наших опытах, как это и обычно делается, путем прогревания перед посевом почвенной взвеси в течение 10 минут при 80° и последующего высева на питательные среды. Более термоустойчивые споровые бактерии выдерживают прогревание перед посевом в течение 30 минут при 80°. Результаты опытов показывают, однако, что устойчивость споровых бактерий к высокой температуре очень резко уменьшается при воздействии излучателей, и количество бактерий, выдерживающих прогревание в течение 30 минут при 80°, очень рез-

ко падает с увеличением радиоактивности почвы. Весьма вероятно поэтому, что при больших концентрациях излучателей в почве устойчивость к высокой температуре у споровых бактерий настолько уменьшается, что они не выдерживают прогревание и в течение 10 минут при 80° и в этом отношении ведут себя как неспоровые формы. Об этом свидетельствуют и результаты микроскопирования колоний, выросших при посеве из почвы с большой радиоактивностью (128 mCu на 1 кг) без предварительного прогревания. Оказалось, что единичные колонии, вырастающие в этом случае на питательных средах без предварительного прогревания взвеси, состоят, в основном, из споровых клеток, хотя многие из этих клеток после прогревания в течение 10 минут при 80° ведут себя как неспоровые. В литературе также имеются указания об уменьшении резистентности микроорганизмов к высоким температурам под влиянием ионизирующих излучений (Giese a. Heath, 1948; Billen, Stapleton a. Hollaender, 1953; Stapleton, Billen a. Hollaender, 1953).

Полученные в опытах результаты можно суммировать следующим образом. Определенные слабые концентрации растворов излучателей, внесенные в почвы (1 и 5 mCu на 1 м² почвы или 0,25 mCu на 1 кг почвы) могут «стимулировать» развитие почвенной микрофлоры, то есть увеличивать по сравнению с контролем число бактерий на грамм почвы и вес бактериальной массы.

Более высокие количества излучателей, внесенных на 1 м² почвы — 25, 50 и 100 mCu, существенно не изменяют количества почвенных бактерий, так же как и внесение радиоактивности в 1 и 4 mCu на 1 кг почвы. Еще более высокие концентрации излучателей (16, 64 и 128 mCu на 1 кг) вызывают прогрессирующее во времени угнетение количества почвенных бактерий. Все взятые количества излучателей не угнетают на 100% развитие почвенных бактерий, и в течение 10 месяцев после внесения раствора излучателей в почву даже из почв с очень высокой радиоактивностью (128 mCu на 1 кг) вырастают отдельные колонии бактерий, дающие на вид нормальный рост. Различные группы почвенных бактерий не одинаково чувствительны к действию излучателей. Неспоровые бактерии более чувствительны к действию излучений, чем споровые; анаэробы более чувствительны, чем аэробы.

В связи с этим, по всей вероятности, в почвах с внесенной радиоактивностью происходят изменения в бактериальных сообществах, сдвиги в ведущих формах. Резистентность почвенных бактерий к высоким температурам резко уменьшается с увеличением концентрации излучателей в почве.

3. ПРЕСНОВОДНЫЙ ПЕРИФИТОН

В опытах, описанных в двух предыдущих главах, смесь из нескольких излучателей вносилась в почву и исследовались наземные сообщества культурных растений, а также бактериальная флора самой почвы. В описываемых ниже опытах такая же смесь излучателей вносилась в сосуды с водой, в которых затем, в течение нескольких месяцев, происходило развитие перифитона (обрастание подводных поверхностей). По окончании опыта производился количественный учет общей массы перифитона, а в одном из опытов повторно определялся и качественный его состав. В течение опытов повторно брались пробы воды для определения в них концентрации излучателей; по окончании же каждого опыта определялась активность как воды, так и сухой массы перифитона. В дальнейшем раздельно будут описаны изменения массы перифитона в разных вариантах опытов, изменение его качественного состава в одном из опытов и концентрация излучателей организмами перифитона.

Биомасса

Определение биомассы перифитона производилось в двух опытах.

Первый опыт был поставлен в 30 одинаковых стеклянных сосудах по 3 л воды в каждом (2,5 л водопроводной и 0,5 л свежей озерной воды); все сосуды были одновременно поставлены на один и тот же стеллаж в оранжерее, находясь, таким образом, в совершенно одинаковых условиях освещения, температуры и влажности. Десять сосудов служили контролем, во второй десяток сосудов была прибавлена смесь излучателей (состава, указанного в главе о методике) в концентрации по β-излучению 3 μ Cu на 1л, а в третий десяток такая же смесь в концентрации 600 μ Cu на 1 л. Во всех сосудах вода по мере испарения доливалась до исходного уровня.

Опыт продолжался около 2,5 месяцев, с середины февраля до конца апреля. За время опыта несколько раз брались пробы воды для определения активности, о чем будет сказано ниже. В конце опыта развившийся на дне и стенках сосудов перифитон тщательно соскребался, вода каждой банки профильтровывалась и определялся сырой вес, сухой вес и вес золы осадка (в котором кроме перифитона было некоторое количество наннопланктона и планктона, количественно составлявшего, однако, лишь ничтожный процент общей массы). Результаты взвешиваний приведены в табл. 18. Из этой таблицы видно, что в присутствии излучателей, особенно при сильной концентрации их, общая масса перифитона значительно превышает таковую в контроле, давая в слабой концентрации около 460% от контроля, а в сильной около 900%. Сухой вес и вес золы (в процентах) заметно не отличаются от контроля. При изучении биомассы перифитона целесообразнее пользоваться сырым весом, так как сухой вес (в процентах от сырого) и вес золы (в процентах от сухого) чрезвычайно сильно зависят от качественного со-

Таблица 18

Первый опыт с перифитоном. Сырой, сухой вес и вес золы общей биомассы перифитона в сумме из 10 повторностей по каждому варианту. В скобках — процент к контролю

Варианты опыта	Сырой вес, г	Сухой вес, г	В % от сырого	Вес золы, г	В % от сухого веса
Контроль	4,50	0,40	8,9	0,20	50,0
3 μ Cu/л	21,30	1,75	8,2	0,75	43,0
	(457)	(433)	(92)	(373)	(86)
600 μ Cu/л	40,70	4,05	9,9	1,99	47,7
	(905)	(1010)	(111)	(970)	(96)

Таблица 19

Второй опыт с перифитоном. Сырой, сухой вес и вес золы общей биомассы перифитона в сумме из 10 повторностей по каждому варианту. В скобках — процент к контролю

Вариант опыта	Сырой вес,	Сухой вес,	Вес золы,
Контроль	28,44	6,08	4,17
	(100)	(100)	(100)
50 μ Cu/л	60,33	8,78	5,29
	(210)	(144)	(126)
100 μ Cu/л	83,77	12,67	5,93
	(300)	(208)	(144)
200 μ Cu/л	48,29	9,09	5,50
	(170)	(149)	(132)

става перифитона, сильно отличаясь у различных групп водорослей (диатомеи, перидинеи или эвгленовые). По каждому варианту было по 10 повторностей, которые, конечно, несколько отличались друг от друга; так как различия между повторностями были невелики, по сравнению с таковыми между вариантами, то здесь так же, как и в следующем опыте, приводится лишь общая сумма биомассы по вариантам без подразделения на отдельные повторности.

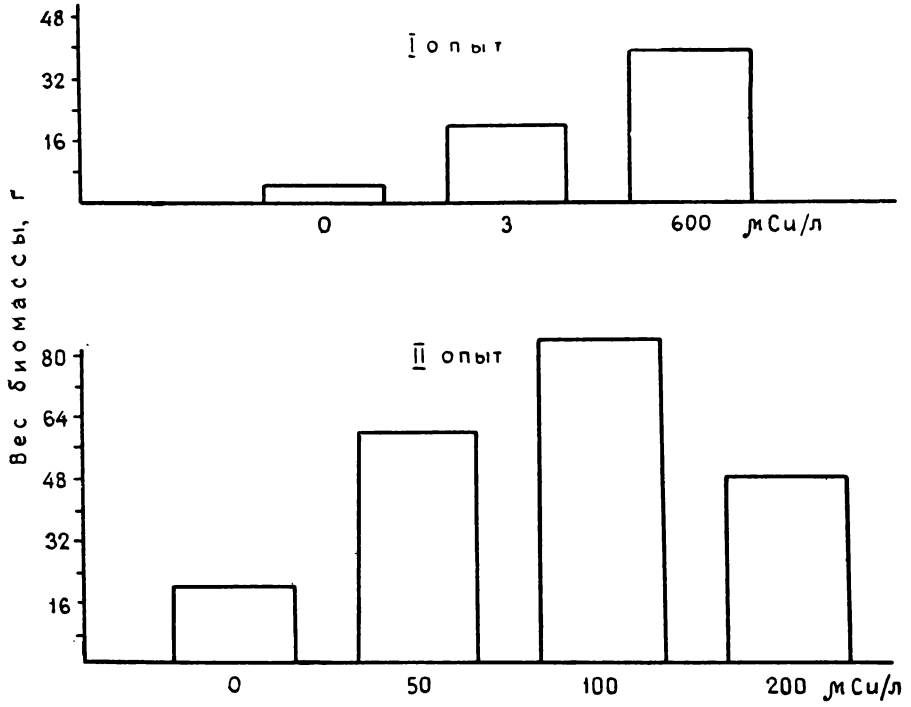


Рис. 17. Влияние различных концентраций излучателей на вес биомассы перифитона в трех вариантах первого и четырех вариантах второго опыта.

Второй опыт был поставлен в 40 таких же сосудах и в тех же условиях. Он состоял из четырех вариантов: контроль, 50, 100 и 200 μCu на 1 л. Опыт этот продолжался около пяти месяцев, с середины января до середины июня. В течение опыта повторно брались пробы воды для определения в них радиоактивности (о чем будет сказано ниже). По окончании, так же как и в первом опыте, была определена биомасса в каждом сосуде. Кроме того, в этом опыте три раза брались пробы для определения качественного состава перифитона, который будет описан ниже. Данные по биомассе четырех вариантов этого опыта приведены в табл. 19. Так же, как и в первом опыте, общая биомасса перифитона в присутствии излучателей заметно превышала контроль, составляя около 200% (50 μ Cu на 1 л), около 300% (100 μCu на 1 л) и около 170% (200 μ Cu на 1 л) от контроля. Сухой вес и вес золы в этом опыте дают большой размах изменчивости, что, по-видимому, связано с заметными различиями в составе ведущих форм перифитона в различных вариантах к концу опыта, о чем будет сказано ниже.

Полученные результаты по биомассе перифитона изображены графически на рис. 17 и 18. На рис. 17 биомасса перифитона во всех вариантах обоих опытов изображена в виде колонок, площади которых пропорциональны весу перифитона в граммах; на рис. 18 изображены процентные

отклонения биомассы перифитона в «активных» вариантах обоих опытов от соответствующих контролей.

Таким образом, присутствие в воде излучателей в концентрациях от нескольких до нескольких сот μCu на 1 л заметно стимулирует развитие

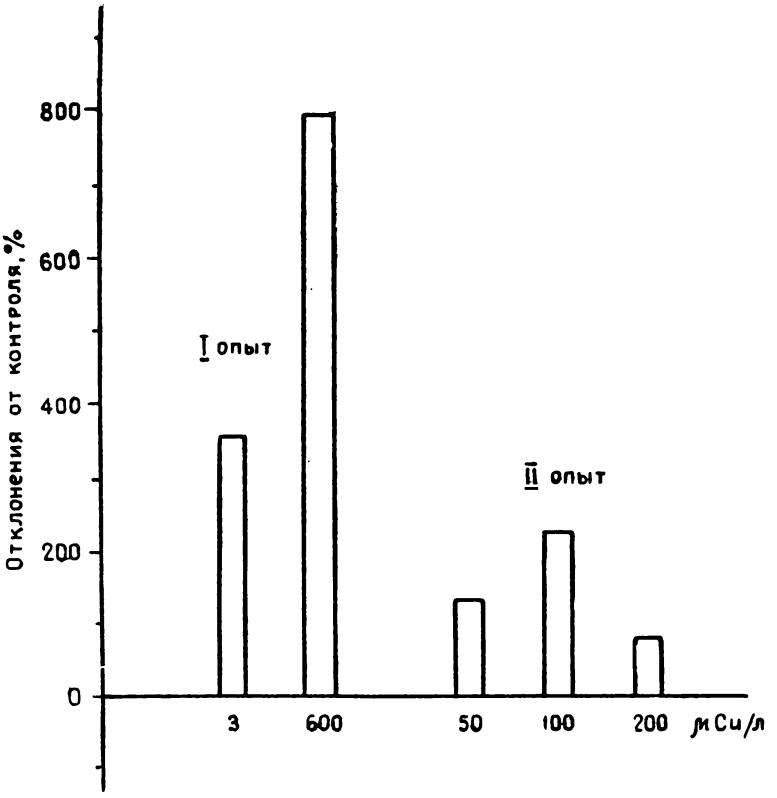


Рис. 18. Отклонения от контроля общей биомассы перифитона.

перифитона. Это выражается в том, что через несколько месяцев перифитон в сосудах с водой, содержащей излучатели, по биомассе в несколько раз превышает контроль.

Качественный состав сообщества перифитона

Во втором опыте, как упоминалось выше, определялся качественный состав перифитона. Определение форм во всех сосудах производилось трижды примерно через 2 месяца, через 3 месяца после начала опыта и в конце опыта. При просмотре проб производилась разбивка на 5 групп встречаемости: очень много, много, порядочно, мало и единично. Всего было найдено около 40 различных форм, преимущественно водорослей (около 30 видов); большинство определений производилось лишь до рода. В массовых количествах в разных вариантах и в разное время встречалось лишь 10 форм: Colpidium и Vorticella из инфузорий, Cosmarium и Staurastrum из зеленых водорослей и Asterionella, Tabellaria, Synedra, Fragilaria, Navicula и Melosira из диатомовых; все остальные формы встречались лишь в малых количествах или единично. Перечень всех обнаруженных в перифитоне форм приведен в табл. 20.

Общий набор форм несколько варьировал по числу и составу в различных сосудах и в разное время. Но эта изменчивость касалась лишь форм

Таблица 20

Различные пресноводные формы, обнаруженные в перифитоне 2-го опыта

Формы	Встречаемость
Asterionella, Tabellaria, Synedra, Fragilaria, Navicula, Melosira, Cosmarium, Staurastrum, Vorticella, Colpidium	Массово
Diatoma, Cymatopleura, Cymbella, Anxistrodesmus, Scenedesmus, Pediastrum, Ulotrix, Micrasterias, Mougeotia, Volvox, Spirogyra, Oedogonium, Microcystis, Oscillatoria, Aphanocapsa, Anabaena, Euglena, Dinobryon, Peridinium, Monos, Anurea, Cyclops, Bosmina, Chydorus, Ostracoda	В малых количествах и единично

встречающихся в малых количествах или единично. Формы же, встречающиеся в массовых количествах, распределялись во времени и по вариантам весьма определенно и закономерно. В начале опыта (просмотр в марте) во всех вариантах ведущими формами были: Asterionella, Tabellaria и несколько в меньших количествах Vorticella и Colpidium. Во время второго просмотра, в апреле, эта картина практически не изменилась: лишь в самой высокой концентрации излучателей к ведущим формам присоединилась Synedra, за счет некоторого сокращения числа Tabellaria, зато к концу опыта, при просмотре в июне произошла заметная смена ведущих форм, причем наметились существенные различия между контролем, двумя первыми концентрациями и наиболее высокой концентрацией излучателей. В контроле ведущими формами остались Vorticella и, особенно, Asterionella, но к ним присоединились Synedra и Fragilaria; наиболее массовой являлась Asterionella. В вариантах с концентрациями 50 и 100 μCu на 1 л произошла полная смена ведущих форм: наиболее массовыми стали Cosmarium и Staurastrum, а затем Fragilaria и Synedra. Наконец в варианте с концентрацией 200 μCu на 1 л среди ведущих форм наиболее массовыми оказались Synedra, Cosmarium и Navicula, к которым, в несколько меньших количествах, присоединились Melosira и Tabellaria. Таким образом, к концу опыта биоценоз перифитона перестроился в трех разных направлениях, меньше всего изменившись в контроле и дав значительные, но качественно различные сдвиги, с одной стороны, в концентрациях излучателей в 50 и 100 μCu на 1 л (между которыми существенных различий не наблюдалось), и с другой стороны, в концентрации 200 μCu на 1 л. Характеристика биоценозов перифитона в контроле, двух более слабых и наиболее сильной концентрации излучателей, а также их сдвиги во времени наглядно изображены на рис. 19.

Встречаемость ведущих форм количественно разбита на 3 класса, изображенные черными колонками разной высоты. На рисунке совершенно ясно и наглядно видны 3 вышеупомянутых типа перестройки биоценоза перифитона во времени.

Таким образом, результаты опыта показали, что в присутствии разных концентраций излучателей происходит не только количественное, но и качественное изменение биоценозов перифитона, выражающееся, главным образом, в наступающей со временем смене ведущих массовых форм, отличной от таковой в контроле.

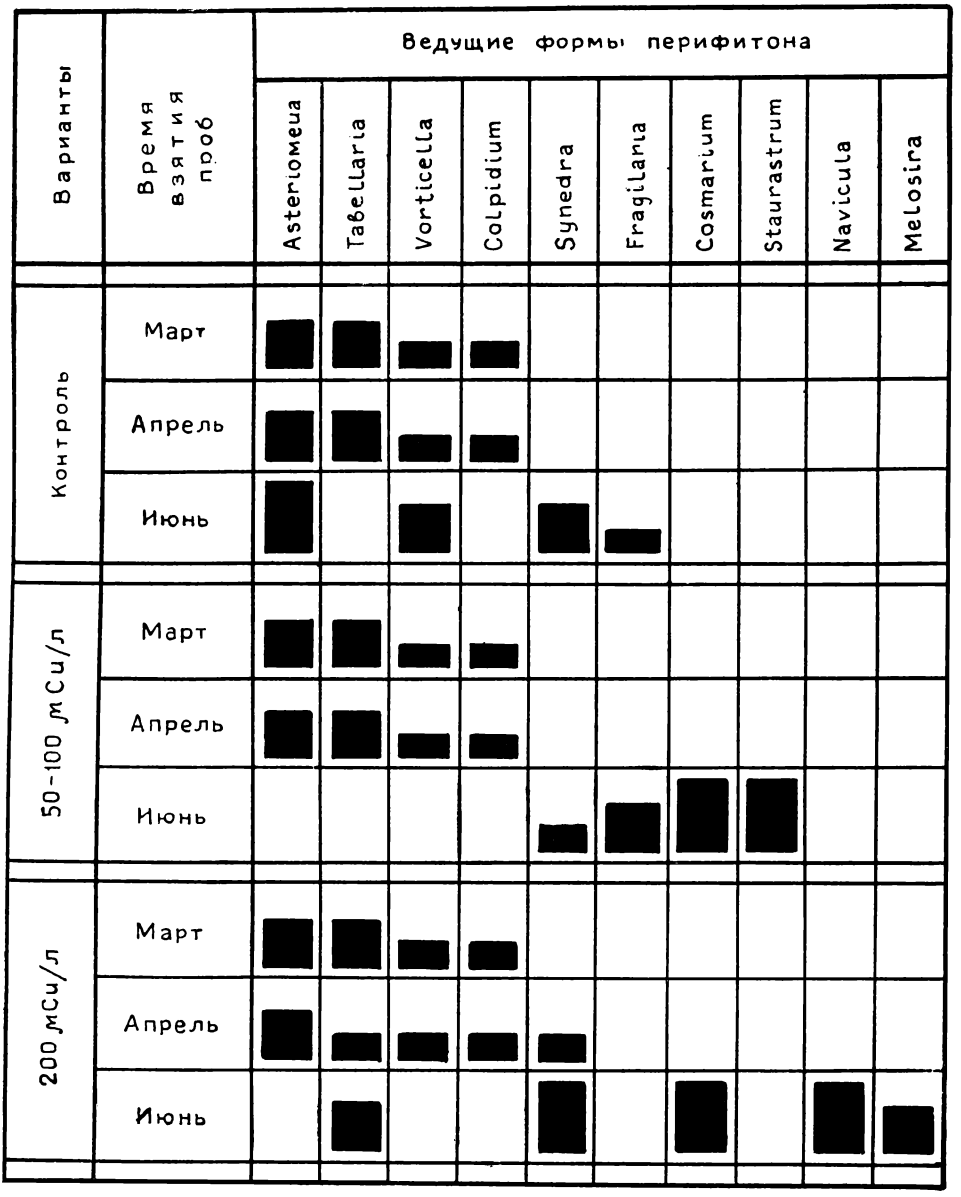


Рис. 19. Смена ведущих форм в биоценозах перифитона.

Определение производилось трижды: в марте, апреле и июне, то есть примерно через 2—3—5 месяцев после начала опытов. Встречаемость ведущих форм выражена столбиками разной высоты.

Коэффициенты накопления

Выше уже упоминалось, что в обоих опытах для определения активности повторно брались пробы воды, а при окончании опытов аликвотные пробы биомассы перифитона.

В табл. 21 приведены три измерения (примерно в начале, середине и конце опыта) воды из двух вариантов первого опыта; пробы брались из всех 10 повторностей, давших небольшие отличия друг от друга и потому усред-

Таблица 21

Изменение концентрации радиоактивности в воде из двух вариантов первого опыта в трех разновременно взятых пробах. Для каждой точки приведено усреднение из 10 повторностей

Исходная радиоактивность воды	Изменение радиоактивности воды во времени в частицах в минуту на 1 см³		
	16.II. 1952 г.	5.III. 1952 г.	28.IV 1952 г
3 μ Cu/л	650	280	180
600 μ Cu/л	154 000	40 200	29 300

Таблица 22

Изменение концентрации радиоактивности в воде по трем вариантам второго опыта во времени. Для каждой точки приведено усреднение из 10 повторностей

Исходная радиоактивность воды	Изменение радиоактивности воды во времени в тысячах частиц в минуту на 1 см³								
	20. 1. 1953 г.	6. II 1953 г.	11. II. 1953 г.	27. II. 1953 г.	19. III 1953 г.	8.IV. 1953 г.	16. V. 1953 г.	3. VI. 1953 г.	10. VI 1953 г.
50 μCu/л	24,1	21,8	15,8	9,7	5,6	3,3	1,8	1,6	1,3
100 μCu/л	43,1	43,0	33,5	24,8	12,7	5,6	4,0	2,7	2,2
200 μCu/л	92,8	88,1	53,3	51,3	28,1	15,1	8,4	5,2	4,3

Таблица 23

Конечная концентрация радиоактивности в воде (в тысячах частиц в минуту на 1 см³) и в биомассе перифитона (в миллионах частиц в минуту на 1 г сухого веса)

Исходная концентрация радиоактивности воды	Конечная концентрация в частицах в минуту на 1 г		Коэффициент накопления
	Вода (x 10^3)	Перифитон (x 10^6)	
3 mCu/л	0,18	3,1	16,000
50 mCu/л	1,35	10,4	7,700
100 mCu/л	2,20	13,8	6,300
200 mCu/л	4,30	48,4	11,100
600 mCu/л	29,30	382,3	13,000

ненных в приводимой здесь таблице. Как и следовало ожидать, с развитием перифитона радиоактивность воды заметно падает; за 2,5 месяца опыта она сократилась примерно в 4—5 раз. В табл. 22 приведены 9 измерений радиоактивности воды из трех вариантов второго опыта. В этом более длительном опыте концентрация активности в воде упала еще больше, сократившись примерно в 20 раз. Графически кривые падения концентраций излучателей в воде изображены на рис. 20.

Помимо воды концентрация излучателей определялась и в биомассе перифитона. В табл. 23 для всех концентраций излучателей из пяти вариантов обоих опытов (исходные концентрации в воде 3, 50, 100, 200 и 600 μCu на 1 л) приведена конечная активность воды и перифитона; соответ-

ствующие концентрации для воды выражены в тысячах частиц в минуту на 1 см³, а для перифитона в миллионах частиц в минуту на 1 г сухого вещества.

Из таблицы видно, что конечные концентрации в воде и в перифитоне примерно пропорциональны исходным концентрациям соответствующих вариантов опытов. Кроме того, ясно видно, что концентрации излучателей в перифитоне лежат на 3—4 порядка величин выше, чем в воде. Последнее становится особенно ясным из приведенных в последней вертикальной графе

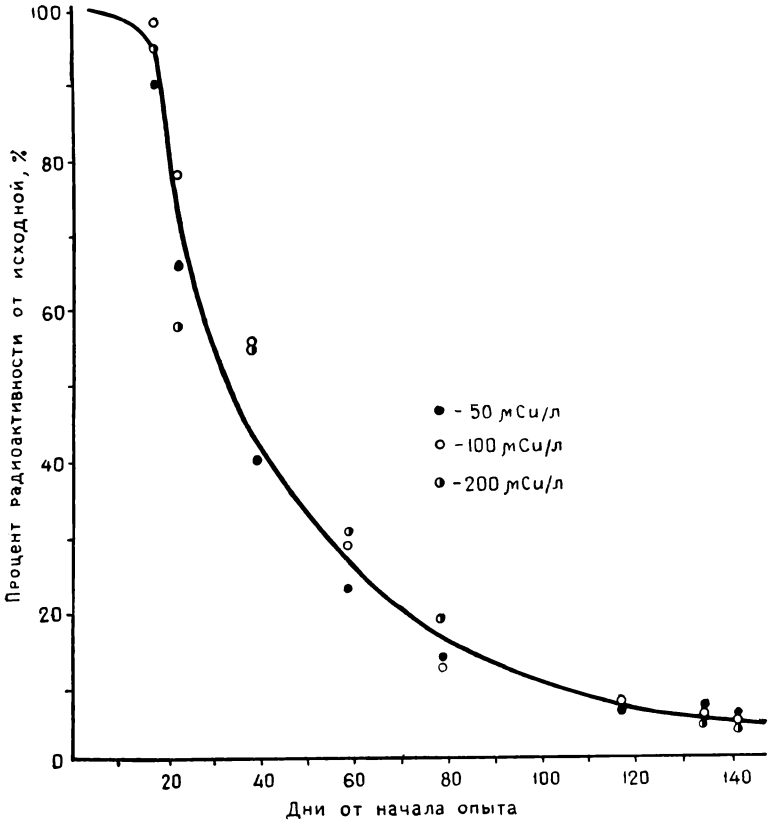


Рис. 20. Кривая падения концентрации излучателей в воде во втором опыте.

таблицы «коэффициентов накопления» (коэффициентом накопления мы называем отношение концентраций активности в определенном компоненте водоема и в воде). Из таблицы видно, что эти коэффициенты накопления для перифитона варьируют от 6300 до 16 000, не обнаруживая каких-либо закономерных зависимостей от исходной концентрации активности в воде. В первом опыте (3 и 600 μCu на 1 л) они выше (16 000 и 13 000), чем во втором (7700, 6300 и 11 000); возможно, что это объясняется значительно меньшей общей биомассой перифитона в более краткосрочном первом опыте. Хотя вода во втором опыте дезактивировалась и в большей степени, но масса перифитона разрослась относительно еще сильнее, чем, по-видимому, и объясняются несколько более низкие коэффициенты накопления активности перифитона во втором опыте.

Таким образом, производившиеся в обоих опытах определения концентраций активности в воде и перифитоне показали, что вода в течение опыта

по мере роста перифитона все в большей мере дезактивируется, так что к концу опыта концентрация излучателей в перифитоне оказывается в тысячи раз выше, чем в воде.

* * *

Главнейшие результаты вышеизложенных опытов с перифитоном могут быть сформулированы следующим образом. Добавление в воду излучателей в слабых концентрациях (3—600 μCu на 1 л) заметно стимулирует рост перифитона: в сосудах, содержащих излучатели в воде, общая биомасса перифитона через несколько месяцев после начала опыта в несколько раз превышает контрольную.

При этом с течением времени в биоценозах перифитона наступают перегруппировки, выражающиеся в том, что массовыми ведущими формами становятся другие по сравнению с контролем. Перифитон весьма заметно концентрирует находящиеся в ничтожных количествах в воде излучатели, так что с течением времени концентрация активности в воде заметно падает и достигает очень большой величины в биомассе перифитона; это выражается в чрезвычайно высоких коэффициентах накопления, которые для перифитона могут превышать 10 000.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основные результаты всех описанных выше опытов с сообществом культурных растений, почвенных бактерий и перифитона сводятся к следующему.

Были устроены 7 специальных грядок по 20 м² каждая, с одинаковыми слоями одинаковых подпочвы и почвы, находившихся в одних и тех же микроклиматических условиях; две из этих грядок служили контролем, в верхний же слой почвы (примерно 18 см) остальных пяти грядок были внесены разные количества одной и той же смеси радиоактивных изотопов (в основном стронций, рутений, цезий и церий[1]). Излучатели были внесены в первую грядку из расчета 1 mCu, во вторую — 5, в третью — 25, в четвертую — 50 и в пятую — 100 mCu на 1 м² поверхности; в более или менее тщательно перемешанном верхнем слое почвы это составляло концентрации примерно в 4, 20, 100, 200 и 400 μCu на 1 кг.

На грядках были высеяны одинаковые, но сильно избыточные количества тщательно перемешанной смеси семян 15 различных видов культурных растений. Над этими сообществами велись визуальные наблюдения, была произведена частичная промежуточная уборка с подсчетом и взвешиванием всех видов растений и общая конечная уборка. Полученные результаты показали, что на двух грядках с малым количеством излучателей в почве общая биомасса сообщества по числу и, особенно, по весу растений дала заметную стимуляцию, превысив контроль по числу растений примерно на 5%, а по их весу примерно на 50%; на остальных грядках, содержащих большие количества излучателей, наблюдалось прогрессирующее угнетение сообщества, выразившееся в понижении числа и веса растений по сравнению с контролем. Детальное рассмотрение сообществ по отдельным видам и группам растений показало, что разные виды и группы в различной степени реагируют на внесение в почву излучателей, несколько видов дали совершенно неожиданную «стимуляцию» при наиболее высоких концентрациях излучателей. Это последнее явление нашло свое объяснение при рас-

---

[1] В настоящей работе не является особенно существенным вопрос о том, влияли ли внесенные в почву и воду излучатели как излучатели или как элементы; однако, как на растениях, так и на перифитоне нами проводились специальные контрольные опыты с соответствующими концентрациями балластов и неактивных элементов, давшие определенно отрицательные результаты (отсутствие отклонений от контроля).

смотрении сообществ по трем ярусам: при заметном угнетении первого яруса, в связи с освобождением эдафического пространства, разрастается третий ярус, который и образован видами, давшими неожиданную стимуляцию при явно угнетающих все прочие виды наиболее высоких концентрациях излучателей. Благодаря различной степени реакции (как в сторону стимуляции, так и в сторону угнетения) разных видов растений на содержание в почве излучателей и благодаря сложным пространственно-эдафическим взаимоотношениям различных членов сообщества между собой, на грядках, содержащих различные количества излучателей, происходили не только количественно, но и качественно различные изменения сообщества по сравнению с контролем. На тех же грядках были изучены сообщества почвенных бактерий. Общая биомасса бактерий дала во всех почвах, содержавших разные количества излучателей, более или менее заметную стимуляцию по сравнению с контролем; отсутствие угнетения бактериальной флоры почвы даже на грядках с наибольшим количеством излучателей объясняется значительно большей резистентностью микроорганизмов по сравнению с высшими растениями и, особенно, животными.

Дополнительные опыты в сосудах с почвой, содержащей различные более высокие концентрации излучателей, показали, что, действительно, бактериальная флора почвы дает заметное угнетение и отставание по биомассе от контроля лишь при много более высоких концентрациях излучателей. Опыты по выделению различных групп бактерий (неспоровые, споровые, азотфиксаторы, аэробы и анаэробы) показали, что в присутствии излучателей, так же, как и в сообществах высших растений, происходят не только количественные, но и качественные изменения в составе сообществ почвенных бактерий. Та же смесь излучателей, которая вносилась в почву, прибавлялась в разных концентрациях (от 3 до 600 μCu на 1 л) в сосуды с водой, в которых затем наблюдалось образование перифитона. Пределы концентраций излучателей в воде при этом примерно соответствовали таковым в почве наших опытных грядок (соответственно от 3 до 600 и от 4 до 400 μCu на кг). При всех изученных концентрациях излучателей общая биомасса перифитона за несколько месяцев опыта в 2—8 раз превысила таковую контроля. Повторный просмотр различных форм (в основном водорослей), составлявших перифитон, показал, что и здесь, наряду с количественными, происходят качественные изменения сообществ; это выражается в иной, по сравнению с контролем, смене ведущих массовых форм. В этих опытах, кроме того, были установлены чрезвычайно высокие коэффициенты накопления радиоактивности биомассой перифитона (то есть отношения концентраций активности в перифитоне и в воде); они в разных опытах колебались примерно от 6500 до 16000.

В наши предварительные опыты мы сознательно включили три весьма различных сообщества: наземный фитоценоз, бактериальную флору почвы и пресноводный перифитон. Во всех этих трех сообществах наблюдались, несмотря на их глубокие различия, в принципе сходные реакции на экспериментальное изменение одного из факторов среды (внесение радиоактивных изотопов в почву или воду). Поэтому (хотя, как уже указывалось во введении, все вышеописанные опыты нужно пока рассматривать как ориентировочные и предварительные) из полученных результатов могут быть уже сделаны некоторые общие выводы.

Первый общий вывод заключается в том, что на присутствие в почве или в воде небольших количеств излучателей все сообщества реагируют более или менее заметным повышением общей биомассы. Как уже упоминалось, в верхнем слое наших грядок и в воде сосудов концентрации радиоактивности варьировали в пределах от нескольких единиц до нескольких сот μCu на 1 кг. Для почвенных бактерий и для большинства организмов пе-

рифитона и наннопланктона даже самые высокие из этих концентраций еще не являются угнетающими; но наземный фитоценоз на концентрации в десятки μCu на 1 кг почвы реагирует уже некоторым угнетением, выражающимся в прогрессирующем, с дальнейшим повышением концентрации излучателей в почве, понижении общей биомассы по сравнению с контролем. Это хорошо согласуется с общеизвестным в радиобиологии фактом заметно более высокой радиорезистентности низших организмов по сравнению с высшими.

Вторым общим весьма важным выводом является установление наличия качественных сдвигов во всех трех изученных сообществах по сравнению с соответствующими контрольными. Различные группы и виды организмов по-разному реагируют на одни и те же слабые или сильные дозы излучений как в отношении стимуляции (слабыми дозами), так и в отношении степени угнетения (сильными дозами). Уже ввиду этого следует ожидать в присутствии излучателей несколько иной перестройки количественных соотношений различных входящих в сообщества видов по сравнению с контролем. Так как различные виды сообщества тесно связаны друг с другом борьбой за эдафическое пространство и целым рядом других отношений, то общая картина сдвигов еще более осложняется; количественные соотношения видов в «экспериментальном» сообществе (то есть не в контроле) определяются не просто соответствующими различиями в радиорезистентности этих видов, так как стимуляция одних может (уже в порядке борьбы за пространство) вызвать угнетение других (а, соответственно, угнетение одних освобождает эдафическое пространство для других). Пример таких перестроек мы видели при анализе сообществ культурных растений по ярусам. Несомненно, что в дальнейшем, при более детальном количественном анализе видового состава различных «подопытных» сообществ, будет обнаружено весьма тонкое и чуткое реагирование их на любые, даже небольшие, изменения в живых или косных компонентах соответствующего биогеоценоза.

Наконец, третьим общим выводом является установление той или иной иногда чрезвычайно высокой, степени концентрации рассеянных элементов (смеси излучателей) живыми организмами. Особенно резко эта способность концентрировать рассеянные элементы проявляется у водных организмов, у которых коэффициенты накопления достигают порядка 10 000. Это подтверждается целым рядом специальных опытов, проводившихся нами с мечеными атомами различных химических элементов на разных группах пресноводных организмов и хорошо согласуется с классическими исследованиями В. И. Вернадского, А. П. Виноградова и Б. К. Бруновского по концентрации естественных радиоактивных элементов планктоном, ряской и некоторыми другими живыми организмами (Вернадский, 1929; Вернадский и Виноградов, 1931; Бруновский и Кунашева, 1935).

На наличие у живых организмов способности в весьма высокой степени концентрировать рассеянные и редкие элементы из окружающей среды указывают и общеизвестные факты значительно более высоких концентраций в морских организмах почти всех химических элементов, находящихся в морской воде в ничтожных количествах (Виноградов, 1935—1944; Зенкевич, 1947—1951; Зернов, 1949).

Наземным сообществом рассеянные элементы (в данном случае излучатели), таким образом, частично извлекаются из почвы и подпочвы, и, если мы имеем дело с «естественным», не эксплуатируемым человеком, сообществом, эти элементы в конце вегетации будут отлагаться в перегнойно-гумусовом слое. В водной среде происходит весьма интенсивное извлечение из водного раствора содержащихся в нем в ничтожных количествах элементов, которые, по мере отмирания различных водных организмов, поступают с детритом в иловые донные отложения.

Проведенные нами опыты демонстрируют, таким образом, в маленьком масштабе протекание основных биогеохимических процессов, вскрывая двустороннюю взаимозависимость между живыми и косными компонентами соответствующих участков биосферы. Действительно, определенное «геохимическое изменение» в косном эдафическом пространстве биогеоценоза (в данном случае внесение излучателей в почву или воду) вызывает количественные и качественные изменения в соответствующих биоценозах, которые, в свою очередь, ведут к известным изменениям в перераспределении этих элементов косной среды. Легко можно себе представить, что в результате такого измененного распределения эти же элементы косной среды в дальнейшем могут оказывать несколько иное влияние на различные элементарные составные части того же биогеоценоза, постепенное установление определенного динамического равновесия на ином уровне (а иногда и в иных формах).

Мы еще раз подчеркиваем, что описанные выше опыты являются ориентировочными и предварительными; но нам кажется, что в этом направлении следует продолжать работу, охватывая экспериментом все большее разнообразие биогеоценозов и все более варьируя методику опытов. Нам представляется весьма целесообразным и плодотворным скорейшее развитие экспериментальной биогеоценологии наряду и вместе со стационарно-описательной биогеоценологией (Сукачев, 1950) и со стационарными физико-географическими исследованиями (Аверк, 1949), в основном посвященными описанию и сравнительному анализу различных природных биогеоценозов и ландшафтов. Биогеоценологические эксперименты позволяют быстрее и полнее вскрыть закономерности, лежащие в основе формирования и смены естественных биогеоценозов и ландшафтов; ценный материал (в том числе и количественный) биогеоценологические опыты могут доставить биогеохимии «большого масштаба».

В биогеоценологических опытах можно изменять отдельные компоненты биоценоза или его части (зооценоза, фитоценоза, педоценоза, перифитона, планктона, бентоса и т. д.); можно изменять элементы микроклимата (световой режим, температуру, влажность и т. д.) или, наконец, можно вносить те или иные изменения в косное эдафическое пространство (в надпочвенный слой воздуха, почву, подпочву, почвенные грунтовые воды, почвенную атмосферу, воду или грунт водоема). Варьировать можно, конечно, и несколько определенных компонентов биогеоценоза; существенным является лишь по возможности комплексный охват всего биогеоценоза, в чем, с нашей точки зрения, и заключается существенное преимущество как сформулированной В. И. Вернадским биогеохимии, так и биогеоценологии в понимании В. Н. Сукачева. Несмотря на желательную комплектность в различных биогеоценологических опытах совершенно естественно будет преобладать (в зависимости от личных интересов авторов и тех или иных задач исследования) либо биологическая точка зрения с главным упором на детальный анализ биоценозов, либо геохимическая, при которой основное внимание будет концентрироваться на миграции и распределении интересующих исследователя химических элементов; оба эти направления будут, естественно, дополнять друг друга. Особенно же ценным было бы тесное сотрудничество биологов и геохимиков при проведении опытов на одном и том же биогеоценозе.

В заключение остановимся кратко на затронутом во введении вопросе о взаимоотношениях между биогеоценозом и элементарным микроландшафтом. В. Н. Сукачев (1948) совершенно правильно подчеркивает несовпадение и принципиальную разнозначимость понятий «биогеоценоз» и «ландшафт». Действительно, биогеоценология, несмотря на то, что любой пространственно самый небольшой биогеоценоз всегда занимает какой-то учас-

ток биосферы и, тем самым, является некоторой хорологической единицей, относится в основном к биологическим дисциплинам; в центре ее внимания находится биоценоз, правда, не оторванный от соответствующего биотопа.

Ландшафт же является чисто хорологическим и географическим понятием. Из различия методов, задач и целей биологического и географического исследований с неизбежностью вытекает необходимость построения совершенно различных систем классификации и объединения в высшие категории биогеоценозов, с одной, и ландшафтов, с другой стороны. Но, тем не менее, нам думается, что именно на понятии и категории элементарного биогеоценоза сходятся интересы как самой биогеоценологии, так и географии (в смысле ландшафтоведения), а также биогеохимии. Для всех этих дисциплин элементарный биогеоценоз будет являться дальше неделимой единицей, которую придется класть в основу всех более или менее точных теоретических построений в любой из этих дисциплин. И лишь с элементарными биогеоценозами возможна полноценная экспериментальная работа, сводящаяся либо к созданию целостных элементарных биогеоценозов для целей опыта (хотя бы и в очень малых пространственных и временных масштабах), либо к вполне контролируемому экспериментальному воздействию на биогеоценоз как целое. Даже с элементарными природными ландшафтами такая работа невозможна (хотя и можно экспериментально варьировать отдельные компоненты таких природных комплексов). В этом мы видим, как уже вскользь упоминалось во введении, некоторую параллель между биогеоценологией и современным изучением микроэволюционных процессов. Основные этапы и феномены большого «макроэволюционного» процесса изучаются палеонтологией, общим учением о филогении живых организмов, сравнительной морфологией, исторической и региональной биогеографией; в основном эти науки пользуются описательными и сравнительно морфологическими методами, изучая более или менее крупные этапы эволюционного процесса на больших отрезках времени, больших территориях, крупных фаунистических и флористических комплексах и, в основном, на более или менее крупных систематических категориях (главным образом надвидового порядка).

Современные весьма разнообразные методы изучения «микроэволюционных» процессов (протекающих за короткие сроки и изучаемых, в основном, на внутривидовых систематических категориях, вполне конкретных популяциях и ограниченных территориях, а иногда и в прямом эксперименте в лаборатории или под открытым небом) позволяют выявлять непосредственные, постоянно действующие биологические и популяционно-динамические механизмы, лежащие в основе всего эволюционного процесса. Подобным образом и биогеоценология с ее как сравнительно-аналитическими так и экспериментальными результатами сможет дать ценный материал, для ландшафтоведения и для биогеохимии.

Все только что высказанные соображения касаются еще не законченной дискуссии об определении основных единиц и понятий в ландшафтоведении, биогеоценологии и смежных дисциплинах; поэтому мы во введении и указали на возможность «некритического» использования понятия микроландшафт, которое, по нашему мнению, совпадает с понятием элементарного биогеоценоза.

ВЫВОДЫ

Были поставлены опыты по изучению влияния внесенных в почву в разных концентрациях (1, 5, 25, 50 и 100 mCu на 1 м²) β- и γ-излучателей: а) на общую биомассу и относительное развитие ярусов в сообществах, состоящих из 15 различных видов культурных растений и б) на общую биомассу и относительное развитие различных групп почвенных бактерий.

Смесь излучателей в этих опытах вносилась в почву гидроизолированных грядок (рис. 1). Кроме того, были проведены опыты по влиянию внесения смеси тех же излучателей в воду (в концентрациях от 3 до 600 μCu на 1 л) на развитие перифитона (обрастание подводных поверхностей) и смены в нем доминирующих форм. Из наземных растений, воды и перифитона брались пробы для определения активности.

В результате опытов было установлено:

1. На грядках с наименьшим количеством излучателей в почве общая биомасса сообщества по числу и, особенно, по весу растений дала заметную стимуляцию, превысив контроль по числу растений примерно на 5%, а по весу примерно на 50%. На грядках с большим количеством излучателей в почве наблюдалось прогрессивное угнетение сообщества, выразившееся в понижении числа и веса растений по сравнению с контролем (см. табл.1, 2 и рис. 2).

2. Разные виды и группы растений по-разному реагируют на внесение в почву излучателей, причем особенно выделялась группа из четырех видов, давшая стимуляцию числа и веса растений не только на грядках с наименьшим количеством излучателей, но и на таковых с наибольшим (см. табл. 3, рис. 3, 4, 5 и 6). Это последнее явление нашло свое объяснение при рассмотрении сообществ по трем ярусам: при заметном угнетении первого яруса, в связи с освобождением эдафического пространства, разрастается третий ярус, который и образован видами, давшими стимуляцию при наиболее высоких концентрациях излучателей. Таким образом, внесение излучателей в почву вызывает заметные сдвиги в структуре сообщества (см. табл. 4, 5, 6, 7 и рис. 7, 8).

3. Определения концентраций излучателей в растениях изучавшихся сообществ дали для различных видов и систематических групп видов заметные различия как в общем уровне, так и в распределении излучателей по основным органам растений. В семенах растений наблюдалась чрезвычайно низкая концентрация излучателей; в целом в растениях концентрация излучателей оказалась несколько ниже средней концентрации их в верхнем слое почвы, то есть коэффициент накопления радиоактивности растениями — меньше единицы (см. табл. 8, 9 и 10 и рис. 9 и 10).

4. Почвенная микрофлора в присутствии небольших количеств излучателей в почве (1 и 5 mCu на 1 м² или 0,25 mCu на 1 кг почвы) заметно стимулируется; эта стимуляция выражается в значительном увеличении числа и веса бактериальной массы на 1 г почвы по сравнению с контролем. Более высокие количества излучателей, внесенные в почву (25, 50 и 100 mCu на 1 м² и 1 и 4 mCu на 1 кг почвы), не изменяют веса биомассы почвенных бактерий, а еще более высокие концентрации излучателей (16, 64 и 128 mCu на 1 кг) вызывают прогрессирующее во времени угнетение и отставание по биомассе почвенных бактерий от контроля (см. табл. 11, 12 и 13 и рис. 11, 12, 13).

5. В присутствии излучателей, так же как и в сообществах высших растений, происходят не только количественные, но и качественные изменения в составе сообществ почвенных бактерий. Резистентность почвенных бактерий к высоким температурам резко уменьшается с увеличением концентрации излучателя в почве (см. табл. 14, 15, 16, 17 и рис. 14, 15, 16.)

6. При всех изученных концентрациях излучателей (от 3 до 600 μCu на 1 л) заметно стимулировался рост перифитона; общая биомасса перифитона за несколько месяцев опыта в 2—8 раз превысила таковую контроля (см. табл. 18, 19 и рис. 17 и 18).

7. В присутствии разных концентраций излучателей, как показал повторный просмотр различных форм (в основном водорослей), происходит не только количественное, но и качественное изменение биоценозов перифи-

тона, выражающееся, главным образом, в наступающей со временем смене ведущих массовых форм, отличной от таковой в контроле (см. табл. 20 и рис. 19).

8. Концентрации излучателей в воде и перифитоне показали чрезвычайно высокие коэффициенты накопления активности биомассой перифитона (то есть отношение концентраций активности в перифитоне и в воде); они в разных опытах колебались примерно от 6500 до 16 000 (см. табл. 21,22, 23 и рис. 20).

9. В заключении обсуждаются полученные результаты с точки зрения формирования новых биогеохимических микроландшафтов, а также некоторые теоретические вопросы о взаимоотношении понятий «ландшафт» и «биогеоценоз» (см. заключение).

ЛИТЕРАТУРА

Аболин Р. И. Опыт эпигенологической классификации болот. «Болотоведение», 1914, № 3—4.

Авсюк Г. А. О некоторых общих вопросах стационарных физико-географических исследований. Вопросы географии. Вып. 15., Географиздат, 1949.

Алехин В. В. География растений. М., Учпедгиз, 1938.

Беклемищев В. Н. Организм и сообщество. Тр. Н.-и. ин-та Пермского гос. ун-та. Т. 1. Пермь, изд. Пермского гос. ун-та, 1928.

Берг Л. С. Предмет и задачи географии. Изв. Русск. геогр. об-ва, 1915, т. 51.

Берг Л. С. География и ее положение в ряду других наук. Вопросы Страноведения. М.—Л., Московское акционерное издательство об-во, 1925.

Берг Л. С. Ландшафто-географические зоны СССР. Ч. 1. М.—Л., Сельхозгиз, 1931.

Берг Л. С., Физико-географические (ландшафтные) зоны СССР. Ч. I. Изд. 2. Л., изд. Ленинградского гос. ун-та, 1936.

Берг Л. С. Фации, географические аспекты и географические зоны. Изв. Всес. геогр. об-ва, 1945, т. 77, вып. 3.

Берг Л. С. Географические зоны Советского Союза. Изд. 3. М., Географиз, 1947.

Берг Л. С. Достижения Советской географии. Всес. об-во распространения политических и научных знаний. Л., Лениздат, 1948.

Бреславец Л. П. «Растение и лучи Рентгена». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946.

Бруновский Б. К. и Кунашева К. Г. Некоторые данные относительно содержания радия в растениях и водах. Тр. Биогеохим. лаб. АН СССР. Т. 3. М., Изд-во АН СССР, 1935.

Вернадский В. И. Записки об изучении живого вещества с геохимической точки зрения. Изв. Российской АН, сер. 6, 1921, т. 15.

Вернадский В. И. Химические элементы и механизм земной коры. «Природа», 1922, т. 11, № 3—5.

Вернадский В. И. Ход жизни в биосфере. «Природа», 1925, т. 14, № 10—12.

Вернадский В. И. О размножении организмов и его значении в механизме биосферы. Изв. АН СССР, сер. 6, 1926, т. 20.

Вернадский В. И. Биосфера. Л., Научное химико-техническое изд-во, 1926.

Вернадский В. И. О концентрации радия живыми организмами. ДАН СССР, сер. А, 1929, № 2.

Вернадский В. И. Очерки геохимии. М., Гос. научно-техн. изд-во, 1934.

Вернадский В. И. О некоторых основных проблемах биогеохимии. Изв. АН СССР, сер. геол., 1938, т. 18.

Вернадский В. И. Биогеохимические очерки. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.

Вернадский В. И. О геологических оболочках Земли как планеты. Изв. АН СССР, сер. геогр., 1942, т. 6.

Вернадский В. И. Несколько слов о ноосфере. Усп. совр. биол., 1944, т. 18.

Вернадский В. И. и Виноградов А. П. О химическом элементарном составе ряосок как видовом признаке. ДАН СССР, сер. А, 1931, № 9.

Виноградов А. П. Геохимия живого вещества. М., Изд-во АН СССР, 1933.

Виноградов А. П. Химический элементарный состав организмов моря. Ч. I—III. Тр. Биогеохим. лаб. АН СССР. Т. 3, 4, 6. М., Изд-во АН СССР. 1935—1944.

Виноградов А. П. Геохимия и биогеохимия. «Усп. химии», 1938, т. 7.

Виноградов А. П. Биогеохимические провинции и эндемии. ДАН СССР, 1938, т. 18.

Виноградов А. П. Изучение биогеохимических провинций. Вестн. АН СССР, 1939, № 10.

Виноградов А. П. К химическому познанию биосферы. «Почвоведение». 1945, т. 7.

Виноградов А. П. Биогеохимические провинции. Тр. Юбил. сессии В. В. Докучаева. М., Изд-во АН СССР, 1946.

Виноградов А. П. Геохимия редких и рассеянных элементов в почвах. М., Изд-во АН СССР, 1950.

Виноградов А. П. Основные закономерности в распределении микроэлементов между растениями и средой. Микроэлементы в жизни растений и животных. М., Изд-во АН СССР, 1952.

Высоцкий Г. Н. Покроповедение. Зап. Белорусского Гос. ин-та сельского лесного хоз-ва. Вып. 4. Минск, 1925.

Гаузе Г. Ф. О некоторых основных проблемах биоценологии. Зоол. журнал, 1936, т. 15.

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

Григорьев А. А. О некоторых взаимоотношениях основных элементов физико-географической среды и их эволюции. «Проблемы физической географии», 1936, вып. 3.

Григорьев А. А. Опыт характеристики основных типов физико-географической среды. «Проблемы физической географии». Вып. 5, 6, 7, 11. М., Географгиз, 1938—1942.

Григорьев А. А. Основы теории физико-географического процесса. Тр. II Всес. геогр. съезда Т. I. М., Географгиз, 1948.

Докучаев В. В. Избранные труды. М.,Изд-во АН СССР, 1949.

Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря. Т. I, II. М., Изд-во «Советская наука», 1947—1951.

Зенкевич Л. А. Моря СССР, их фауна и флора. М., Изд-во «Советская наука», 1950.

Зенкевич Л. А. Комплексный метод в изучении биологических процессов в водоемах. Тр. Всес. гидробиол. об-ва. Т. 5. М., Изд-во АН СССР, 1953.

Зернов С. А. Общая гидробиология. М., Изд-во АН СССР, 1949.

Исаченко А. Г. Основные вопросы физической географии. Л., изд-во Ленинградского гос. ун-та, 1953.

Карзинкин Г. С. Попытка практического разрешения понятия «биоценоз». Русск. зоол. журнал, 1926—1927, т. 6, вып. 4.

Кашкаров Д. Н. Среда и сообщество М.—Л., Биомедгиз, 1933.

Лавренко Е. М. О фитогеосфере. «Вопросы географии», 1949. Вып. 15.

Майр Э. Систематика и происхождение видов. М., Гос. изд-во иностранной литературы, 1947.

Морозов Г. Ф. Лес как явление географическое Прил. к Лесному журналу, 1914, вып. 1.

Муравейский С. Д. Роль географических факторов в формировании географических комплексов. «Вопросы географии», 1948, вып. 9.

Неуструев С. С. Элементы географии почв. М.—Л., Сельхозгиз, 1930.

Перельман А. И. Природные ландшафты Европейской части СССР и их геохимические особенности. «Природа», 1954, т. 43.

Полынов Б. Б. Ландшафт и почва. «Природа», 1925, т. 14.

Полынов Б. Б. Кора выветривания. Л., Изд-во АН СССР, 1934.

Полынов Б. Б. Роль почвоведения в учении о ландшафте. Изв. Всес. геогр. об-ва, 1946, т. 78.

Полынов Б. Б. Геохимические ландшафты. Вопросы минералогии, геохимии и петрографии. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946.

Полынов Б. Б. Основные идеи в учении о генезисе аллювиальных почв. Юбилейный сборник 30-летия Великой Октябрьской революции. Т. 2. М., Изд-во АН СССР, 1947.

Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенное и геоботаническое изучение земель. М., Сельхозгиз, 1938.

Роде А. А. Почвообразовательный процесс и эволюция почв. М., Географгиз, 1947.

Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1941.

Смарагдова Н. И. Некоторые наблюдения и экспериментальные исследования над динамикой биоценозов перифитона. Зоол. журнал, 1937, т. 16.

Солнцев Н. А. Основные этапы развития ландшафтоведения. «Вопросы географии», 1948, вып. 9.

Солнцев Н. А. О морфологии природного географического ландшафта. «Вопросы географии», 1949, вып. 16.

Сукачев В. Н. Идея развития фитоценологии., «Советская ботаника», 1942, № 1—3.

Сукачев В. Н. О принципах генетической классификации в биоценологии. Журн. общ. биологии, 1944, т. 5.

Сукачев В. Н. Биогеоценология и фитоценология. ДАН СССР, 1945, т. 47.

Сукачев В. Н. Основы теории биогеоценологии. Юбилейный сборник 30-летия Великой Октябрьской революции, Т. 2. М., Изд-во АН СССР, 1947.

Сукачев В. Н. Фитоценология, биогеоценология и география. Тр. II Всес. геогр. съезда. Т. I. М., Географгиз, 1948.

Сукачев В. Н. О соотношении понятий географический ландшафт и биогеоценоз. «Вопросы географии», 1949, вып. 16.

Сукачев В. Н. Предварительные программы стационарных комплексных биогеоценологических исследований. «Землеведение», нов. сер., 1950, т. 3.

Титов И. А. Взаимодействие растительных сообществ и условий среды. М., Изд-во «Советская наука», 1952.

Федоров М. В. Микробиология. М., Сельхозгиз, 1949.

Ферсман А. Е. Геохимия. Т. 1—4. М., ОНТИ, 1933—1939.

Четыркин В. М. Таксономическая система в ландшафтоведении. Бюлл. Среднеазиатского гос. ун-та, 1947, вып. 25.

Школьник М. Я. Значение микроэлементов в жизни растений и в земледелии. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950.

Якушкин И. В. Растениеводство. М., Сельхозгиз, 1948.

Bauer H. und Timofeeff-Ressowsky N. W. «Genetik und Evolutionsfor schung bei Tieren. Evol. d. Organismen Jena Verl. G. Fischer, 1943.

Billen D., Stapleton G. E. and Hollaender A. The effect of x-radiation the respiration of bacili. Journ. Bacter, 1953, v. 65.

Buzzati-Traverso A. e Cavalli L. Teoria dell'urto ed unitá biologiche elementari. Milano. Langanesi, 1948.

Clements F. E. and Shelford V. E. «Bioecology». New-York, 1939.

Ekman S. Begründung einer statistischen Methode in der regionalen Tiergeographie Nova Acta Soc. Sci. Upsal. 1940, ser. IV, v. 12.

Cause G. F The struggle for existence. Baltimore, 1934.

Giese A. C. and Heath H. D. Sensitisation to heat by x-rays. Journ. Gen. Physiol. 1948, v. 34.

Goldschmidt V. M. Grundlagen der quantitativen Geochemie Fortschr. Mineral. Kristgr., Petrgr., 1933, v. 17.

Harthorne R. The nature of geography. Ann. Assoc. Amer. Geogr. Soc. 1939, v. 29.

Lea D. E. Actions of radiatious on living cells. Cambridge, Univ. Press, 1946.

Stapleton G. E., Billen D. and Hollaender A. Recovery of x-radiated bacteria at suboptimal incubation temperatures Journ. Cell. Comp. Physiol, 1953, v. 43.

Sukatschew W N. Einige experimentelle Untersuchungen über den Kampf ums Dasein zwischen Biotypen derselben Art. Z. ind. Abst. Vererb. 1928., v. 47.

Timoféeff-Ressowsky N. W. Genetik und Evolution. Z. ind. Abst. Vererb. 1939, v. 76.

Timoféeff-Ressowsky N. W. Meetations and geographical variation. The New. Systematics, Oxford. Univ. Press, 1940.

Timoféeff-Ressowsky N. W. und Timoféeff-Ressowsky H. A. Populations genetische Versuche an Drosophila I—III. Z. ind. Abst. Vererb., 1940, v. 79.

Timoféeff-Ressowsky N. W. und Zimmer K. G. «Biophysik». Bd. 1 Verl. Hirzel, Leipzig, 1947.

РАБОТЫ ПО ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ

II. ВЛИЯНИЕ ЗАМАЧИВАНИЯ СЕМЯН В СМЕСИ β-ИЗЛУЧАТЕЛЕЙ НА БИОМАССУ И СТРУКТУРУ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ФИТОЦЕНОЗА

Н. В. КУЛИКОВ

ВВЕДЕНИЕ

Успехи в области атомной физики привели к тому, что за последние годы все большее место среди различного рода биологических работ начинают занимать работы по изучению действия ионизирующих излучений на живые организмы. Имеющийся в литературе весьма обширный материал показывает, что облучение живых организмов достаточно сильными дозами ведет к угнетению роста и развития, возрастающему с увеличением доз и заканчивающемуся при высоких дозах летальным исходом. Причем известно, что радиорезистентность различных систематических групп и даже близких видов растений может быть весьма различной. Многие растения под воздействием слабых доз ионизирующих излучений несколько ускоряют свой рост и развитие, увеличивая при этом общую биомассу, а в некоторых случаях и урожай семян. То же наблюдалось различными авторами и на ряде других живых организмов. Из сказанного можно сделать вывод, что ионизирующие излучения являются мощным фактором воздействия на всякий живой организм и, в частности, на растения.

Другой областью биологических работ, приобретающей в последнее время все большее значение, является биоценология в широком смысле этого слова, то есть учение о сообществах живых организмов, их структуре, динамике и взаимоотношениях составляющих их видов друг с другом и с окружающей средой. Биоценологическая точка зрения прочно укоренилась в различных разделах геоботаники, лесоводства, луговедения, болотоведения и т. д. Все большее внимание уделяется ей в почвоведении (педоценозы), гидробиологии, охотничьем хозяйстве, в вопросах интродукции и акклиматизации. Особый интерес представляет новое, четко сформулированное В. Н. Сукачевым, биогеоценологическое направление работ, посвященное всестороннему комплексному изучению состава, структуры, динамики и взаимодействия между всеми живыми и косными компонентами внутри элементарных биогеоценозов. При этом под биогеоценозом понимается небольшой участок биосферы, возможно однородный на всем своем протяжении в отношении косных компонентов и населенный определенным типом биоценоза. В таком понимании биогеоценология, несомненно, соприкасается с интереснейшей областью биогеохимии; результаты комплексных биогеоценологических исследований, устанавливающие баланс

и круговорот энергии и вещества в пределах элементарных участков биосферы, создадут твердую основу для более широких биогеохимических обобщений.

Громадное большинство биоценологических работ проводится на естественных сообществах живых организмов и является чисто описательным. Для более ясного представления о процессах, протекающих в сообществах, было бы, однако, весьма желательным развить и область экспериментальной биоценологии. В соответствующих опытах можно было бы естественные или искусственно созданные сообщества организмов подвергать определенным воздействиям и получать достаточно четкие результаты, поддающиеся точной количественной интерпретации. Такие опыты помогли бы быстрее и точнее разобраться в основных закономерностях биоценологии, биогеоценологии и биогеохимии, а также установили бы живую связь между биоценологией в широком смысле этого слова и популяционной динамикой. Возможности и направления работ в области экспериментальной биоценологии весьма широки и разнообразны.

Радиобиологические работы, проводившиеся в нашей лаборатории на ряде культурных растений, пресноводных организмов и почвенных бактерий, показали, как было упомянуто выше, что у всех групп изучавшихся организмов под воздействием слабых доз ионизирующих излучений наблюдалась известная стимуляция, которая с повышением дозы переходила в угнетение и подавление развития. При этом разные виды и группы организмов сильно различаются по своей радиорезистентности.[1] Эти общие положения радиобиологии, а также некоторые предварительные опыты, естественно, навели нас на мысль применить ионизирующие излучения и излучатели в качестве фактора воздействия в биоценологических опытах. В первой серии опытов, проводившихся на сообществах почвенных бактерий, пресноводном перифитоне и посевах из смеси нескольких видов культурных растений, излучатели вносились в среду их обитания — в почву или в воду[2]. Полученные результаты представляются нам достаточно интересными и оправдывают проведение более широких и разнообразных «радиобиоценологических» опытов.

Описываемые в настоящей работе опыты и являются одним из звеньев намеченной нами серии экспериментально-биоценологических исследований. В течение одного сезона изучалось сообщество, созданное посевом в сильно избыточных количествах смеси семян 30 различных видов культурных растений, принадлежащих к разным семействам. Перед посевом семена замачивались в разных концентрациях раствора смеси β-излучателей. Контрольные и обработанные семена высевались в одинаковых количествах на одинаковые участки в нескольких повторностях. В течение всего опыта велись визуальные наблюдения над развивавшимися сообществами. Дважды за период развития на пробных площадках, а также в конце вегетации, при уборке, учитывались число и биомасса растений в целях выявления изменений, вызванных в сообществах экспериментальным воздействием.

---

[1] Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. А. Порядкова, Н. М. Макаров и Е. И. Преображенская. К проблеме радиостимуляции растений. I. О действии слабых доз ионизирующих излучений на рост и развитие растений. Статья в настоящем сборнике.

[2] Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. А. Порядкова, Е. Н. Сокурова и Е. А. Тимофеева-Ресовская. Работы по экспериментальной биогеоценологии. I. Влияние излучателей на биомассу и структуру наземных, почвенных и пресноводных биоценозов. Статья в настоящем сборнике.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Для опыта были взяты семена 30 видов культурных растений: пшеница, ячмень, рожь, овес, просо, пырей, райграс, тимофеевка, горох, бобы, вика, чечевица, фасоль, нут, соя, люцерна, клевер, донник, горчица, рыжик, редька, гречиха, конопля, шпинат, морковь, укроп, свекла, мак, ромашка и валерьяна. Семена каждой культуры отвешивались из расчета средних агротехнических норм высева, приведенных в табл. 1, и тщательно перемешивались — отдельно крупносеменные культуры и мелкосеменные. Разделение смеси семян на две партии было вызвано, во-первых, условиями замачивания и, во-вторых, необходимостью раздельного высева крупных и мелких семян на одну и ту же делянку, при котором можно достичь более равномерного распределения их по поверхности участка. Таким образом, для каждой делянки отдельно были подготовлены по две одинаковые партии смеси семян: крупносеменная и мелкосеменная.

Таблица 1

Нормы высева семян всех видов растений экспериментального фитоценоза на одной опытной делянке

Вид	Сорт	Вес семян на 1 делянку, г
Пшеница	Лютесценс 956	200
Рожь	Вятка	160
Ячмень	Червонец	120
Овес	Немчиновский	120
Просо	Местное	15
Пырей	Нежный	15
Райграс	Несортовой	10
Тимофеевка	Несортовая	12
Бобы конские	Несортовые	150
Вика	Льговская	120
Чечевица мелкосеменная	—	100
Фасоль	Челябинская	120
Нут	Скороспелка	120
Горох	Пелюшка	150
Соя	ВНИИМК 9186	50
Люцерна	Местная	18
Клевер красный	Местный	18
Донник	—	20
Горчица белая	—	10
Рыжик	—	10
Редька	Круглая зимняя	2
Гречиха	Местная	75
Конопля	Черкасская	100
Шпинат	Жестколистный	40
Морковь	АО5 Моск. зимняя	5
Укроп	—	12
Свекла	—	30
Мак	—	4
Ромашка лекарственная	—	5
Валерьяна лекарственная	—	5
Всего	—	1816

Затем в течение 24 часов семена контрольного варианта замачивались в водопроводной воде, а семена опытных вариантов — в растворе смеси β-излучателей при концентрации 2 mCu (1-й вариант), 20 mCu (2-й вариант) и 200 mCu на 1 л (3-й вариант)[1]. Смесь -излучателей состояла в основном из Sr^{89}, Sr^{90}, Y^{90}, Zr^{95}, Nb^{95}, Ru^{106}, Cs^{137} и Ce^{144}. Эта смесь представляла собой технический продукт, не являющийся химически и радиоактивно чистым и содержащий поэтому некоторое количество балластных солей;

[1] В дальнейшем указанные концентрации растворов будут обозначаться первым, вторым и третьим вариантами или соответствующими им первой, второй и третьей дозами.

часть этих изотопов является смешанными β- и γ-излучателями, но, для краткости, мы называем ее смесью β-излучателей.

После окончания срока замачивания семена споласкивались водопроводной водой, подсушивались и высевались на подготовленные делянки размером 1 × 10 м. На каждую делянку было высеяно по 1816 г смеси семян, чем достигнуто весьма сильное перенаселение. Такое перенаселение, создавая резкие условия борьбы за эдафическое пространство, делает сообщество значительно более отзывчивым (в отношении качественного и количественного состава) на различные воздействия. Посев производился вручную в первых числах июня. Сначала по всей поверхности почвы равномерно рассеивались семена мелкосеменных культур, а затем крупные семена, после чего засеянная поверхность аккуратно заделывалась железными граблями. Опыт состоял из трех вариантов и контроля в 5 повторностях. Делянки располагались в один ряд с последовательным распределением вариантов и повторностей. Всего было засеяно 20 делянок площадью 10 м² каждая.

В течение вегетационного периода над развивавшимися сообществами велись визуальные наблюдения. К концу первого месяца после посева на каждой делянке были выделены по две пробные полуметровые площадки, на которых производился подсчет всех растений по видам. В целях некоторого упрощения этой весьма трудоемкой работы пшеница, рожь, овес и ячмень при подсчете объединялись общим названием «однолетние злаки»; тимофеевка, пырей, райграс—«многолетние злаки»; морковь и укроп—«зонтичные»; клевер, люцерна, донник — «многолетние бобовые»; вика объединялась с чечевицей. Для каждого вида был отмечен занимаемый им в сообществе ярус.

Примерно через 2,5 месяца после посева (середина августа), все растения с упомянутых выше пробных площадок вместе с корневой системой были аккуратно убраны, распределены по видам, пересчитаны и, после доведения до воздушно-сухого состояния, взвешены. Таким образом, снова установили число растений каждого вида, произраставших к этому времени на пробных площадках, определили общий сухой вес растительной массы и средний сухой вес одного растения. Кроме того, для каждого вида снова отметили занимаемый им в сообществе разных вариантов ярус. Из этой же уборки по всем видам растений были взяты пробы для измерения радиоактивности отдельно в надземной массе и корнях. Радиоактивность растений измерялась при низкой активности (первый вариант) на зольных препаратах, а при высокой активности (второй и третий варианты) — на препаратах из растертой сухой массы растений. Измерялась радиоактивность по β-излучению с помощью счетной установки «Б». В конце вегетационного периода (вторая половина сентября) производилась конечная уборка. С одного и того же конца каждой делянки с полуметровой площадки растительная масса была аккуратно сжата серпом и уже в лабораторных условиях разложена по вертикальным ярусам. После доведения растительной массы до воздушно-сухого состояния определялся сухой вес каждого яруса. Оставшаяся учетная площадь была низко выкошена, после чего учитывался вес скошенной массы.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Сначала приводятся результаты всех визуальных наблюдений, затем динамика общей биомассы растений по каждому варианту опыта, число и вес растений по видам и группам видов и те же показатели по ярусам. После этого будут показаны результаты измерений радиоактивности растений по видам и ярусам.

Визуальные наблюдения

Как упоминалось выше, в течение вегетационного периода велись визуальные наблюдения над ходом роста и развития сообществ. У каждого вида, входившего в состав сообществ, отмечалось время появления всходов, цветения и созревания; у однолетних злаков отмечалась фаза выбрасывания колоса (метелки). Дважды за время вегетации отмечался ярус, занимаемый в сообществе каждым видом. Наблюдения показали, что на контрольных посевах и делянках, засеянных семенами, получившими первую дозу облучения, существенной разницы в прохождении отдельных фаз роста и развития растений не оказалось, хотя можно было заметить, что на последних делянках всходы появлялись несколько дружнее. На грядках с семенами, облученными второй дозой, все злаки и некоторые бобовые взошли на два дня позднее, но затем, в процессе вегетации, выравнялись с контрольными. На грядках с семенами третьей дозы облучения подавляющая масса культур дала всходы на 1—5 дней позднее, чем в контроле, и это отставание можно было наблюдать до конца вегетационного периода. Всходы пшеницы, ржи, овса, ячменя, сои, укропа и моркови были сильно подавлены и к середине вегетации почти все погибли; многолетние злаки, чечевица, бобы, фасоль и нут в третьем варианте совершенно всходов не дали. Всходов свеклы, мака, валерьяны и ромашки во всех вариантах и в контроле обнаружено не было, видимо, из-за низкой всхожести семян и сильного подавления их другими видами. По внешнему виду растения в контроле и двух первых вариантах почти не отличались друг от друга, хотя, как уже отмечалось, на делянках первого варианта всходы развивались несколько дружнее, чем в контроле, а на делянках второго варианта некоторые экземпляры сои, фасоли и конских бобов имели уже слабые признаки лучевого поражения (альбинотические пятна, морщинистость листьев и некоторое подавление роста и развития). На делянках третьего варианта всходы злаковых и однолетних бобовых были сильно подавлены и имели заметные признаки лучевого поражения.

В конце июня, когда у сообществ уже значительно развилась зеленая масса, некоторые культуры, такие как шпинат, редька, частично рыжик и горчица, оказавшиеся в самом низком ярусе (в контроле и на делянках первого и второго вариантов), начали массово усыхать из-за недостатка почвенного и воздушного питания и сильного поражения крестоцветной блошкой. К концу вегетации шпинат и редька исчезли из сообществ полностью, а число растений рыжика и горчицы в значительной мере уменьшилось. В условиях фитоценозов контрольных делянок и первого варианта пшеница, ячмень, овес, вика, горох, фасоль, гречиха и частично рыжик обладали наиболее высокой степенью жизненности, так как они в течение вегетационного периода успели закончить весь цикл своего развития. Менее жизненными оказались редька, шпинат, морковь и значительная масса растений горчицы и рыжика. Остальные виды в этих вариантах слабо вегетировали или усыхали на той или иной промежуточной фазе своего развития.

Жизненность отдельных видов в условиях фитоценозов второго варианта примерно соответствует контролю, но крупные бобовые в этих условиях развивались значительно хуже, чем в предыдущих вариантах. В фитоценозах третьего варианта наиболее жизненными оказались просо, горчица и гречиха; хорошо вегетировали вика и конопля, прекрасно развивался рыжик. В третьем варианте благодаря выпаду всех злаков и основной части однолетних бобовых значительную вегетативную массу успел развить клевер.

К концу вегетации посевы первого варианта производили несколько лучшее впечатление, чем контрольные; посевы второго варианта на глаз

особенно ничем не отличались, а третий показывал весьма заметные изменения по сравнению с контролем. Эти изменения касались не только общей биомассы, но главным образом видового состава и распределения видов по ярусам.

Как уже указывалось, в третьем варианте большинство видов, входящих в первый и второй ярусы контроля, было сильно угнетено, а некоторые виды еще в начале вегетации совершенно выпали из сообщества. Зато такие типичные виды 3-го яруса (по контролю) как клевер, а также сильно разреженные популяции других растений, развились довольно пышно. Заметное отставание в развитии последнего варианта привело к тому, что к концу вегетации растительная масса на этих делянках выглядела еще относительно мощной и зеленой, тогда как на делянках других вариантов основная часть растений, закончив свой цикл развития, массово усыхала. На рис. 1, 1а, 1б показана схема прохождения растениями всех видов различных фаз вегетации.

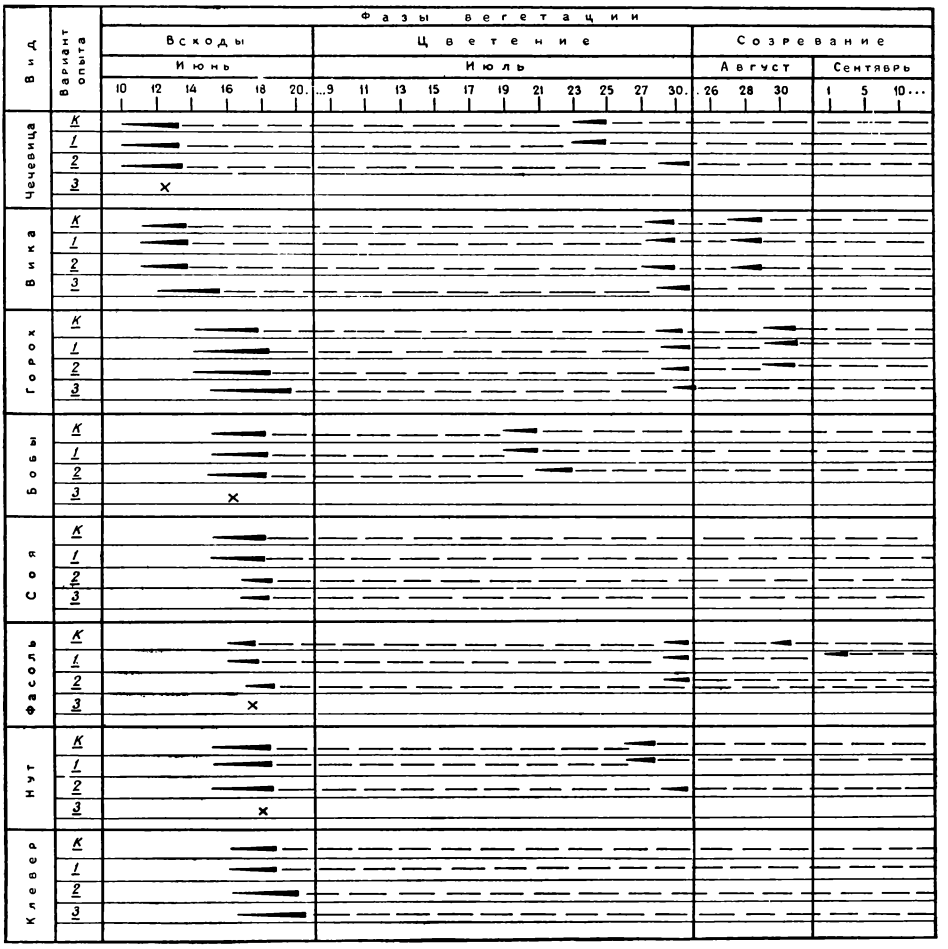


Рис. 1. Смена фенофаз у некоторых видов бобовых, вегетировавших в экспериментальном фитоценозе в течение сезона 1954 г.

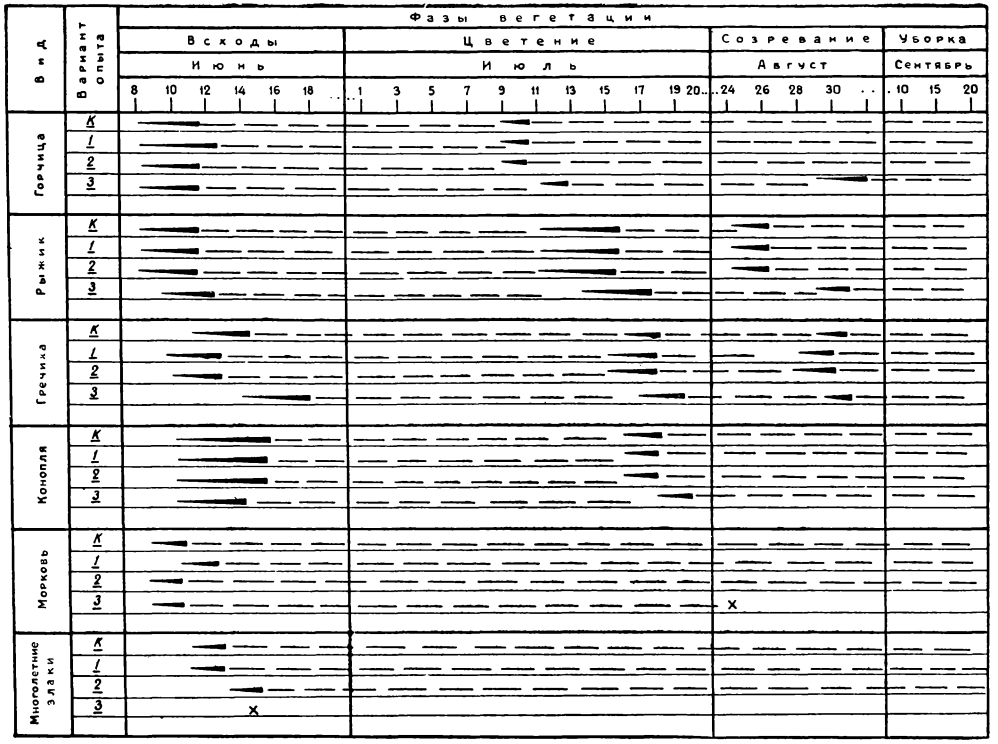


Рис. 1а. То же, что и на рис. 1, но для некоторых других видов растений.

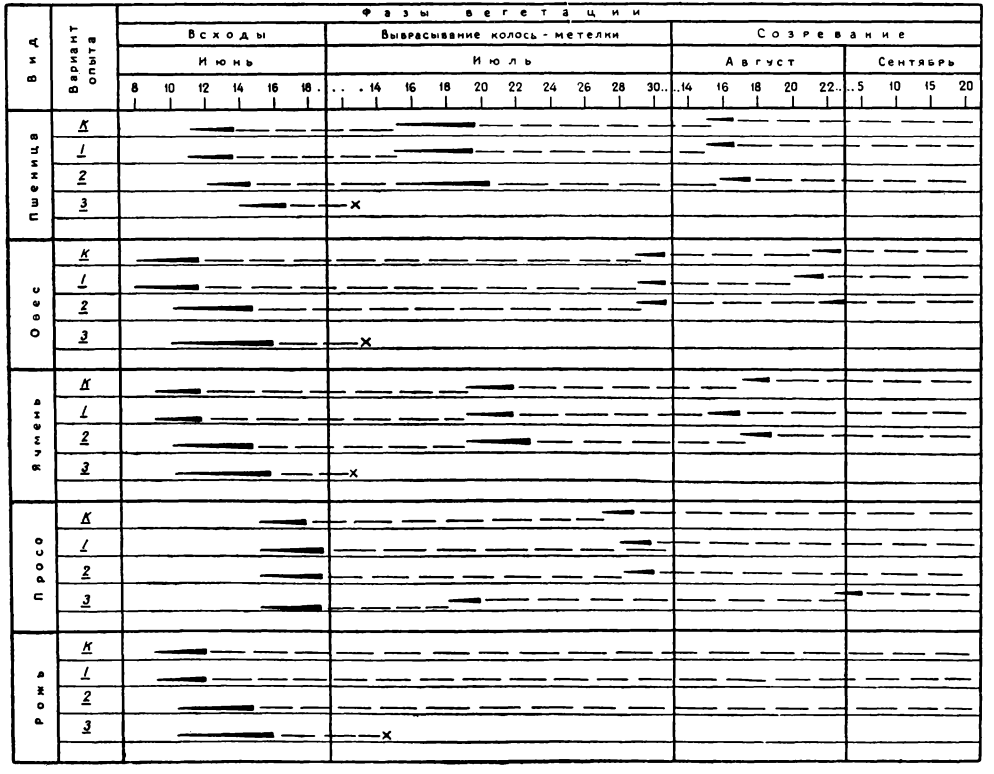


Рис. 1б. То же, что и на рис. 1, но для зерновых злаков.

Как уже упоминалось, дважды в течение вегетационного периода производились наблюдения над распределением разных видов по вертикальным ярусам сообщества. Во всех сообществах можно было достаточно ясно различить 3 яруса: первый, к которому относились наиболее высокие растения; второй, включавший более низкие растения, но с достаточно мощно развитой надземной массой, и третий, состоящий из мелких, низкорослых растений. В начале вегетации на контрольных делянках первый ярус составляли: пшеница, рожь, овес, ячмень, вика, бобы, чечевица, нут, фасоль и конопля; во второй ярус входили: просо, многолетние злаки, горох, соя и гречиха, а третий ярус состоял из клевера, рыжика, моркови и шпината.

Видовой состав ярусов первого варианта в начале вегетации ничем не отличался от контроля, а во втором варианте только бобы перешли из первого яруса во второй. Зато в третьем варианте разница была уже весьма заметной: совершенно выпали из сообщества бобы и фасоль, нут из первого яруса перешел в третий, горчица из второго яруса перешла в первый, соя из второго — в третий ярус, а рыжик и шпинат переместились из третьего яруса во второй.

В разгар вегетации, когда производился второй учет распределения видов по ярусам, картина несколько изменилась. По сравнению с положением в контроле в начале вегетации (который берется в качестве стандарта для всех последующих сравнений) в середине вегетации в контрольных сообществах из первого яруса во второй перешли конопля, бобы, фасоль и нут, а рожь и чечевица спустились в третий ярус, из второго яруса в третий переместились многолетние злаки и просо; из третьего во второй ярус перешел рыжик, а шпинат совершенно исчез из сообщества. Первый вариант дал точно ту же картину, что и контроль, а во втором варианте отличие заключалось лишь в том, что конопля из первого яруса спустилась во второй. Зато весьма существенной оказалась перестройка в сообществах третьего варианта: совершенно исчезли, помимо шпината, овес, ячмень, рожь, чечевица, бобы, нут, фасоль и соя; из первого яруса во второй спустилась пшеница; из второго в первый переместились горох и рыжик, а многолетние злаки перешли в третий ярус; наконец, из третьего яруса в первый поднялось просо, а во второй — клевер.

Из сказанного видно, что первые 2 варианта по структуре сообщества растений почти не отличались от контроля; за время, прошедшее между первым и вторым определением ярусности, они подвергались лишь очень незначительной перестройке. Третий же вариант уже в начале вегетации (ко времени первого определения ярусности) дал картину, весьма отличную от контроля; в дальнейшем разница возросла еще значительнее, и на делянках этого варианта мы имели уже совсем иное сообщество, сильно обедненное и с иным распределением оставшихся видов по ярусам. Изменения в ярусности сообществ схематически изображены на рис. 2.

Таким образом, визуальные наблюдения в общем показали следующее. Первая доза дала некоторое ускорение и более дружное появление всходов, может быть, несколько более раннее наступление последующих фаз вегетации и некоторое, на глаз еле уловимое, увеличение общей биомассы сообществ. В характере и насыщенности сообщества, а также в распределении видов по вертикальным ярусам никаких отличий от контроля не наблюдалось. Вторая доза также не дала сдвигов в наступлении отдельных фаз вегетации по сравнению с контролем за исключением, может быть, небольшого запаздывания появления всходов у некоторых бобовых; заметных отклонений в общей биомассе также не было, а насыщенность сообществ и распределение видов по ярусам почти не отличались от контроля. В этих двух вариантах (первый и второй) и контроле за весь период вегетации сообщества довольно прочно сохранили исходную структуру, что, в част-

ности, выразилось в сравнительно незначительных перераспределениях видов по ярусам. У крупных однолетних бобовых под действием второй дозы были заметны следы типичных признаков лучевого поражения (слабая альбинотическая пятнистость листьев, морщинистость и т. д.). Совершенно иную картину дала третья доза. У большинства видов всходы появились с значительным запозданием, что повлияло на последующие фазы и привело в ряде случаев к незавершению цикла развития; некоторые виды вообще не дали всходов, что на последующих стадиях развития привело к значи-

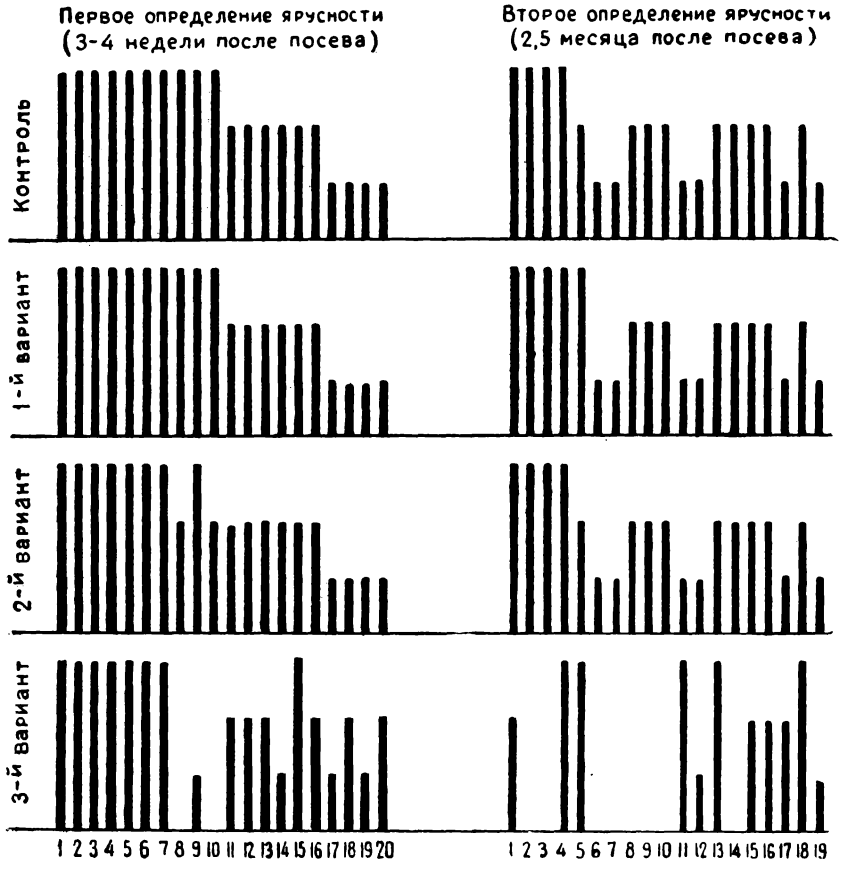


Рис. 2. Схема распределения видов по ярусам в подопытных вариантах экспериментального фитоценоза

1 — пшеница; *2* — овес; *3* — ячмень; *4* — вика *5* — конопля; *6* — чечевица; *7*— рожь; *8* — бобы; *9* — нут; *10* — фасоль; *11* — просо; *12* —многолетние злаки; *13* — горох; *14* — соя; *15* — горчица; *16* — гречиха; *17* — клевер; *18* — рыжик; *19* — морковь; *20* — шпинат.

тельному обеднению сообществ. Оставшиеся виды вначале показывали более или менее ясные признаки лучевого поражения, но в дальнейшем оправились и выглядели вполне нормально (подобные явления часто наблюдаются у растений, подвергавшихся облучению). Структура сообществ, подвергавшихся воздействию третьей дозы, сильно изменилась, благодаря обеднению видами и новому распределению видов по ярусам; наблюдались угнетение или полная гибель большинства видов, образующих в контроле первый ярус, и выход некоторых видов третьего яруса во второй и первый ярусы.

Общее впечатление от всех визуальных наблюдений сводится к тому, что первая доза дала некоторую стимуляцию всего сообщества без каких-либо нарушений его структуры. Вторая доза вызвала легкое угнетение некоторых видов и в связи с этим незначительные, на глаз едва уловимые, сдвиги в характере и структуре сообщества. Третья же доза вызвала заметное угнетение, обеднение, снижение общей биомассы и значительную перестройку в структуре сообщества.

Общая динамика биомассы

В разделе о методике исследования упоминалось, что в конце первого месяца после посева во всех вариантах и повторностях опыта на двух полуметровых пробных площадках каждой делянки был произведен подсчет всех растений. Примерно через 2,5 месяца после посева (середина августа) с этих же пробных площадок производилась уборка растительной массы, при которой все растения были подсчитаны по видам и взвешены. В конце вегетационного периода (вторая половина сентября) производилась конечная уборка, при которой определялся лишь общий сырой вес надземной массы всех растений. Данные всех этих подсчетов и взвешиваний показывают распределение биомассы растений по отдельным вариантам опыта.

Таблица 2

Общая динамика биомассы искусственного фитоценоза по вариантам опыта

Вариант опыта	Первый подсчет на контрольных площадках		Промежуточная уборка						Конечная уборка	
	среднее число растений на 1 м²	% к контролю	среднее число растений на 1 м²	% к контролю	общий сухой вес растений на 1 м², г	% к контролю	средний сухой вес 1 растения, г	% к контролю	сырой вес растительной массы на 1 м², г	% к контролю
Контроль	1803	100	1996	100	363	100	0,18	100	740	100
Первый	1859	103	2273	114	414,5	114	0,182	101	784	106
Второй	1479	82	1755	88	385	106	0,22	102	731	99
Третий	436	24	538	27	237,7	65	0,44	245	652	88

Результаты подсчетов и взвешиваний общего числа растений в сообществах приведены в табл. 2, в которой все показатели усреднены из 5 повторностей. В первой вертикальной графе приведено среднее число всех видов растений на 1 м² пробной площадки, по данным подсчетов, проводившихся в конце первого месяца после посева; помимо абсолютных цифр, указано число растений из каждого варианта, выраженное в процентах к контролю. Из таблицы видно, что при слабой дозе число растений на единицу площади не отличается от контроля, лишь незначительно превышая его. Во втором варианте число растений на единицу площади несколько снижено, а в третьем — число растений составляет лишь около 40% от контроля. В трех следующих вертикальных графах табл. 2 приведены результаты промежуточной уборки, произведенной через 2,5 месяца после посева; для каждого варианта показаны среднее число растений на 1 м², средний вес надземной массы на 1 м² и средний вес одного растения, причем, по трем вариантам, кроме абсолютных чисел, приведены те же данные, выраженные в процентах к контролю.

Из таблицы видно, что по числу растений и по общему сухому весу первый вариант заметно превышает контроль, а средний вес одного растения не отличается от контроля. Во втором варианте, как и при первом подсчете, число растений несколько ниже контроля, а средний сухой вес одного растения заметно выше, в результате чего общий вес растений на единицу площади почти не отличается от такового в контроле. В третьем варианте обедненность и разреженность сообществ достигла еще большей степени, чем при первом подсчете: число растений на 1 м² составило лишь 27% контроля, но зато средний вес одного растения весьма сильно увеличился (246% контроля), благодаря чему общий вес растений с единицы площади понизился в значительно меньшей степени, чем число растений, составив 65% к контролю. Наконец, в последней вертикальной графе табл. 2 приведен общий сырой вес надземной массы на 1 м² площади для всех вариантов из конечной уборки, которая была проведена во второй половине сентября. Данные этой уборки также показывают, что в первом варианте общий вес растений несколько выше, чем в контроле (106%), во втором—практически не отличается от контроля, а в третьем заметно понижен (88% контроля).

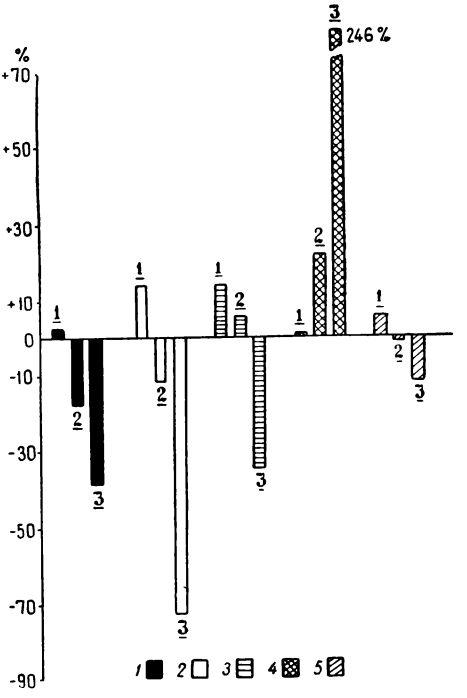


Рис. 3. Отклонения в процентах от контроля числа растений с 1 м² площади при первом подсчете и промежуточной уборке, а также веса этих растений при промежуточной и конечной уборках.

1, 2, 3 — варианты опыта.
1 — число растений при первом подсчете; *2* — число растений при промежуточной уборке; *3* — общий сухой вес растений при промежуточной уборке; *4*—средний сухой вес одного растения при промежуточной уборке; *5*—сырой вес надземной массы при конечной уборке.

По данным табл. 2, на рис. 3 графически изображены процентные отклонения от контроля числа и общего веса растений на 1 м² при первом подсчете, а также среднего веса одного растения при промежуточной уборке и, наконец, общего сырого веса растений на 1 м² при конечной уборке для всех вариантов.

Таким образом, данные о числе и весе растений по всем вариантам опыта показали следующее.

Число растений на делянках первого варианта с начала и до конца вегетации несколько повышено по сравнению с контролем, а средний вес одного растения практически не отличается от контрольного; поэтому общей биомассы на единицу площади больше, чем в контроле.

На делянках второго варианта число растений в течение всей вегетации ниже, чем в контроле, но средний вес одного растения заметно выше контрольного, в результате чего общий вес растительной массы на 1 м² почти не отличается от контроля. На делянках третьего варианта сообщество с самого начала сильно разрежено, и число растений в дальнейшем продолжает падать, составляя к расцвету вегетации лишь около четверти контрольного, но так как средний вес одного растения сильно повысился, то общий вес растительной массы с 1 м², хотя и понижен по сравнению с контролем, однако меньше, чем число растений. Следует обратить внимание на следующие два обстоятельства. Во-первых, число

растений во всех вариантах, кроме последнего, за время вегетации (до промежуточной уборки) повышается. Это явление объясняется весьма сильным перенаселением сообществ и сухостью почвы во время посева и первых фаз вегетации, в связи с чем появились запоздалые всходы, которые не могли быть учтены при первом подсчете. На делянках третьего варианта число растений падает, несомненно, в результате уже значительного лучевого поражения семян и проростков. Во-вторых, бросается в глаза повышение среднего веса одного растения во втором и особенно в третьем варианте. С одной стороны, это частично (а во втором варианте, может быть, и целиком) объясняется некоторой разреженностью сообществ указанных вариантов, а следовательно, и увеличением эдафического пространства на одно растение; с другой стороны, особенно в третьем варианте, это связано с неравномерным подавлением различных видов и значительным замедлением их развития, приведшим к тому, что к концу вегетации оставшиеся в сообществе растения продолжали быть зелеными и наращивали свою вегетативную массу, тогда как основная масса растений из других вариантов к этому времени закончила свой цикл развития и усыхала. Как будет видно из дальнейшего, в третьем варианте значительную роль играет увеличение массы растений третьего яруса, сильно угнетенных в остальных вариантах.

Динамика биомассы по видам

В предыдущем разделе была рассмотрена общая биомасса сообществ в разных вариантах опыта. Визуальные наблюдения показали, что под воздействием сильных доз происходит не только чисто количественное, но и качественное изменение в сообществах, поэтому во время промежуточной уборки определялось число растений и производилось взвешивание их отдельно по видам. Подсчет и взвешивание многих тысяч растений с 20 делянок опыта достаточно трудоемкая работа, которая к тому же должна была быть проведена в возможно короткий срок. Поэтому во избежание ошибок, искажающих результаты, некоторые виды объединялись в группы. Такая группировка была неизбежна еще и потому, что на ранних фазах развития некоторые виды трудно на глаз отличать друг от друга. Поэтому в дальнейшем изложении будем различать следующие виды и группы видов:

а) однолетние злаки (пшеница, рожь, ячмень, овес);
б) многолетние злаки (пырей, тимофеевка, райграс);
в) первая группа однолетних бобовых (бобы, фасоль, нут, соя);
г) вторая группа однолетних бобовых (горох, вика, чечевица);
д) многолетние бобовые (клевер, люцерна, донник);
е) крестоцветные (рыжик, горчица, редька);
ж) зонтичные (морковь, укроп);
з) просо;
и) гречиха;
к) конопля;

В табл. 3 приведено число растений на 1 м² площади сообщества во время первого подсчета растений (в возрасте 3—4 недель после посева) и во время промежуточной уборки (примерно через 2,5 месяца после посева). Все вертикальные колонки двойные: в первой приведены данные первого подсчета, а во второй — промежуточной уборки. Эти данные усреднены для каждого варианта из 5 повторностей. В первой двойной вертикальной колонке приведено общее число растений на 1 м², а в последующих число растений по видам и группам видов; помимо абсолютных чисел, данные приведены в процентах к контролю. Общее число растений, как указыва-

Таблица 3

Число растений на 1 м² экспериментального фитоценоза, полученное при первом подсчете в контроле (1) и подсчете во время промежуточной уборки (2)

Вариант опыта	Всего растений на 1 м²		Число растений на 1 м² по группам видов и видам																					
			Однолетние злаки		Многолетние злаки		1-я группа однолетних бобовых		2-я группа однолетних бобовых		Многолетние бобовые		Крестоцветные		Зонтичные		Просо		Гречиха		Конопля		Шпинат	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	2	2
Контроль . . .	1803	1996	716	875	94	45	43	56	257	307	132	138	235	256	16	12	16	45	166	149	95	113	33	—
Первый	1859	2273	776	983	95	64	38	51	248	352	141	166	226	268	16	8	23	60	162	191	103	130	41	—
% к контролю	103	114	107	112	101	142	88	91	96	115	107	120	96	105	100	66	144	133	97	128	108	115	124	—
Второй	1479	1755	558	752	72	44	31	43	205	291	139	144	239	213	14	8	21	60	150	188	12	12	38	—
% к контролю	82	88	78	86	77	98	72	77	80	95	105	104	101	83	87	66	131	133	90	121	12	11	115	—
Третий . . .	736	538	53	5	1	1	2	1	44	47	158	260	307	120	4	3	43	68	73	18	15	15	36	—
% к контролю	41	27	7	0,5	1	2	4	2	17	15	120	188	130	47	25	25	264	151	44	12	16	13	109	—

лось ранее, несколько повышено в первом варианте, немного снижено во втором, а посевы третьего варианта сильно изрежены уже с самого начала (около 40% к контролю при первом подсчете) и в еще большей степени к концу вегетации (27% при промежуточной уборке). Некоторые виды, например, шпинат, к концу вегетации исчезли из сообщества во всех вариантах. Относительное распределение видов и групп видов в первой дозе мало отличается от контроля, в большинстве случаев давая некоторое повы-

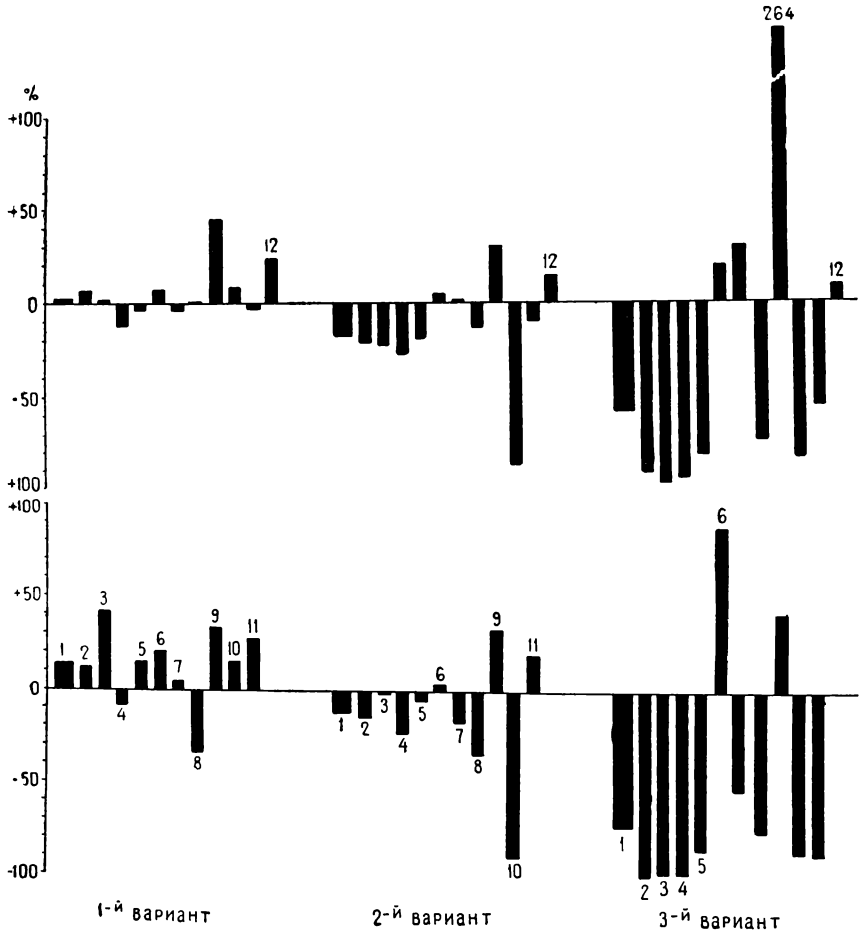


Рис. 4. Отклонения в процентах от контроля общего числа и числа растений по группам и отдельным видам с 1 м² экспериментального фитоценоза.

Верхний график — при первом подсчете растений, *нижний* — при промежуточной уборке. *1* — всего растений; *2* — однолетние злаки; *3* — многолетние злаки; *4* — первая группа однолетних бобовых; *5* — вторая группа однолетних бобовых; *6* — многолетние бобовые; *7* — крестоцветные; *8* — зонтичные; *9* — просо; *10* — конопля; *11* — гречиха; *12* — шпинат.

шение. Во втором варианте наблюдалось резкое снижение числа растений конопли и некоторое повышение растений проса. Остальные виды распределились более или менее равномерно, в соответствии с общим незначительным снижением числа растений на 1 м². Третья доза вызвала почти полное исчезновение крупных злаков и бобовых (их число составляет лишь несколько процентов от контроля), а также уменьшение числа других видов, более или менее соответствующее общему снижению числа растений на 1 м². Особенно же в этом варианте выделяются многолетние бобовые и просо,

Таблица 4

Общий сухой вес биомассы на 1 м² экспериментального фитоценоза, вес биомассы по группам и отдельным видам растений (1) и средний сухой вес одного растения (2) (Промежуточная уборка)

Вариант опыта	Общая биомасса на 1 м², г		Сухой вес биомассы на 1 м², г						Сообщества по группам и отдельным видам													
			Однолетние злаки		Многолетние злаки		1-я группа однолетних бобовых		2-я группа однолетних бобовых		Многолетние бобовые		Крестоцветные		Зонтичные		Просо		Гречиха		Конопля	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Контроль . . .	363,2	0,18	207,3	0,23	1,41	0,031	33,5	0,6	54,5	0,18	5,1	0,037	9,8	0,038	0,33	0,027	4,13	0,096	31,0	0,21	16,03	0,142
Первый . . .	414,5	0,182	253,7	0,26	1,83	0,029	19,5	0,4	60,7	0,17	6,24	0,038	10,45	0,039	0,27	0,034	3,06	0,051	38,18	0,20	20,63	0,159
% к контролю	114	101	122	113	130	94	58	66	111	94	122	103	107	102	82	121	37	53	123	96	129	112
Второй	385	0,22	206,5	0,27	1,58	0,036	22,6	0,52	54,8	0,19	8,49	0,059	12,4	0,058	0,22	0,027	5,44	0,09	58,7	0,31	3,34	0,28
% к контролю	106	122	100	117	141	116	67	87	100	105	166	159	126	153	66	100	131	94	190	150	21	188
Третий	237,7	0,44	1,3	0,26	0,24	0,24	0,55	0,55	50,6	1,08	35,6	0,137	27,1	0,226	0,24	0,08	96,1	1,41	11,0	0,61	15	1,00
% к контролю	65	246	0,06	113	17	775	2	91	93	600	695	370	273	594	73	296	2326	1470	35	293	94	705

у которых число растений по сравнению с контролем возросло почти вдвое, что весьма наглядно иллюстрирует рис. 4, на котором для 3 вариантов графически изображены отклонения (в процентах) общего числа и числа растений всех групп и отдельных видов от контроля во время первого подсчета (верхний график) и во время промежуточной уборки (нижний график).

В табл. 4 приведен сухой вес растений из промежуточной уборки. Таблица построена так же, как и предыдущая. Общая растительная масса в первом варианте заметно повышена, во втором — почти не отличается от контроля, а в третьем сильно понижена.

При рассмотрении веса растений по группам и видам бросается в глаза сильное повышение в третьем варианте веса одного растения даже у тех видов, которые почти исчезли из сообщества. Особенно резко повысился общий вес растительной массы и средний вес одного растения у проса, многолетних бобовых и крестоцветных.

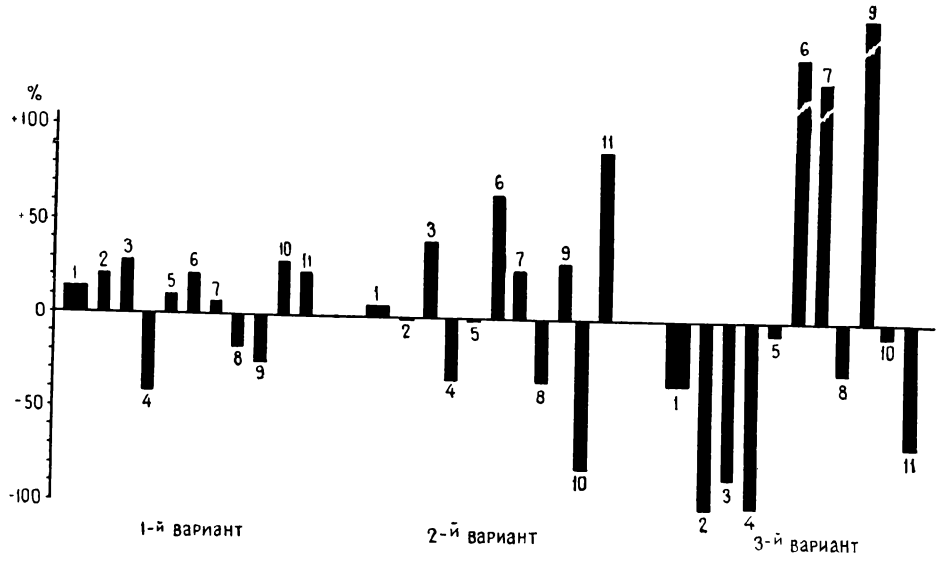


Рис. 5. Отклонения в процентах от контроля общего сухого веса биомассы с 1 м² экспериментального фитоценоза и сухого веса биомассы по группам и отдельным видам. Обозначения те же, что и на рис 4.

На рис. 5 графически изображены процентные отклонения веса всех групп растений с 1 м² по трем подопытным вариантам от контроля. На рис. 6 изображены такие же отклонения от контроля для среднего веса одного растения. Разницу в относительном положении и степени смещения участия различных видов в сообществах контроля и третьего варианта иллюстрирует рис. 7. На этом рисунке показано относительное участие 6 различных видов растений в биомассе сообществ на делянках этих двух вариантов. Соответствующими колонками обозначен вес всех растений данного вида в граммах с 1 м² учетной площади. Пшеница и ячмень, как это видно из рисунка, дают в контроле во много раз большую массу, чем в третьем варианте; горох и вика в третьем варианте и в контроле по биомассе почти не отличаются друг от друга, а клевер и просо в третьем варианте дают значительно большую биомассу, чем в контроле.

Все приведенные выше данные свидетельствуют о том, что первая доза вызвала настоящую стимуляцию сообщества, выразившуюся в общем увеличении биомассы, главным образом, за счет некоторого повышения всхожести, без какого-либо угнетения роста и развития отдельных видов расте-

ний. Вторая доза вызвала небольшое повышение числа растений без понижения общей биомассы сообщества за счет компенсации пониженного числа растений некоторым повышением их среднего веса. Особенно резкой разницы

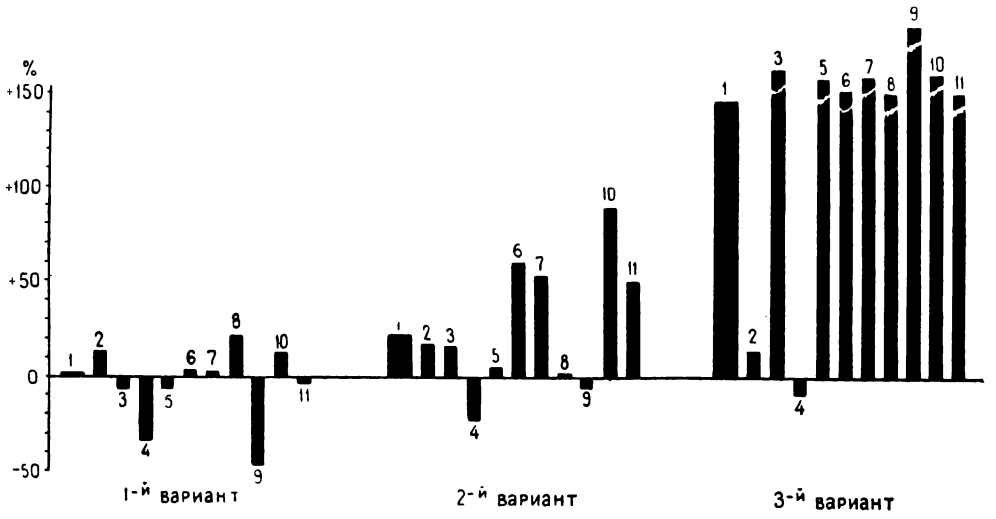


Рис. 6. Отклонения (в процентах от контроля) среднего веса одного растения, усредненного из всех видов в сообществе, и среднего сухого веса одного растения по видам и группам видов.

1 — сухой вес одного усредненного растения; *2* — однолетние злаки; *3* — многолетние злаки *4* — первая группа однолетних бобовых; *5* — вторая группа бобовых; *6* — многолетние бобовые *7* — крестоцветные; *8* — зонтичные; *9* —просо; *10* — конопля; *11* — гречиха.

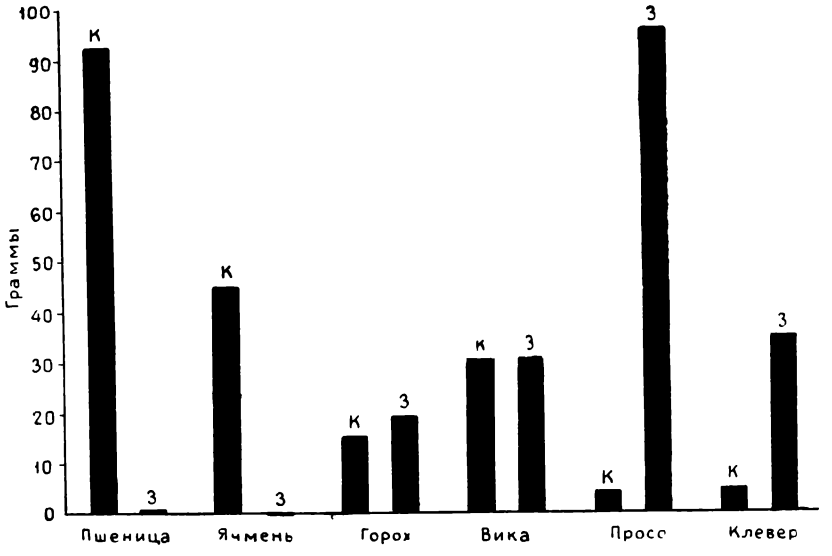


Рис. 7. Относительное участие 6 различных видов растений в общей биомассе сообществ контроля и третьего варианта.

К — контроль; *3* — третий вариант.

в реакции различных видов на облучение и соответственно, заметных сдвигов в положении различных групп растений в сообществе не наблюдалось. Третья доза вызвала резкое угнетение, вплоть до полного исчезновения некоторых видов наиболее крупных и мощных растений из сообщества, что

привело к сильной разреженности сообщества и к весьма заметному понижению его общей биомассы. За счет увеличения эдафического пространства повысился средний вес 1 растения и резко увеличились число и вес растений ряда видов, угнетавшихся в контроле другими, более мощными.

Динамика биомассы по ярусам

Из материала, рассмотренного в предыдущих разделах, уже ясно видно значение ярусности сообщества для отдельных входящих в него видов; наметились также существенные изменения в ярусах в зависимости от времени и от варианта к варианту. В настоящем разделе материал всех подсчетов и взвешиваний растений будет рассмотрен с точки зрения распределения отдельных видов по ярусам сообществ.

Таблица 5

Распределение видов по ярусам сообществ всех опытных вариантов ко времени первого подсчета

Вариант опыта	Виды 1-го яруса	Виды 2-го яруса	Виды 3-го яруса
Контроль	Овес	Просо	Многолетние бобовые
	Ячмень	Многолетние злаки	Рыжик
	Рожь	Горох	Морковь
	Пшеница	Соя	Укроп
	Бобы	Горчица	Шпинат
	Вика	Редька	
	Чечевица	Гречиха	
	Нут		
	Фасоль		
	Конопля		
Первый	Овес	Просо	Многолетние бобовые
	Ячмень	Многолетние злаки	Рыжик
	Рожь	Горох	Морковь
	Пшеница	Соя	Укроп
	Бобы	Горчица	Шпинат
	Вика	Редька	
	Чечевица	Гречиха	
	Нут		
	Фасоль		
	Конопля		
Второй	Овес	Просо	Многолетние бобовые
	Ячмень	Многолетние злаки	Рыжик
	Рожь	Бобы	Морковь
	Пшеница	Горох	Укроп
	Вика	Фасоль	Шпинат
	Чечевица	Соя	
	Нут	Горчица	
	Конопля	Редька	
		Гречиха	
Третий	Овес	Просо	Нут
	Ячмень	Многолетние злаки	Соя
	Рожь	Горох	Многолетние бобовые
	Пшеница	Гречиха	Укроп
	Вика	Рыжик	Морковь
	Чецевица	Шпинат	
	Горчица		
	Конопля		

При первом подсчете растений на полуметровых контрольных площадках (через 3—4 недели после посева) и при промежуточной уборке (около 2,5 месяцев после посева) все растения, как уже указывалось выше, подсчи-

Таблица 6

Распределение видов по ярусам сообществ всех опытных вариантов ко времени промежуточной уборки

Вариант опыта	Виды 1-го яруса	Виды 2-го яруса	Виды 3-го яруса
Контроль	Овес Ячмень Пшеница Вика	Бобы Горох Нут Фасоль Соя Горчица Рыжик Гречиха Конопля	Многолетние злаки Многолетние бобовые Чечевица Просо Редька Морковь Укроп Рожь
Первый	Овес Ячмень Пшеница Вика Конопля	Бобы Горох Нут Фасоль Соя Горчица Рыжик Гречиха	Многолетние злаки Многолетние бобовые Чечевица Просо Редька Морковь Укроп Рожь
Второй	Овес Ячмень Гречиха Пшеница Вика	Бобы Горох Нут Фасоль Соя Горчица Рыжик Конопля	Многолетние злаки Многолетние бобовые Чечевица Просо Редька Морковь Укроп Рожь
Третий	Вика Горох Просо Конопля Рыжик	Многолетние бобовые Горчица Гречиха Пшеница	Редька Морковь Укроп Многолетние злаки

тывались и взвешивались по отдельным видам и группам видов. При этом могла быть точно проверена производившаяся при визуальных наблюдениях разбивка растений по трем ярусам. Само собой разумеется, что благодаря индивидуальной изменчивости роста (особенно в условиях высокого перенаселения) нельзя ожидать 100-процентного участия особей каждого вида лишь в одном из ярусов, но, во избежание усложнений в обработке материала, каждый вид растений мы относили к какому-либо одному из ярусов по признаку преимущественного в нем участия. Эта схематизация была тем более допустима, что разброс в громадном большинстве случаев был незначителен, и никаких сомнений в отнесении того или иного вида в целом к определенному ярусу никогда не возникало.

В табл. 5 и 6 для всех вариантов опыта приведены виды, входящие в первый, второй и третий ярусы сообщества. В табл. 5 распределение видов по ярусам относится ко времени первого подсчета, а в табл. 6 ко времени промежуточной уборки. Со времени промежуточной уборки до конца вегетации распределение видов по ярусам уже не изменялось. Графически в виде схемы данные табл. 5 и 6 ранее были изображены на рис. 2. В табл. 7 приведено число растений по ярусам ко времени первого подсчета; при этом для всех вариантов распределение видов по ярусам принято таким же, как

Таблица 7

Число растений по ярусам и процент участия отдельных ярусов в общем числе растений на 1 м² 3—4-недельного экспериментального фитоценоза (виды по ярусам условно распределены в соответствии с контрольным сообществом)

Вариант опыта	Общее число растений на 1 м²	1-й ярус		2-й ярус		3-й ярус	
		Число растений	% к общему числу	Число растений	% к общему числу	Число растений	% к общему числу
Контроль . .	1845	1046	57	410	22	389	21
Первый	1907	1107	58	387	20	413	22
% к контролю	103	106	—	94	—	106	—
Второй	1519	754	50	364	24	401	26
% к контролю	82	72	—	89	—	103	—
Третий	751	101	13	217	29	433	58
% к контролю	40	10	—	53	—	111	—

Таблица 8

Число растений по ярусам и процент участия отдельных ярусов в общем числе растений на 1 м² 3—4-недельного экспериментального фитоценоза (виды по ярусам условно распределены в соответствии с фактическим расположением растений в вариантах)

Вариант опыта	Общее число растений на 1 м²	1-й ярус		2-й ярус		3-й ярус	
		Число растений	% к общему числу	Число растений	% к общему числу	Число растений	% к общему числу
Контроль . .	1845	1046	57	410	22	389	21
Первый	1907	1107	58	387	20	413	22
% к контролю	103	106	—	94	—	106	—
Второй	1519	748	49	370	25	414	26
% к контролю	82	71	—	90	—	103	—
Третий	751	187	25	385	51	179	24
% к контролю	40	18	—	94	—	46	—

и в контроле. Помимо абсолютного числа растений, для каждого яруса показано его участие в общем числе растений сообщества, а также отклонения от контроля (в процентах). Таким образом, данные этой таблицы показывают степень перестройки ярусности контрольного сообщества в отдельных вариантах. В табл. 8 для времени того же первого подсчета число растений по ярусам приведено по фактическому состоянию в каждом варианте; и в этой таблице, помимо абсолютных чисел, также показаны процент участия каждого яруса в общем числе растений и процент отклонения от контроля. Данные этой таблицы отражают фактическое состояние трех ярусов сообщества в каждом из вариантов, независимо от изменений видового состава указанных ярусов.

Из сравнения результатов, приведенных в табл. 7 и 8, видно, что видовой состав ярусов (особенно в третьем варианте) изменился сильнее, чем относительные числа растений (безотносительно к видам) в отдельных ярусах. Для большей наглядности процент участия отдельных ярусов по числу растений во всех вариантах показан графически на рис. 8; в верхнем ряду представлены данные табл. 7, а в нижнем — табл. 8. На рис. 9 (по данным тех же таблиц) изображены отклонения (в процентах) общего числа растений и числа растений каждого яруса из трех подопытных вариантов от контроля. Из обоих рисунков видно полное тождество сообществ контроля и первого варианта, а также весьма малое отличие между контролем

Таблица 9

Число растений по ярусам и процент участия отдельных ярусов в общем числе растений на 1 м² 2,5-месячного экспериментального фитоценоза (виды по ярусам условно распределены в соответствии с контрольным сообществом)

Вариант опыта	Общее число растений на 1 м²	1-й ярус		2-й ярус		3-й ярус	
		Число растений	% к общему числу	Число растений	% к общему числу	Число растений	% к общему числу
Контроль . . .	1996	853	43	780	39	363	18
Первый	2273	965	42	856	38	452	20
% к контролю	114	113	—	110	—	125	—
Второй . . .	1755	794	45	588	34	373	21
% к контролю	88	93	—	75	—	103	—
Третий	538	37	7	169	31	332	62
% к контролю	27	4	—	22	—	91	—

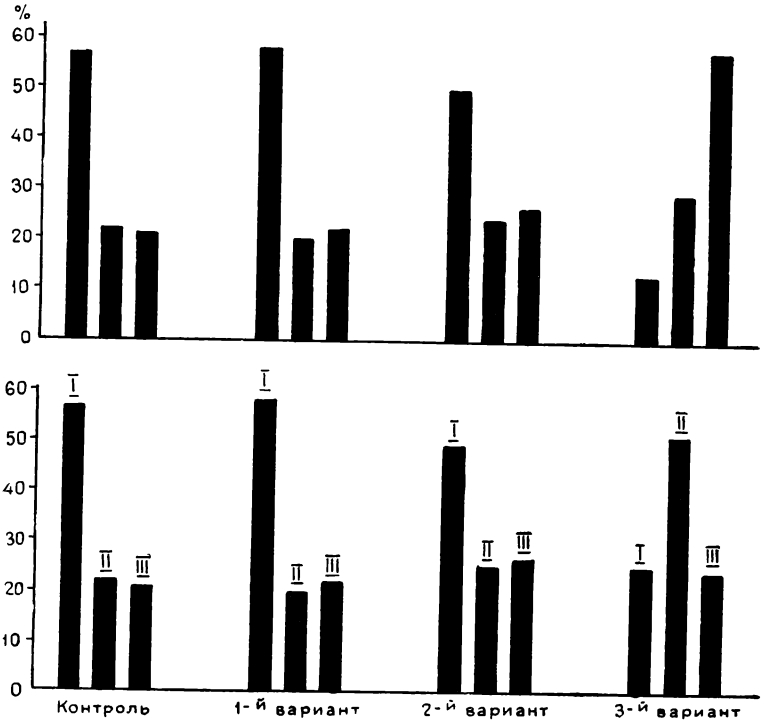


Рис. 8. Процент участия отдельных ярусов в общем числе растений с 1 м² экспериментального фитоценоза по всем вариантам опыта.

Верхний ряд изображает данные табл. 7 (ярусы приняты по контролю), а *нижний* — данные табл. 8 (фактическое состояние ярусов).
I, II, III — ярусы.

и вторым вариантом, давшим общее разрежение и относительно большее сокращение числа растений первого яруса, и чрезвычайно резкое отличие контроля от третьего варианта как в относительной численности растений, входящих фактически в тот или иной ярус (выход второго яруса на первое место по числу растений), так и особенно в видовом составе (картина, почти прямо противоположная контролю).

В табл. 9 и 10 приведены совершенно такие же данные, как в табл. 7 и 8 только для времени промежуточной уборки. Перестройка ярусов по

Таблица 10

Число растений по ярусам и процент участия отдельных ярусов в общем числе растений на 1 м² 2,5-месячного экспериментального фитоценоза (виды по ярусам условно распределены в соответствии с фактическим расположением растений в вариантах)

Вариант опыта	Общее число растений на 1 м²	1-й ярус		2-й ярус		3-й ярус	
		Число растений	% к общему числу	Число растений	% к общему числу	Число растений	% к общему числу
Контроль . . .	1996	853	43	780	39	363	18
Первый	2273	1095	48	726	32	452	20
% к контролю	114	128	—	93	—	125	—
Второй	1755	982	56	400	23	373	21
% к контролю	88	115	—	51	—	103	—
Третий	538	196	36	337	63	4	1
% к контролю	27	23	—	43	—	1	—

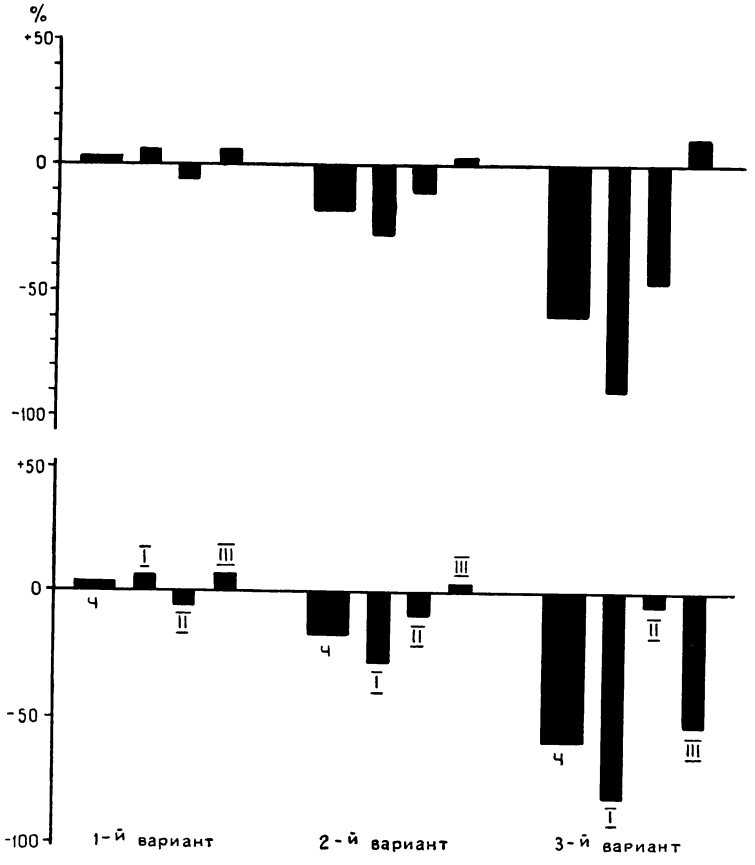


Рис. 9. Отклонение (в процентах от контроля) общего числа растений с 1 м² экспериментального фитоценоза (4) и числа растений в каждом ярусе (I,II,III) по вариантам опыта из первого подсчета растений. *Верхний график*—по данным табл. 7 (ярусы приняты по контролю), а *нижний*—по данным табл. 8 (фактическое состояние ярусов).

видовому составу в сравнении с контролем (табл. 9) повторяет примерно прежнюю картину, лишь в несколько более резкой форме. По фактическому состоянию ярусов (табл. 10) также наблюдается дальнейшее усиле-

ние уже ранее начавшегося процесса перестройки. Указанные данные изображены на рис. 10 и 11. Сообщества первого варианта почти идентичны с контролем, они отличаются лишь дальнейшим повышением общего числа растений и некоторым усилением относительного значения первого и третьего ярусов. Во втором варианте, наряду с некоторым сокращением общего числа растений, заметно падает относительное значение второго яруса. Наконец, в третьем варианте перестройка сообществ достигла весьма зна-

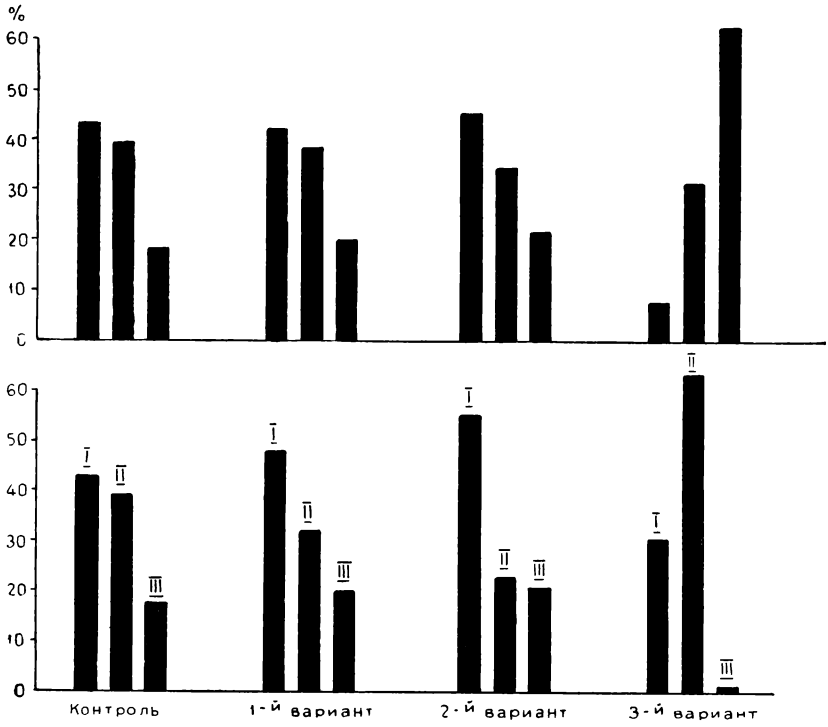


Рис. 10. Процент участия отдельных ярусов в общем числе растений на 1 м² экспериментального фитоценоза по всем вариантам опыта.

Верхний ряд изображает данные табл. 9 (ярусы приняты по контролю), *нижний* — данные табл. 7 (фактическое состояние ярусов). I, II, III — ярусы (промежуточная уборка).

чительной степени: число видов, занимающих первый ярус в контроле, резко сократилось, а число видов, занимающих третий ярус, столь же резко возросло; фактически же по числу растений на первое место вышел второй ярус почти при полном исчезновении третьего.

Во время промежуточной уборки растения взвешивались. В табл. 11 и 12 приведен вес растений по ярусам во всех вариантах. Распределение видов по ярусам напоминает общую картину распределения по числу растений: первый вариант почти не отличается от контроля, второй отличается очень мало, в третьем же перестройка весьма значительна. Графически данные этих таблиц представлены на рис. 12 и 13. Как видно из этих рисунков, в первом варианте при заметном общем повышении биомассы несколько возросло относительное значение третьего и особенно первого ярусов, а во втором варианте несколько упало значение второго яруса. В третьем же варианте изменения весьма сильно выражены; общая биомасса довольно резко снижена, виды совершенно иначе распределены по ярусам (распределение веса растений этих ярусов прямо противоположно контро-

Таблица 11

Сухой вес растений в ярусах и процент участия ярусов в общем весе растений на 1 м² 2,5-месячного экспериментального фитоценоза (виды по ярусам условно распределены в соответствии с контрольным сообществом)

Вариант опыта	Общий сухой вес растений на 1 м², г	% к контролю	1-й ярус			2-й ярус			3-й ярус		
			Сухой вес растений, г	% к контролю	% к общему весу	Сухой вес растений, г	% к контролю	% к общему весу	Сухой вес растений, г	% к контролю	% к общему весу
Контроль	363,2	100	220,2	100	61	123,6	100	34	19,4	100	5
Первый	414,5	114	271,8	123	66	121,6	98	29	21,1	108	5
Второй	385,1	106	298,3	108	62	123,5	100	32	23,3	120	6
Третий	237,7	65	31,7	14	13	73,8	60	31	132,2	680	56

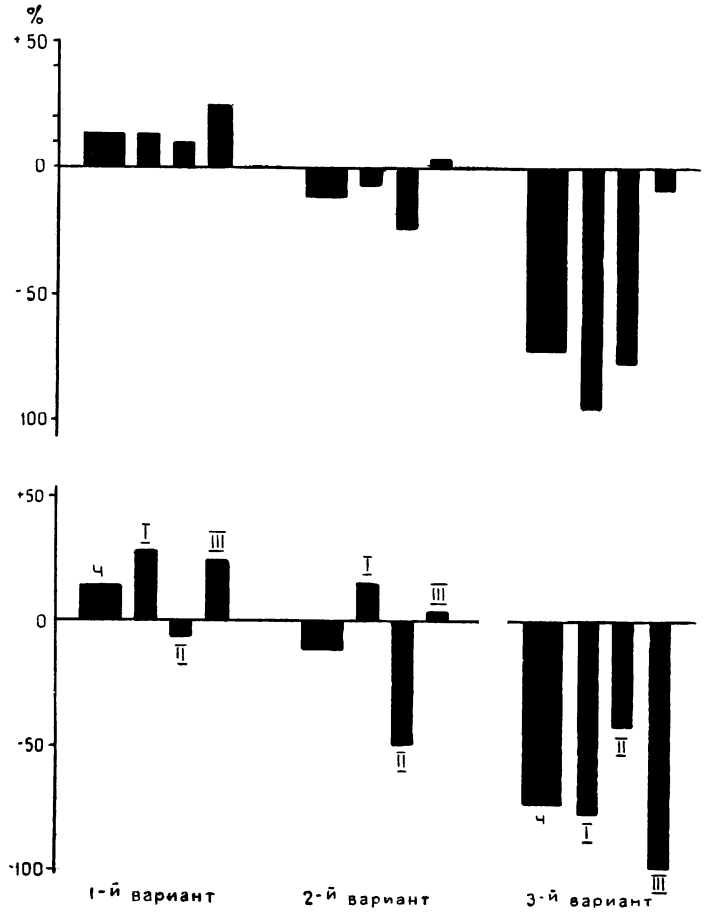


Рис. 11. Отклонения в процентах от контроля общего числа растений на 1 м² экспериментального фитоценоза (4) и числа растений в каждом ярусе (I, II, III) по вариантам опыта при промежуточной уборке.

Верхний график — по данным табл. 9 (ярусы приняты по контролю), а *нижний* — по данным табл. 10 (фактическое состояние ярусов).

лю). Однако фактический, то есть уже новый видовой состав ярусов дает распределение веса, в общем сходное с весом растений в контроле и в двух первых вариантах, лишь со значительным сокращением третьего яруса.

Таблица 12

Сухой вес растений в ярусах и процент участия ярусов в общем весе растений на 1 м² 2,5-месячного экспериментального фитоценоза (виды по ярусам условно распределены в соответствии с фактическим расположением растений в вариантах)

Вариант опыта	Общий сухой вес растений на 1 м², г	% к контролю	1-й ярус			2-й ярус			3-й ярус		
			Сухой вес растений, г	% к контролю	% к общему весу	Сухой вес растений, г	% к контролю	% к общему весу	Сухой вес растений, г	% к контролю	% к общему весу
Контроль	363,2	100	220,2	100	61	123,6	100	34	19,4	100	5
Первый	414,5	114	292,4	133	71	101,0	82	24	21,1	108	5
Второй	385,1	106	297,0	135	77	64,8	52	17	23,3	120	6
Третий	237,7	65	172,8	78	73	64,4	52	27	0,5	3	0,2

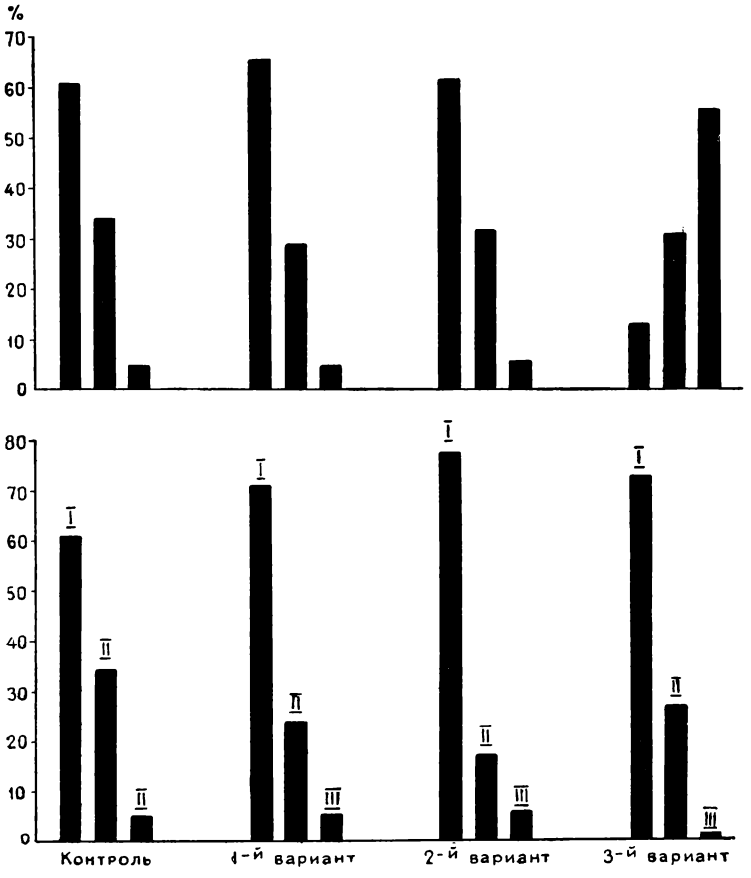


Рис. 12. Процент участия отдельных ярусов в общем весе биомассы на 1 м² экспериментального фитоценоза по вариантам опыта.

Верхний график— по данным табл. 11 (ярусы приняты по контролю), а *нижний* — по данным табл. 12 (фактическое состояние ярусов).
I, II, III —ярусы (промежуточная уборка).

При конечной уборке, как уже упоминалось выше, на полуметровых пробных площадках всех делянок растения были разделены по фактическим ярусам каждого варианта, и эти ярусы отдельно взвешены (без подсчета числа растений). В табл. 13 приведены результаты этих взвешиваний, а

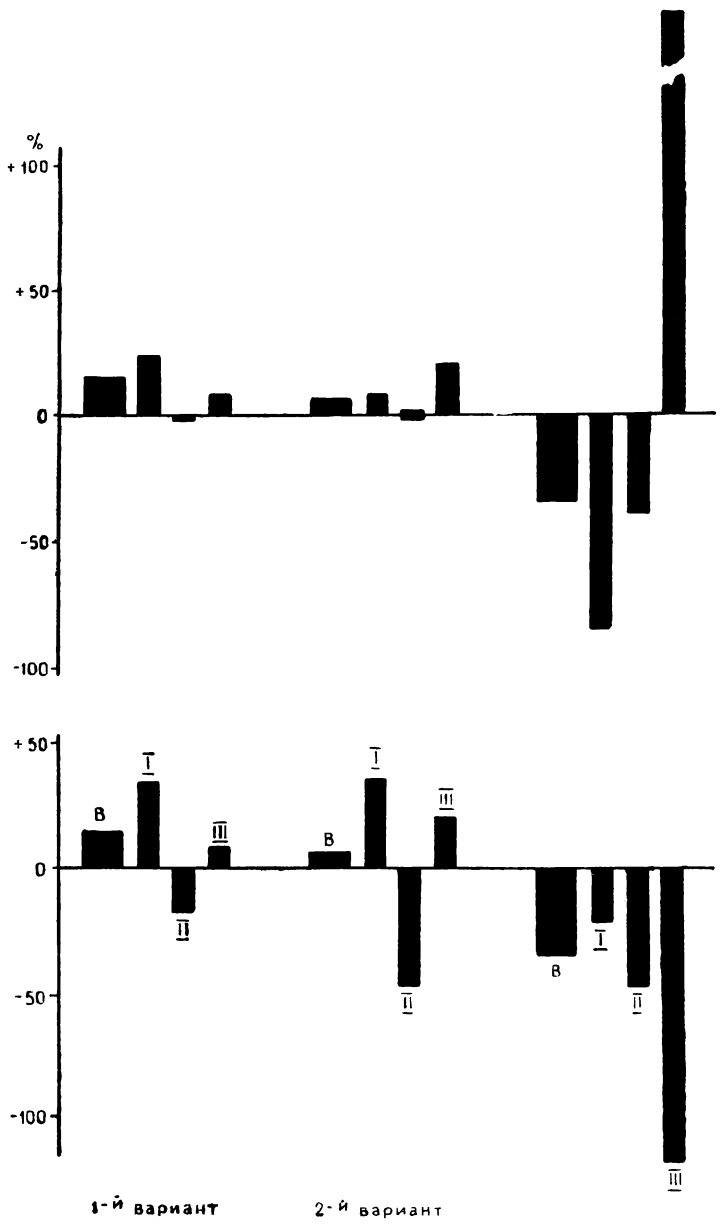


Рис. 13. Отклонения в процентах от контроля общего веса растений с 1 м² экспериментального фитоценоза (*B*) и веса растений каждого яруса (I, II, III) по вариантам опыта промежуточной уборки.

Верхний график — по данным табл. 11 (ярусы приняты по контролю), *нижний* — по данным табл. 12 (фактическое состояние ярусов).

Таблица 13

Сухой вес растений в ярусах и процент участия ярусов в общем весе растений на 0,5 м² экспериментального фитоценоза (конечная уборка)

Вариант опыта	Общий сухой вес растений на 0,5 м², г	% к контролю	1-й ярус			2-й ярус			3-й ярус		
			Сухой вес растений, г	% к контролю	% к общему весу	Сухой вес растений, г	% к контролю	% к общему весу	Сухой вес растений, г	% к контролю	% к общему весу
Контроль	205,5	100	110	100	54	66,5	100	32	29	100	14
Первый	221	108	132	120	60	59	89	27	30	103	13
Второй	198,2	97	110,6	100	56	59	89	30	28,6	99	14
Третий	179,1	87	125	113	70	46,6	70	26	7,5	26	4

на рис. 14 и 15 графически показаны процент участия ярусов в общем весе всей биомассы сообщества по вариантам опыта (рис. 14) и процент отклонения от контроля (рис. 15). Результаты конечной уборки сходны с результатами промежуточной, приведенными в табл. 12 и на нижних рядах рис. 12 и 13.

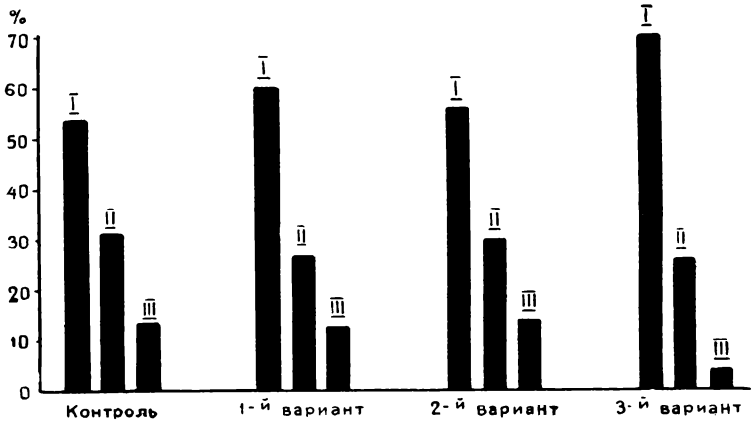


Рис. 14. Процент участия ярусов (I, II, III) в общем весе биомассы на 0,5 м² экспериментального фитоценоза по вариантам опыта. (Конечная уборка).

Таким образом, рассмотрение всех данных о числе и весе растений при распределении их по ярусам сообществ показало следующее. Если исходить из распределения отдельных видов по ярусам контрольного сообщества в начале вегетации, то, как было уже показано на рис. 2, наблюдаются некоторые сдвиги к концу вегетации в пределах каждого варианта, в том числе и контроля. Особенно же резкие изменения происходят в составе ярусов третьего варианта. В этом варианте при значительном разрежении всего сообщества весьма сильно угнетены растения, составляющие в контроле первый ярус, благодаря чему часть видов, составлявших в контроле второй и даже третий ярус, выходит здесь в первый ярус, а третий ярус почти исчезает. Этой резкой перестройкой видового состава ярусов в последнем варианте опыта и объясняется упоминавшаяся ранее «псевдостимуляция» некоторых видов растений сильной дозой излучателей. Увеличение числа и особенно массы этих растений является результатом общего сокращения

числа растений на единицу площади и полного выпадения наиболее мощных видов, составляющих в контроле первый ярус.

Если же рассматривать материал, исходя из фактических ярусов каждого варианта в каждое данное время, безотносительно к их видовому составу, который в последнем варианте, как мы видели, подвергается весьма резким изменениям, то бросается в глаза высокая степень стабильности ярусной структуры сообществ как по числу, так и особенно по весу растений, входящих в отдельные ярусы. Это особенно ясно видно из сравнения нижних колонок на рис. 8, 10, 12 и 14. Только по числу растений в треть-

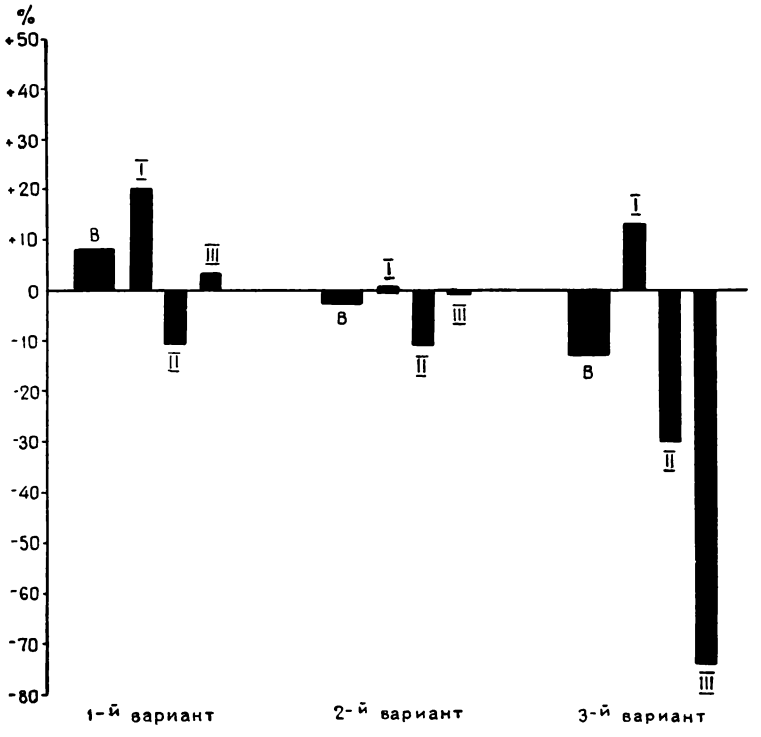


Рис.15. Отклонения в процентах от контроля общего веса растений на 0,5 м² экспериментального сообщества (*B*) и веса растений каждого яруса (I, II, III) по трем подопытным вариантам (Конечная уборка).

ем варианте, в отличие от всех остальных, на первое место выходит второй ярус, но по весу и в этом варианте, как и во всех остальных, первое место занимает первый ярус. Кроме того, к концу вегетации в третьем варианте сильно понижается относительное значение числа и веса растений третьего яруса. В этой своеобразной константности относительной массы ярусов сообщества во всех вариантах, вне зависимости от весьма сильного изменения как общего числа и веса растений на единице площади, так и особенно видового состава ярусов, сказывается характерная способность фитоценоза к сохранению и регенерации своей основной ярусной структуры, даже под влиянием резко действующих факторов. Наконец, это же обстоятельство является хорошим экспериментальным подтверждением известного из описательной фитоценологии положения о весьма значительной, если не первенствующей роли ярусности в общей морфологии сообщества.

Распределение радиоактивности в сообществах

При промежуточной уборке растений (в возрасте 2,5 месяцев после посева) из корней и надземной массы брались аликвотные пробы для определения их радиоактивности. В настоящем разделе приводятся результаты этих определений, причем сперва для всех видов растений даются концентрации радиоактивности в корнях и надземной массе, затем — распределение всей радиоактивности на единице площади в надземной массе всех систематических групп и видов растений и, наконец, то же самое по ярусам сообществ.

В табл. 14 приведены концентрации радиоактивности в корнях и надземной массе всех видов растений по всем вариантам опыта. Эти концентрации выражены числом β-частиц в минуту на 1 г сухого веса.

Таблица 14

Концентрация радиоактивности (в тысячах импульсов в минуту на 1 г сухого веса) в надземной массе и корнях для всех видов растений, составлявших сообщество (промежуточная уборка)

Вид	1-й вариант		2-й вариант		3-й вариант	
	Корни	Надземная масса	Корни	Надземная масса	Корни	Надземная масса
Пшеница	16,8	0,13	23,0	1,2	—	—
Рожь	24,4	1,2	80,6	5,5	—	—
Ячмень	10,7	0,64	100,3	1,3	—	—
Овес	18,5	0,60	76,1	6,4	—	—
Просо	32,2	0,39	13,9	1,3	12,7	2,0
Многолетние злаки	19,0	3,2	237,4	18,4	337,0	23,7
Бобы	6,0	1,1	28,9	6,6	—	—
Вика	4,0	0,98	30,2	3,9	11,3	15,2
Горох	8,9	0,91	69,9	15,9	90,6	9,2
Нут	39,8	2,0	58,6	16,5	90,4	39,6
Чечевица	2,2	1,0	53,6	10,5	—	—
Фасоль	12,7	1,1	62,2	3,5	—	—
Соя	8,6	0,58	44,8	6,1	—	—
Многолетние бобовые	3,0	2,0	9,7	7,6	35,7	19,7
Горчица	7,7	0,79	13,9	10,7	28,3	1,5
Рыжик	6,3	0,73	47,1	4,9	37,3	6,9
Гречиха	1,7	0,94	42,6	10,0	34,8	29
Морковь	—	1,4	—	10,9	—	39,8
Конопля	0,95	0,32	6,6	2,3	10,0	8,9
Сорняки	0,62	0,20	13,7	2,0	43,0	9,4

При внимательном рассмотрении этой таблицы, несмотря на наличие известной случайной изменчивости чисел, связанной с неизбежными неточностями всех процедур, можно подметить разницу в концентрациях радиоактивности в корнях и надземной массе у всех видов растений, а также в концентрациях радиоактивности в тех же органах у отдельных видов. Для того, чтобы эти закономерности выступили яснее, в табл. 15 приведен тот же материал, но усредненный по восьми группам и отдельным видам растений; данные последнего варианта опущены, так как значительная часть видов совершенно выпала из сообществ этой дозы. Кроме того, приводимые в таблице концентрации радиоактивности в корнях и надземной массе усреднены для всех видов растений, а также для всех групп растений из первого и второго вариантов. По всем группам и вариантам приведено отношение радиоактивности в корнях к радиоактивности в надземной массе и, наконец, для всех групп и отдельных видов растений — концентрации радиоактив-

Таблица 15

Концентрации радиоактивности (в тысячах импульсов в минуту на 1 г сухого веса) в корнях и надземной массе по группам и отдельным видам растений, отношения этих концентраций и процентные отклонения этих величин, приведенных в среднем по всем видам растений

Вид и группа видов	1-й вариант			2-й вариант			Усредненная удельная активность из 1-й и 2-й доз		
	Корни	Надземная масса	Отношение радиоактивности в корнях к радиоактивности в надземной массе	Корни	Надземная масса	Отношение радиоактивности в корнях к радиоактивности в надземной массе	Корни	Надземная масса	Отношение радиоактивности в корнях к радиоактивности в надземной массе
Средняя удельная радиоактивность из всех видов	7,3	1,1	7 : 1	56,1	7,5	7 : 1	31,7	4,3	7 : 1
Однолетние злаки	14,7	0,6	24 : 1	59	3,2	18 : 1	36,8	1,9	19 : 1
% от средней уд. активности . .	200	51	340	105	42	258	116	44	270
Многолетние злаки	19,3	3,2	6 : 1	237	18,4	13 : 1	128	10,8	12 : 1
% от средней уд. активности . .	257	280	85	420	244	185	406	250	172
Однолетние бобовые	11,7	1,1	11 : 1	49,8	9	5 : 1	30,7	5	6 : 1
% от средней уд. активности . .	160	100	157	89	119	78	97	116	86
Многолетние бобовые	3	2	1,5 : 1	9,7	7,6	1,2 : 1	6,3	4,8	1,3 : 1
% от средней уд. активности . .	40	178	21	17	102	17	19	112	18
Крестоцветные	7	0,7	10 : 1	30,5	7,8	4 : 1	18,7	4,2	4 : 1
% от средней уд. активности . .	96	65	142	54	103	57	59	98	57
Гречиха	1,7	0,9	2 : 1	42,6	10	4 : 1	22,1	5,4	4 : 1
% от средней уд. активности . .	25	80	28	75	130	57	70	125	57
Конопля	0,9	0,3	3 : 1	6,6	2,3	3 : 1	3,7	1,3	3 : 1
% от средней уд. активности . .	13	27	43	11	30	43	11	30	43
Сорняки	0,6	0,2	3 : 1	13,8	2	7 : 1	7,2	1,1	6,5 : 1
% от средней уд. активности . .	8	17	43	25	27	100	22	25	92

ности в корнях, надземной массе и отношение этих концентраций, выраженные в процентах от тех же величин, приведенных в среднем по всем видам растений. Процентные отклонения концентраций, а также отношения этих концентраций у всех групп и видов растений (в среднем из первого и второго вариантов) от соответствующих средних величин для всех растений изображены графически на рис. 16.

Из рассмотрения табл. 15 и рис. 16 видно, что у всех видов растений концентрация радиоактивности в корнях много выше, чем в надземной массе. Однако абсолютные значения концентраций активности как в корнях, так и надземной массе отдельных видов и групп близких видов довольно резко отличаются. Еще резче отличие в отношениях радиоактивности кор-

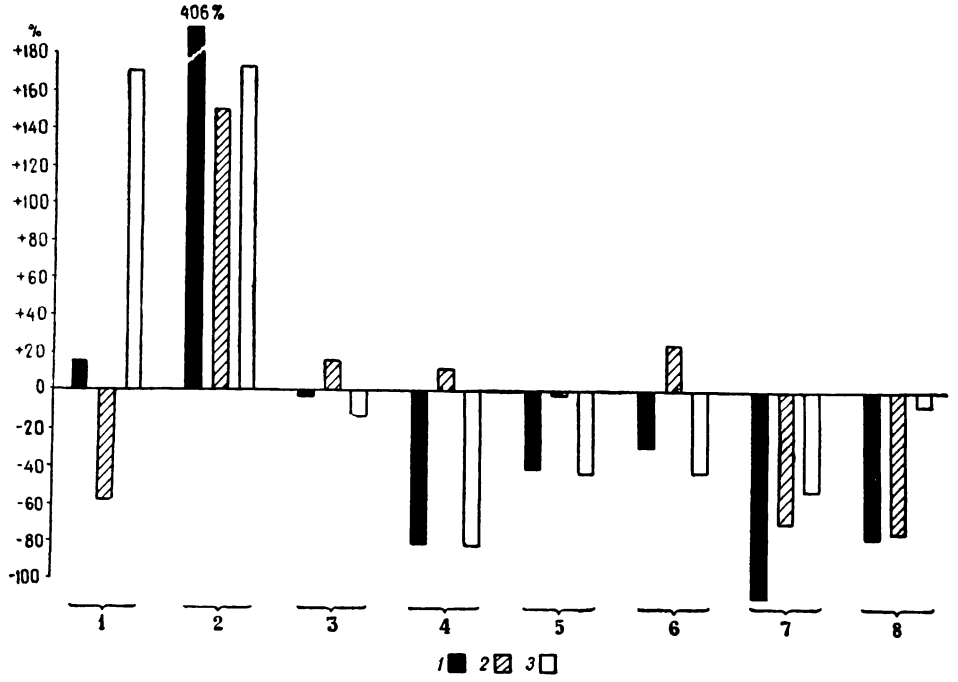


Рис. 16. Отклоенния (в процентах) усредненных из двух первых доз концентраций радиоактивности (на 1 г сухого веса) в корнях (*1*), надземной массе (*2*) и отношений этих концентраций (*3*) по всем группам и отдельным видам экспериментального фитоценоза от соответствующих средних величин всех растений.

1 — однолетние злаки; *2* —многолетние злаки; *3* — однолетние бобовые; *4* — многолетние бобовые; *5* — крестоцветные; *6* — гречиха; *7* — конопля; *8* — сорняки.

ней и надземной массы, эти отношения варьируют примерно от 1,5 1 у многолетних бобовых до 20 : 1 у однолетних злаков.

Выше была рассмотрена концентрация радиоактивности в растениях. Помимо этого, интересно установить общую активность всех растений на единице площади сообщества и ее распределение по видам. Всю корневую массу, как уже упоминалось вначале, учесть чрезвычайно трудно. Поэтому общее количество радиоактивности определялось лишь для надземной массы.

В табл. 16 приведена радиоактивность надземной массы всех растений с площади в 1 м^2 в тысячах измеренных β-частиц в минуту, а также активность ее по отдельным видам.

Соответственно разнице в массе весьма различны и концентрации радиоактивности в надземной массе разных видов на единице площади; они варьируют в первом варианте от $0{,}4 \cdot 10^3$ частиц в минуту у моркови до $38 \cdot 10^3$

Таблица 16

Общая радиоактивность (в тысячах импульсов в минуту на 1 м² фитоценоза) надземной массы растений по видам и процент участия каждого вида в общей радиоактивности надземной массы фитоценоза (промежуточная уборка)

Вариант опыта	Общая радиоактивность надземной массы в тысячах импульсов в минуту на 1 м²	Значение чисел	Пшеница	Рожь	Ячмень	Овес	Просо	Многолетние злаки	Бобы	Вика	Горох	Нут	Чечевица	Фасоль	Соя	Многолетние бобовые	Горчица	Рыжик	Гречиха	Конопля	Морковь	Сорняки
Первый	232,6	Абсолютное	17,1	24,4	26,9	37,9	1,2	5,9	8,6	37,7	11,3	7,7	9,8	4,3	2,3	12,8	1,3	6,4	3,6	6,6	0,4	6,4
		% от общей радиоактивности	7,3	10,4	11,5	16,2	0,5	2,5	4	16,2	5	3	4	2	1	5	0,6	3	1,5	3	0,1	
Второй	1637,3	Абсолютное	135,2	50,7	37,9	372,2	7,2	29,2	10,3	156	272,8	146	79,9	20,5	39,5	64,5	17,3	53,3	58,8	7,7	2,4	75,7
		% от общей радиоактивности	8	3	2	23	0,4	2	0,6	9,5	17	9	5	1	2	4	1	3	3,5	0,4	0,1	5
Третий	3506	Абсолютное	—	—	—	—	199,9	5,7	—	472,4	181,6	217,7	—	—	—	702	24.9	76,4	134,1	319	9,6	1162
		% от общей радиоактивности	—	—	—	—	6,0	0,1	—	13	5	6	—	—	—	20	1	2	4	9	0,3	33

Таблица 17

Общая радиоактивность надземной массы, радиоактивность ярусов и процент участия каждого яруса в общей радиоактивности надземной массы фитоценоза (промежуточная уборка)

Вариант опыта	Общая радиоактивность надземной массы в тысячах импульсов в минуту на 1 м²	1-й ярус		2-й ярус		3-й ярус	
		Радиоактивность в тысячах импульсов в минуту на 1 м²	% от общей радиоактивности	Радиоактивность в тысячах импульсов в минуту на 1 м²	% от общей радиоактивности	Радиоактивность в тысячах импульсов в минуту на 1 м²	% от общей радиоактивности
Первый	226,3	126,4	56	45,5	20	54,4	24
Второй	1561,6	701,3	45	626,4	40	233,9	15
Третий	2343,4	1249,4	53	861,1	37	232,9	10

у овса; во втором варианте у тех же видов от $2{,}4 \cdot 10^3$ до $372 \cdot 10^3$ и в третьем варианте от $5{,}7 \cdot 10^3$ частиц в минуту у многолетних злаков до $1163 \cdot 10^3$ у сорных растений. На рис. 17 показано (в процентах) участие 9 различных групп и отдельных видов растений в общей активности надземной массы сообщества на площади в 1 м². В двух первых вариантах распределение относительного участия отдельных видов в общей радиоактивности надземной массы сообщества весьма сходно; главную роль играют однолетние злаки и однолетние бобовые, с той лишь разницей, что в первом варианте активность несколько выше у однолетних злаков, а во втором — у однолетних бобовых.

Совершенно иную картину дает сообщество третьего варианта. Здесь главную роль играют сорные растения, однолетние и многолетние бобовые и конопля. Эта разница связана с упоминавшейся выше значительной не только количественной, но и качественной перестройкой сообщества в третьем варианте. Надо заметить, что сорные растения, семена которых не замачивались, концентрировали радиоактивность через корневую систему из поступившей в почву остаточной радиоактивности кожуры и неиспользованных частей замачивавшихся семян культурных растений.

Общая радиоактивность надземной массы на единице площади может рассматриваться и с точки зрения ее распределения по ярусам сообщества. В табл. 17 для всех 3 вариантов приведена общая радиоактивность надземной массы (в тысячах сосчитанных β-частиц в минуту) с площади в 1 м² и по каждому из 3 ярусов. Данные об радиоактивности сорных растений не приведены из-за незначительной их роли в общей радиоактивности сообщества и неравномерного распределения растений по вертикальным ярусам.

На рис. 18 графически показана общая радиоактивность надземной массы в 3 ярусах из 3 вариантов опыта. Из рассмотрения таблицы и рисунка видно, что в первом варианте основная масса радиоактивности содержится в первом ярусе, а во втором и третьем ярусах ее примерно одинаковое количество; в третьем же и, особенно, во втором вариантах заметно возрастает относительная роль (по содержанию активности) второго яруса и падает роль третьего.

Изучение радиоактивности подопытных растений показало, таким образом, что каждый вид (или группа систематически и экологически близких видов) отличается друг от друга как абсолютной величиной концентрации радиоактивности в его тканях, так и ее распределением по органам, выражающимся в различном отношении концентраций радиоактивности в кор-

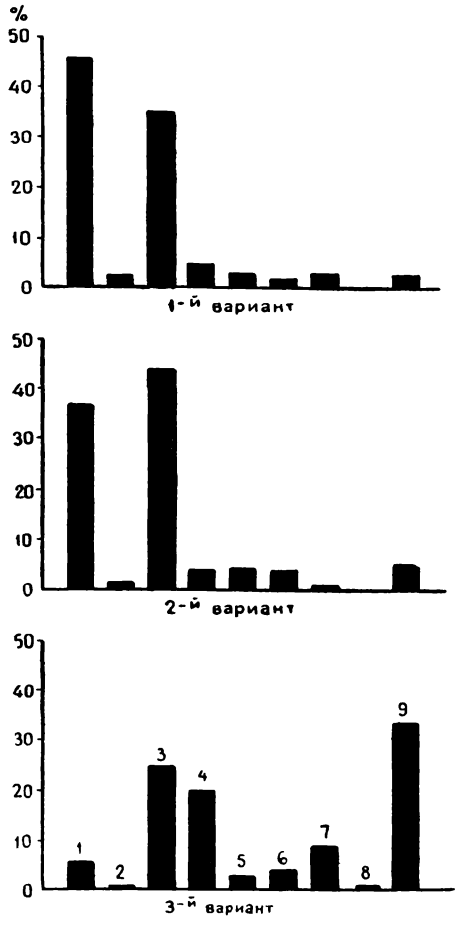


Рис. 17. Процент участия радиоактивности различных групп и отдельных видов растений в общей радиоактивности надземной массы на 1 м² экспериментального фитоценоза.

Верхний ряд изображает данные варианта первой дозы (2 *m*Cu на 1 л), *средний* —данные второй дозы (20 *m*Cu на 1 л), *нижний* — данные третьей дозы (200 *m*Cu на1 л). *1* — однолетние злаки; *2* — многолетние злаки; *3* — однолетние бобовые; *4*—многолетние бобовые; *5*—крестоцветные; *6*— гречиха; *7* — конопля; *8* — зонтичные; *9* — сорняки (промежуточная уборка).

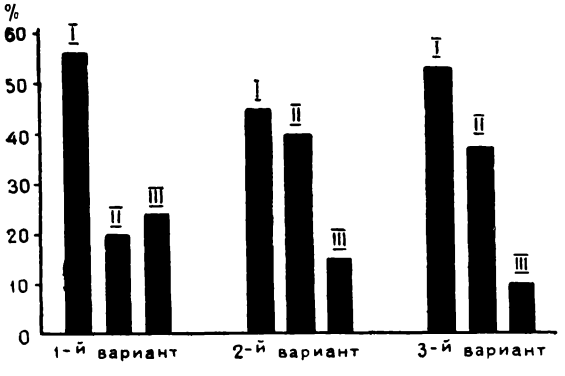


Рис. 18. Процент участия трех ярусов (I, II, III) в общей радиоактивности надземной массы на 1 м² экспериментального фитоценоза в трех подопытных вариантах (промежуточная уборка).

нях и надземной массе. В связи с различными концентрациями радиоактивности у разных видов, разницей их общей массы в сообществах различных вариантов, а также количественной и качественной перестройкой фитоценозов сильных доз, процент участия радиоактивности различных видов растений в общей радиоактивности надземной массы с единицы площади сообщества весьма различно и резко изменяется в третьем варианте; процент участия трех ярусов сообществ в общей радиоактивности надземной массы резко отличается в разных вариантах, несомненно, в связи с упоминавшейся уже в предыдущем разделе «регенерацией» ярусности сообществ (при качественной внутриярусной перестройке).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты можно подытожить следующим образом. Смесь семян 30 различных видов культурных растений в сильно избыточных количествах высевалась на опытных делянках площадью 10 м² каждая. Опыт состоял из трех вариантов (первая, вторая и третья дозы), семена которых перед посевом замачивались в растворе β-излучателей концентрацией соответственно 2, 20 и 200 mCu на 1 л, а четвертый вариант служил контролем. Эти варианты были в 5 повторностях, так что в целом опыт проводился на 20 делянках. Над развивавшимися сообществами в течение вегетационного периода проводились визуальные наблюдения, а дважды (через 3—4 недели и 2,5 месяца после посева) на двух полуметровых пробных площадках каждой делянки производился подсчет всех растений по видам. Через 2,5 месяца с тех же пробных площадок была произведена промежуточная уборка со взвешиванием всех растений по видам, а в конце вегетационного периода проведена конечная уборка всей надземной массы со взвешиванием ее с каждого участка. В результате визуальных наблюдений все виды сообществ были разбиты на 3 вертикальных яруса по росту.

Изучались число и общая биомасса растений в сообществах разных вариантов, число и вес растений по отдельным видам и по вертикальным ярусам, а также распределение радиоактивности в сообществах трех последних вариантов.

Визуальные наблюдения, а также все взвешивания и подсчеты растений показали, что общая биомасса сообществ на делянках первого варианта довольно заметно превышала контроль, на делянках второго варианта почти не отличалась от контроля, а на делянках третьего варианта была значительно понижена. Повышение, а в особенности понижение биомассы шло, главным образом, за счет повышения или понижения числа растений на единице площади. Разные виды растений в сообществе реагировали на высокую концентрацию излучателей различно. Наиболее сильно подавленными в третьем варианте оказались крупные однолетние бобовые и злаки, а некоторые виды, как клевер и просо, совершенно неожиданно дали повышение числа и веса растений на единицу площади. Эта неожиданная «псевдостимуляция» растений самой сильной дозой излучателей нашла свое объяснение при рассмотрении сообществ по ярусам.

Слабая концентрация излучателей дала лишь общую стимуляцию биомассы сообществ, совершенно не изменив их структуры по сравнению с контролем. Вторая доза произвела незначительные сдвиги, объясняемые неодинаковой реакцией разных видов на одну и ту же дозу излучения, третья доза внесла весьма существенные не только количественные, но и качественные изменения в структуру сообщества. Под влиянием самой сильной дозы некоторые виды уже вскоре после начала вегетации совершенно исчезли из сообщества (см. рис. 2). Особенно сильно подавленными оказались крупные однолетние бобовые и злаки, составлявшие во всех остальных

вариантах первый ярус. Поэтому общее число растений на единицу площади оказалось сильно пониженным, а ярусность нарушенной. Благодаря этим перестройкам некоторые виды, входящие в остальных вариантах в третий ярус и заметно угнетенные растениями двух первых ярусов, оказались в более благоприятных условиях. Несмотря на угнетение сильной дозой излучений, они увеличились в числе и весе («псевдостимуляция» клевера, проса и некоторых других) и вышли во второй и даже первый ярусы. Трехъярусность сообществ третьего варианта, таким образом, восстановилась, но в совершенно измененном количественном и особенно качественном составе. Измерения радиоактивности растений из всех вариантов показали, что возрастание концентрации радиоактивности в растениях с повышением дозы несколько отстает от такового в исходных растворах. В корнях концентрация радиоактивности у всех видов растений выше, чем в надземной массе. Отношение концентраций радиоактивности в корнях и надземной массе у разных видов весьма различно и варьирует от 1,5 : 1 до 20 :1, причем это отношение примерно обратно пропорционально отношению масс корней и надземных органов соответствующих видов растений. В надземной массе сообщества общее количество радиоактивности, естественно, весьма неравномерно распределено по отдельным видам: мощные, количественно доминирующие виды содержат ее во много раз больше, чем мелкие и редкие. Во всех вариантах наибольшая часть радиоактивности содержится в растениях первого яруса.

Результаты описанных здесь опытов хорошо согласуются с предыдущими «радиобиоценологическими» опытами нашей лаборатории[1], когда излучатели вносились в среду обитания (в почву или воду). Эти опыты показали следующее. Под влиянием слабых доз излучателей, вносимых в среду обитания, заметно возрастала общая биомасса всех изучавшихся сообществ. При этом в большинстве случаев качественный состав и общая структура сообществ почти не отличались от контроля; лишь в некоторых случаях отдельные виды при общей стимуляции сообщества показывали некоторое неожиданное «подавление» при слабых дозах, исчезавшее при более сильных дозах. В вариантах сильных доз при общем угнетении биомассы сообщества некоторые виды показывали весьма заметную «стимуляцию». Анализ этих явлений с точки зрения ярусности строения сообществ показал, что такие «псевдоугнетения» и «псевдостимуляции» связаны с процессами перестройки сообщества, в основном его первого яруса. При слабых дозах радиостимуляция наиболее мощных и быстрорастущих видов первого яруса влечет за собой, в перенаселенном сообществе некоторое угнетение медленно растущих и мелких видов третьего яруса (не имеющее ничего общего с радиоугнетением), а заметное разрежение и радиоугнетение того же первого яруса в сильных дозах благодаря улучшению эдафических условий ведет к своего рода стимуляции угнетенных в остальных вариантах перенаселенных сообществ видов третьего яруса (не имеющей ничего общего с радиостимуляцией растений).

В сообществах почвенных бактерий и пресноводного перифитона, значительно более радиорезистентных по сравнению с высшими растениями, почти во всех вариантах наблюдалась та или иная степень стимуляции общей биомассы сообщества. Но в этих сообществах весьма быстро размножающихся организмов и под влиянием радиостимуляции происходили уже более или менее заметные перестройки видового состава ведущей части сообществ.

---

[1] Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. А. Порядкова, Е. Н. Сокурова и Е. А. Тимофеева-Ресовская. Работы по экспериментальной биогеоценологии. I. Влияние излучателей на биомассу и структуру наземных, почвенных и пресноводных биоценозов. Статья в настоящем сборнике.

Это явление объяснялось разной степенью стимуляции (а в вариантах сильных доз иногда и угнетения) разных видов и в связи с этим изменением конкурентных отношений.

Совершенно сходные результаты были получены и в опытах, описанных в настоящей работе. Особенно ясно выраженными оказались явления количественной и качественной перестройки сообщества и «псевдостимуляции» угнетенных видов третьего яруса в варианте самой сильной дозы. Подтвердилось и явление заметной радиостимуляции всего сообщества под влиянием слабой дозы. При этом еще в большей степени, чем в прежних опытах, сказалось влияние разных доз на число растений (повышенное в сообществах, получивших слабую дозу излучателей, и заметно пониженное в сообществах, получивших сильную дозу). Это, несомненно, связано с некоторой стимуляцией прорастания семян под воздействием слабых доз излучателей, переходящей с повышением доз в подавление. Интересно, однако, что в варианте слабой дозы и общая биомасса (вес растений) оказалась заметно повышенной. Значит, несмотря на увеличение числа растений на единице площади и без того сильно перенаселенного сообщества в вариантах этой дозы, средний вес одного растения у большинства видов не снизился, а у некоторых даже повысился по сравнению с контролем. Это обстоятельство заслуживает особого внимания с точки зрения общей проблемы радиостимуляции, химической стимуляции и влияния микроудобрений на повышение урожая растений и должно подлежать дальнейшему специальному изучению. В условиях полного насыщения эдафической среды сильно перенаселенными сообществами стимулированные растения оказываются способными к еще более полному использованию той же эдафической среды. Возможно, что в одних случаях это обстоятельство объясняется некоторым ускорением роста и сдвигами в прохождении разных стадий развития, а в других — повышением интенсивности или изменениями в ходе различных ферментативных процессов, связанных с использованием пищевых ресурсов. Наконец, несмотря на то, что в прежних опытах излучатели вносились в среду обитания, а в данной работе раствором излучателей пропитывались семена, сходным оказалось и распределение излучателей по корневой системе и надземной массе сообществ.

В биогеохимическом отношении, разумеется, наибольший интерес представляют опыты с внесением определенных меченных радиоактивными изотопами элементов, в особенности меченых «микроэлементов», в среду обитания (в почву или воду). Предварительной проверке возможности проведения такого рода «радиобиоценологических» опытов и была посвящена первая работа настоящей серии. Этой же проблеме мы надеемся посвятить ряд дальнейших опытов, в основном, по внесению в почву избыточных количеств определенных «микроэлементов», маркированных соответствующими радиоизотопами. Но ясно выраженные уже в первых опытах явления стимуляции и угнетения и их взаимодействие с биомассой, качественным составом и изменением структуры сообщества привели к необходимости проверки и уточнения этих явлений, протекающих в сообществе под влиянием разных доз излучений. В таких опытах целесообразнее использовать более непосредственное и точно установленное воздействие излучений и излучателей на растения. Поэтому в настоящей работе и был применен метод замачивания семян в растворе излучателей.

Несмотря на хорошее совпадение результатов вышеизложенных опытов с предыдущими нам представляется, однако, весьма желательным повторение как таких опытов, так и (с радиологической точки зрения еще более точных) сходных по методике биоценологических экспериментов с облучением семян извне. Наконец, небезынтересно для отдельных видов, входящих в состав экспериментальных сообществ, установить с достаточной точностью

кривые эффекта дозы при воздействии на растения излучателями и точными дозами γ-излучения. Мы надеемся провести такие опыты в ближайшее время.

ВЫВОДЫ

1. Приводятся результаты опыта по изучению влияния замачивания семян 30 видов культурных растений в растворе смеси β-излучателей в разных концентрациях на биомассу и структуру экспериментального фитоценоза; а также — данные по распределению радиоактивности в изученных сообществах.

2. Визуальные наблюдения и анализ сообществ по видам и ярусам показали, что концентрация в 2 mCu на 1 л (первая доза) дала некоторую стимуляцию всего сообщества без каких-либо нарушений его структуры, причем увеличение биомассы сообщества этого варианта шло за счет увеличения числа растений на единицу площади без повышения среднего веса одного растения. Концентрация 20 mCu на 1 л (вторая доза) вызвала легкое угнетение некоторых видов однолетних бобовых, выразившееся в незначительном запаздывании появления всходов и наличии на растениях следов лучевого поражения, а также некоторое снижение числа растений на единицу площади, но увеличение среднего веса растения. Концентрация 200 mCu на 1 л (третья доза) вызвала резкое угнетение, вплоть до полного исчезновения из сообщества ряда видов, занимающих в контрольных сообществах первый ярус. Это привело к сильной разреженности сообщества и весьма заметному понижению общей биомассы. За счет улучшения эдафических условий повысился средний вес одного растения и резко увеличились число и вес растений ряда видов, угнетавшихся в контроле другими, более мощными видами. Эти виды, находившиеся в контрольных сообществах в третьем ярусе, в последнем варианте переместились во второй и даже первый ярусы, а третий ярус, таким образом, почти полностью из сообщества исчезает (см. табл. 4, 6—11; рис. 5—15)

3. Изучение радиоактивности подопытных сообществ показало, что все виды (или группы систематически и экологически близких видов) отличаются друг от друга как абсолютной величиной концентрации радиоактивности в тканях растений, так и ее распределением по органам. В корнях концентрация активности у всех видов значительно выше, чем в надземной массе (см. табл. 13, 14; рис. 16). Процент участия радиоактивности разных видов в общей радиоактивности надземной массы с единицы площади сообщества во всех вариантах весьма различен. Это явление объясняется различной концентрацией активности у разных видов, разницей в общей массе отдельных видов в сообществах, а также значительной перестройкой количественной и качественной структуры фитоценозов сильных доз (табл. 15, рис. 17). Процент участия трех ярусов сообществ в общей радиоактивности надземной массы менее резко изменяется от варианта к варианту в связи с регенерацией ярусности сообществ, при качественной внутриярусной перестройке (табл. 16, рис. 18).

4. Дан общий анализ полученных результатов опыта, указано на целесообразность подобных «радиобиоценологических» экспериментов с более усовершенствованной методикой постановки их, а также намечаются вопросы, требующие специального дополнительного изучения.

ЛИТЕРАТУРА

Бреславец Л. П. Растения и лучи Рентгена. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946.

Вернадский В. И. О концентрации радия живыми организмами. ДАН СССР, 1929, серия А, № 2.

Вернадский В. И. О некоторых основных проблемах биохимии. Изв. АН СССР, сер. геол. 1938, т. 18.

Виноградов А. П. Геохимия редких и рассеянных элементов в почвах. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950.

Виноградов А. П. Основные закономерности в распределении микроэлементов между растениями и средой. Микроэлементы в жизни растений и животных. М., Изд-во АН СССР, 1952.

Гаузе Г. Ф. О некоторых основных проблемах биоценологии. Зоол. журн., 1936, т. 15.

Карзинкин Г. С Попытка практического разрешения понятия «биоценоз». Русск. зоол. журн., 1926—1927, т. 6, вып. 4.

Лавренко М. Е. фитогеосфере. «Вопросы географии», 1949. вып. 15.

Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенное и геоботаническое изучение земель. М., Сельхозгиз, 1938.

Сукачев В. Н. Идея развития фитоценологии. «Советская ботаника», 1942, №1—3.

Сукачев В. Н. О принципах генетической классификации в биоценологии. Журн. общ. биологии, 1944, т. 5.

Сукачев В. Н. Биоценология и фитосоциология. ДАН СССР, 1945, т. 47.

Сукачев В. Н. О соотношении понятий географический ландшафт и биогеоценоз. «Вопросы географии», 1949, вып. 16.

Сукачев В. Н. (Руководит.) Предварительные программы стационарных комплексных биогеоценологических исследований. «Землеведение», нов. сер., 1950, т. 3.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Порядкова Н. А., Макаров Н. М., Преображенская Е. И. К проблеме радиостимуляции растений. 1. О действии слабых доз ионизирующих излучений на рост и развитие растений. Статья в настоящем сборнике.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Порядкова Н. А., Сокурова Е. Н. и Тимофеева-Ресовская Е. А. Работы по экспериментальной биогеоценологии. 1. Влияние излучателей на биомассу и структуру наземных, почвенных и пресноводных биоценозов. Статья в настоящем сборнике.

Титов И. А. Взаимодействие растительных сообществ и условий среды. М., Изд. «Сов. наука», 1952.

Школьник М. Я. Значение микроэлементов в жизни растений и в земледелии. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие 3

Влияние комплексонов на поведение металлов и излучателей в организме. I. Механизм действия комплексонов. Д. И. Семенов 4

Влияние комплексонов на поведение металлов и излучателей в организме. II. Этилендиаминтетраацетат. Д. И. Семенов и И. П. Трегубенко 20

Лучевые поражения и воздействие на них. I. О классификации возможных путей воздействия на общий эффект облучения. Н. В. Тимофеев-Ресовский и Н. В. Лучник 57

Лучевые поражения и воздействие на них. II. Зависимость смертности облученных мышей и крыс от их штамма, пола, веса, дозы облучения и распределение этой смертности во времени. Н. В. Лучник 70

Лучевые поражения и воздействие на них. III. Влияние чужеродных сывороток, некоторых гормонов и предварительного облучения на эффект последующего облучения мышей. В. Г. Куликова, Н. В. Лучник, Н. В. Тимофеев-Ресовский и Е. А. Тимофеева-Ресовская 107

К проблеме радиостимуляции растений. I. О действии слабых доз ионизирующих излучений на рост и развитие растений. Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. А. Порядкова, Н. М. Макаров и Е. И. Преображенская . . . 129

Работы по экспериментальной биогеоценологии. I. Влияние излучателей на биомассу и структуру наземных, почвенных и пресноводных биоценозов. Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. А. Порядкова, Е. Н. Сокурова и Е. А. Тимофеева-Ресовская 202

Работы по экспериментальной биогеоценологии. II. Влияние замачивания семян в смеси β-излучателей на биомассу и структуру экспериментального фитоценоза. Н. В. Куликов 252

ЗАМЕЧЕННЫЕ ОПЕЧАТКИ

Страница	Строка	Напечатано	Следует читать
25	8-я снизу	-и γ-активности	β- и γ-активности
40	18-я снизу	по 1 крыс	по 10 крыс
41	3-я снизу	непосредственном введении	непосредственном внутривенном введении
49	Рис. 16		
	Первые два столбца		Co
74	Табл. 2		
	2-й столбец	Sbx^2	Sax^2
134	14-я сверху	частым	чистым
	25-я сверху		
135	3-я сверху	при обсуждении по организации	при обсуждении и в организации
136	18-я сверху	в разных лабораториях	в разных лабораторных
155	Табл. 10		
	последняя графа	000	1000
155	Табл. 11		
	Первая графа	Смесь -излучателей	Смесь β-излучателей
156	8-я снизу	излучения: 0,5...	излучения; при этом 1 mCu на 1 л смеси β-излучателей соответствует 0,5...
170	5-я снизу	бактериями азотобактером	бактериями и азотобактером
186	10-я сверху	-излучений	α-излучений
190	7-я сверху	небольших	наибольших
98	14-я снизу	Летальный	Детальный
200	28-я снизу	семи	смеси
	21-я снизу	Концентраций	Концентраций излучателей
205	17-я снизу	подпочвой типа	подпочвой и на 50 *см* почвой типа
208	5-я снизу	159	169
240	Рис. 19		
	3-й столбик	Asteriomeua	Asterionella
246	16-я строка снизу	комплектность	комплексность
262	Табл. 2	Третий | 436 | 24	Третий | 736 | 41
265	Табл. 3 заголовок	в контроле	На контрольных площадках
267	Табл. 4	Сухой вес биомассы на 1 *м²*, *г* Сообщества по группам и отдельным видам	Сухой вес биомассы сообщества по группам и отдельным видам на 1 *м²*, *г*
	Табл. 4		
	графа «просо»	37	74
272	Табл. 8	По ярусам условно распределены	По ярусам распределены
274	Табл. 10		
277	Табл. 12		
287	8-я сверху	резко отличается	менее резко отличается