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.

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.

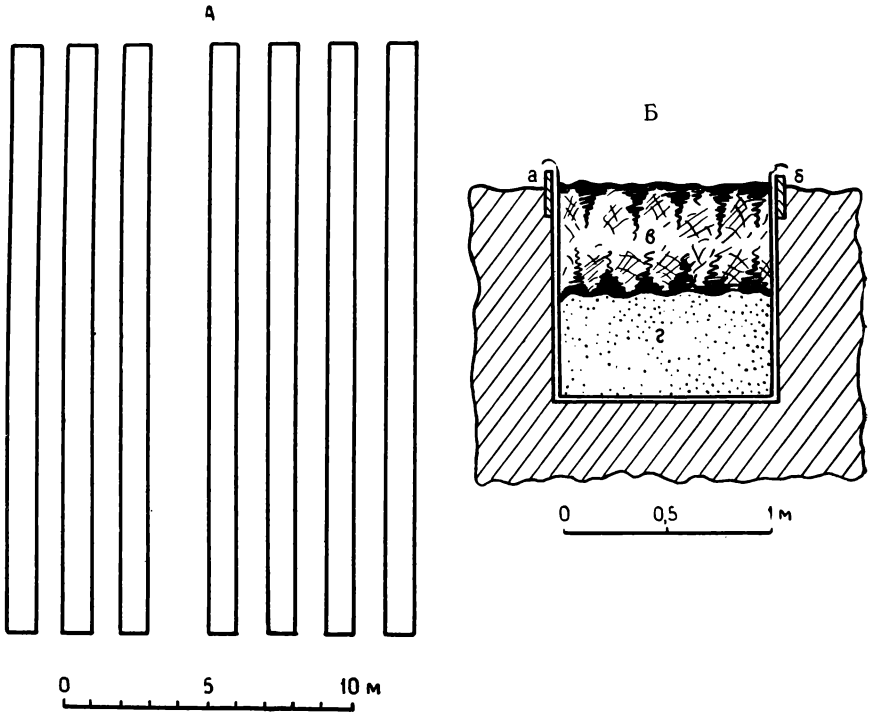

Рис. 1. Схематический чертеж гидроизолированных грядок для опытов по внесению излучателей в почву.

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.

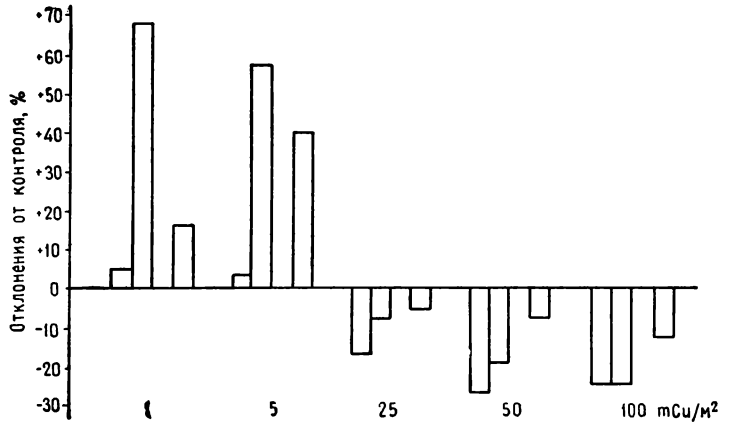

Рис. 2. Отклонения от контроля числа растений в 7-8-недельном возрасте и их общего сырого веса с 3 пробных метровых площадок каждой грядки и общего сухого веса всей биомассы грядок при конечной уборке в зависимости от содержания излучателей в почве.

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.

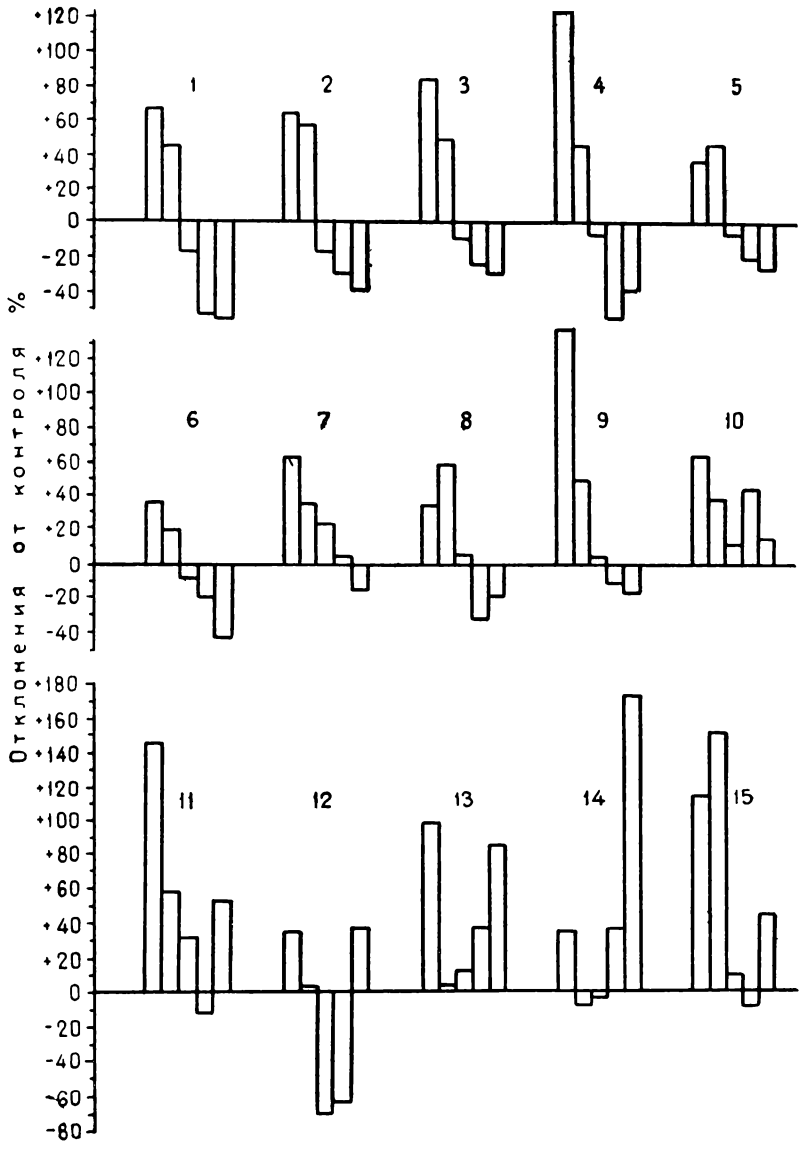

Рис. 3. Отклонения от контроля веса растений на пяти грядках с различным содержанием излучателей в почве (колонки слева направо внутри каждого вида соответствуют 1, 5, 25, 50 и 100 mCu на 1 м²).

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.

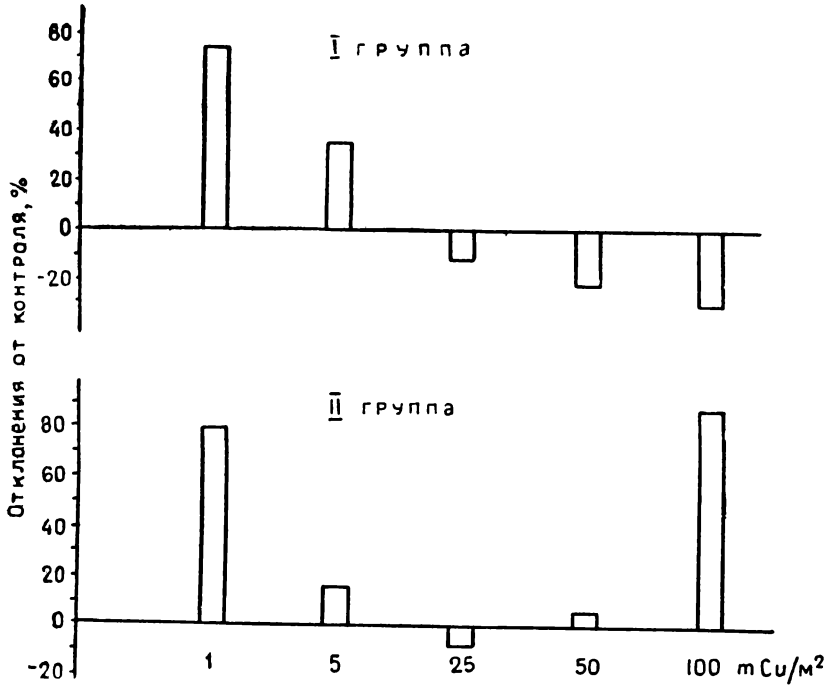

Рис. 4. Отклонения от контроля веса растений на пяти грядках с различным содержанием излучателей в почве.

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)

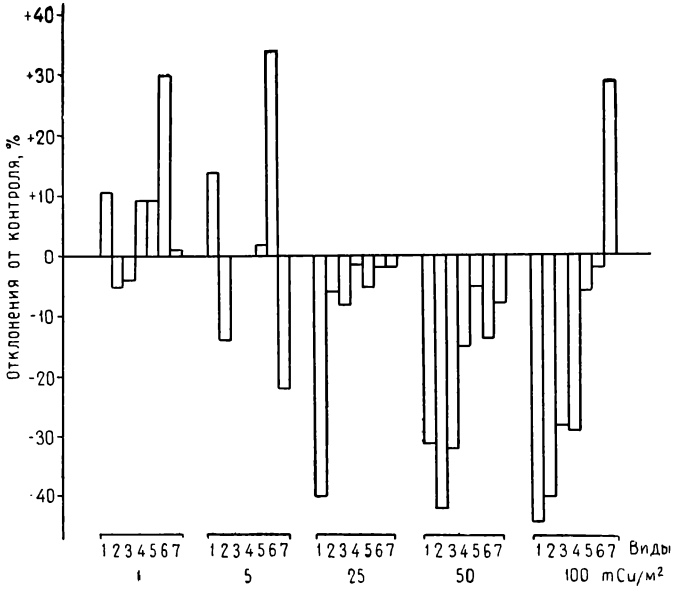

Рис. 5. Отклонения от контроля числа растений на пяти грядках с различным содержанием излучателей в почве.

1 — пшеница, ячмень, овес; *2* — просо; *3* — лен; *4* — горох, чина; *5* — вика, чечевица, эспарцет; *6* — люпин желтый и синий; *7* — люцерна, клевер.

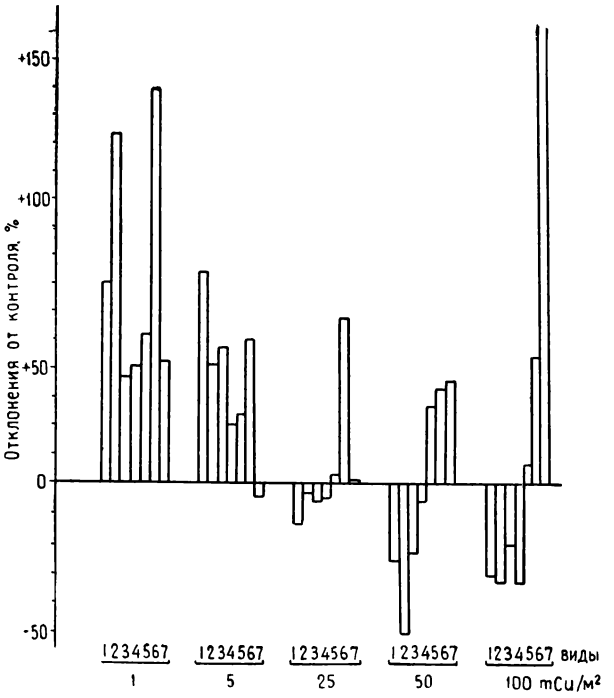

Рис. 6. Отклонения от контроля веса растений на пяти грядках с разным содержанием излучателей в почве.

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,

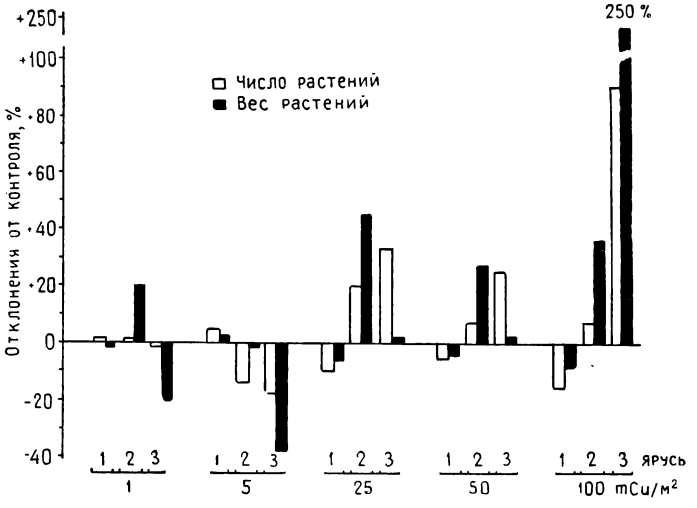

Рис. 7. Отклонения от контроля числа и веса растений по трем ярусам на пяти грядках с разным содержанием излучателей в почве.

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.

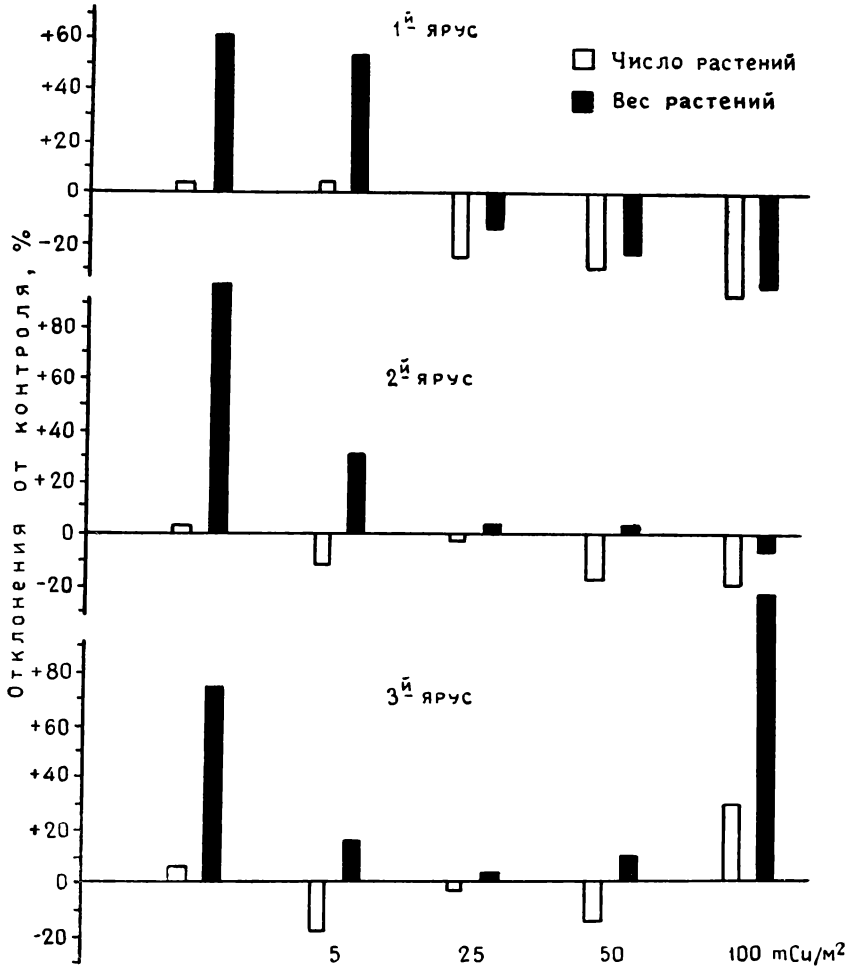

Рис. 8. Отклонения от контроля числа и веса растений по отдельным ярусам сообщества на пяти грядках.

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-

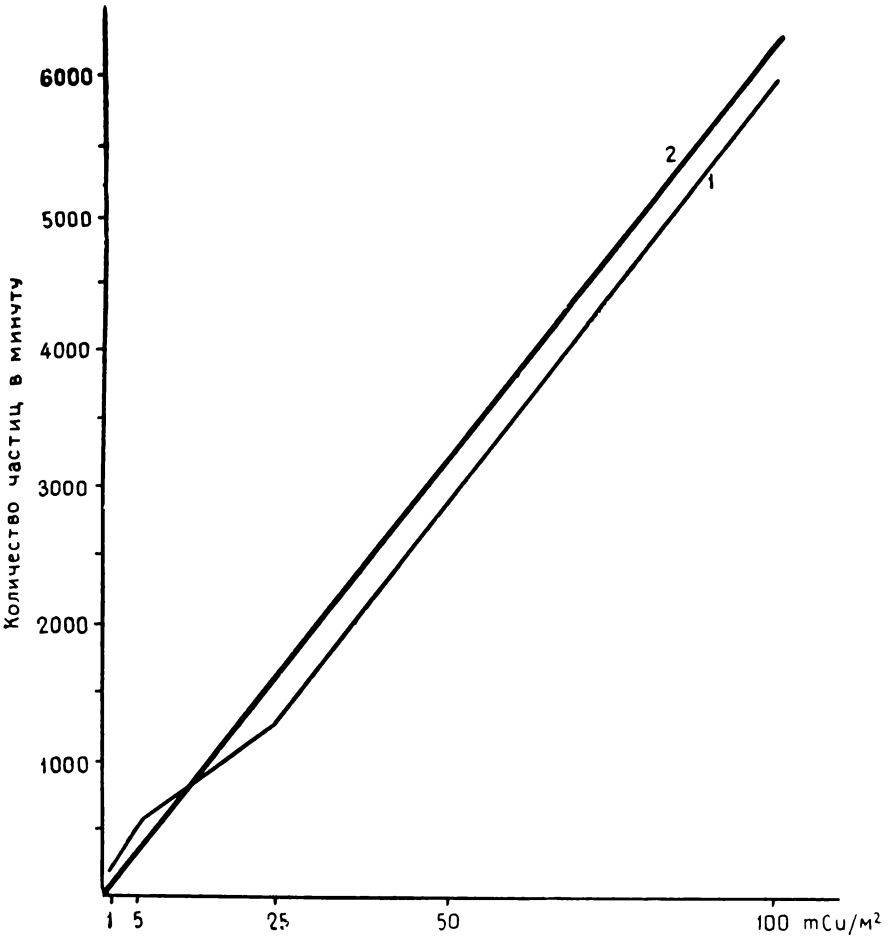

Рис. 9. Средние концентрации радиоактивности в надземной массе всех видов растений на 1 г сухого веса (*кривая 1*) с пяти радиоактивных грядок по сравнению с ожидаемой прямой пропорциональностью концентраций радиоактивности в растениях и почве (*кривая 2*).

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-

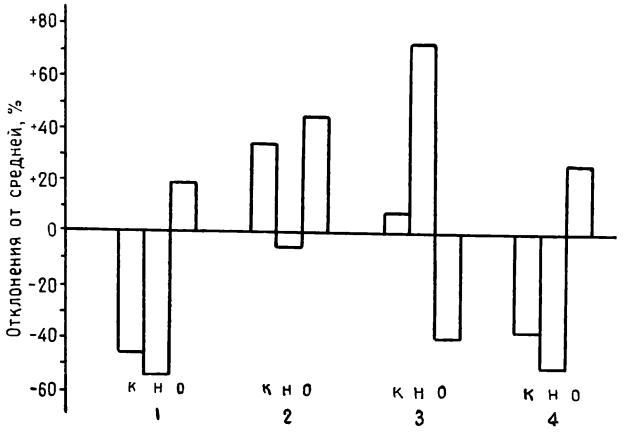

Рис. 10. Отклонения концентраций радиоактивности в корнях (*к*) и надземной массе (*н*), а также их отношение (*о*) у четырех групп растений от соответствующих средних величин по всем видам растений (см. табл. 9).

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

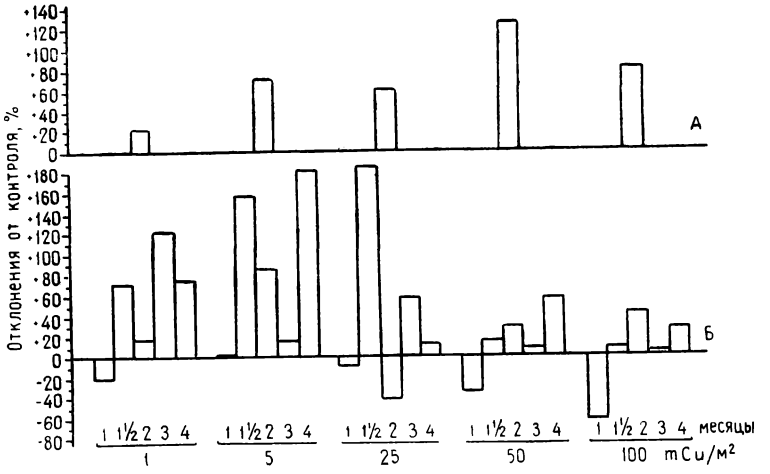

Рис. 11. Отклонения от контроля веса бактериальной массы (*А*) и общего количества бактериальных клеток (*Б*) в почвах с различным содержанием раствора излучателей.

По абсциссе — время после внесения излучателей в почву и концентрации излучателей в почве.

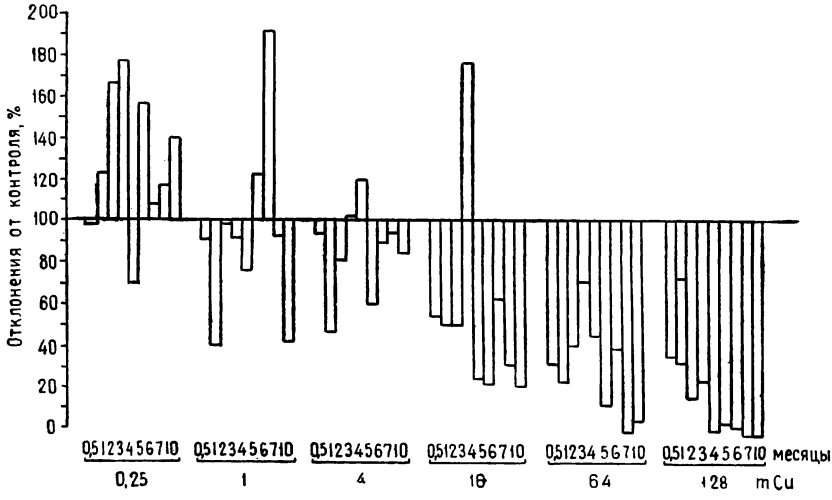

Рис. 12. Отклонения от контроля общего количества бактерий в почвах с различным содержанием излучателей.

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

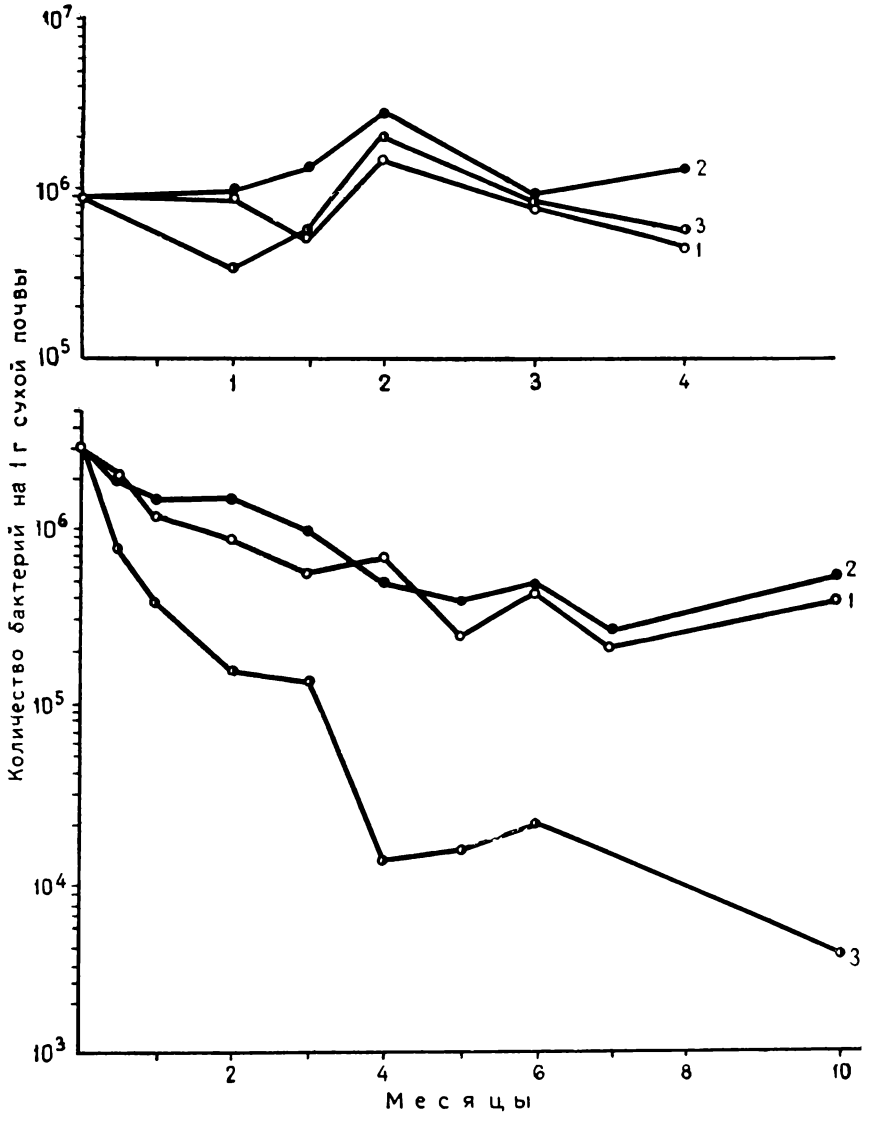

Рис. 13 Изменение во времени общего количества бактерий в почвах с различным содержанием раствора излучателей в открытых грядках *(вверху)* и в замкнутых сосудах *(внизу)*.

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-

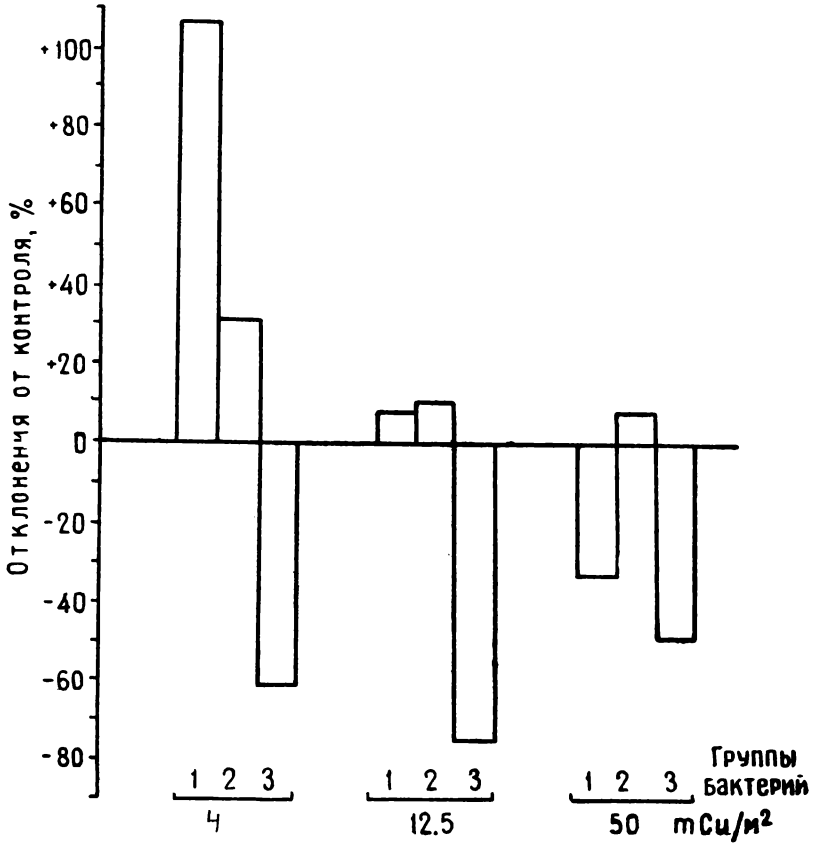

Рис. 14. Отклонения от контроля количества бактерий в почвах с различным содержанием излучателей.

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

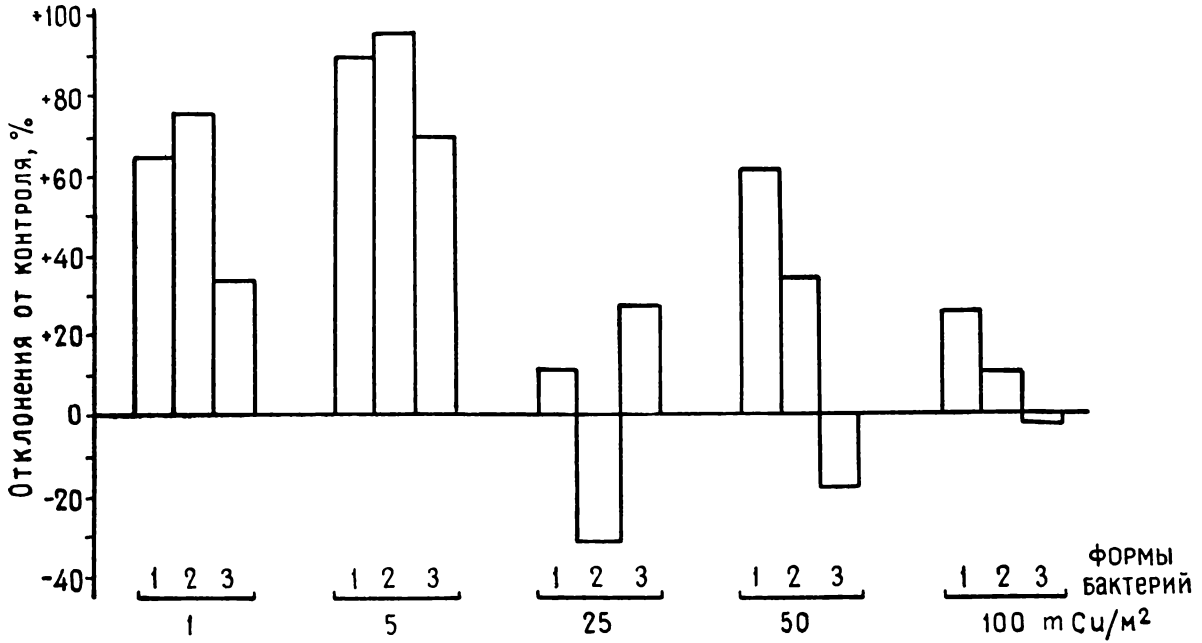

Рис. 15. Отклонения от контроля количества бактерий в почвах с различным содержанием излучателей.

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.

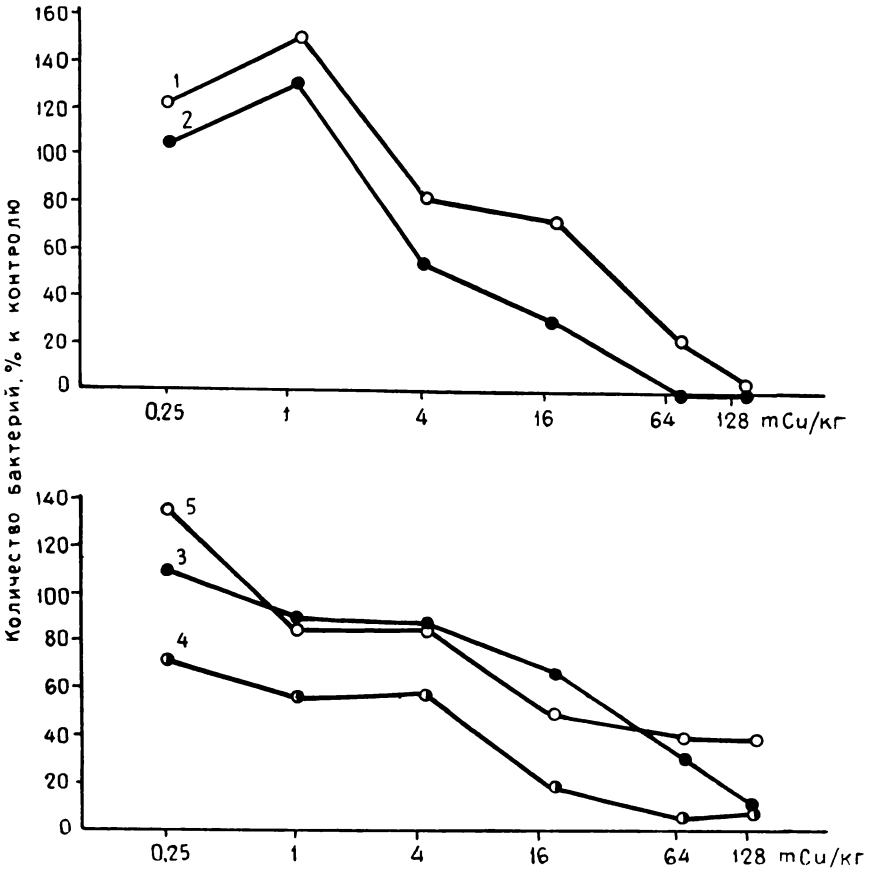

Рис. 16. Изменение количества бактерий различных групп в зависимости от содержания излучателей в почве.

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.

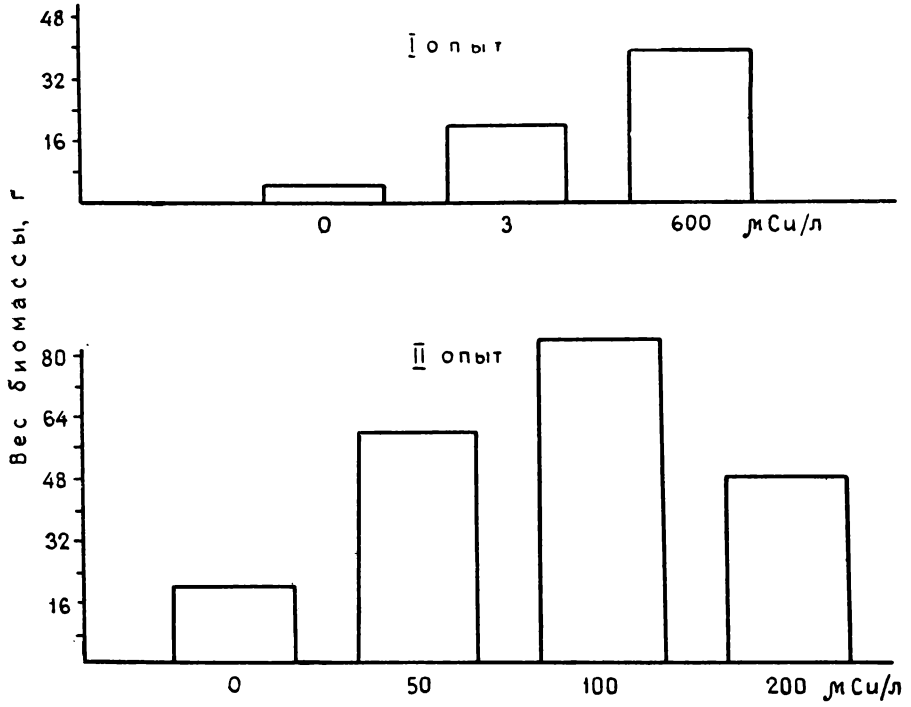

Рис. 17. Влияние различных концентраций излучателей на вес биомассы перифитона в трех вариантах первого и четырех вариантах второго опыта.

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

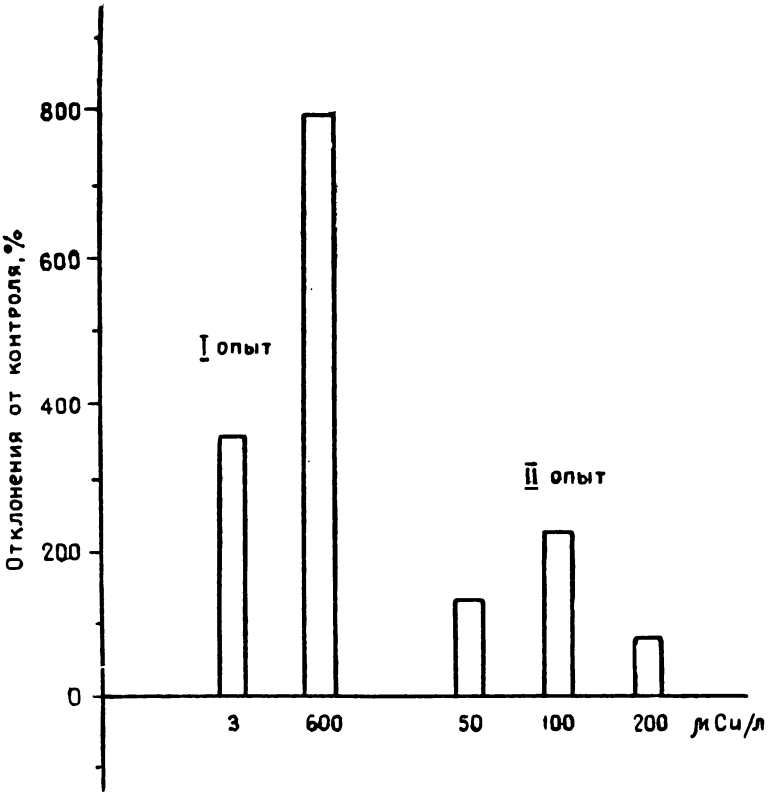

Рис. 18. Отклонения от контроля общей биомассы перифитона.

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.

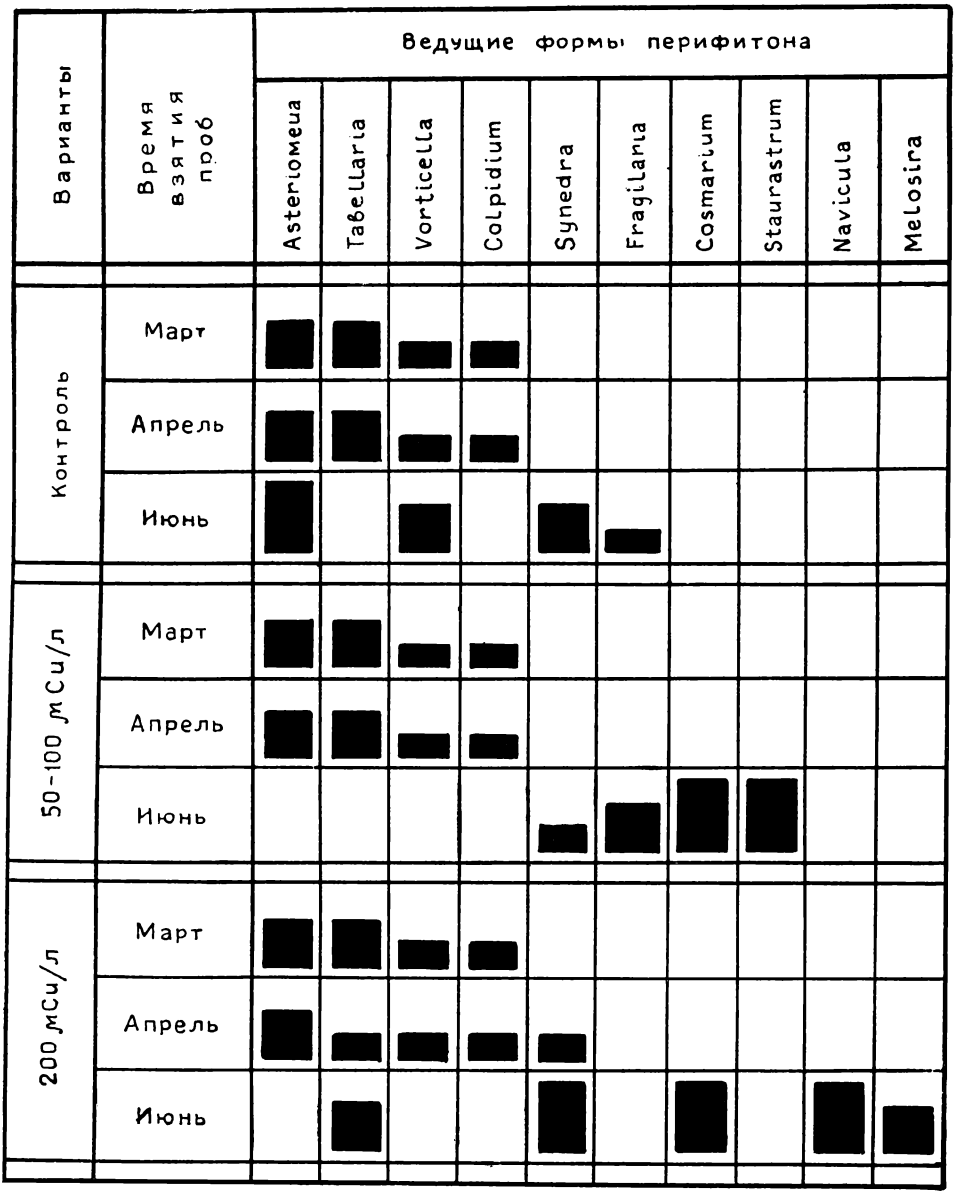

Рис. 19. Смена ведущих форм в биоценозах перифитона.

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

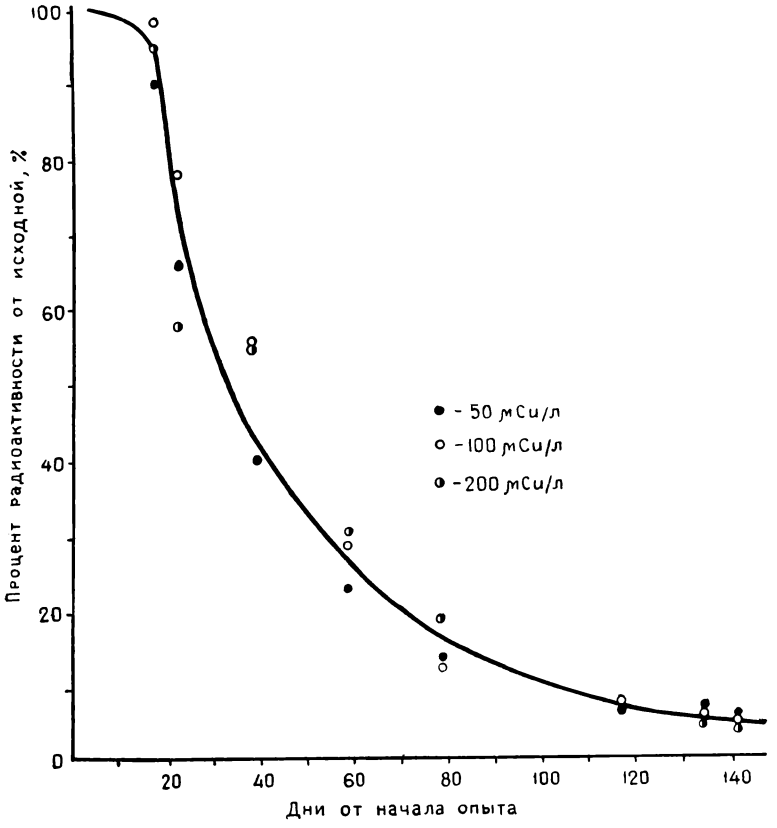

Рис. 20. Кривая падения концентрации излучателей в воде во втором опыте.

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.

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