АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

Вып. 13 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1960

СБОРНИК РАБОТ ЛАБОРАТОРИИ БИОФИЗИКИ

III

СВЕРДЛОВСК

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

Вып. 13 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1960

СБОРНИК РАБОТ ЛАБОРАТОРИИ БИОФИЗИКИ

III

СВЕРДЛОВСК

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

С. С. Шварц (отв. редактор),
Б. П. Колесников, Н. А. Коновалов,
Н. В. Тимофеев-Ресовский

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий сборник работ лаборатории биофизики Института биологии УФАН имеет целью осветить некоторые из основных направлений работ лаборатории. Он содержит несколько статей, в которых приводятся результаты завершенного первого этапа работ сотрудников лаборатории по проблемам радиостимуляции растений, разработки основ биологической очистки радиоактивно загрязненных сточных вод, некоторых закономерностей поведения инкорпорированных излучателей у млекопитающих и классификации противолучевых средств. Кроме того, в последней статье дается краткий очерк развития радиационной генетики, начало современного направления которой положено 30 лет тому назад. В этот сборник сознательно не включены текущие исследования по частным вопросам.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

Вып. 13 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1960

Н. В. ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ, Н. В. ЛУЧНИК

ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОФИЗИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАДИОСТИМУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ

ВВЕДЕНИЕ

1. Слабые дозы ионизирующих излучений (довольно различные для разных объектов и условий опытов) вызывают не подавление роста или возникновение тех или иных патологических изменений, а так называемую стимуляцию. Она выражается в ускорении роста и дифференцировки, увеличении биомассы, повышении резистентности к повреждающим воздействиям, удлинении продолжительности жизни у животных и повышении урожая семян у растений [1, 4, 36, 40, 41]. Теоретические основы этого явления были уже сформулированы раньше [27, 29]. В нашей лаборатории с 1949 г. ведутся опыты по изучению радиостимуляции на культурных растениях [5—9, 17—24, 27—33], пресноводных организмах [34, 35], бактериях [25,26] и млекопитающих [15]. В данной статье в качестве основного материала для анализа будут взяты опыты с культурными растениями.

2. Необходимо заранее подчеркнуть, что развиваемая ниже «токсикологическая гипотеза» радиостимуляции применима, конечно, лишь в известных «разумных» пределах доз. В опытах нашей лаборатории, в лабораториях Л. П. Бреславец [1,2], К. Сакса [K. Sax, 40] и ряде других речь идет о стимулирующем действии доз, измеряемых десятками и сотнями рентген. Особого рассмотрения требует вопрос о возможности приложения этой гипотезы к существующим в литературе указаниям о стимуляции, якобы имеющей место и под влиянием меньших (на несколько порядков величин) доз ионизирующих излучений.

3. Основные результаты, полученные в нашей лаборатории, сводятся к следующему. В ряде лабораторных и полевых опытов на полутора десятках видов культурных растений установлено, что слабые дозы рентгеновских, бета- и гамма-лучей (варьирующие для разных культур и условий опытов в пределах от десятков до нескольких тысяч рентген) ускоряют рост и увеличивают общую биомассу и урожай семян. При дальнейшем повышении доз стимуляция переходит в прогрессирующее с дозой поражение растений, заканчивающееся летальным эффектом. Радиостимуляция наблюдается как при облучении сухих и набухших семян извне, так и при замачивании их в растворах и при внесении излучателей в почву или питательную среду. Наибольшая стимуляция наблюдалась при длительном (в течение суток) замачивании семян в растворе неразделенной смеси продуктов деления урана, излучение которой состоит преимущественно из до-

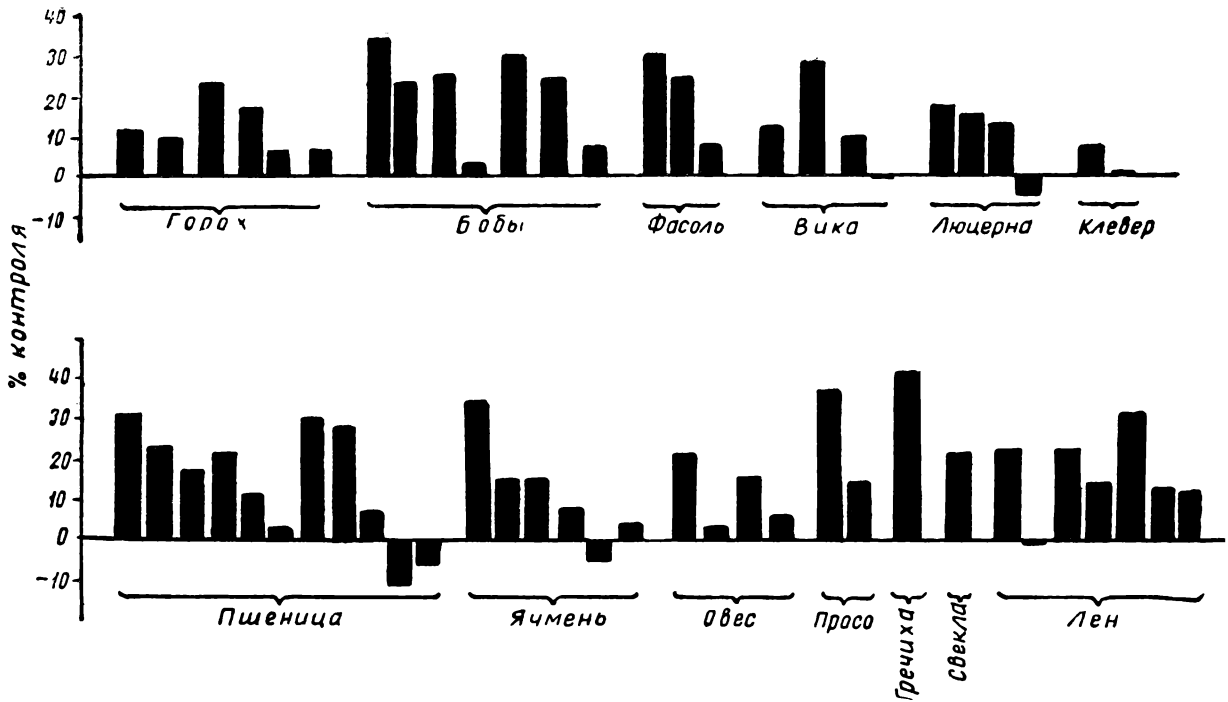

Рис. 1. Результаты полевых опытов. В пределах одной культуры опыты разделены большими, а варианты одного опыта меньшими интервалами.

вольно жестких бета-лучей. В качестве примера на рис. 1 изображены результаты полевых опытов на 13 видах культурных растений. Кроме того, в течение четырех лет проводились производственные посевы с 10 видами на общей площади 300 *га*, давшие сходные результаты.

4. Следует отметить, что в опытах обращалось особое внимание на выяснение условий, влияющих на проявление радиостимуляции. Весьма ин-

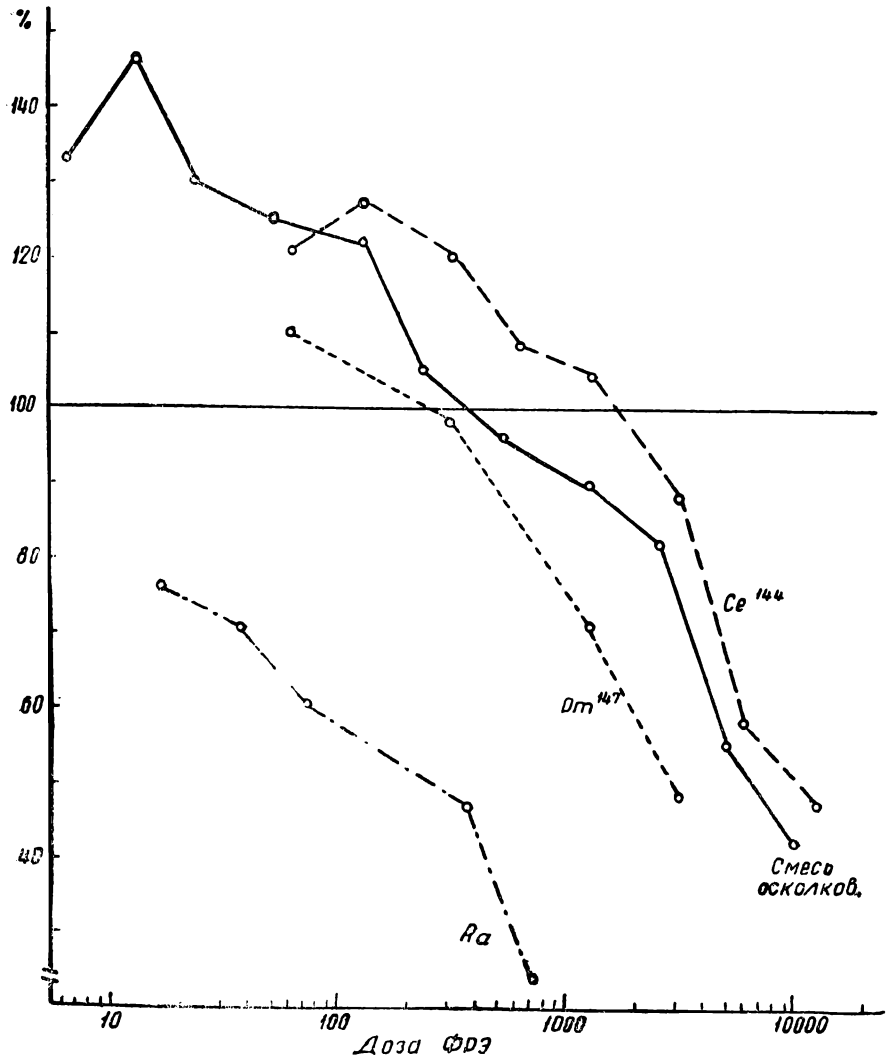

Рис. 2. Влияние на горох разных излучателей в зависимости от физической дозы. Приведены средние значения по учтенным признакам (вес корней, стеблей и листьев) в процентах контроля.

тересным и важным оказался тот факт, что альфа-лучи, будучи применены в тех же дозах и условиях, что и другие типы излучений, не вызывают стимуляции растений, а угнетающее действие их с повышением дозы сказывается гораздо сильнее. Этот факт скорее всего можно объяснить влиянием линейной плотности ионизации. Поэтому были поставлены специальные опыты с замачиванием семян гороха в растворах изотопов редкоземельных

элементов, обладающих бета-излучением разной жесткости. Результаты этих опытов, изображенные на рис. 2, показывают, что жесткое бета-излучение Ce^{144} вызывает примерно такой же эффект, как и смесь осколков урана, а мягкие бета-лучи Pm^{147} — промежуточный между альфа-излучением (Ra) и жестким бета-излучением.

Таблица 1

Влияние гамма-лучей на урожай семян гороха при облучении семян на разных стадиях 24-часового замачивания

Продолжительность облучения и стадии замачивания	Урожай, % контроля	
	150 г	250 г
Контроль	100	100
24 часа в течение всего замачивания	150	122
6 часов в начале замачивания	131	101
6 часов в конце замачивания	139	116
0,5 часа в начале замачивания	123	102
0,5 часа в конце замачивания	136	113

5. Эффект сильно зависит от мощности дозы и стадии замачивания семян, на которой происходит воздействие. Многочисленные опыты показали, что при прочих равных условиях стимуляция сильнее выражена при продолжительном облучении, чем при коротком, и чаще проявляется при воздействии на набухшие семена, чем на сухие или проросшие. Для иллюстрации этих закономерностей приведем в табл. 1 только результаты одной группы опытов, в которых варьировались оба фактора.

1. ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

6. Приведенные выше результаты довольно трудно интерпретировать теоретически, так как рост растений, а тем более урожай, являются вторичным следствием других, более непосредственных эффектов облучения. Поэтому в наших опытах особенное внимание уделялось цитологическому изучению тканей растений в разные сроки после облучения [9—14, 16]. Уже детальный анализ результатов основных опытов дает основание думать, что в основе ускорения роста лежит стимуляция клеточного деления, так как у стимулированных растений сухой вес повышен по сравнению с контролем. Это говорит об уменьшении средней величины клеток и о соответственном увеличении их числа. Непосредственный биометрический анализ, проведенный С. Р. Царапкиным (неопубликованные данные), показал, что

Таблица 2

Результаты вариационно-статистического анализа размеров клеток гороха (по С. Р. Царапкину, неопубликованные данные)

Вариант опыта	Длина клеток, усл. ед.	Разница
Клетки устьиц листа		
Контроль	1,148±0,006	—
Стимуляция	1,027±0,006	—0,12±0,008
Подавление	1,289±0,008	+0,14±0,010
Клетки субкутикулярного слоя стебля		
Контроль	3,964±0,06	—
Стимуляция	2,824±0,04	—1,140±0,07
Подавление	4,620±0,05	+0,656±0,08

у стимулированных растений средний размер клеток реально понижен, а у подавленных несколько повышен по сравнению с контролем. Результаты этих опытов приведены в табл. 2. Сходные результаты были получены и на бактериальных культурах [25, 26].

7. Цитологическое исследование показало, что процент делящихся клеток в корневой меристеме значительно повышается после замачивания

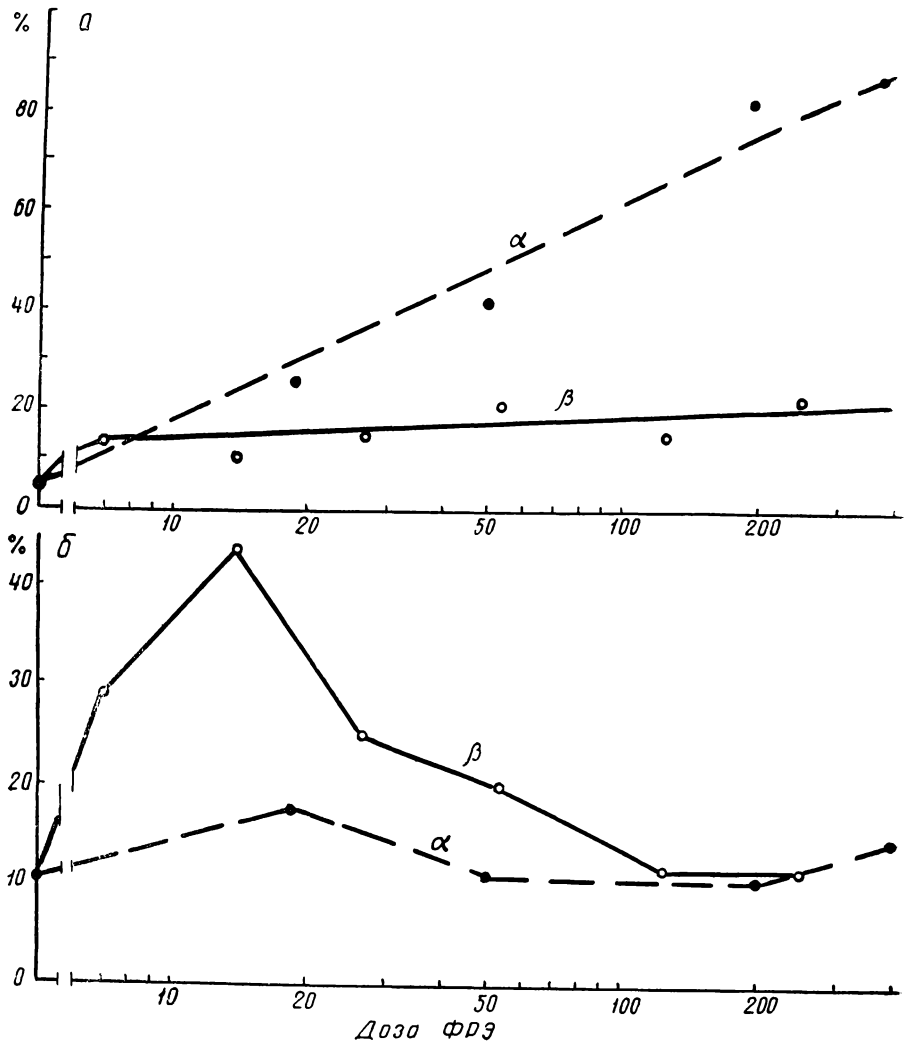

Рис. 3. Зависимость митотической активности (*а*) и числа ненормальных митозов (*б*) от дозы α- и β-излучателей.

семян в слабых концентрациях раствора осколков урана, в то время как процент клеток с хромосомными перестройками мало отличается от контроля. Аналогичные опыты с растворами альфа-излучателей дали совершенно иную картину: митотическая активность не отличалась существенно от контроля, а процент ненормальных митозов значительно быстрее возрастал с дозой (рис. 3). Сравнение этих результатов с данными по действию излучателей на рост растений показало, что между стимуляцией роста и митоти-

ческой активностью, с одной стороны, и подавлением роста и числом ненормальных клеточных делений, с другой, имеется хорошо выраженная корреляция [12—14, 16].

8. Специальными опытами, результаты которых изображены на рис. 4, было выяснено, что в этих условиях повышение митотической активности не ограничено кратковременной волной, следующей за ее подавлением,

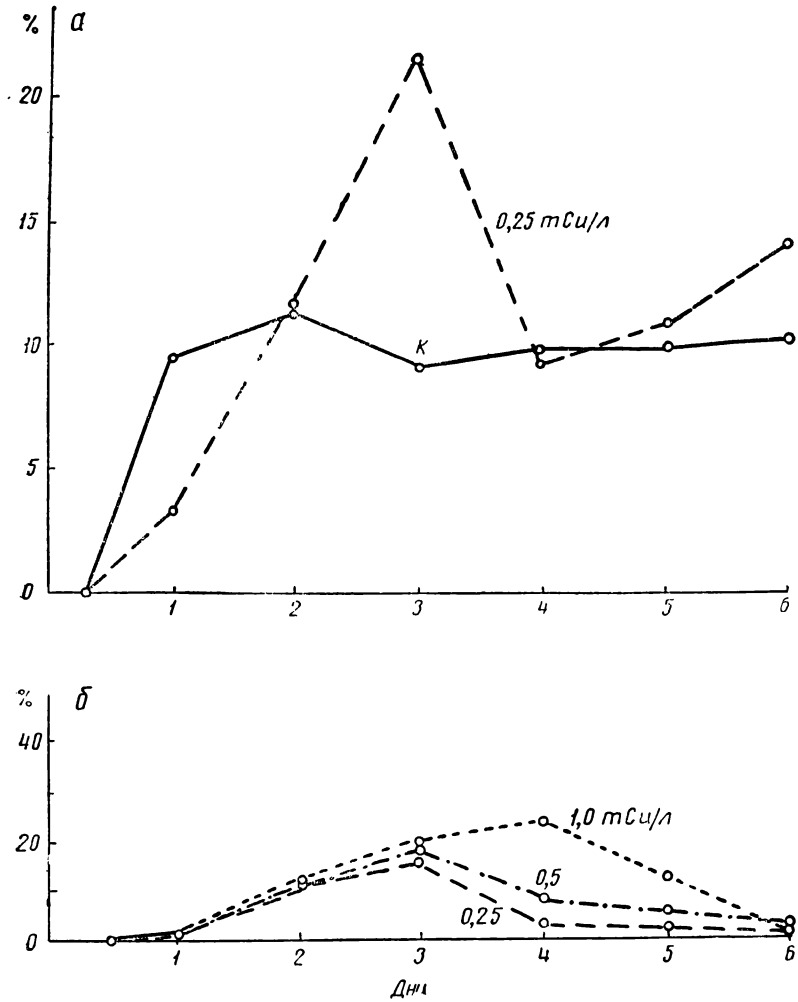

Рис. 4. Изменение митотической активности (*а*) и ненормальных митозов (*б*) через разное время после замачивания семян гороха в растворе смеси осколков.

К — контроль.

и начинается раньше гибели клеток (которая имеет место и при слабых дозах). Из этого следует, что стимуляция митоза не является компенсаторной и происходит не в результате действия некрогормонов, образующихся при гибели клеток. Поэтому здесь происходит истинная стимуляция митоза, являющаяся довольно непосредственным следствием облучения.

9. Понять механизм ускорения клеточного деления помогает следующее обстоятельство. В тканях стимулированных растений наблюдается значительное число клеток с симметричной двуядерностью. По-

скольку подобные клетки почти отсутствуют в контроле и при действии угнетающих доз, то нужно считать, что они обязаны своим появлением не повреждению, а стимуляции, так как эффект с увеличением дозы не растет непрерывно, а имеет оптимум. В таком случае их образование можно объяснить только тем, что формирование клеточных перегородок отстает от ускоренного деления ядер. Так же должны быть истолкованы и упомянутые выше данные об уменьшении величины клеток у стимулированных растений. Так как прирост биомассы определяется в первую очередь скоростью белкового синтеза, то это значит, что и белковый синтез несколько отстает от ускоренного деления ядер, величина которых при стимуляции не только не уменьшена, но в среднем даже несколько увеличена. Таким образом, следует считать, что первичным здесь является ускорение деления ядер.

10. Исследование соотношения разных митотических фаз (табл. 3) приводит также к интересному выводу. Оказывается, что повышение митотической активности происходит в основном за счет повышения числа профаз. Это, как и появление двуядерных клеток, нельзя объяснить подавлением какого-либо процесса, так как этот эффект не возрастает с дозой. Поэтому повышение числа профаз связано не с блокированием перехода от профазы к метафазе, а с ускорением перехода от интерфазы к профазе. Следовательно, ускорение деления ядер осуществляется за счет какого-то явления, происходящего в интерфазе. Естественнее всего считать, что причиной ускоренного деления ядер является ускорение синтеза дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК), который, как известно, осуществляется именно в интерфазе.

Таблица 3

Влияние разных концентраций раствора осколков на соотношение разных фаз деления в меристеме гороха, %

Концентрация, *милликюри/л*	Профазы	Метафазы	Анафазы	Телофазы	Интерфазы
Контроль	6,7	2,0	0,9	1,0	89,4
0,25	23,9	2,7	1,3	1,5	70,6
0,5	39,6	2,4	0,9	0,7	56,4
1,0	20,1	2,6	0,9	0,7	75,7
2,0	14,4	3,0	1,5	1,0	80,1
5,0	4,9	3,5	1,3	1,9	88,4
10,0	5,6	2,8	1,3	1,9	88,4

11. Таким образом, результаты цитологического анализа позволяют заключить следующее. Подавление роста растений связано в значительной мере с гибелью клеток — в основном за счет хромосомных разрывов и некоторых типов хромосомных аберраций. Одной из основных причин активации роста и развития растений при действии малых доз облучения является стимуляция клеточного деления. В основе ее лежит ускорение деления ядер, связанное, вероятно, с ускорением синтеза ДНК.

2. БИОФИЗИЧЕСКАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ

12. При биофизическом анализе радиостимуляции нужно исходить в первую очередь из трех экспериментальных фактов.

а) Действие излучений на рост растений не является единым процессом. Оно складывается уже на клеточном уровне, по крайней мере, из изменений двух типов: генетических (из которых при примененных дозах наиболее существенны хромосомные аберрации) и физиологических (из них для нас особенно важно действие на скорость митоза).

б) Радиостимуляционный эффект находится в обратной зависимости от линейной плотности ионизации: густо ионизирующие альфа-частицы его вообще не вызывают, среди бета-частиц наиболее эффективны частицы высокой энергии, из электромагнитных квантов — коротковолновые.

в) В опытах проявляется обратный фактор времени: стимуляция при прочих равных условиях резче выражена при продолжительном облучении.

13. Начнем с анализа влияния линейной плотности ионизации. С макрогеометрической точки зрения действие всех ионизирующих излучений на вещество одинаково и сводится к ионизации и возбуждению атомов в облученном веществе. Однако микрогеометрическая картина оказывается резко различной. На рис. 5 схематически изображен участок меристематической ткани гороха, подвергнутой действию альфа-частиц дозой 5 фрэ с энергией 5 *MeV* и бета-частиц дозой 0,33 фрэ с энергией 1 *MeV*, что соответствует средней энергии продуктов деления урана. На схеме видно, что в то время как при облучении альфа-частицами в большинстве клеток не произошло ионизаций, при облучении бета-частицами вся ткань прони-

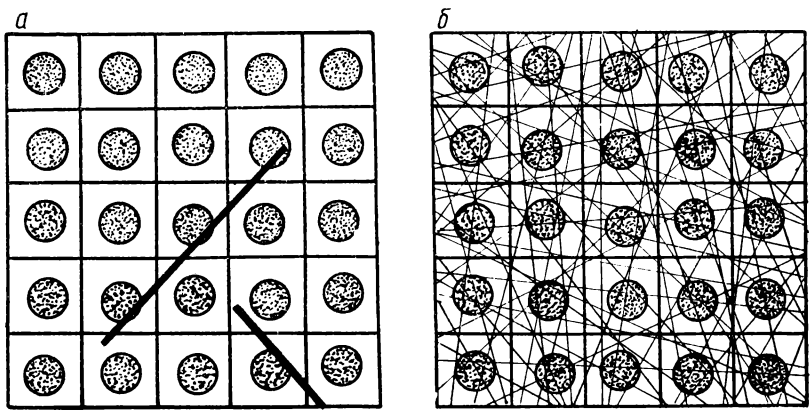

Рис. 5. Схематическое изображение микрогеометрического распределения ионизаций на меристематической ткани гороха.
а — облучение α-частицами радия, дозой 5 фрэ; *б* — действие β-излучения продуктов деления урана (доза 0,33 фрэ).

зана сетью ионизирующих треков даже при уменьшении дозы в 15 раз. Линейная плотность ионизации также очень различна: альфа-частицы создают около 4000 ионизаций на 1 микрон пути, тогда как бета-частицы с энергией 1 *MeV* всего около шести. Следует особенно отметить степень равномерности ионизаций. Их густота у альфа-частиц изменяется незначительно — от 1300 на 1 микрон в начале пути до 5 200 в конце; у бета-частиц, наоборот, разница очень велика и число ионизаций изменяется от 2 до 1 700 на 1 микрон, так что в самом конце пути создается примерно такая же густота ионизации, как при проходе альфа-частицы [16].

14. Из этих сопоставлений ясно, что в тех случаях, когда для вызывания эффекта нужно оставить большую энергию в малом участке пространства, например в сечении хромосомы, альфа-частицы должны быть более эффективны, так как большинство проходов бета-частицы оставляют небольшую энергию. Только «на излете» бета-частица производит много ионизаций.

Наоборот, если для осуществления какого-либо эффекта нужна некоторая оптимальная энергия, то бета-частицы должны оказывать больший эффект. И действительно, если речь идет не о слишком мелких участках клетки (порядка микрона и выше), то уже при небольших дозах бета-лу-

чей статистическая природа их абсорбции будет мало сказываться. Все участки получат примерно одинаковую дозу, возрастающую с повышением общей интегральной. При действии же небольших доз альфа-частиц участки бывают облучены очень неравномерно, причем это сказывается уже на уровне клетки. Наглядное подтверждение этому было получено в наших цитологических опытах [15]. С повышением дозы альфа-излучений растет число клеток с хромосомными разрывами, но число разрывов на пораженную клетку не изменяется, тогда как в опытах с бета-лучами вместе с увеличением дозы возрастает (хотя и значительно медленнее) не только число пораженных клеток, но и количество разрывов на каждую из них.

15. Что касается угнетения роста растений под действием альфа-излучателей и высоких концентраций бета-излучателей, то его механизм в значительной степени выяснен уже раньше. Было известно, что подавление роста связано главным образом с гибелью клеток [38], а последняя в свою очередь связана с хромосомными разрывами [39]. Известно также, что для хромосомного разрыва необходима энергия больше десятка ионизаций. Поэтому факт большого угнетающего действия альфа-частиц объясняется особенностями микрогеометрического распределения ионизаций и находится в полном соответствии с существующими биофизическими фактами и теориями [37, 39, 42].

16. Биофизический анализ явления радиостимуляции при замачивании семян в растворах бета-излучателей облегчен тем, что стимуляция митотической активности и роста наблюдается при действии таких концентраций, при которых процент хромосомных аберраций почти не повышается благодаря аномальной реакции при малых дозах [11]. Поэтому кривую зависимости митотической активности от дозы можно рассматривать как простую кривую, а не как результирующую двух эффектов.

Нужно заметить, что радиостимуляция наблюдается и при воздействии на семена извне относительно высокими дозами облучения, вызывающими довольно большое число хромосомных аберраций. В этих случаях, несомненно, происходит взаимодействие двух эффектов. Наличие максимума на кривой эффекта дозы показывает, что для стимуляции митоза нужна какая-то оптимальная энергия, превышение которой этого эффекта уже не вызывает. Цитологический анализ показал, что стимуляция клеточного деления осуществляется во время синтеза ДНК в интерфазе. К тому же выводу приводит и биофизический анализ. Проявление при стимуляции обратного фактора времени может быть объяснено таким образом, что клетки не всегда одинаково восприимчивы к стимулирующему действию лучей. При кратковременном облучении только немногие облучаются в особенно чувствительной стадии; при длительном же все или почти все проходят эту стадию во время облучения. Вероятно, именно этим объясняется тот факт, что при воздействии извне на сухие семена стимуляция выражена значительно слабее, для ее проявления требуются значительно более высокие дозы и фактор времени отсутствует. Интересно, что в некоторых случаях явление обратного фактора времени объясняется особенностями действия излучений на обмен нуклеиновых кислот [10]. Это подводит, с другой стороны, к тому же выводу, а именно: один из первичных процессов при радиостимуляции — влияние лучей на обмен нуклеиновых кислот.

17. Как уже было сказано, биофизическое рассмотрение формы кривой эффекта дозы для митотической активности говорит о том, что для ускорения митоза нужна какая-то оптимальная энергия. Так как наиболее эффективны излучения с малой линейной плотностью ионизации, можно предполагать, что для осуществления этой реакции нужна не большая энергия, сконцентрированная в ограниченном участке пространства, а суммарная энергия отдельных небольших «пакетов энергии».

18. Имеющиеся факты не противоречат «токсикологической гипотезе» радиостимуляции [27, 29], согласно которой в облученной клетке в очень слабых концентрациях возникают продукты денатурации белка и «чужеродные» молекулы — в результате как первичных радиационно-химических эффектов, так, возможно, и первично индуцированных цепных реакций. При этом, как известно, может повышаться протеолитическая и вообще ферментативная активность клетки. Вместе с тем, не исключена возможность того, что облучение действует более специфически на какие-либо внутриклеточные органоиды, например, на ядрышко. Выяснение конкретной природы этих первичных процессов представляет собой дальнейший этап изучения механизма радиостимуляции. А пока можно с достаточной определенностью считать, что одна из основных причин радиостимуляции высших растений — повышение митотической активности. В последнем явлении первичным является ускорение деления клеточных ядер, в основе которого лежит активация синтеза ДНК. Описанный процесс редко выступает в таком чистом виде, как при длительном замачивании семян в растворах жестких бета-излучателей. Часто уже при «стимулирующих» дозах играют существенную роль и цитогенетические эффекты, так что общее влияние облучения на рост организма складывается из двух разных и противоположно направленных процессов.

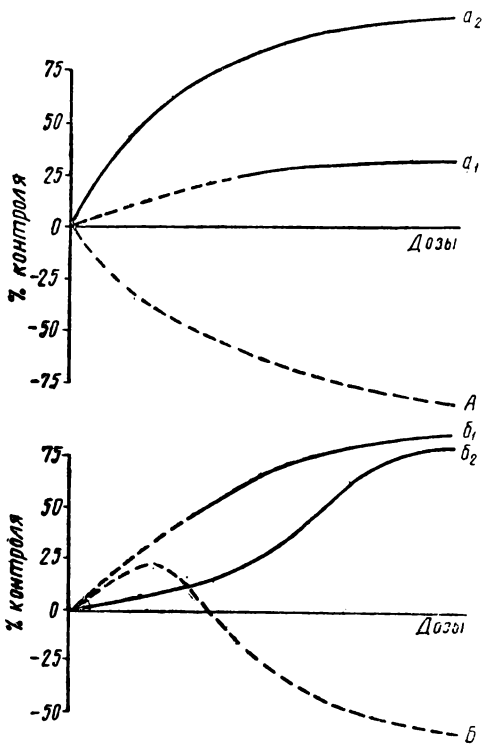

Рис. 6. Схематическое изображение биофизической интерпретации опытов с α- и β-излучателями.

19. В тех случаях, когда уже при малых дозах имеет место заметное цитологическое поражение клеток, например, при действии альфа-частиц или при облучении семян извне рентгеновскими лучами,— должна наблюдаться картина, схематически представленная на рис. 6. Кривые a_1, a_2 и A на этом рисунке изображают эффект действия альфа-частиц: a_1 — общий фотохимический эффект, медленно возрастающий с увеличением дозы; a_2 — быстро возрастающие с дозой необратимые цитогенетические повреждения; A — общая кривая, результирующая кривые a_1 и a_2. Пунктирная начальная часть кривой a_1 обозначает начальный общий фотохимический эффект, при котором концентрация продуктов распада еще очень низка и вызывает стимуляцию митоза. Общая результирующая кривая A характеризует возрастающее с дозой угнетение растений и лежит под нулевой чертой, так как связанная с угнетением кривая a_2 на всем протяжении лежит выше кривой a_1. Действие излучений, вызывающих при тех же дозах меньше вредных цитогенетических эффектов, изображено в виде кривых $б_1$, $б_2$ и $Б$,

имеющих, соответственно, то же значение, что кривые a_1, a_2 и A. В этом случае начальная часть кривой $б_1$ лежит выше соответствующего отрезка кривой $б_2$ и поэтому общая результирующая кривая $Б$ дает при малых дозах стимуляцию, которая только при более высоких переходит в угнетение. Приведенные выше экспериментальные данные по цитологическому действию альфа-излучателей действительно дают картину, очень сходную с изображенной на этой схеме. Что же касается опытов с бета-частицами, то они представляют собой крайнее выражение случая Б: при дозах облучения, стимулирующих митоз, степень цитогенетического повреждения невелика и является почти постоянной величиной. При воздействии на сухие семена и при излучениях средней жесткости должна наблюдаться промежуточная картина, сходная с изображенной в нижней части рис. 6.

20. В заключение следует сделать еще два замечания общего характера.

Во-первых, существование феномена радиостимуляции вовсе не говорит о необходимости ионизирующих излучений для нормального существования живых организмов. Предположения такого рода не имеют реальной почвы, и их неосновательность была недавно особенно ясно показана А. П. Виноградовым [3].

Во-вторых, до сих пор еще существуют противники радиостимуляции, не признающие самого ее факта. Возражения обычно идут по одному из трех направлений: или самый эффект объясняют химическим действием радиоактивных веществ или сопутствующих примесей, или, установив в точных опытах отсутствие стимуляции, считают это основанием вообще отрицать ее возможность, или, наконец, исходят из предвзятого мнения об ионизирующей радиации как об агенте, вызывающем только разрушающее действие.

По этому поводу нужно сказать, что радиостимуляция наблюдается не только при контакте с радиоизотопами, но и при облучении извне [2, 23]. Далее, проявление ее зависит не только от дозы, как это следует из правила Арндта-Шульце, но и от ряда других факторов. Так, в совершенно одинаковых условиях альфа-частицы в отличие от бета-излучений стимуляции обычно не вызывают. Поэтому стимуляции при любых условиях опыта и нельзя ожидать. Наконец, многим радиобиологам трудно согласиться с фактом радиостимуляции и потому, что в большинстве теорий биологического действия излучений для нее как будто нет места, а сами авторы работ по радиостимуляции редко дают теоретическое объяснение полученным ими результатам. Именно поэтому мы в настоящем сообщении старались обратить главное внимание не на самый факт радиостимуляции, а на возможность его теоретического объяснения, причем старались показать, что явление это не только не противоречит основным положениям биофизики, но получает наиболее ясную интерпретацию именно благодаря биофизическому анализу.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бреславец Л. П. Растение и лучи Рентгена. М., Изд-во АН СССР, 1946.

2. Бреславец Л. П., Березина Н. М., Щибря Г. И., Романчикова М. Л. Действие ионизирующих излучений на рост и развитие некоторых сельскохозяйственных растений. «Биофизика», 1956, **1**, 628.

3. Виноградов А. П. Биологическая роль радиоактивного изотопа K^{40}. ДАН СССР, 1956, **110**, 375.

4. Жежель Н. Г. Влияние естественных радиоактивных веществ на урожайность сельскохозяйственных растений. Сессия АН СССР по мирн. использ. атомн. энергии, отдел. бионаук. М. Изд-во АН СССР, 1955, 149.

5. Куликов Н. В. Действие осколков урана на биомассу и структуру экспериментального фитоценоза. Бот. журн., 1957, **42**, 377.

6. Куликов Н. В. Работы по экспериментальной биогеоценологии. II. Влияние замачивания семян в смеси бета-излучателей на биомассу и структуру экспериментального фитоценоза. Сб. раб. лаб. биофизики, № 1, Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 9, Свердловск, 1957, 252.

7. Куликов Н. В. Повышение урожая некоторых овощных культур с помощью слабых доз ионизирующих излучений. Бюлл. Ур. отдел. МОИП, вып. 1, 67, 1958.

8. Куликов Н. В. Действие предпосевного облучения семян гамма-лучами Co^{60} на развитие и урожай томатов. Бюлл. Ур. отдел. МОИП, вып. 1, 79, 1958.

9. Лучник Н. В. Цитологический анализ действия больших и малых доз ионизирующих излучений на растения. Тезисы Всес. конф. мед. радиологии, гигиеническая секция. М., Медгиз, 1956, 22.

10. Лучник Н. В. О влиянии фракционирования и мощности дозы на цитологический эффект облучения. «Биофизика», 1956, 1, 633.

11. Лучник Н. В. Об аномальной реакции при малых дозах облучения. «Биофизика», 1957, 2, 86.

12. Лучник Н. В. Лучевые поражения и воздействия на них. VI. Действие дрожжевых экстрактов на смертность облученных мышей и на проростки гороха. Сб. раб. лаб. биофизики, № 2. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, в печати.

13. Лучник Н. В. Проблема радиостимуляции растений. V. Цитологический анализ явления радиостимуляции. Сб. работ. лаб. биофизики, № 2, Труды Ин-та биологии УФАН СССР, в печати.

14. Лучник Н. В. Влияние слабых доз облучения на митоз у гороха. Бюлл. Ур. отдел. МОИП, 1, вып. 1, 1958.

15. Лучник Н. В., Куликова В. Г. Влияние предварительного облучения мышей на их последующую радиоактивность. ДАН СССР, 1956, 110, 982.

16. Лучник Н. В., Тимофеева-Ресовская Е. А. Лучевые поражения и воздействие на них. V. Влияние цистеина и других веществ, содержащих серу на смертность мышей и на проростки гороха. Сб. раб. лаб. биофизики, № 2, Труды Ин-та биологии УФАН СССР, в печати.

17. Макаров Н. М. Проблема радиостимуляции растений. II. Опыты с кормовыми травами. Сб. раб. лаб. биофизики, № 2, Труды Ин-та биологии УФАН СССР, в печати.

18. Порядкова Н. А. Сообщение по проблеме радиостимуляции растений. «Биофизика», 1956, 1, 498.

19. Порядкова Н. А. Методика и результаты некоторых опытов по радиостимуляции растений. «Биофизика», 1956, 1, 597.

20. Порядкова Н. А. Проблема радиостимуляции растений. IV. Опыты с сахарной свеклой. Сб. раб. лаб. биофизики, № 2, Труды Ин-та биологии УФАН СССР, в печати.

21. Порядкова Н. А. Действие ионизирующих излучений на рост и урожай гороха. Бюлл. Ур. отдел. МОИП, вып. 1, 51, 1958.

22. Порядкова Н. А., Макаров Н. М., Преображенская Е. И. Опыты по радиостимуляции растений. Тезисы Всес. конф. мед. радиологии, гигиеническая секция. М., Медгиз, 1956, 28.

23. Порядкова Н. А., Тимофеев-Ресовский Н. В., Лучник Н. В. Проблема радиостимуляции растений. VI. Влияние внешнего облучения рентгеновскими и гамма-лучами на горох и пшеницу. Сб. раб. лаб. биофизики, № 2, Труды Ин-та биологии УФАН СССР, в печати.

24. Преображенская Е. И. Проблема радиостимуляции растений. III. Опыты со льном. Сб. раб. лаб. биофизики № 2, Труды Ин-та биологии УФАН СССР, в печати.

25. Сокурова Е. Н. Действие различных типов ионизирующих излучений на азотофиксирующие бактерии и микрофлору почвы. Автореферат диссертации. Ин-т микробиологии АН СССР, М., 1956.

26. Сокурова Е. Н. О некоторых закономерностях действия ионизирующих излучений на микроорганизмы. Изв. АН СССР, серия биол., 1956, № 6, 35.

27. Тимофеев-Ресовский Н. В. Биофизическая интерпретация действия слабых доз ионизирующих излучений на живые организмы. Тезисы Всес. конф. мед. радиологии, Секция экспер. радиол. М., Медгиз, 1956, 25.

28. Тимофеев-Ресовский Н. В. Совещание по проблеме радиостимуляции растений. Бот. журн., 1956, 41, 933.

29. Тимофеев-Ресовский Н. В. Биофизическая интерпретация явлений радиостимуляции растений, «Биофизика», 1956, 1, 616.

30. Тимофеев-Ресовский Н. В. Применение излучений и излучателей в экспериментальной биогеоценологии. Бот. журн., 1957, 42, 161.

31. Тимофеев-Ресовский Н. В., Порядкова Н. А. О радиостимуляции растений. Бот. журн., 1956, 41, 1620.

32. Тимофеев-Ресовский Н. В., Лучник Н. В. Радиостимуляция растений и ее возможная теоретическая интерпретация. Тезисы докл. Всес. научно-технич. конф. по применению изотопов и излучений. М., Изд-во АН СССР, 1957, 53.
33. Тимофеев-Ресовский Н. В., Порядкова Н А., Макаров Н. М., Преображенская Е. И. Проблема радиостимуляции растений. 1. О действии слабых доз ионизирующих излучений на растения. Сб. раб. лаб. биофизики, № 1. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 9, Свердловск, 1957, 129.
34. Тимофеев-Ресовский Н. В., Порядкова Н. А., Сокурова Е. Н., Тимофеева-Ресовская Е. А. Работы по экспериментальной биогеоценологии. 1. Влияние излучателей на биомассу и структуру наземных, почвенных и пресноводных биоценозов. Сб. раб. лаб. биофизики, № 1. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 9, Свердловск, 1957, 202.
35. Тимофеева-Ресовская Е. А. О скорости подводного обрастания (образования перифитона) в присутствии слабых концентраций излучателей. Бюлл. Ур. отдел. МОИП, вып. 1, 87, 1958.
36. Brunst V. V. The problem of roentgen stimulation. Am. J. Roentgenol., 1952, 68, 281.
37. Buzzati-Traverso A., Cavalli L. Teoria dell'urte e unita biologiche elementari. Milano, Longanesi, 1948.
38. Gray L. H., Sholes M. The effect of ionizing radiations on the broad bean roots. VIII. Growth rate studies and histological analyses. Brit. J. Radiol., 1951, 24, 82, 176, 228, 285, 348.
39. Lea D. E. Actions of radiations on living cells. Cambridge University Press, 1946.
40. Sax K. The effect of ionising radiation on plant growth. Am. J. Bot., 1955, 42, 360.
41. Stoklasa J., Penkava J. Biologie des Radiums und der radioaktiven Elemente. Berlin, Parey, 1932.
42. Timoféeff-Ressovsky N. W., Zimmer K. G. Das Trefferprinzip n der Biologie. Leipzig, Hirzel, 1947.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

Вып. 13 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1960

Н. А. ПОРЯДКОВА, Н. М. МАКАРОВ, Н. В. КУЛИКОВ

ОПЫТЫ ПО РАДИОСТИМУЛЯЦИИ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ

ВВЕДЕНИЕ

Уже в первые годы после открытия ионизирующих излучений стало известно, что они могут оказывать на живые организмы не только повреждающее [21], но и так называемое стимулирующее действие, состоящее в ускорении и интенсификации разнообразных жизненных функций [31]. Здесь нет надобности подробно останавливаться на истории изучения радиостимуляции, так как многочисленная старая литература собрана в книгах Стоклазы и Пенкавы [J. Stoklasa J. Penkava, 33] и Л. П. Бреславец [3], а более новые работы обсуждаются в статьях К. Сакса [K. Sax, 32] и Н. В. Тимофеева-Ресовского, Н. А. Порядковой, Н. М. Макарова и Е. И. Преображенской [26]. Большинство первых исследований были проведены на малом материале и в плохо контролируемых условиях, что справедливо вызывало скептическое отношение к ним. Однако, начиная с середины 30-х годов, а особенно в послевоенное время, появляется ряд исследований, которые не оставляют никакого сомнения в том, что слабые дозы ионизирующих излучений способны ускорять рост и повышать урожай культурных растений [1,2, 4, 7, 28, 32]. Опубликованные данные говорят за то, что радиостимуляция проявляется не только на высших растениях, но и на других самых разнообразных растительных и животных организмах [19, 20, 26, 29]. В настоящее время в опытах по радиостимуляции следует уделять основное внимание уже не установлению самого ее факта, а выяснению целого ряда условий, соблюдение которых обеспечивает ее стойкое проявление. Это поможет более глубокому пониманию механизма радиостимуляции.

В нашей лаборатории опыты по радиостимуляции ведутся с 1949 г. С самого начала они проводились на основе определенных теоретических представлений о первичных механизмах абсорбции ионизирующих излучений в облученном веществе [22, 23, 25, 30]. С целью изучить явления радиостимуляции и дать теоретическую интерпретацию получаемых биологических эффектов, мы в наших опытах использовали различные типы ионизирующих излучений, а именно альфа- и бета-частицы, рентгеновские и гамма-лучи, и разные методы воздействия: замачивание семян перед посевом в течение разного времени в растворах излучателей различных концентраций, внесение последних в почву или другую питательную среду и облучение семян и проростков извне [13, 17].

В настоящей статье будут кратко описаны основные результаты опытов по изучению стимулирующего действия слабых доз ионизирующих излучений на культурные растения и влияния некоторых факторов на проявление радиостимуляции.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Мы пользовались разными методами воздействия ионизирующих излучений на семена. Замачивание семян перед посевом производилось в зависимости от вида растений в течение 6—24 часов в различных концентрациях смеси осколков урана, обладающей в основном жестким бета-излучением, с небольшой примесью гамма-лучей. В некоторых экспериментах применялись также отдельные чистые радиоактивные изотопы. Для облучения семян извне использовали гамма-лучи кобальта и рентгеновские, причем

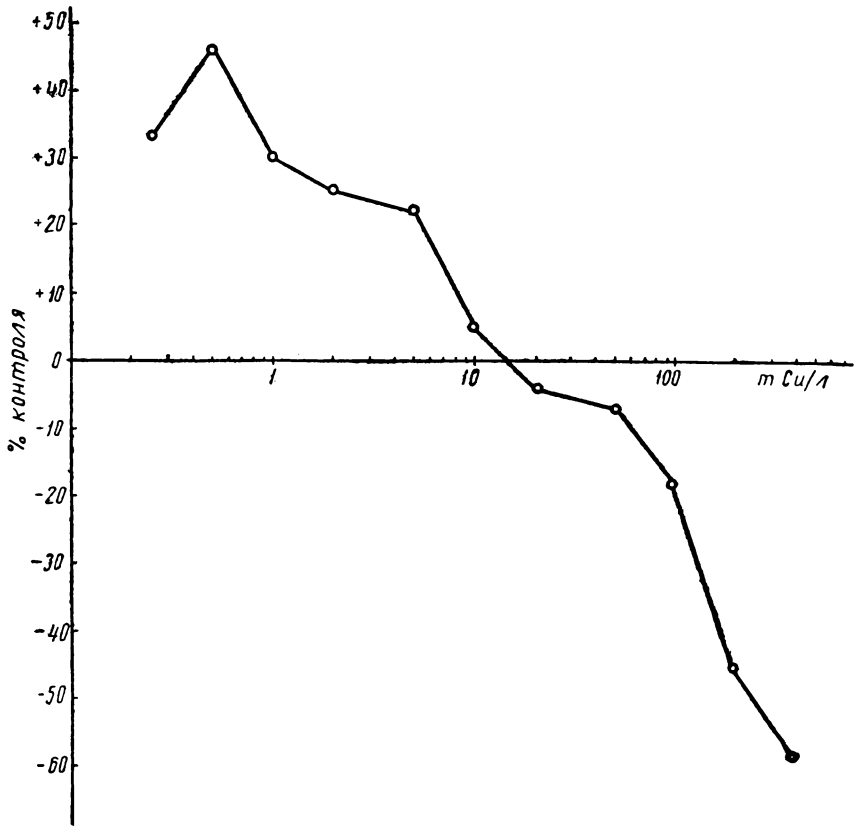

Рис. 1. Кривая зависимости эффекта от концентрации раствора β-излучателей в опытах с горохом. Результаты выражены в процентах контроля по среднему из всех учтенных признаков и проведенных опытов.

облучали как сухие, набухшие и проросшие семена, так и намачивающиеся в воде на разных стадиях набухания. Наконец, в некоторых специальных опытах излучатели вносились в почву или другую питательную среду.

Опыты на горохе. Лабораторные исследования нескольких лет на семенах гороха, замачиваемых в растворах слабых концентраций неразделенной смеси осколков урана, показали: применение слабых концентраций этого раствора вызывает стимуляцию растений, заключающуюся в ускорении созревания и повышении веса вегетативных органов и семян. Результаты всех лабораторных опытов на горохе по замачиванию семян в растворе осколков урана с весьма широким диапазоном концентраций, усредненные по трем основным признакам (вес корней, стеблей и листьев), приведены на рис. 1 в виде кривой отклонений от контроля в процентах,

Из рисунка видно, что смесь бета-излучателей оказывает стимулирующее действие в довольно широком диапазоне концентраций (от 0,25 примерно до 5,0 *милликюри/л*); после 10 *милликюри/л* начинается угнетение растений, быстро возрастающее с повышением концентраций.

Для выяснения степени изменчивости получаемых результатов и определения того, какие признаки дают наибольшую стимуляцию, были поставлены в лабораторных условиях в разное время пять одинаковых опытов на горохе. Семена в этих опытах замачивались в течение 20 часов в растворе смеси осколков урана, концентрацией 0,5 *милликюри/л*. Температура во время замачивания и прорастания была 22—24°С. После проращивания семена высаживались по 35 штук в ящики с одинаковой почвой. Растения убирали на разных стадиях развития и при полной зрелости. Результаты всех пяти опытов по четырем изученным признакам в виде отклонений от контроля в процентах можно видеть на рис. 2. Оказалось,

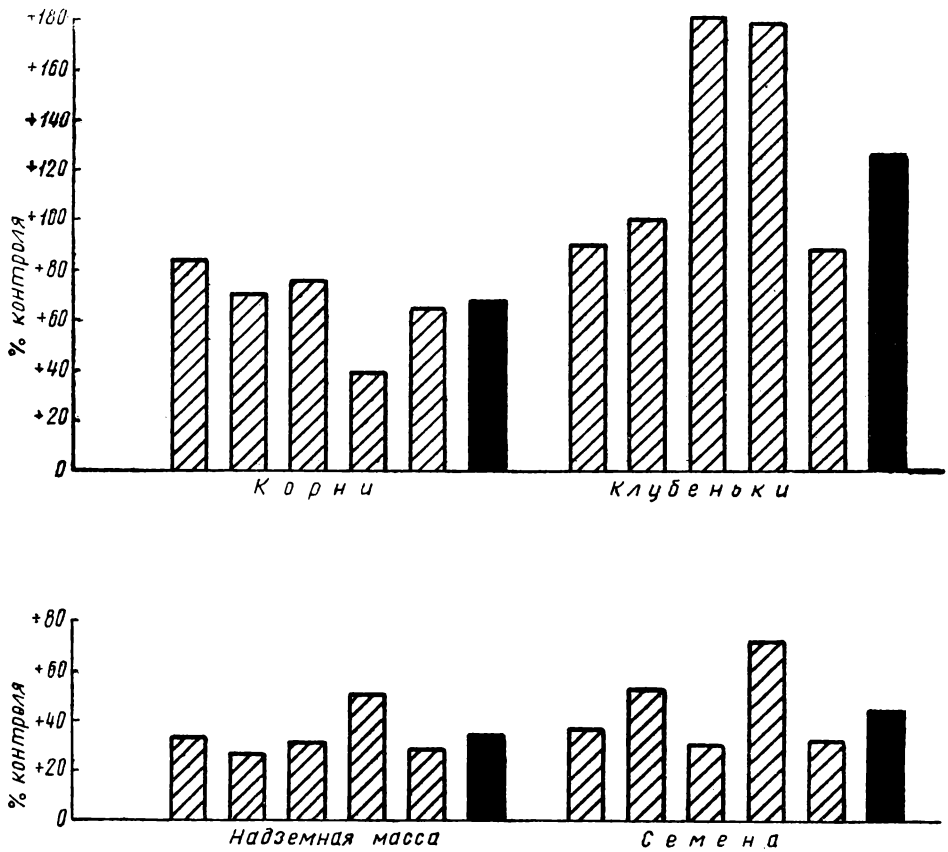

Рис. 2. Вес корней, клубеньков и надземной массы в возрасте 9—10 недель и семян из конечного урожая по замачиванию семян гороха в растворе β-излучателей (концентрация 0,5 *милликюри/л*). Черные столбики — среднее из пяти опытов.

что, во-первых, при данных условиях результаты хорошо репродуцируемы, а, во-вторых, наибольшую стимуляцию во всех случаях дали корневые клубеньки. Превышение контроля по урожаю семян во всех опытах оказалось довольно значительным. Статистическая обработка подтвердила полную достоверность стимуляционного эффекта (P = 0,031). Интересно

отметить, что при сравнении данных по стимуляции разных признаков конечного урожая гороха оказалось,что вес семян увеличивается в одних опытах в основном за счет повышения числа бобов на одно растение, в других — за счет повышения количества семян на один боб, в третьих — за счет того и другого.

Следует заметить, что при кратковременном замачивании семян в более концентрированных растворах смеси осколков (дающих ту же физическую дозу) стимуляции урожая, как правило, не наблюдается или же она значительно меньше, чем при более продолжительном замачивании в более слабых концентрациях раствора.

Стимулирующее действие слабых доз сказывается не только на каких-либо определенных стадиях, а проявляется в течение всего периода вегетации на всех изученных нами признаках. Результаты одного из опытов приведены в табл. 1.

Таблица 1

Влияние замачивания семян гороха в растворе осколков урана на разные стадии развития растений
(Концентрация осколков—0,5 *милликюри/л*, время—24 часа)

Возраст растений, недели	Средняя длина одного растения, *см*			Вес одного растения, *г*									Количество бобов на одно растение		
				корни			клубеньки			надземная масса					
	контроль	опыт	% контроля	контроль	опыт	% контроля	контроль	опыт	% контроля	контроль	опыт	% контроля	контроль	опыт	% контроля
2	11,5	16,3	142	0,12	0,25	208	—	—	—	0,67	0,91	136	—	—	—
4	21,0	34,1	162	0,22	0,32	145	—	—	—	1,27	2,08	163	—	—	—
6	51,9	62,5	120	0,36	0,45	125	0,06	0,13	216	3,83	4,75	124	—	—	—
8	96,5	116,6	121	0,39	0,63	162	0,12	0,24	200	6,55	8,71	133	—	—	—
10	134,0	164,0	122	0,35	0,62	177	0,10	0,28	280	8,99	11,55	129	0,32	1,96	612
Полная зрелость . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,90	2,21	116	2,06	2,62	127

Во всех опытах с осколками урана определялась радиоактивность растений. В процессе вегетации она уменьшается и ко времени уборки составляет для концентрации 0,5 *милликюри/л* в корнях величину порядка 10^{-6}, для зеленой массы 10^{-7}, а для зрелых семян 10^{-8}—10^{-9} *кюри* на 1 *кг* сухой массы.

Таким образом, замачивание семян перед посевом в слабых концентрациях раствора осколков вызывает в лабораторных условиях заметную стимуляцию, заключающуюся в ускорении созревания, превышении урожая по весу вегетативной массы и по весу семян зрелых растений.

Исходя из ряда теоретических представлений, интересно было сравнить на растениях действие двух различных типов излучения: бета- и альфа-частиц. С этой целью в лабораторных условиях были поставлены опыты, в которых для замачивания семян брали растворы бета- (смесь осколков) и альфа-излучателей в концентрациях, эквивалентных по физической дозе излучения. В качестве альфа-излучателя был взят радий, являющийся по физической дозе почти чистым альфа-излучателем. Оказалось, что радий вызывает совершенно другой эффект по сравнению с бета-излучателями (см. выше). Концентрация 1 *милликюри/л* является уже летальной. Что же касается стимулирующего действия, то оно, по крайней мере в той форме, как было описано выше, здесь не наблюдалось даже при самых низких концентрациях (0,0125 *милликюри/л*). Только что сказанное иллю-

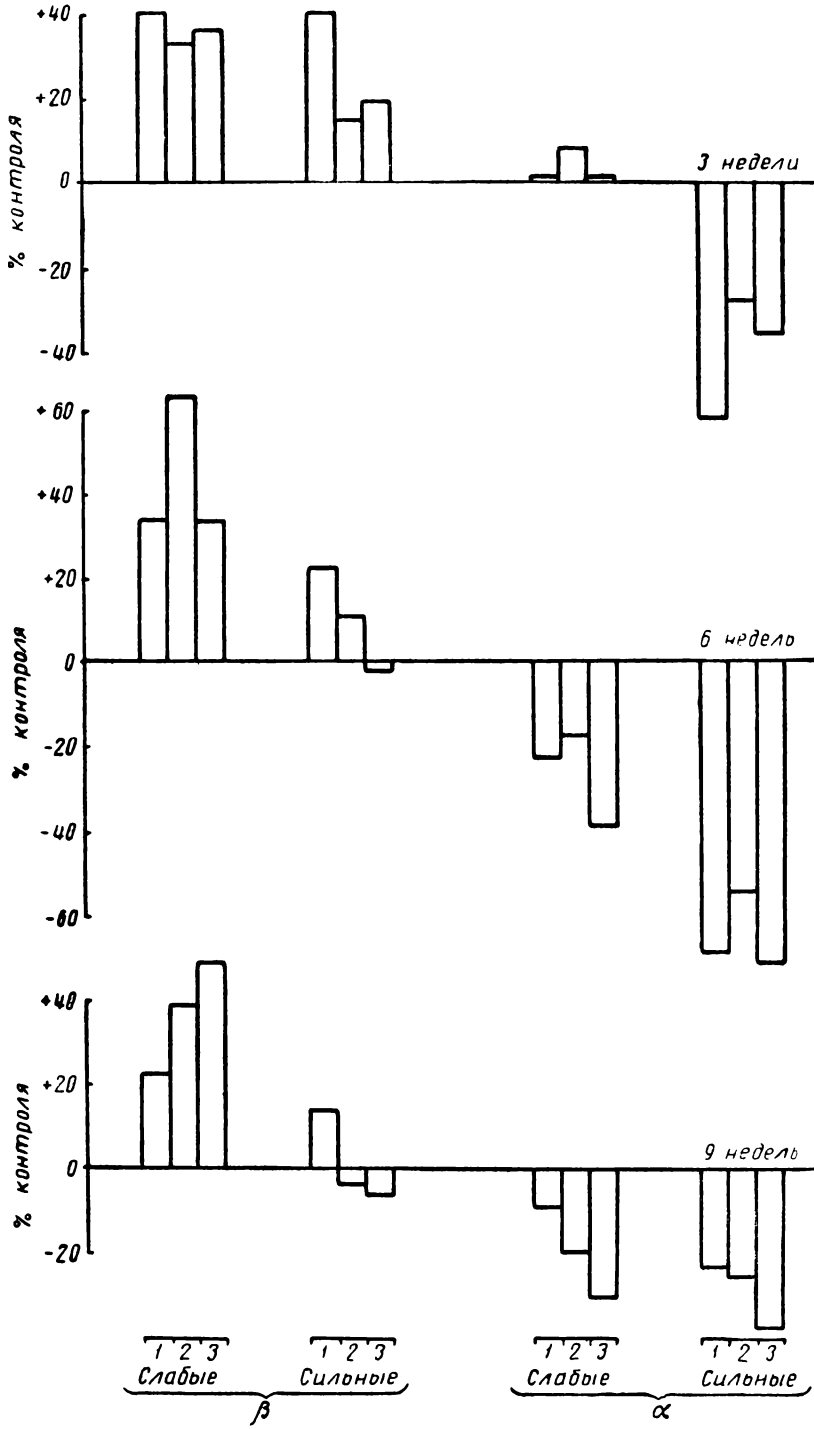

Рис. 3. Отклонения от контроля средней длины (*1*), веса корней (*2*) и веса надземной массы (*3*) у трех-, шести- и девятинедельных растений гороха из опытов со слабыми и сильными концентрациями растворов смеси осколков (β—концентрация 0,5 и 10 *милликюри/л*) и радия (α—0,025 и 0,5 *милликюри/л*).

стрирует рис. 3, на котором в графической форме изображены результаты одного из опытов. Видно, что ни один из признаков растений при применении радия не дал реального положительного отклонения от контроля даже при слабых концентрациях. При этом отрицательное действие альфа-частиц, как и положительное бета-излучений проявляется у гороха на всех признаках и на протяжении всего вегетационного периода. По внешнему виду растения, подавленные альфа-излучением, также резко отличались от контрольных и стимулированных, особенно при применении концентраций радия 0,25 и 0,5 *милликюри/л*. Края листьев у этих растений сильно зазубрены; листья расположены ненормально, образуя своего рода прикорневую розетку.

Таким образом, применение альфа-частиц при испытанных концентрациях не стимулирует рост и развитие растений, а наоборот, наблюдается угнетение, которое значительно быстрее возрастет с увеличением дозы, чем при применении бета-излучателей.

В большинстве опытов мы определяли сухой вес органов, то есть вес сухой массы, выраженный в процентах соответствующего сырого веса. Во всех случаях сухой вес у стимулированных растений оказывается несколько повышенным, а у угнетенных несколько пониженным по сравнению с контролем; повышение сухого веса обычно наблюдается в тканях с более мелкими клетками, то есть с относительно большей массой клеточных перегородок. Проведенные С. Р. Царапкиным (неопубликованные данные) гистологические исследования контрольных, стимулированных и подавленных растений показали, что действительно в тканях стимулированных растений клетки мельче, чем в контроле, а в тканях подавленных — крупнее. Поскольку у первых вегетативная масса больше, чем в контроле, а средний размер клеток меньше, то, следовательно, у них увеличено общее число клеток, что должно быть связано с ускорением клеточного деления. Специальные цитологические опыты показали, что у стимулированных растений действительно повышена скорость деления клеток [9—11].

Помимо замачивания семян перед посевом в растворах бета- и альфа-излучателей нами, с целью изучения радиостимуляции при различных методах воздействия излучениями и чувствительности к лучам семян различных стадий набухания и прорастания, семена облучались извне рентгеновскими и гамма-лучами. В качестве примера здесь будут приведены результаты по эффективности облучения семян гороха в сухом и набухшем состоянии и в стадии проростка, а также по концентрированному и растянутому

Таблица 2

Влияние облучения рентгеновскими лучами сухих, набухших и проросших семян гороха на вес надземной массы и число цветов (180 *кV*, фильтр 2 *мм* Al, 100 *г/мин*)

Доза облучения, *г*	Сухие				Набухшие				Проросшие			
	вес надземной массы, *г*	% контроля	число цветов	% контроля	вес надземной массы, *г*	% контроля	число цветов	% контроля	вес надземной массы, *г*	% контроля	число цветов	% контроля
Контроль	70	100	1,46	100	70	100	1,46	100	70	100	1,46	100
100	—	—	—	—	76	108	1,83	125	61	87	1,93	132
250	—	—	—	—	81	116	1,90	130	58	83	0,82	56
500	83	118	1,57	108	70	100	1,68	115	35	50	0,21	14
1000	76	108	1,44	97	63	90	1,33	91	—	—	—	—
5000	76	108	2,24	151	65	93	0,25	17	—	—	—	—
10000	76	108	1,91	130	—	—	—	—	—	—	—	—
20000	62	88	1,53	105	—	—	—	—	—	—	—	—

облучению семян на разных стадиях набухания. В табл. 2 приведены данные по весу вегетативной массы и числу цветов в пересчете на одно растение, полученные при уборке растений гороха в фазе цветения, из опыта по облучению рентгеновскими лучами сухих, намоченных и проросших семян. Из таблицы видно, что наиболее резистентными оказались покоящиеся семена; для намоченных же как стимулирующие, так и подавляющие дозы лежат заметно ниже. Проростки оказались еще значительно ме-

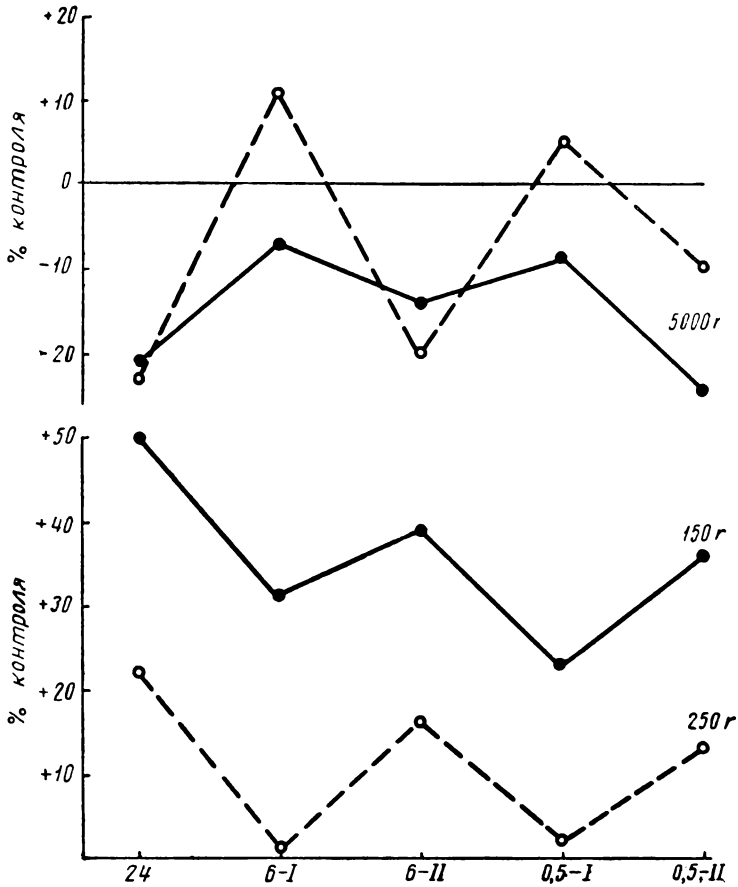

Рис. 4. Сравнение результатов (вес зерна, % контроля) аналогичных вариантов опытов на горохе с облучением семян сильными и слабыми дозами γ-лучей. Сплошные линии — опыты первого сезона, пунктирные — второго.

нее резистентными, а стимуляции у них не было получено даже при самых низких дозах, употреблявшихся нами. Эти результаты находятся в полном соответствии с целым рядом других данных, полученных разными авторами на различных объектах [1—4,28].

Для выяснения влияния стадии набухания семян и фактора времени в течение двух сезонов семена гороха облучали на разных стадиях их набухания гамма-лучами сильной (5000 *r*) и слабыми (150 и 250 *r*) дозами, и те и другие давали в течение всех 24 часов замачивания семян в воде (*24*), в течение первых 6 часов (*6*—I), последних 6 часов замачивания (*6*—II), в продолжение первого (*0,5*—I) и последнего (*0,5*—II) получаса замачивания. Контрольные семена замачивали в воде. Из результа-

тов опытов, приведенных в графической форме на рис. 4, видно, во-первых, что слабые дозы, особенно 150 *r*, вызывают значительное повышение урожая семян; во-вторых, что стимулирующее действие слабых доз, так же как и подавляющее сильных, наиболее резко выражено в одних и тех же вариантах, а именно при длительном облучении (24 часа) в течение всего намачивания и при коротком воздействии в конце намачивания (*6*—II и *0,5*—II). При этом принципиально одинаковые результаты были получены в опытах обоих сезонов.

Эти опыты показали, что, во-первых, и при облучении извне рентгеновскими или гамма-лучами наблюдается значительная стимуляция, заключающаяся в повышении урожая гороха и, во-вторых, для получения наибольшего эффекта необходимо длительное воздействие в течение 24 часов или последних 6 часов намачивания на вполне определенные стадии развития семени. Таким образом, описанные данные подтверждают эффективность более длительного воздействия и при замачивании семян перед посевом в слабых концентрациях излучателей.

Наконец, следует совсем кратко остановиться еще на одном методе воздействия излучениями на рост и развитие растений. Этот метод заключается во внесении излучателей в почву или другую питательную среду перед посевом семян. При применении его нами накоплено довольно много данных на большом числе культур [8, 23, 27]. Эти опыты показывают, что и при таком методе воздействия также наблюдается стимуляция, особенно при небольших количествах радиоактивности на единицу площади (1,0—5,0 *милликюри/м*^{2}). Однако, этот эффект оказывается меньше, чем при замачивании семян в радиоактивных растворах или при облучении извне. Кроме того, такой способ обладает еще тем недостатком, что при его применении происходит накопление радиоактивности в почве, а также в самих растениях, ведущее к вредным последствиям.

Опыты на других видах культурных растений. Опыты на горохе, часть которых была описана выше, ставились для разработки наиболее выгодной методики, выяснения условий, влияющих на проявление радиостимуляции, и для анализа ее механизма [22,25]. В экспериментах с другими культурами методика варьировалась значительно меньше в связи с тем, что она была достаточно хорошо разработана в лабораторных опытах на горохе. Здесь нас интересовало прежде всего получение с помощью ионизирующих излучений стимуляционного эффекта на большом числе видов культурных растений в полевых условиях. Кроме полевых опытов были проведены также производственные посевы в течение четырех разных вегетационных сезонов на общей площади около 300 *га*.

В табл. 3 приведены в сжатой форме результаты полевых опытов, которые были поставлены в разные годы при довольно варьирующих условиях вегетации. Из этой таблицы видно, что из 57 вариантов (32 отдельных опыта) в 52 случаях наблюдалось большее или меньшее превышение контроля по урожаю, достигавшее иногда 30—40%. Там, где число опытов допускает статистическую обработку, видно, что стимулирующее действие предпосевного замачивания семян в растворе осколков оказывается вполне достоверным. Так, вполне достоверная разница получилась для гороха ($P = 0{,}0075$), для бобов ($P = 0{,}002$), для люцерны ($P = 0{,}04$), для пшеницы ($P = 0{,}01$), для льна ($P = 0{,}005$). Для объединенного материала всех опытов $P < 0{,}0001$.

Специального рассмотрения заслуживает опыт с многолетней культурой люцерны. Семена в контроле замачивались в течение 12 часов в водопроводной воде, в варианте первом — в течение того же срока в растворе смеси осколков урана концентрацией 1,0 *милликюри/л*; во втором — 6 часов в 2,0; в третьем — 3 часа в 4,0 *милликюри/л* и в варианте четвертом — 1 час

Таблица 3

Результаты полевых опытов на 12 видах культурных растений по влиянию предпосевной обработки семян растворами слабых концентраций осколков урана на конечный урожай

Культура	Количество опытов	Площадь делянок, $м^2$	Общее количество повторностей	Урожай в отдельных опытах и вариантах, % контроля	Среднее превышение контроля, %
Горох	5	3—300	63	111, 109, 123, 117, 106, 106	12±2,8
Бобы	3	2,5—5	47	134, 123, 125, 103, 130, 124, 107	21±4,0
Вика	3	3—100	39	112, 128, 109, 99	12±6,0
Люцерна	1	50	20	116, 115, 112, 95	10±2,7
Клевер	1	100	18	106, 100	3±3,0
Фасоль	1	3	24	130, 124, 107	20±6,9
Пшеница	5	3—100	79	131, 123, 117, 121, 111, 103, 130, 128, 107, 89, 94	14±4,4
Ячмень	4	2,25—300	53	134, 115, 115, 108, 95, 104	12±5,4
Овес	4	3—300	64	121, 103, 115, 106	11±4,2
Просо	1	3	12	137, 114	26±11,0
Гречиха	1	3	8	141	41
Лен	3	3	42	122, 100, 122, 114, 131, 113, 112	16±3,7

в 12 *милликюри/л*. Уборки производились ежегодно в течение трех лет скашиванием зеленой массы во время цветения. На рис. 5 изображены в виде отклонений от контроля в процентах данные по весу сырой зеленой

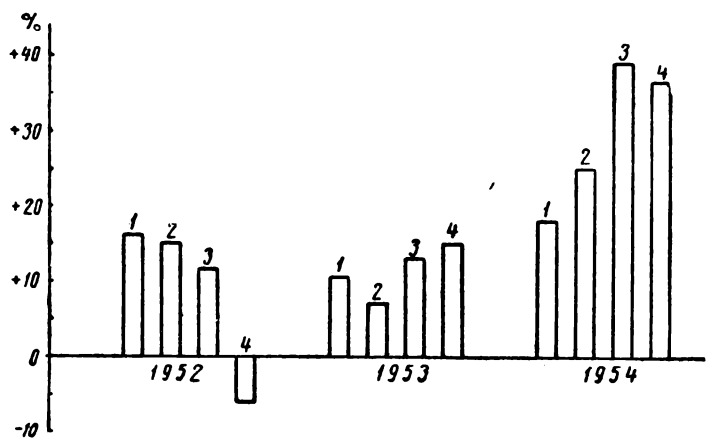

Рис. 5. Отклонение от контроля (%) данных по весу сырой зеленой массы люцерны укосов трех разных лет.
1, 2, 3, 4 — варианты опыта (объяснение в тексте).

массы. Из рисунка видно, что в первый год небольшая стимуляция была получена в трех первых вариантах, а в четвертом вес зеленой массы несколько отставал от контроля. На второй год результаты по различным вариантам более или менее выровнялись. Наконец, на третий год опять все варианты дали превышение контроля, причем наибольшее было получено в тех, в которых семена замачивались перед посевом кратковременно, но соответственно в растворах более высоких концентраций. Результаты этого опыта показывают, что у многолетних культур облучение, вызывающее в первый год небольшое подавление развития, может в дальнейшем перейти в стимуляцию. Статистическая обработка показала достоверность

не только стимулирующего действия, но и повышения со временем стимуляционного эффекта более высоких концентраций.

Ставились также полевые опыты с сахарной свеклой и некоторыми огородными культурами.

Результаты опытов с сахарной свеклой приведены в табл. 4. Оказалось, что замачивание семян в растворе смеси осколков концентрацией 1 *милликю-*

Таблица 4

Влияние замачивания семян сахарной свеклы в растворе осколков урана на всхожесть и урожай

Варианты опыта	Результаты прорывки, возраст пять недель			Результаты уборки конечного урожая				
	общее количество растений	общий вес, *г*	средний вес, *г*	общее количество растений	общий вес, *кг*		вес одного растения, *кг*	
					ботва	корнеплоды	ботва	корнеплоды
Контроль	1360	4915	3,61	406	95,3	121	0,23	0,30
милликюри/л	1894	10267	5,42	407	124,1	163,5	0,30	0,40
% контроля	139	209	150	—	130	135	130	133
P	0,002	0,008	0,026	—	—	—	0,001	0,02

ри/л заметно повышает всхожесть семян (на 39%), а также вес растений на ранних стадиях развития (на 50%). При конечной уборке вес ботвы повысился на 30, а корнеплодов на 33% по сравнению с контролем, причем разница во всех случаях была статистически достоверна. Определение содержания сахара в корнеплодах не дало реальной разницы между стимулированными корнеплодами и контролем. При повышении урожая свеклы с помощью удобрений увеличение веса корнеплодов обычно сопровождается некоторым понижением процентного содержания сахара в них. В наших опытах этого не наблюдалось [14]. В корнеплодах стимулированных растений удалось обнаружить лишь ничтожные следы радиоактивности — 10^{-9} *кюри/кг*, а в извлеченном из них сахарном сиропе она вообще не была обнаружена.

Из огородных культур полевые опыты были поставлены на томатах, капусте белокочанной, капусте кормовой и редисе. Применялось как замачивание семян в разных концентрациях смеси осколков, так и облучение извне гамма-лучами Co^{60}. По трем первым культурам некоторые дозы вызвали значительное и статистически достоверное превышение контроля по урожаю. Результаты этих опытов приведены в табл. 5. У редиса не удалось обнаружить заметной стимуляции урожая, хотя Л. П. Бреславец с сотрудниками с этой культурой получила положительные результаты [6]. Интересно отметить, что влияние облучения сказалось не только на повышении конечного урожая: дозревание стимулированных плодов томатов происходило значительно быстрее, чем в контроле.

Помимо описанных выше полевых опытов с несколькими видами культурных растений производились, как уже было сказано, в течение четырех лет производственные посевы на общей площади около 300 *га*. Результаты этих посевов изображены в графической форме на рис. 6. И здесь в большинстве случаев предпосевное замачивание семян способствовало повышению урожая. Статистическая обработка этих данных показала высокую достоверность разницы ($P<0{,}001$).

Таким образом, и в производственных условиях повышение урожайности путем воздействия ионизирующими излучениями оказалось вполне реальным.

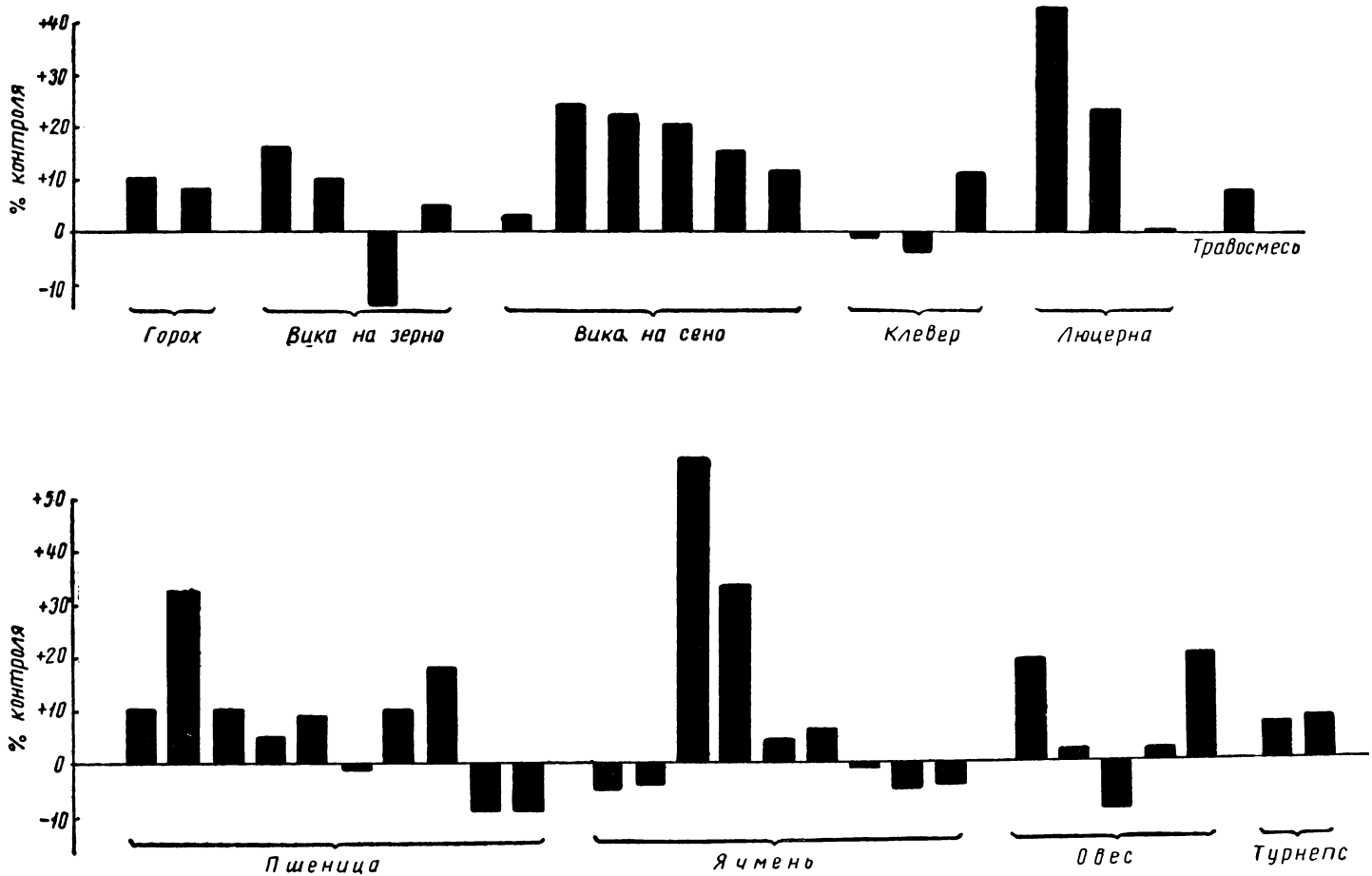

Рис. 6. Отклонения от контроля урожая различных культур в производственных посевах с предпосевным замачиванием семян в растворах излучателей.

Таблица 5

Влияние облучения семян некоторых овощных культур гамма-лучами Co^{60} и замачивания их в слабых концентрациях раствора осколков урана на конечный урожай

Варианты опытов	Томаты		Капуста белокочанная		Капуста кормовая	
	средний вес одного плода, *г*	% контроля	средний вес одного плода, *г*	% контроля	средний вес одного плода, *г*	% контроля
Контроль	34,6	100	520	100	1770	100
Доза гамма-лучей, *r*						
250	38,1	110,2	630	121,0	1830	103,2
500	35,0	101,0	600	115,2	1990	112,5
1000	34,4	99,5	580	111,5	1920	108,5
2000	34,8	100,4	610	117,2	1960	110,6
4000	36,5	105,4	560	107,8	1980	111,9
8000	31,4	90,8	590	113,6	1830	103,2
Концентрация осколков, *милликюри/л*						
0,25	32,3	93,5	620	119,1	—	—
0,5	33,9	98,0	720	138,5	—	—
1,0	34,7	100,2	620	119,1	—	—
2,0	41,8	120,9	660	127,0	—	—
4,0	38,9	112,5	530	102,0	—	—
8,0	35,6	102,8	580	111,5	—	—

Далее следует кратко рассмотреть последействие на семена. В течение двух вегетационных сезонов были проведены сравнительные испытания семян от контрольных и стимулированных растений прошлогодних урожаев. Эти опыты проводились на трех культурах (пшеница, ячмень и горох) на больших делянках (50 и 300 $м^2$) в пяти—шести повторностях. Результаты всех шести опытов изображены графически на рис. 7, из которого

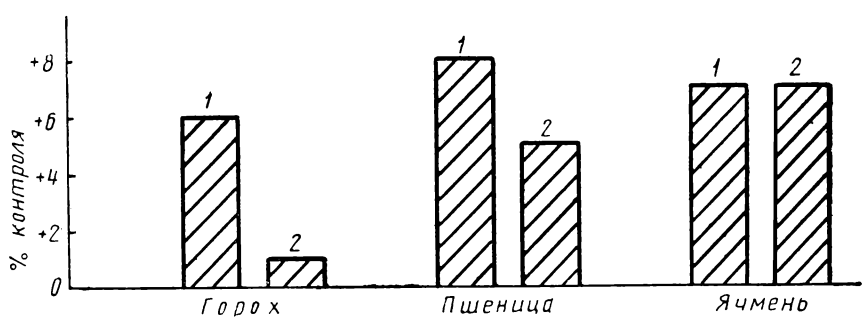

Рис. 7. Отклонения от контроля урожая зерна гороха, пшеницы и ячменя из опытов двух разных сезонов (*1*, *2*) по проверке семян от стимулированных растений.

видно, что ни в одном случае не понизился урожай в сравнении с контролем; насколько реально небольшое повышение урожая, покажет в будущем обработка большого материала. Установить наличие такого последействия было бы чрезвычайно важно. Косвенным указанием на принципиальную возможность такого явления может служить относительно длительное последействие, наблюдаемое в ряде опытов: с бактериями [19], люцерной (см. выше), а также в опытах по последействию рентгеновских лучей

на рожь у Л. П. Бреславец [3]. Наш небольшой материал во всяком случае совершенно достаточен для доказательства полного отсутствия каких-либо вредных действий на посевной материал.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Описанные выше опыты показывают, что радиостимуляция может быть получена при довольно разнообразных воздействиях: при предпосевном замачивании семян в растворах радиоактивных веществ соответствующих концентраций, при облучении семян извне рентгеновскими или гамма-лучами и при внесении излучателей в почву. Каждый из этих методов при применении соответствующих малых доз дает статистически достоверный стимуляционный эффект. Кроме того, другие авторы получали радиостимуляционный эффект при непрерывном облучении растений в течение всего вегетационного сезона [5]. Особенно следует подчеркнуть, что в наших опытах значительная и вполне реальная стимуляция наблюдалась не только в лабораторных, но также в полевых опытах и в производственных посевах на довольно большом количестве культурных растений: горохе, бобах, вике, фасоли, клевере, люцерне, пшенице, ячмене, овсе, просе, льне, гречихе, турнепсе, сахарной свекле, капусте белокочанной, капусте кормовой и томатах [12—18, 24]. При этом стимуляционный эффект сказывается не только на повышении конечного урожая, но и на многих других признаках. Так, выше было показано положительное влияние слабых доз радиации на всхожесть семян сахарной свеклы и на дозревание плодов томатов. Важно отметить, что при этом не наблюдается вредного последействия: урожай, полученный при посеве семян от стимулированных растений, оказался несколько повышенным по сравнению с контролем.

Переходя к сравнительной оценке разных методов воздействия, нужно сказать, что наибольший эффект мы получили при предпосевном замачивании семян в слабых растворах неразделенной смеси осколков урана. Однако, если говорить о практическом применении, то предпочтение следует отдать облучению семян извне, так как при этом не происходит накопления радиоактивности в почве и получаемых продуктах. Что же касается внесения излучателей в почву, то практически это совершенно неприемлемо. Однако для экспериментального изучения действия ионизирующих излучений на рост и урожай растений, конечно, следует использовать все перечисленные выше методы воздействия.

Наши опыты показывают, что на стимуляционный эффект влияет целый ряд факторов. Прежде всего, конечно, играет роль величина дозы облучения, так как при высоких дозах лучи вызывают не стимуляцию, а подавление роста и развития, переходящее при дальнейшем повышении доз в летальный эффект, а при слишком малых дозах эффект вообще не наблюдается.

Очень большую роль играет тип излучения и его жесткость. Как было выше показано, альфа-частицы ни при одной из применявшихся нами концентраций, эквивалентных по дозе излучения стимулирующим концентрациям бета-излучателей, не давали стимуляции. В опытах с бета-излучателями было показано [15], что жесткие лучи, при прочих равных условиях, дают большую стимуляцию, чем мягкие; жесткие бета-излучения стимулируют при таких концентрациях, при которых мягкие уже вызывают угнетение.

Кроме того, играет роль фактор времени. Если одна и та же физическая доза дается в течение короткого времени или растягивается на несколько часов, то в последнем случае стимуляция наблюдается чаще и выражена сильнее. Наши наблюдения показывают, что для проявления ее

необходимы также определенные температурные условия. Наряду с перечисленными физическими факторами играют роль и биологические, часть которых нами также была изучена. Например, большую роль играет стадия развития семени: радиостимуляцию легче получить при облучении замоченных семян, чем сухих или проросших. Большую роль играет также время года. Наибольший эффект получается в опытах, поставленных весной, особенно в апреле и мае. Такие факторы, как условия вегетационного сезона, дополнительные удобрения, внутривидовые различия, нами изучены еще недостаточно, но и они безусловно имеют значение в получении радиостимуляции. Изучение этих и других сопутствующих условий поможет глубже понять механизм явления радиостимуляции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Атабекова А. И. Действие рентгеновских лучей на семена и проростки гороха. Биол. журн., 1936, 5, 99.

2. Афанасьева А. С. Действие рентгеновских лучей на воздушно-сухое, увлажненное и проросшее зерно пшеницы. Бюлл. МОИП, 1939, 48, 19.

3. Бреславец Л. П. Растение и лучи Рентгена. Изд-во АН СССР. М.—Л., 1946.

4. Бреславец Л. П., Атабекова А. И. Повышение урожайности под влиянием рентгеновских лучей. Горох. Труды ВИУА, М., вып. 8, 1935, 245.

5. Бреславец Л. П., Милешко З. Ф., Языкова В. А. Изучение действия малых доз лучей Рентгена и радиоизотопа кобальта на вегетацию растений. Труды научн. сессии, посвящ. достиж. и задачам сов. биофизики в с. х. М., Изд-во АН СССР, 1955, 39.

6. Бреславец Л. П., Березина Н. М., Щибря Г. И., Романчикова М. Л. Действие ионизирующих излучений на рост и развитие некоторых сельскохозяйственных растений. «Биофизика», 1956, 1, 628.

7. Жежель Н. Г. Влияние радиоактивных веществ на урожайность сельскохозяйственных растений. Сессия АН СССР по мирн. использ. атомн. энергии. Отдел бионаук. М., Изд-во АН СССР, 1955, 149.

8. Куликов Н. В. Действие осколков урана на биомассу и структуру экспериментального фитоценоза. Бот. журн., 1957, 42, 377.

9. Лучник Н. В. Цитологический анализ действия больших и малых доз ионизирующих излучений на растения. Тезисы Всес. конф. мед. радиол. Гигиенич. секция. М., Медгиз, 1956, 22.

10. Лучник Н. В. Влияние слабых доз излучателей на митоз у гороха. Бюлл. Ур. отдел. МОИП, вып. 1, 37, 1958.

11. Лучник Н. В. Проблема радиостимуляции растений. V. Цитологический анализ явления радиостимуляции. Сб. раб. лаб. биофизики, № 2. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, в печати.

12. Макаров Н. М. Проблема радиостимуляции растений. II. Опыты с кормовыми травами. Сб. раб. лаб. биофизики, № 2. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, в печати.

13. Порядкова Н. А. Методика и результаты некоторых опытов по радиостимуляции растений. «Биофизика», 1956, 1, 597.

14. Порядкова Н. А. Проблема радиостимуляции растений. IV. Опыты с сахарной свеклой. Сб. раб. лаб. биофизики, № 2. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, в печати.

15. Порядкова Н. А. Действие ионизирующих излучений на рост и урожай гороха. Бюлл. Ур. отдел. МОИП, вып. 1, 51, 1958.

16. Порядкова Н. А., Макаров Н. М., Преображенская Е. И. Опыты по радиостимуляции растений. Тезисы Всес. конф. Мед. радиол. Гигиенич. секция. М., Медгиз, 1956, 28.

17. Порядкова Н. А., Тимофеев-Ресовский Н. В., Лучник Н. В. Проблема радиостимуляции растений. VI. Влияние внешнего облучения рентгеновскими и гамма-лучами на горох и пшеницу. Сб. раб. лаб. биофизики, № 2. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, в печати.

18. Преображенская Е. И. Проблема радиостимуляции растений. III. Опыты со льном. Сб. раб. лаб. биофизики, № 2. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, в печати.

19. Сокурова Е. Н. Действие различных типов ионизирующих излучений на азотфиксирующие бактерии и на микрофлору почвы. Автореферат диссертации, Ин-т микробиологии АН СССР. М., 1956.

20. Сокурова Е. Н. О некоторых закономерностях действия ионизирующих излучений на микроорганизмы. Изв. АН СССР, Серия биол., 1956, № 6, 35.
21. Тарханов И. Р. Опыт над действием рентгеновских Х-лучей на животный организм. Изв. Спб. биол. лаб., 1, 1896, 47.
22. Тимофеев-Ресовский Н. В. Биофизическая интерпретация явлений радиостимуляции растений. «Биофизика», 1956, 1, 616.
23. Тимофеев-Ресовский Н. В. Применение излучений и излучателей в экспериментальной биогеоценологии. Бот. журн., 1957, 42, 161.
24. Тимофеев-Ресовский Н. В., Порядкова Н. А. О радиостимуляции растений. Бот. журн., 1956, 41, 1620.
25. Тимофеев-Ресовский Н. В., Лучник Н. В. Радиостимуляция растений и ее возможная теоретическая интерпретация. Тезисы докл. Всес. Научно-технич. конф. по применению изотопов и излучений. М., Изд-во АН СССР, 1957, 53.
26. Тимофеев-Ресовский Н. В., Порядкова Н. А., Макаров Н. М., Преображенская Е. И. Проблема радиостимуляции растений. I. О действии слабых доз ионизирующих излучений на растения. Сб. раб. лаб. биофизики, № 1. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 9, Свердловск, 1957, 129.
27. Тимофеев-Ресовский Н. В., Порядкова Н. А., Сокурова Е. Н., Тимофеева-Ресовская Е. А. Работы по экспериментальной биогеоценологии. I. Влияние излучателей на биомассу и структуру наземных, почвенных и пресноводных биоценозов. Сб. раб. лаб. биофизики, № 1. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 9, Свердловск, 1957, 202.
28. Чехов В. П. Влияние Х-лучей на растения. Труды Томск. гос. ун-та, 85, 1934, 67.
29. Brunst V. V. The problem of roentgen stimulation. Am. J. of Roentgenol., 1952, 68, 281.
30. Lea D. E. Actions of radiations on living cells. London., C. U. P. 1946.
31. Lopriore G. Azzione del raggi X sul protoplasma della cellula vegetale vivante. Estr. del Nuova Catania (Bot. Zbl., 73, 360).
32. Sax K. The effect of ionizing radiations on plant growth. Am. J. Bot., 1955, 42, 360.
33. Stoklasa J., Penkava J. Biologie des Radiums und der radioaktiven Elemente. Berlin, Parey, 1932.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ
Вып. 13 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1960

Е. А. ТИМОФЕЕВА-РЕСОВСКАЯ, Б. М. АГАФОНОВ,
Н. В. ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ

О ПОЧВЕННО-БИОЛОГИЧЕСКОЙ ДЕЗАКТИВАЦИИ ВОДЫ

ВВЕДЕНИЕ

1. В последнее время изучение попадающих в воду радиоактивных веществ, их распределение по живым и неживым компонентам водоемов представляет большой практический интерес в связи с широким использованием различных радиоактивных веществ, а также и теоретический, в рамках общей проблемы по исследованию миграции, распределения и концентрации рассеянных и редких элементов в биосфере. Нам важно иметь, с одной стороны, точное представление о конечной судьбе попадающих в естественные водоемы радиоактивных загрязнений и о соотношении между активностями воды, грунтов и живых организмов; с другой стороны, попытаться разрешить очень важный практический вопрос о дезактивации радиоактивно загрязненных вод.

2. Крупнейший натуралист нашего века В. И. Вернадский создал учение о биосфере и новый раздел геохимии, названный им биогеохимией [5, 9, 10, 12]. В этих работах В. И. Вернадский развил свои представления о значительной роли живых организмов в протекании геохимических процессов, в особенности тех, которые связаны с корой выветривания и гидросферой. Биогеохимическая роль организмов, помимо огромной химической и энергетической работы, производимой ими на поверхности земли, особенно ярко сказывается на судьбе рассеянных элементов земной коры и гидросферы; организмы являются важнейшим фактором в миграции, перераспределении и концентрации рассеянных и редких элементов. Эти идеи были в дальнейшем подтверждены и развиты рядом исследователей [15,16, 17].

3. Исходя из вышеупомянутых идей В. И. Вернадского, нами с 1948 г. были начаты опыты по изучению судьбы вносимых в почву элементов и роли наземных, почвенных и водных биоценозов в их перераспределении и концентрации; в этих опытах применялся метод меченых атомов. В самом начале этих работ, естественно, возникла мысль о принципиальной возможности биологической дезактивации загрязненных излучателями сточных вод. Действительно, эта возможность основывается на трех главных положениях, вытекающих из работ В. И. Вернадского и его школы и подтвержденных экспериментально в нашей лаборатории. Во-первых, природные грунты и мути (глина, почвы и особенно илы) обладают по отношению к большинству элементов, входящих в состав неразделенного раствора осколков урана, высокой сорбционной способностью и весьма низким процентом десорбции. Во-вторых, большинство пресноводных организмов, осо-

бенно планктон и перифитон, обладают чрезвычайно высокими коэффициентами накопления по отношению к большинству химических элементов, находящихся в воде в очень малых концентрациях; т. е. организмы способны весьма сильно концентрировать эти элементы, так что их содержание в организмах в сотни и даже в тысячи раз превышает таковые в окружающей воде (отношение концентраций элемента в организме и в воде обозначается нами термином «коэффициент накопления»). Наконец, в-третьих, большинство пресноводных организмов обладает относительно очень высокой резистентностью к излучателям, а поэтому практически встречающиеся концентрации излучателей в сточных водах (порядков 10^{-6}—10^{-5} *кюри/л*) не только не вызывают угнетения и отмирания жизни в водоеме (несмотря на высокие коэффициенты накопления организмами излучателей), но иногда даже ведут к более пышному, по сравнению с нормальным, развитию водных организмов.

1. НЕКОТОРЫЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ИЗ ЛАБОРАТОРНЫХ ОПЫТОВ

4. Рассмотрим вкратце несколько примеров из различных лабораторных опытов, иллюстрирующих только что перечисленные нами основные положения.

5. Количественной характеристикой сорбционной способности природных грунтов могут служить результаты лабораторных опытов с почвенно-песчаными фильтрами. При скорости фильтрации примерно 1 *см*^{3} на 1 *см*^{2} поверхности фильтра в 1 минуту, различными почвенно-песчаными фильтрами задерживаются в среднем: цезий почти на 100%, стронций и иттрий на 95—99, ниобий, цирконий, церий и нераздельный раствор осколков урана примерно на 80—90 и рутений — на 60—70%. Из различных мелкодисперсных веществ (костяная мука, шлак, активный уголь, мел, глина, ил), взмучиваемых в воде, наилучшую дезактивацию последней дает обычный озерный или прудовой ил. При этом опыты с фильтрами и мутями показывают, что природные почвы и илы обладают сравнительно большой емкостью; это видно из того, что в большинстве опытов через соответствующие фильтры может быть пропущено несколько сот объемов раствора концентрацией в 10—25 *микрокюри/л*, без того, чтобы наблюдался проскок. Большинство сорбируемых почвой и илом излучателей сорбируются весьма крепко, десорбируясь при промывании фильтров водой обычно лишь в долях процента.

6. Со стронцием, иттрием, цирконием, ниобием, рутением, цезием и церием, то есть с основными элементами, входящими в состав раствора осколков урана, были проведены опыты по определению коэффициентов накопления этих элементов различными группами пресноводных организмов. Разные организмы в различной степени концентрируют разные химические элементы. Например, стронций, так же как и кальций, в значительных количествах накапливается в раковинах моллюсков, в хитиновых панцырях ракообразных и скелете позвоночных, практически почти не выделяясь из мест концентрации; рутений концентрируется преимущественно в мягких тканях животных и сравнительно быстро в заметных количествах выделяется из них в процессе обмена веществ; церий же и другие редкие земли в чрезвычайно больших количествах концентрируются планктонными организмами и перифитоном. В общем же, усредненные коэффициенты накопления по всем этим элементам составляют у высших водных растений 10^2—10^3, у водных беспозвоночных (более крупных) также 10^2—10^3, у мелких же микроскопических организмов — зоо- и фитопланктона, а также

перифитона (сообщества организмов, преимущественно водорослей и инфузорий, образующих «обрастания» подводных поверхностей) наблюдаются коэффициенты накопления порядка 10^3—10^4. Еще выше (до порядка нескольких десятков тысяч) могут быть коэффициенты накопления детрита (мелкие частицы отмерших организмов, постепенно осаждающиеся на дно) и образующихся из него иловых отложений.

7. Проводившиеся в аквариумах лабораторные опыты показали, что содержание в воде бета- и гамма-излучателей (до концентраций порядка 10^{-4} *кюри/л*) не действует на большинство пресноводных организмов губительно или заметно угнетающе. Специально изучалась скорость образования перифитона при наличии в воде излучателей в концентрациях от 10^{-6} до 10^{-4} на литр. При всех изученных концентрациях излучателей масса перифитона от полутора до восьми раз превышала контрольную, коэффициенты накопления перифитоном излучателей достигали 16 000.

8. Все вышеизложенное логически приводит к заключению, что в нормально «живущих» водоемах, с постоянным размножением и отмиранием различных организмов, при отсутствии слишком быстрого потока воды, должна происходить очистка последней от загрязняющих ее излучателей. Целый ряд лабораторных опытов в аквариумах, снабженных грунтом и населенных живыми организмами, в которые добавлялись излучатели в сравнительно невысоких концентрациях (порядка 10^{-5}—10^{-4} *кюри/л*), показали, что в согласии с ожиданием, вода в них постепенно дезактивируется, а излучатели переходят в грунт, в живые организмы и затем в образующиеся донные отложения.

2. РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ В ПРУДАХ И СЕРИЯХ БАЧКОВ

9. Упомянутые выше соображения и результаты лабораторных опытов естественно привели к мысли об испытании возможности почвенно-биологической дезактивации загрязненных излучателями вод. С этой целью с 1952 г. нами проводятся опыты в специальных прудах и в сериях слабопроточных бачков.

10. Для первых опытов были сооружены две наружные установки (рис. 1), состоявшие каждая из почвенного фильтра (*1*) емкостью на 100 *л* и пруда (*2*) емкостью около 30 *м*³. В одной из установок фильтр помещался до пруда (*а*), а в другой после него (*б*). На фильтр первой и в пруд второй установки из особого бака ежесуточно поступало от 250 до 1000 *л* воды, содержащей осколки урана концентрацией 25 *микрокюри/л* по бета-излучению. Дно прудов было гидроизолировано и покрыто озерным песком с прослойкой почвы. Пруды были засажены высшей водной и прибрежной растительностью и содержали типичный прудовой планктон, перифитон и бентос. Ежесуточно измерялся сток из пруда первой и фильтра второй установки, сперва поступавший в градуированный бак, а затем сливавшийся в специальную яму. Ежедневно брались пробы воды, поступившей из бака на фильтр или в пруд, выходившей из фильтра или пруда при стоке, а также из середины каждого пруда; периодически брались пробы грунтов и растений. Во всех пробах определялась активность по бета-излучению с помощью счетных установок «Б».

11. По измерениям количеств поступающей в установку и вытекающей из нее воды и по измерениям активности проб воды смогли произвести полный баланс работы наших установок в конце сезонов 1952, 1953, 1954 гг. На табл. 1 приведен баланс активности первой установки за эти три

Таблица 1

Общий баланс количества радиоактивности за три сезона работы первой установки

Распределение активности	1952		1953		1954	
	милликюри	% исходной активности	*милликюри*	% исходной активности	*милликюри*	% исходной активности
Впущено	490	100	604	100	309,5	100
Поглощено фильтром	451	92,0	548,6	91,0	253,5	82,0
Поглощено грунтом и биомассой	18,3	3,8	36,8	6,1	19,3	6,2
Содержится в воде	16,5	3,5	13,4	2,1	28,6	9,2
Вытекло из пруда	3,6	0,7	5,2	0,8	8,1	2,6

сезона. Как видно из таблицы, два года она работала очень хорошо, почти не показав различий в двух сезонах (1952, 1953 гг.). Фильтр поглощает главную массу активности — около 90%, грунт и биомасса забирают от 4

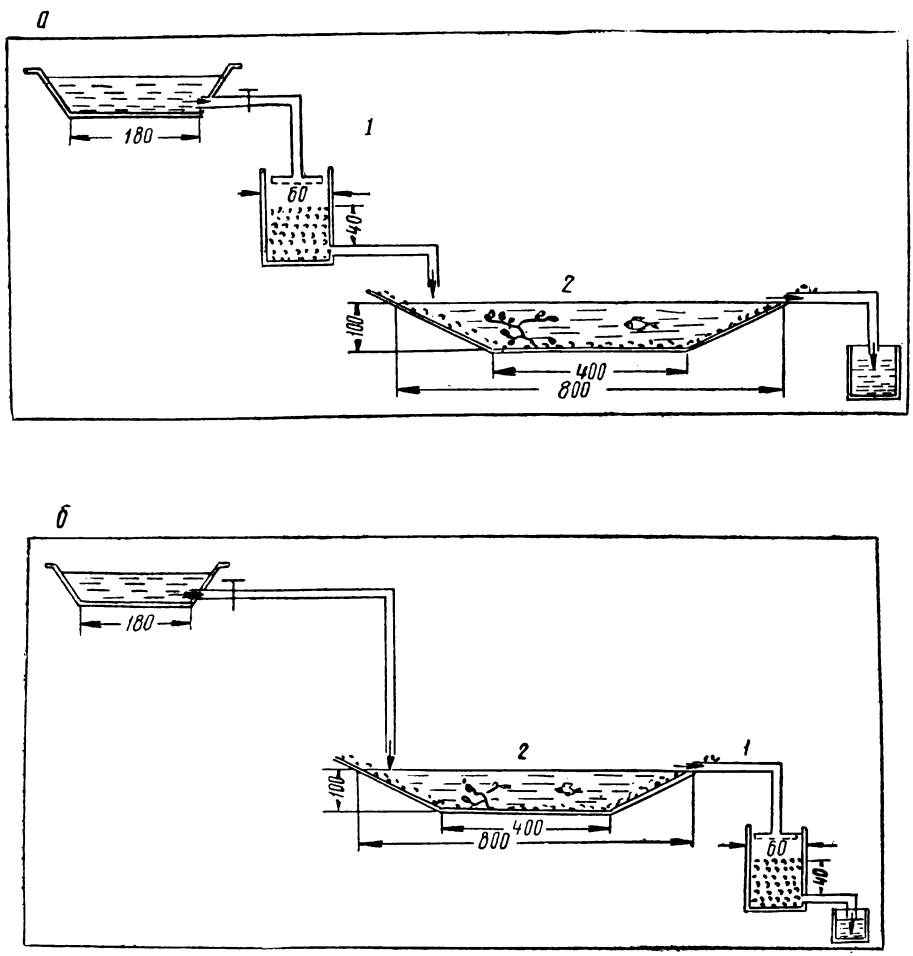

Рис. 1. Две опытные установки для испытания почвенно-биологической дезактивации воды.

1 — почвенный фильтр; *2* — пруд.

до 6%, в воде остается от 2 до 3%, а вытекает из установки меньше одного процента исходной активности. В третьем сезоне фильтр работал хуже, в воде остается немного больше излучателей, а вытекает уже 2,5%. На табл. 2 приведен баланс активности второй установки. Здесь в первые два

Таблица 2

Общий баланс количества радиоактивности за три сезона работы второй установки

Распределение активности	1952		1953		1954	
	милликюри	% исходной активности	*милликюри*	% исходной активности	*милликюри*	% исходной активности
Впущено	575	100	730	100	358	100
Поглощено фильтром	8,7	1,5	20,3	2,8	15,6	4,4
Поглощено грунтом и биомассой	529	92,0	646	88,5	284,4	79,4
Содержится в воде	37,1	6,3	53,3	7,3	40,1	11,2
Вытекло из фильтра	1,2	0,2	10,4	1,4	17,9	5,0

сезона главную массу активности, около 90%, забирает грунт и биомасса пруда, фильтр поглощает от 1,5 до 4%, в воде остается 6—7%, а вытекает от 0,2 до 1,4%. В 1954 г. вторая установка, так же как и первая, работала хуже; грунт и биомасса забирают около 80%, в воде остается 11%, а вытекает 5%. Это заметное ухудшение работы обеих установок в 1954 г., вероятно, можно объяснить тем, что осенью 1952 г. оба пруда проработали больше месяца при форсированном режиме без фильтров и с подачей сравнительно большого количества активности; этим, конечно, сильно насытили оба пруда.

12. Следует еще отметить, что для предварительной ориентировки селективности сорбции различных элементов из раствора почвенными фильтрами и компонентами пруда препараты исходного раствора, воды, прошедшей через фильтр, и воды, вытекающей из пруда, были повторно промерены на счетной установке в открытом виде и с тонкой алюминиевой фольгой; исходный раствор с фольгой в среднем дает в семь раз меньше распадов в минуту, вода, прошедшая через фильтр в 14 раз, а вытекающая из пруда — в 16 раз меньше. Ту же картину, только с соответственно большей жесткостью излучения в воде, вытекающей из пруда, дали измерения для второй установки. Таким образом, как почвенный фильтр, так и компоненты пруда преимущественно задерживают элементы с жестким бета-излучением.

13. В течение всего времени фильтр первой установки работал лучше фильтра второй установки; это объясняется упоминавшимся выше сходством в избирательной сорбции элементов из раствора прудами и фильтрами, в результате чего фильтр второй установки, расположенный после пруда, получает менее благоприятную для сорбции смесь излучателей.

14. Наконец, в течение одной зимы был проведен ориентировочный опыт по зимнему режиму дезактивации воды. Один из прудов электрически отапливался, так что на нем не образовывалось ледяного покрова и продолжалась вегетация водной флоры; другой пруд не отапливался, он покрылся ледяным и снежным покровом и в нем происходило интенсивное зимнее отмирание части биомассы водных растений. За зимний сезон дезактивация воды оказалась здесь даже несколько лучшей; по-видимому, благодаря повышению отмирания биомассы и увеличению детритообразования, зимой не происходит заметного снижения дезактивации, несмотря на снижение темпов прироста биомассы.

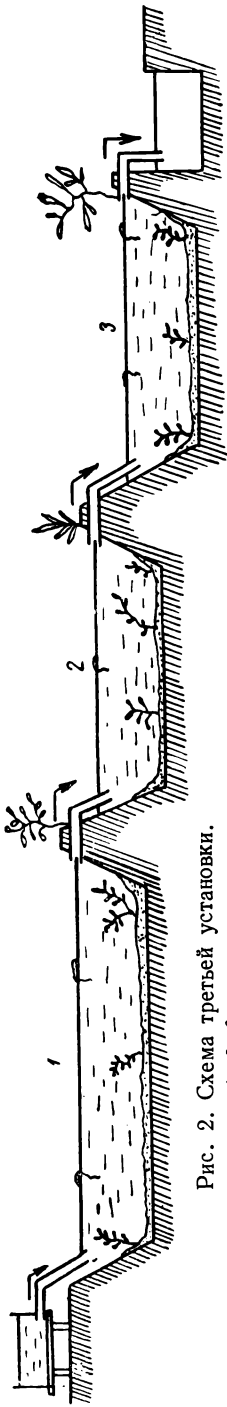

Рис. 2. Схема третьей установки. *1, 2, 3* — пруды.

15. Результаты всех описанных выше опытов можно вкратце сформулировать следующим образом. Обе установки не дали существенных различий: вытекающая из прудов вода содержала в первой установке от 0,7 до 2,6%, во второй — от 0,2 до 5,0% исходной активности. Проценты дезактивации воды почвенными фильтрами и прудами также были примерно одинаковы: округляя, можно считать, что те и другие очищали воду примерно на 90%. Повторные измерения радиоактивности показали, что, как и следовало ожидать на основании наших лабораторных опытов, активность сильно концентрировалась грунтом и живыми организмами, откладываясь в конце концов в верхнем заиленном слое грунта. Таким образом, испытания этих наружных установок дали вполне удовлетворительные результаты.

16. Исходя из близкого качественного и количественного сходства в работе прудов и почвенных фильтров, можно попытаться совсем отказаться от последних; для лучшей очистки и дезактивации сточной воды можно устроить серию из нескольких прудов, пройдя через которые вода (исходя из всех имеющихся у нас до сих пор данных) должна в достаточной мере дезактивироваться. В 1954 г. нами были поставлены опыты с тремя связанными друг с другом и расположенными один ниже другого прудами емкостью: первый 21 $м^3$, а второй и третий по 14 $м^3$. Они были устроены (рис. 2) совершенно так же, как и пруды первой и второй установки. Из резервуара ежедневно спускалось в первый пруд 1 000 *л* раствора смеси осколков урана, концентрацией в 10 *микрокюри/л*. Всего было впущено около 1 *кюри* раствора. Ежедневно брались пробы воды: по три из первого пруда (при втекании, на середине пруда и при стоке), по две из второго (середина и сток) и из третьего (середина и сток). Пробы растений и грунта брались каждые две недели.

17. По измерениям количеств поступающей в установку и вытекающей из нее воды и по измерениям радиоактивности проб воды мы провели полный баланс работы этих прудов. Из табл. 3 видно, что три пруда работали весьма различно. Из первого вытекало лишь около 3% от всей поступившей в него активности и около 95% было поглощено грунтом и биомассой. В следующие пруды вошло очень мало активности (во второй — 2,8% и в третий —1,8% от исходной), но поглощено грунтом и биомассой было во втором пруду лишь около 10%, а в третьем — около 40% от поступившей в каждый из них активности. Из третьего водоема вытекло около 0,7% от всей поступившей в установку активности. Общую работу этой установки можно, таким образом, считать весьма удовлетворительной. То обстоятельство, что второй и третий пруды задерживали активность много хуже первого, объясняется, по-видимому, так же, как и ухудшение работы пруда в первой и фильтра во второй из вышеописанных установок. Из смеси осколков урана во второй и третий пруды се-

Таблица 3

Общий баланс количества радиоактивности в трех прудах за время работы третьей установки

Водоем	Распределение активности	*милликюри*	% вошедшей активности	% исходной активности
1	Впущено	1046	100	100
	Поглощено грунтом и биомассой	992,1	94,9	94,9
	Осталось в воде	24,2	2,3	2,3
	Вытекло	29,7	2,8	2,8
2	Впущено	29,7	100	—
	Поглощено грунтом и биомассой	3,1	10,4	0,29
	Осталось в воде	7,8	26,3	0,75
	Вытекло	18,8	63,3	1,79
3	Впущено	18,8	100	—
	Поглощено грунтом и биомассой	7,7	41	0,74
	Осталось в воде	3,5	18,6	0,33
	Вытекло	7,6	40,4	0,72

рии, особенно при весьма сильном поглощении активности совершенно еще не насыщенным первым прудом, поступают преимущественно лишь наиболее плохо сорбируемые грунтами и биомассой элементы. Разницу поглощения активности вторым и третьим прудом, при ничтожной общей радиоактивности воды этих прудов и соответствующей неточности баланса, нужно считать случайной. Наглядно баланс радиоактивности в этих прудах изображен на рис. 3.

18. Перейдем теперь к рассмотрению активности грунтов в прудах всех трех установок. Грунты состояли из озерного песка с тонкой прослойкой почвы. За первый сезон во всех прудах почти не образовалось иловых отложений, которые, однако, интенсивно накапливались на дне прудов первой и второй установок в последующие годы. Поэтому пробы верхнего слоя песка брались из прудов первых двух установок в течение трех лет, из прудов третьей установки в течение единственного сезона ее работы. Пробы ила за первый год брались лишь из прудов третьей установки, а из прудов первых двух установок ил брался только в течение второго и третьего годов их работы. Вся масса абсолютных измерений не представляет особого интереса, поэтому в табл. 4 приводятся лишь усредненные по сезонам коэффициенты накопления песка и ила: из табл. 4 видно, что коэффициенты накопления в песке варьируют от 10 до 30; при этом они меньше в пруду первой установки, вода которого содержала очень мало активности, и лишь немного возрастают в третьем году. Ил, как уже упоминалось, в течение первого года работы прудов брался лишь из третьей установки и дал там коэффициенты накопления около 75. Во второй год работы двух первых установок коэффициенты накопления ила были ниже в пруду первой и выше в пруду второй установки, от второго к третьему

Таблица 4

Коэффициенты накопления радиоактивности грунтами водоемов трех установок за все время работы

Грунт	Год	Коэффициенты накопления		
		первый пруд	второй пруд	серия из трех прудов, среднее
Песок	1	10	25	25
	2	10	25	—
	3	20	30	—
Ил	1	—	—	75
	2	250	350	—
	3	2300	4500	—

году коэффициенты накопления ила резко возросли с 250 до 2300 в пруду первой и с 350 до 4500 в пруду второй установки. Это резкое возрастание понятно, так как илообразование идет за счет постепенного отмирания высокоактивной биомассы (детрита) и оседания мутей, хорошо сорбирующих излучатели. Таким образом, как и следовало ожидать, особенно высокие коэффициенты накопления дают иловые донные отложения, постепенно образующиеся в содержащих излучатели прудах.

19. Из биомассы всех прудов периодически брались пробы различных видов живых организмов, в основном водных растений, для определения в них активности; одновременно брались пробы воды и определялись соответствующие коэффициенты накопления. Для каждого вида живых организмов весь полученный таким образом материал усреднялся по отдельным прудам и сезонам. Усредненные данные по коэффициентам накопления активности всеми изученными видами организмов приведены в табл. 5. Особенно высокими коэффициентами накопления отличаются планктон, ряска, элодея и лягушатник. У прибрежных укореняющихся растений они значительно выше в корнях, чем в зеленой массе. Сравнительно большая изменчивость коэффициентов накопления водными организмами в прудах наружных установок объясняется изменчивостью концентрации и состава смеси излучателей в воде. Само собой разумеется, что точное изучение видовых коэффициентов накопления возможно лишь в лабораторных опытах с чистыми растворами отдельных элементов.

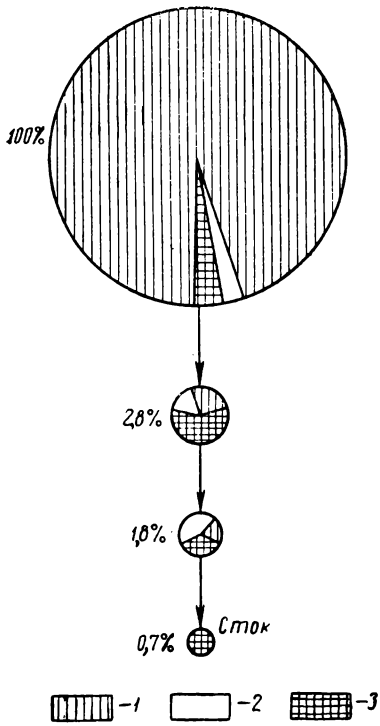

Рис. 3. Схематическое изображение баланса активности (в процентах от поступившей в данный водоем) в трех связанных друг с другом прудах.

1 — радиоактивность, задержанная грунтом и биомассой; *2* — радиоактивность, оставшаяся в воде; *3* — активность, вытекшая из пруда.

20. Более детальные и точные опыты по дезактивации воды от отдельных изотопов и по изучению распределения этих изотопов по основным компонентам водоема (вода, грунт, биомасса) легче проводить в менее громоздких, полулабораторных установках, состоящих из серии сравнительно небольших слабопроточных бачков, содержащих воду, грунт и биомассу (рис. 4). В первый бачок ежесуточно пускается 3—6 *л* раствора соответствующего излучателя; ежедневно для определения радиоактивности берутся пробы воды из всех бачков, а также воды, вытекающей из последнего бачка. По окончании опыта проводится полный баланс активности: измеряется количество воды, взвешивается грунт и биомасса каждого бачка и в них определяется концентрация радиоактивности.

21. Такие опыты проводятся в нашей лаборатории с неразделенным раствором осколков урана, стронцием, иттрием, цирконием, рутением, цезием, церием, серой, железом, цинком и кобальтом. При форсированном режиме, когда ежесуточная подача раствора (концентрация 10—25 *микрокюри/л*) составляет примерно от $^1/_{25}$ до $^1/_{30}$ общего объема воды во всех десяти бачках, по отдельным элементам получены следующие результаты: стронций и рутений проходят через всю серию, и вытекающая из нее вода содержит

Таблица 5

Коэффициенты накопления излучателей водными растениями и животными из прудов трех установок

Виды растений и животных	Пруд первой установки			Пруд второй установки			Пруды третьей установки, 1954		
	1952	1953	1954	1952	1953	1954	1	2	3
Планктон	—	—	1750	—	—	2750	—	—	—
Ряска	850	320	1175	550	325	3400	5500	2450	710
Элодея	650	250	1500	900	300	2500	3700	2600	1220
Роголистник	—	—	1150	—	—	6000	—	—	—
Телорез	225	100	1500	750	225	800	2200	900	880
Лягушатник	—	85	775	—	150	1650	1550	2150	770
Белокрыльник: Надземная масса	—	—	140	—	—	220	390	80	85
Белокрыльник: Корни	—	—	730	—	—	—	1445	350	150
Осока: Надземная масса	30	25	150	25	25	180	100	15	55
Осока: Корни	70	50	680	25	25	725	400	100	90
Тростник: Надземная масса	40	80	200	—	20	200	1250	—	—
Тростник: Корни	150	110	700	—	100	1100	2000	—	—
Катушка	—	—	—	—	—	—	—	—	750
Прудовик	—	—	—	—	—	—	2200	850	650
Бокоплав	—	—	—	—	—	—	450	—	—
Окунь: Чешуя	—	—	—	—	—	—	—	—	85
Окунь: Скелет	—	—	—	—	—	—	—	—	40
Окунь: Мышцы	—	—	—	—	—	—	—	—	5
Окунь: Внутренние органы	—	—	—	—	—	—	—	—	14

несколько процентов активности. Сера также проникает до стока, остальные же элементы практически целиком сорбируются, причем некоторые, как например, цезий, церий и кобальт, не доходят даже до последнего бач-

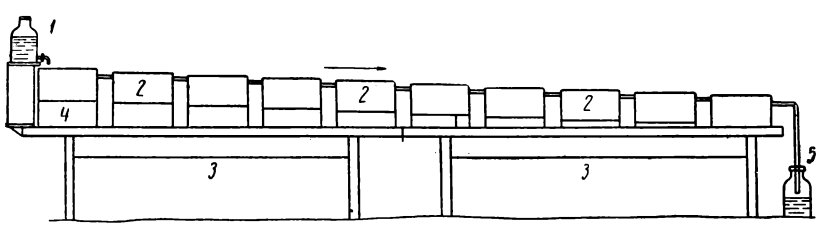

Рис. 4. Схема установки полулабораторного типа. Серия бачков для проведения опытов по дезактивации воды.

1 — бутыль с исходным раствором; *2* — бачки; *3* — металлический стеллаж; *4* — деревянные подставки; *5* — бутыль со стекающей водой.

ка, а иттрий лишь в ничтожных количествах проникает во вторую половину серии. При менее форсированном режиме, то есть более медленном протоке, (когда суточная подача составляет около $^1/_{60}$ общего объема воды), практически целиком сорбируется и стронций.

22. По типу распределения между водой, грунтом и биомассой все изученные нами до сих пор элементы могут быть разбиты на три группы: равномерно распределяющиеся (тип стронция), сорбируемые преимущественно грунтами (тип цезия) и сорбируемые преимущественно биомассой

(тип церия). Эти три типа распределения схематически изображены на рис. 5.

23. Наконец, проводятся опыты по влиянию на степень дезактивации воды ряда сопутствующих условий: изменение pH воды, прибавление

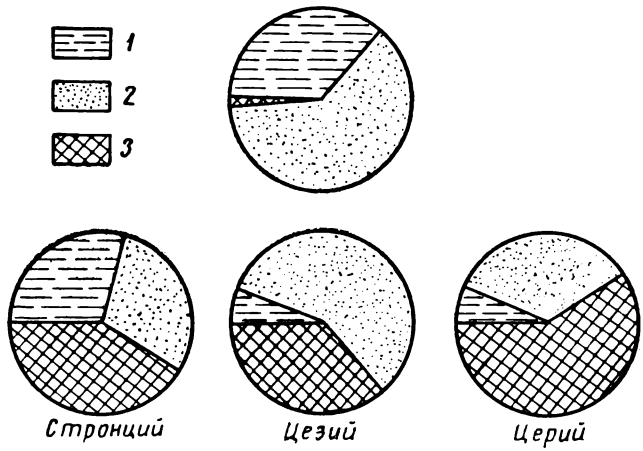

Рис. 5. Схематическое изображение процентного распределения стронция, цезия и церия по основным компонентам (грунт, биомасса, вода) в бачках.
Наверху — процентное соотношение трех основных компонентов по весу; внизу — процентное распределение активности для каждого элемента.
1 — вода; *2* — грунт; *3* — биомасса.

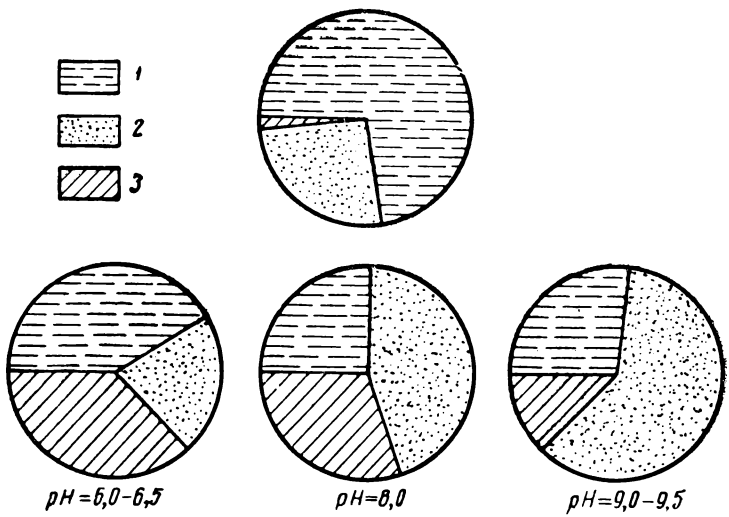

Рис. 6. Схематическое изображение процентного распределения смеси осколков урана по трем основным компонентам бачков. Наверху — процентное соотношение воды, грунта и биомассы по весу; внизу — процентное распределение осколков урана по этим компонентам при кислой, нормальной и щелочной реакции воды.
1 — вода; *2* — грунт; *3* — биомасса.

различных мутей в первый водоем. На рис. 6 схематически изображено влияние пониженного и повышенного pH воды на распределение неразделенного раствора осколков урана по трем основным компонентам водо-

ема. Применение методики пропускания различных растворов через серии малых водоемов-бачков позволяет постепенно накопить данные по степени и характеру дезактивации воды, от различных отдельных излучателей, а также по влиянию на эту дезактивацию различных сопутствующих условий и состава биомассы.

24. Все описанные выше опыты с прудами и бачками показывают принципиальную возможность биологической дезактивации не слишком загрязненных сточных вод, содержащих сравнительно небольшие концентрации (1—25 *микрокюри/л*) радиоактивных изотопов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

25. Результаты всех описанных в предыдущих разделах опытов приводят к следующим основным выводам.

26. Обе первые установки, из которых в одной почвенный фильтр находится перед, а в другой после пруда, не дали существенных различий в своей работе: вытекавшая из обеих установок вода содержала от 0,5 до 2% исходной активности. При этом как пруды, так и фильтры дезактивировали воду в более или менее одинаковой степени, очищая ее каждый примерно на 90%. Некоторая разница наблюдалась в зависимости от последовательности расположения фильтра и пруда и сводилась к тому, что несколько лучше всегда работал первый объект: фильтр в первой и пруд во второй установке. Это, несомненно, объясняется тем, что из смеси раствора осколков урана как фильтры, так и пруды лучше задерживают в основном одни и те же элементы. За три года работы и при проведении осенью второго года специальных опытов с форсированным режимом спуска растворов пруды этих установок не дали заметных признаков насыщения активностью. Как показали определения коэффициентов накопления, особенно большую роль в поглощении активности прудом играют живые организмы, для которых, в зависимости от вида и от условий, были получены коэффициенты накопления от 100 до нескольких тысяч. Особенно высокие коэффициенты накопления дали постепенно образующиеся из детрита иловые донные отложения.

27. Ввиду ряда неудобств работы с почвенными фильтрами и установленного в опытах на первых двух установках сходства в работе фильтров и прудов была устроена третья установка, состоящая из серии друг с другом связанных трех прудов без фильтра. Опыты, проводившиеся при ежесуточном спуске раствора осколков урана концентрацией 10 *микрокюри/л* в количестве около $^1/_{50}$ общего объема прудов, дали вполне удовлетворительные результаты: в трех прудах поглощалось более 99% исходной активности.

28. Таким образом, поступающие в водоемы в ничтожных концентрациях химические элементы весьма быстро концентрируются из раствора различными, преимущественно живыми компонентами водоема. Основной биогеохимический механизм сводится при этом к тому, что концентрированные живыми организмами элементы, с отмиранием животных и растений и образованием детрита, накапливаются в иловых донных отложениях. Описанные в этой статье опыты с наружными установками сравнительно крупного масштаба из технических и отчасти практических соображений проводились с растворами смеси осколков урана. Их основной задачей было установление возможности и порядка величин биологической дезактивации воды. Не подлежит сомнению, что разные химические элементы концентрируются одним и тем же видом живых организмов в разной

степени, а разные группы и виды живых организмов накапливают один и тот же химический элемент в разных количествах.

29. Проводящиеся в нашей лаборатории опыты в аквариумах и сериях слабопроточных бачков имеют целью: точно выяснить видово-специфические коэффициенты накопления для разных элементов, а также установить степень дезактивации воды (в процентах) от разных отдельных элементов при прохождении их через серию водоемов. На основании этих опытов можно будет впоследствии, создавая в прудах-отстойниках оптимальные для поглощения определенной смеси элементов биоценозы, заметно улучшить дезактивационную работу водоемов. Приводившиеся выше результаты опытов в бачках показали также, что разные элементы задерживаются и распределяются по компонентам водоема в разной степени; поэтому степень и характер очистки, а в связи с этим и режим водоемов-отстойников, должен зависеть от комбинации находящихся в воде излучателей.

30. Следует заметить, что вряд ли даже сравнительно высокие концентрации радиоактивности в донных отложениях, не говоря уже о сравнительно ничтожных концентрациях ее в воде, могут в какой-либо мере подавлять развитие пресноводного биоценоза. Проводившиеся нами специальные опыты с пресноводным перифитоном и элодеей показали, что содержание в воде радиоактивности в концентрациях 10^{-6} до 10^{-4} *кюри/л* не только не подавляет, но даже заметно стимулирует рост и развитие этих организмов. То же самое в еще большей мере касается почвенной и водной микрофлоры.

31. На основании всех вышеизложенных соображений и результатов опытов можно в дискуссионном порядке предложить для дезактивации загрязненных излучателями сточных вод тип установки, состоящей из серии прудов-отстойников. Надо полагать, что вода после прохождения через такую серию прудов может быть сбрасываема (с некоторыми предосторожностями, о которых будет упомянуто ниже) в открытые водоемы.

32. Дадим самые общие рекомендации по расчету и устройству прудов-отстойников. Если принять, что общий объем воды в серии должен в 60 раз превышать средний объем суточного сброса сточных вод, то на 1000 $м^3$ суточного сброса общий объем водоемов должен составить примерно 60 000 $м^3$. Серия должна состоять из пяти прудов, из которых первый вдвое больше остальных; тогда объем первого пруда будет равняться 20 000 $м^3$, остальных — по 10 000 $м^3$. При определении глубины прудов надо исходить из следующих соображений. С одной стороны, для увеличения относительной сорбирующей поверхности грунта выгоднее мелкие пруды; с другой стороны, практически неудобна слишком большая общая площадь серии водоемов и необходим достаточно толстый слой воды для отширмовки гамма-излучений донных отложений и для избежания чрезмерного сокращения свободной водной массы при замерзании водоема в зимний сезон. Поэтому глубина должна составлять около полутора метров; тогда общая площадь водоемов составит около трех с третью гектаров. По форме четыре меньших пруда можно сделать квадратными, а первый, бóльший пруд, может иметь форму прямоугольника с короткой стороной, равной стороне остальных прудов. Все пруды должны соединяться сточными трубами для верхнего стока, приспособленными и для работы в зимних условиях. Дно и боковые откосы котлованов должны быть гидроизолированы (например, слоем глины или другим способом), для того чтобы избежать излишнего просачивания воды в подпочву; с целью избежания разноса активности грунтовыми водами, площадь под пруды должна быть выбрана с учетом гидрогеологических и грунтовых условий, и так спланирована, чтобы до минимума сократить объем поверхностного, особенно

весеннего, стока в водоем. Берега прудов и прибрежные откосы должны быть тщательно задернованы хорошим газоном, а для устранения ветрового распыления воды и прибрежной почвы вся территория должна быть окружена защитной лесной полосой. Поверхностный сток воды у последнего пруда целесообразно снабдить планктонно-детритным задерживающим фильтром.

33. Необходимо подчеркнуть основные недостатки и достоинства биологического метода дезактивации сточных вод. Основным и, пожалуй, единственным недостатком является то, что установка, состоящая из нескольких прудов, занимает относительно большую площадь. При этом чем «грязнее» сточные воды и чем выше их активность, тем бо̀льшую площадь должны занимать пруды, при том же объеме суточной подачи.

34. Основными достоинствами этого метода являются простота, дешевизна и безаварийность. Эксплуатация практически не требует затраты специального труда и средств, за исключением периодического ухода за газоном и насаждениями. Особенно существенным мы считаем то, что водоемы, наряду с дезактивацией и очисткой воды, одновременно являются «радиокладбищем». Последнее обстоятельство не должно пугать и при ежесуточном поступлении сравнительно больших количеств излучателей. Для относительно свежих растворов осколков урана накапливающееся количество излучателей практически не превышает 150—200 суточных порций, а полутораметровый слой воды является хорошей отширмовкой основной массы излучателей, скопившихся на дне и в придонной биомассе. Сама же водная масса прудов, даже при маловероятной активности, порядка 10^{-4} *кюри/л*, дает, как показывают специальные дозиметрические расчеты, на расстоянии 1 *м* от берега лишь около одной «толерантной дозы».

35. Наконец, надо упомянуть о сбросе дезактивированных сточных вод, прошедших через серию прудов-отстойников в открытые водоемы. Выше упоминалось, что конечный сток воды из последнего пруда следует снабдить фильтром (например, из песка и гравия), задерживающим планктон и детрит; этим исключается попадание в открытые водоемы излучателей, концентрированных планктоном. Место сброса из прудов-отстойников лучше оградить от пользования для бытовых нужд. Предпочтительнее сбрасывать дезактивированные сточные воды либо в реки, либо в болотистые участки, не служащие источником бытового водопользования.

36. Конечно, биологические методы дезактивации воды целесообразно применять лишь к большим количествам сточных вод, содержащих излучатели в весьма малых концентрациях; такие воды не рентабельно обрабатывать другими способами. Высокоактивные отбросы должны концентрироваться и захораниваться либо в глубинах океана, либо в недрах земной коры, ниже уровня грунтовых вод, не связанных с поверхностным выходом. В будущем высокоактивные концентраты, может быть, будет целесообразно отправлять на Луну или в мировое пространство.

ЛИТЕРАТУРА

1. Агафонов Б. М. Некоторые лабораторные опыты по биологической дезактивации воды. Тезисы Всес. конф. мед. радиологии, гигиеническая секция. М., Медгиз, 1956.

2. Бруновский П. К. Концентрация радия организмами. Труды Биогеохимической лаб. АН СССР, 2, 1933.

3. Бруновский П. К. и Кунашева К. Г. Некоторые данные относительно содержания радия в растениях и в водах. Труды Биогеохимической лаб. АН СССР, 3, 1935.

4. Вернадский В. И. Живое вещество в химии моря. Петроград, Научн. хим. техн. изд-во, 1923.

5. Вернадский В. И. Биосфера Л., 1926.

6. Вернадский В. И. О рассеянии химических элементов. Общий отчет лаб. АН СССР, 1927.
7. Вернадский В. И. О классификации и химическом составе природных вод. «Природа», 1929, № 9.
8. Вернадский В. И. О концентрации радия живыми организмами. ДАН СССР, серия А, № 2, 1929.
9. Вернадский В. И. Очерки геохимии. М., Гос. научн.-техн. горно-геол. нефт. изд-во, 1934.
10. Вернадский В. И. Биогеохимические очерки. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.
11. Вернадский В. И. и Виноградов А. П. О химическом элементарном составе рясок (Lemna) как видовом признаке. ДАН СССР, № 6, 1931.
12. Вернадский В. И. Несколько слов о ноосфере. «Усп. Совр. Биол.», 1944, **18**, вып. 2.
13. Виноградов А. П. О химическом составе пресноводного планктона. Труды 2-го Всес. гидр. съезда, М., 1929.
14. Виноградов А. П Химический элементарный состав организмов моря. Труды биогеохим. лаб. АН СССР, **3**. М., 1935.
15. Виноградов А. П. Химический состав морского планктона. Труды Океанографического ин-та, **VII**, 1938, 97—112.
16. Виноградов А. П. Геохимия рассеянных элементов в морской воде. «Усп. химии», 1944, **13**, вып. 1, 3—34.
17. Виноградов А. П. Геохимия редких и рассеянных химических элементов в почвах. М., Изд-во АН СССР, 1950.
18. Дуплаков С. Н. Материалы к изучению перифитона. Труды Лимнологической станции в Косине, 1933.
19. Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря. **1**,**2**. М., Изд-во «Советская наука», 1947—1951.
20. Зернов С. А. Общая гидробиология. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949.
21. Карзинкин Г. С. Попытка практического разрешения понятия биоценоз. Зоол. журн., 1926—1927, **6** и **7**.
22. Порядкова Н. А. Методика и результаты некоторых опытов по радиостимуляции растений. «Биофизика», 1956, **1**, вып. 7.
23. Смарагдова Н. П. Некоторые наблюдения и экспериментальные исследования над динамикой биоценозов перифитона. Зоол. журн., 1937, **XVI**, вып. 2.
24. Тимофеев-Ресовский Н. В. Биофизическая интерпретация явлений радиостимуляции растений. «Биофизика», 1956, **1**, вып. 7.
25. Тимофеев-Ресовский Н. В. Применение излучений и излучателей в экспериментальной биогеоценологии. Бот.журн., 1957, **42**, № 2.
26. Тимофеев-Ресовский Н. В., Порядкова Н. А., Сокурова Е. Н., Тимофеева-Ресовская Е. А. Работы по экспериментальной биогеоценологии. 1. Влияние излучателей на биомассу и структуру наземных, почвенных и пресноводных биоценозов. Сб. раб. лаб. биофизики, № 1. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 9, Свердловск, 1957.
27. Тимофеева-Ресовская Е. А. Некоторые опыты по дезактивации воды. Тезисы Всес. конф. мед. радиологии, гигиеническая секция. М., Медгиз, 1956.
28. Тимофеева-Ресовская Е. А. Почвенно-биологическая дезактивация воды в прудах-отстойниках. Бюлл. МОИП, отдел. биол., **62**, 1957.
29. Coffin C. C. Exchange of materials in a lake as studied by the addition of radioactive phosphorus. Canad. J. of Res., 1949, **27**.
30. Hayes F. R., Mc. Carter J. A., Cameron M. L., Livingston D. A. On the kinetics of phosphorus exchange in lakes. J. of Ecol., 1952, **40**.
31. Mac Carter J. A., Hayes F. R., Jodrey L. H., Cameron M.L. Movement in the hypolimnon of a lake as studied by the addition of radioactive phosphorus. Canad. J. of Zool., 1952, **30**.
32. Ruchhoft C. C. The possibilities of disposal of radioactive wastes by biological treatment methods. Sevage works J., 1949, **21**.
33. Ruchhoft C. C., Setter L. R. Application of biological methods in the treatment of radioactive wastes «Sevage and Industr». 1953, Wastes. I.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

Вып. 13 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1960

И. П. ТРЕГУБЕНКО

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПОВЕДЕНИЯ РАДИОАКТИВНЫХ ИЗЛУЧАТЕЛЕЙ В ОРГАНИЗМЕ

ВВЕДЕНИЕ

До настоящего времени опубликовано большое число исследований по поведению различных излучателей в животном организме. К сожалению, данные по судьбе отдельных элементов все же являются разрозненными и недостаточными. Это обстоятельство весьма затрудняет сравнение характеров их поведения, между тем как такое сравнение позволило бы установить и общие черты, и частности в обмене различных элементов. А это со своей стороны позволило бы вывести ряд закономерностей, которые дали бы возможность глубже проникнуть в процессы обмена, а также оценить токсикологическое значение различных элементов и разработать профилактику и терапию профессиональных отравлений ими.

Ввиду того, что поступление в организм излучателей или токсических металлов может происходить различными путями (через рот, через дыхательные пути, кожу, а в отдельных случаях подкожно, внутримышечно и даже внутривенно) в виде различных солей (хорошо и плохо растворимых, простых и комплексных), а также в разных весовых количествах (от так называемых «невесомых» или «субаналитических» до значительных «весомых» количеств), весьма желательно для целей сравнения иметь перед собой более или менее полные данные для каждого элемента по всем перечисленным факторам.

Существенные пробелы в литературных данных по этим вопросам не позволяют представить более или менее четкую картину по большинству элементов периодической системы. Поэтому мы остановимся лишь на наиболее хорошо изученных в нашей лаборатории элементах, которые, как нам кажется, охватывают практически все возможные типы поведения металлов (радиоактивных и стабильных изотопов) в животном организме.

Изучение судьбы инкорпорированных металлов проводилось в лаборатории биофизики УФАН СССР методом меченых атомов. Преимущества этого метода заключаются не только в том, что мы имеем возможность проследить именно за инкорпорированным элементом, но и в его исключительной чувствительности, позволяющей варьировать вводимую весовую дозу элемента от так называемых «весомых» (определяемых обычными аналитическими способами) количеств порядка миллиграммов до ничтожно малых, невесомых количеств порядка 10^{-15} *г*. Изучение же зависимости характера поведения данного элемента от вводимой весовой дозы наряду с исследованиями влияния пути его введения (внутривенно, подкожно, перорально)

является для рассматриваемой нами проблемы методологически основным способом, дающим возможность вскрыть причины той или иной судьбы инкорпорированного элемента.

При этом надо иметь в виду, что предел «невесомости» инкорпорируемого излучателя ограничивается не только чувствительностью измерительной аппаратуры, но и его периодом полураспада. В зависимости от последнего сильно разнятся в весовом отношении одинаковые по радиоактивности количества введенных излучателей (без стабильного носителя), как видно из табл. 1. Кроме того, выпускаемые промышленностью препараты зача-

Таблица 1

Вес 1 *микрокюри* радиоактивного вещества

Изотоп	Период полураспада	Вес, г
Y^{90}	2,5 дня	$1,7\times10^{-12}$
Zn^{65}	250 дней	$1,3\times10^{-10}$
Cs^{137}	33 года	$1,3\times10^{-8}$
Th^{230}	8×10^{4} лет	$5,2\times10^{-5}$
Pd^{107}	$8,6\times10^{7}$ лет	$2,6\times10^{-2}$
U^{238}	$4,5\times10^{9}$ лет	3

стую содержат значительные изотопные и неизотопные примеси, что сильно затрудняет изучение зависимости поведения в организме этих излучателей от вводимой весовой дозы.

1. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИЗЛУЧАТЕЛЕЙ ПО ОРГАНАМ

Проведенные в нашей, а также в других лабораториях точные количественные исследования по распределению внутривенно введенных невесомых излучателей вкратце представлены в табл. 2. Приведенные данные по-

Таблица 2

Содержание излучателей в органах крыс ко второму — четвертому дню после внутривенного введения их в форме хорошо растворимых солей без носителя, % введенного количества

Излучатель	Мышцы	Печень	Скелет	Костный мозг	Почки	Селезенка	Легкие	Гонады	Надпочечники	Щитовидная железа
$PuCl_3$	—	23	45	—	2,2	0,7	—	—	—	—
$PuCl_4$	—	70	8	—	0,5	2,8	—	—	—	—
PuO_2NO_3	—	9	56	—	2,0	0,5	—	—	—	—
Pu-цитрат	—	9	57	—	1,6	0,7	—	—	—	—
UCl_4	—	40	12	—	5,0	—	—	—	—	—
$UO_2(NO_3)_2$	—	0,2	23	—	10	—	—	—	—	—
$ThCl_4$	7	70	1	1,7	0,1	3	0,1	—	0,02	—
$AcCl_3$	—	63	25	2,4	2	1,3	0,3	0,3	0,1	0,2
$RaCl_2$	3,5	0,2	60	—	0,4	0,1	—	—	—	—
$PoCl_4$	15	17	10	3	7	4	2	0,3	0,1	0,02
$PmCl_3$	—	50	30	—	3	0,5	0,1	—	0,1	0,01
$CeCl_3$	3	65	23	—	2	0,4	0,1	—	0,1	0,01
$LaCl_3$	3	63	17	1	2	0,7	0,3	—	0,04	0,01
$BaCl_2$	—	1	62	—	0,1	0,1	—	—	—	—
$CsCl$	45	6	3,5	1,5	1,5	0,4	0,5	0,7	0,02	0,01
$TeCl_4$	5	15	11	3,4	2,6	1	2	0,1	0,01	0,01
$SnCl_2$	13	13	11	—	0,7	0,2	0,5	—	—	—
$RuCl_3$	20	9	5	1	4	1,7	1	0,6	0,04	0,02
Nb щавелевокислый	18	9	16	2,7	2,6	2	1	2	0,04	0,02
Zr щавелевокислый	—	5,5	43	2	2,6	0,7	0,3	0,8	0,02	0,01
YCl_3	—	3,5	50	1,2	1,5	0,3	—	—	—	—
$SrCl_2$	0,5	0,1	60	—	0,1	0,1	—	—	—	—

казывают, что различные излучатели накапливаются в органах в весьма неодинаковой степени. Так например, Sr, Ba, Ca, Ra, U^{+6} откладываются практически исключительно в костной ткани; Zr, Y, Pu^{+4}-цит., Pu^{+6} откладываются преимущественно в скелете, но дают также значительные концентрации и в мягких органах (печень, почки); Cm, Am, Pm, Ce, La, Th фиксируются на 50—70% в печени, в то время как Po, Cs, Te, Pu^{+4}, Nb не про-

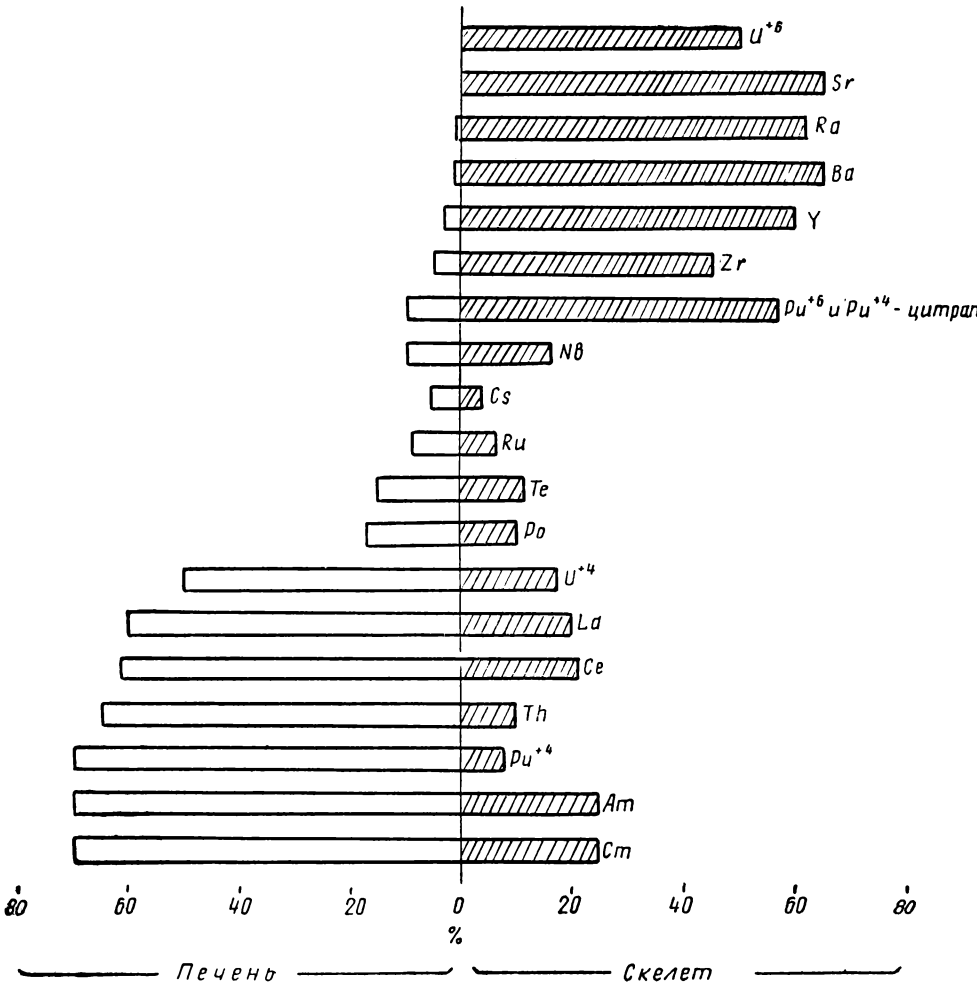

Рис. 1. Относительное распределение различных излучателей в печени и скелете при внутривенном введении невесомых количеств их.

являют тенденции к накоплению в определенном органе и распределяются более или менее равномерно по всем тканям.

Если перечисленные в табл. 2 излучатели распределить по степени накопления их в основных органах-депо (печени и скелете), то получится картина, изображенная на рис. 1. Из этого рисунка видно, что в общем имеется постепенный переход от чисто скелетного типа, через преимущественно скелетный и равномерный к печеночному типу.

Методом авторадиографии было показано [6], что церий и америций откладываются не только по костным трабекулам, но и в компакте кости, по-видимому, по ходу сосудов, в то время как плутоний, торий и цирко-

ний — только по поверхности трабекул. Это свидетельствует о том, что даже в пределах одной феноменологической группы элементов, дающих одинаковое макрораспределение, имеются существенные вариации в микрораспределении. На различия в локализации и в характере связей плутония, иттрия и церия с органическим матриксом костной ткани указывают также полученные в нашей лаборатории данные по выведению этих излучателей при помощи натриевой и кальциевой солей ЭДТА [4 и 5]. Результаты этих опытов говорят о том, что обмен иттрия и особенно церия находится в тесной связи с обменом кальция в костной ткани, в то время как обмен плутония совершенно независим.

2. ВЫДЕЛЕНИЕ ИЗЛУЧАТЕЛЕЙ ИЗ ОРГАНИЗМА

Как правило, металлы выделяются из мягких тканей значительно быстрее, чем из скелета, но в скорости их мобилизации и путях выделения из организма наблюдаются существенные различия. Так, концентрация «рав-

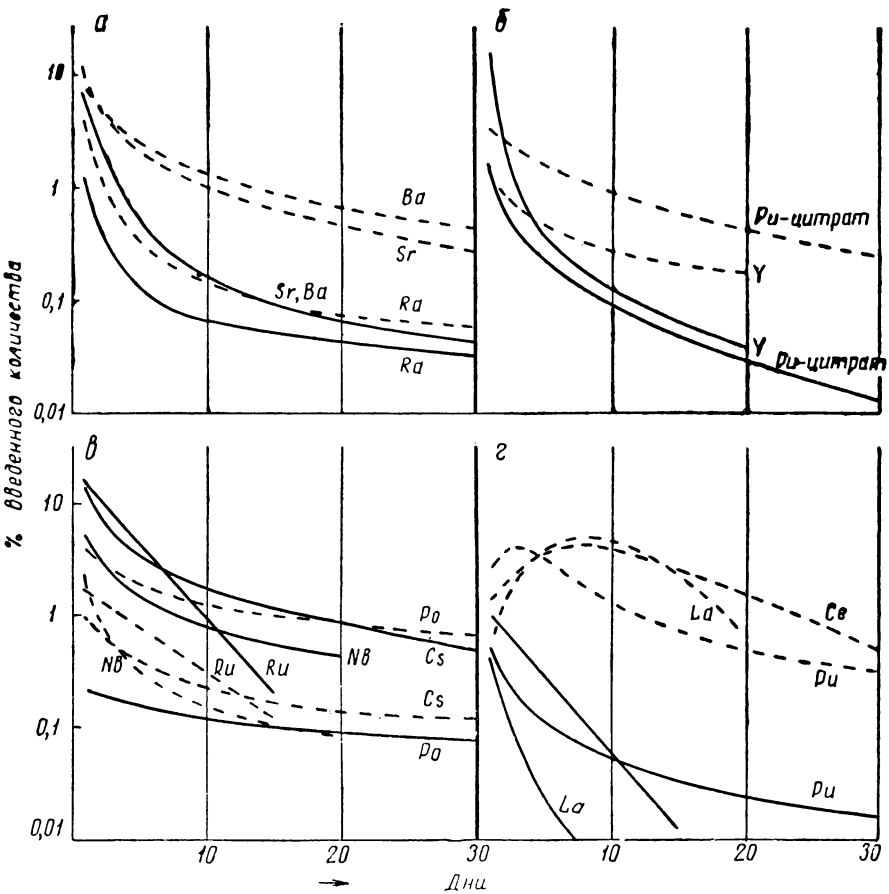

Рис. 2. Выделение с мочой (сплошная линия) и калом (пунктир) чисто скелетных (*а*), преимущественно скелетных (*б*), равномерных (*в*) и печеночных (*г*) элементов во времени.

номерных» элементов (Cs, Nb, Ru, Te) и в мягких тканях, и в скелете убывает во времени примерно с одинаковой скоростью ($T_{1/2} = 10$ дням), причем для этой группы характерно преобладание выделения с мочой (за исключением Po, который выделяется преимущественно с калом). Кривые интенсивности выделения их, однако, существенно различаются (рис. 2, *в*). Вы-

деление этих излучателей из печени идет в основном не непосредственно через кишечник, а за счет перехода в кровь [2].

Относительно высоким начальным выделением с мочой (8—11% за первые сутки) характеризуются также «чисто скелетные» элементы (Sr, Ba), исключая радий, который за это время выделяется лишь на 1,5% (рис. 2, *а*); вместе с тем, для этой группы типично высокое начальное выделение с калом (Ra—4,5%; Sr—6%; Ba—9%). В дальнейшем, однако, вследствие резкого падения интенсивности выделения излучателей с мочой, содержание их в кале превышает таковое в моче на порядок величины. Мобилизация этих элементов из скелета происходит значительно медленнее, чем предыдущей группы ($T_{1/2}$ = 200 дням).

«Печеночные» металлы (рис. 2, *г*) характеризуются низким выделением с мочой (1—2,5% в первые сутки) и относительно высоким содержанием в кале (2—3% в первые сутки, с последующим возрастанием до 5%). Такое поведение этих элементов связано с непосредственным выделением их из печени в кишечник. Данная группа излучателей практически не выделяется из скелета.

«Преимущественно скелетные» металлы (Y,Pu-цитрат) в первые сутки выделяются в большей степени с мочой, однако, начиная уже с третьего—пятого дня преобладает выделение с калом (рис. 2, *б*). Мобилизация их из скелета происходит исключительно медленно.

3. ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ИЗЛУЧАТЕЛЯ В КРОВИ КАК ФАКТОР, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЙ ПОВЕДЕНИЕ ЕГО В ОРГАНИЗМЕ

Приведенные данные показывают, что в поведении металлов в организме имеются определенные закономерности. В ряде случаев на первый план выступают общие свойства данной группы периодической системы элементов. К примеру, все щелочноземельные металлы основной подгруппы относятся к «чисто скелетному» типу распределения, трансурановые элементы входят в «печеночный» тип, а щелочные металлы — в «равномерный» тип. Вместе с тем, однако, наблюдаются существенные расхождения между приведенной нами чисто феноменологической классификацией и принадлежностью металлов к группам периодической системы. Так, к «чисто скелетным» элементам приходится отнести шестивалентный уран, к «равномерным», наряду со щелочными элементами, полоний, рутений, ниобий, принадлежащие к разным химическим группам, а из редкоземельных элементов, откладывающихся преимущественно в печени, приходится выделить относящийся к этой группе по своим химическим свойствам иттрий и отнести его к «преимущественно скелетным» металлам.

Эти как групповые, так и индивидуальные особенности в поведении инкорпорируемых излучателей несомненно связаны с различиями их физико-химического состояния в крови. С точки зрения физико-химика внутренняя среда организма представляет сложную систему из разного рода сорбирующих поверхностей, катионов, анионов, простых и комплексных соединений, свободных биокомплексонов; pH жидкой фазы (крови) постоянен и равен 7,3—7,4. Исходя из этой схемы, можно считать, что в плазме крови и межтканевой жидкости катионы металлов способны образовывать хорошо растворимые или, наоборот, труднорастворимые простые и комплексные соединения, сорбироваться на поверхностях, или, наконец, оставаться в виде катионов.

С этой точки зрения понятно равномерное распределение по тканям щелочных металлов, не дающих устойчивых соединений в растворе и находящихся в нем благодаря этому в ионогенном состоянии. Понятно также и высокое отложение трансурановых элементов в печени: исключительно

низкие pH гидролиза и произведение растворимости образуемых ими труднорастворимых соединений в крови (гидроокиси, фосфаты) приводят к образованию грубодисперсных коллоидоподобных частиц, которые быстро захватываются ретикулоэндотелиальными клетками, в основном печени и селезенки. Трудно объяснимо, однако, столь же высокое отложение в печени церия и лантана. Лантан образует гидроокиси при pH выше 8, а церий (трехвалентный) — при pH выше 7. Таким образом, будучи введенными в невесомых количествах порядка 10^{-10}—10^{-12} *г*, они не должны были бы образовывать при pH крови труднорастворимые гидроокиси. Исходя из этого нужно принять, что вводимые препараты церия содержали значительные примеси стабильных редких земель, то есть, по сути дела, не являлись невесомыми. В пользу такого предположения говорит тот факт, что в опытах с хорошо очищенным препаратом радиоцерия мы наблюдали значительно меньшее отложение его в печени (35—40%) при одновременном более высоком (по сравнению с приведенным в табл. 2 и на рис. 1) отложении в скелете (40—43%). Вместе с тем не исключена возможность, что инкорпорируемый $CeCl_3$ переходит уже в крови в четырехвалентную форму, pH гидролиза которой лежит около 2. Такие предположения нельзя выставить в случае лантана, который всегда является трехвалентным, и даже если бы вводимый препарат содержал примеси стабильных редких земель, он не должен был бы давать гидроокисей при pH крови (если исключить процесс соосаждения). На основании этого можно предполагать, что образование труднорастворимых соединений лантана в крови идет не за счет гидроокисей, а за счет фосфатов. Возможно, что и в случае церия фосфаты, по крайней мере частично, ответственны за его высокое накопление в печени.

Близкий к лантану и церию по своим физико-химическим свойствам иттрий дает совершенно иное, как мы видели, распределение по органам: высокое (до 60%) накопление в скелете и очень низкое (около 5%) отложение в печени. При этом не надо забывать, что pH его гидролиза лежит значительно ниже (6,8), чем у лантана. Не останавливаясь на возможных предположениях, нам хочется особенно подчеркнуть сильно выраженную способность иттрия к образованию высокоустойчивых растворимых комплексных соединений. Ввиду того, что полученные в нашей лаборатории данные указывают на существенную роль комплексонов в обмене катионов в организме, мы остановимся на них более подробно.

4. РОЛЬ БИОКОМПЛЕКСОНОВ В МИНЕРАЛЬНОМ ОБМЕНЕ

Для выяснения значения физико-химического состояния металла в крови в определении характера его распределения существенно помогает знание поведения излучателя в организме в зависимости от вводимой весовой дозы. К примеру, можно привести данные по поведению весомых и невесомых количеств иттрия [1] или свинца [3], введенных внутривенно крысе (табл. 3 и 4).

Из таблиц видно, что добавление стабильного изотопного носителя к невесомым количествам радиоиттрия или радиосвинца резко меняет их поведение в организме, значительно увеличивая отложение в печени и селезенке и снижая накопление их в скелете. Эти различия могут быть объяснены как превышением произведения растворимости образуемых иттрием и свинцом труднорастворимых соединений (гидроокисей, фосфатов), так и превышением емкости находящихся в крови биокомплексонов при инкорпорировании весомых количеств металлов. Правильно, по-видимому, рассматривать оба эти фактора совместно.

Использование величин произведения растворимости, установленных для разбавленных, но все же весомых количеств солей металлов (порядка 10^{-3}—10^{-4} *г·моль/л*), весьма затруднительно при переходе к невесомым количествам излучателей. Имеется достаточно указаний на то, что излучатели в невесомых количествах (порядка 10^{-10}—10^{-12} *г*), при которых не должно было бы образовываться гидроокисей, все же дают радиоколлоиды.

Таблица 3

Распределение весомого и невесомого иттрия по органам крысы на второй день после внутривенного введения, % введенного количества

Орган	Невесомый иттрий	Весомый иттрий
Печень	7,10	65,50
Селезенка . . .	0,38	6,28
Почки	5,35	1,24
Скелет	51,50	12,70
Тушка	36,00	14,20

Таблица 4

Концентрации весомого и невесомого свинца в органах крысы через 24 часа после внутривенного введения, % на 10 *г* ткани

Орган	Невесомый свинец	Весомый свинец
Печень	15,5	33,3
Селезенка . .	4,9	16,7
Почки	75,8	32,7
Бедренная кость	44,8	8,7

Ввиду этого нужно быть весьма осторожными с различными расчетами, в основу которых берутся данные макрохимии, особенно при интерпретации результатов опытов на животных.

Не лучше обстоит дело и в отношении биокомплексонов. Исследования с ними только начинаются, а потому приходится скорее строить догадки, нежели дать какое-либо вполне приемлемое объяснение. Многочисленные данные, полученные как в нашей, так и в других лабораториях, указывают на то, что биокомплексоны принимают самое активное участие в минеральном обмене.

Несомненно их влияние на процессы всасывания металлов при паравенозном введении их. Сравнение характеров распределения излучателей в организме при внутривенном и подкожном введении весомых и невесомых количеств их дает возможность установить интересные закономерности. Так, повышение весовой дозы подкожно вводимых свинца или иттрия замедляет всасывание их в кровь, однако почти не сказывается на характере распределения по органам резорбированной доли. При этом, в случае иттрия, независимо от того, вводятся ли подкожно весомые или невесомые количества его, характер распределения резорбированной доли идентичен характеру распределения внутривенно введенных невесомых количеств его. Это обстоятельство весьма важно для анализа механизма всасывания металлов. Одинаковое поведение резорбированной доли весомого или невесомого иттрия, с одной стороны, и идентичность поведения невесомых количеств, введенных непосредственно в кровяное русло, с другой, указывают на то, что из подкожного депо в единицу времени всасываются невесомые количества металла. Это может быть объяснено тем, что из образовавшихся на месте инъекции труднорастворимых соединений весомого иттрия всасывается лишь то количество, которое могут растворить биокомплексоны; резорбция же коллоидальных частиц, если и происходит, то исключительно медленно.

В таком случае надо принять, что емкость биокомплексонов весьма ограничена. А если так, то становятся понятными различия в распределении весомого и невесомого иттрия, введенного внутривенно. Доля весомого металла, превышающая емкость биокомплексонов, будет подвергаться в

крови гидролизу или же образовывать труднорастворимые соединения, например, фосфаты.

Несколько иначе обстоит дело со свинцом. Резорбированная доля его в меньшей степени откладывается в печени и в большей в скелете, нежели невесомые количества, введенные внутривенно. Это говорит о том, что всосавшаяся доля свинца находится в крови в менее грубодисперсном состоянии, чем непосредственно в кровь введенные невесомые количества его. С таким же положением мы встречаемся и в случае церия. Можно предположить, что внутривенно вводимые препараты в этих опытах не были достаточно невесомыми.

Присутствием в крови значительного набора биокомплексонов (минеральных и органических кислот, аминокислот и др.) можно объяснить тот факт, что металлы, обладающие выраженной способностью к комплексованию резко отклоняются от типа распределения, характерного для других металлов данной химической группы. В частности, становится понятным исключительно высокое выделение с мочой шестивалентного урана, кобальта, а также иттрия. Этим же надо объяснить более высокую растворимость солей тяжелых металлов в крови, чем в воде.

Приведенные исследования показывают, что биокомплексоны принимают интимное участие в минеральном обмене организма, однако конкретных данных по этому вопросу пока не имеется. Дальнейшие эксперименты с широким привлечением самых различных биокомплексонов, можно надеяться, выяснят их роль и дадут возможность глубже вникнуть в процессы минерального обмена.

ЛИТЕРАТУРА

1. Семенов Д. И., Борисова Н. Д. Влияние этилендиаминтетраацетата натрия на поведение инкорпорированного иттрия. Отчет за 1951 г. Фонды УФАН СССР. Свердловск.

2. Семенов Д. И., Борисова Н. Д. и Балашева Г. Н. Токсикология радиоактивного ниобия. Отчет за 1950 г. Фонды УФАН СССР. Свердловск.

3. Семенов Д. И., Кач А. З. и Борн Г. И. Исследование зависимости распределения некоторых элементов в организме от введенной весовой дозы. I сообщение. Опыты со свинцом. Отчет за 1949 г. Фонды УФАН СССР. Свердловск.

4. Семенов Д. И. и Трегубенко И. П. Влияние комплексонов на поведение металлов и излучателей в организме. II. Этилендиаминтетраацетат. Сб. раб. лаб. биофизики, № 1. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 9, Свердловск, 1957, 20.

5. Трегубенко И. П. Распределение плутония в организме и методы экспериментального воздействия на темп его выделения. Диссертация, Москва, 1955.

6. Hamilton J. G. The metabolism of the fission products and the heaviest elements. «Radiology», 1947, v. 49, № 3, 325.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ
Вып. 13 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1960

Н. В. ЛУЧНИК

ПУТИ КЛАССИФИКАЦИИ ПРОТИВОЛУЧЕВЫХ СРЕДСТВ

ВВЕДЕНИЕ

В связи с тем, что в настоящее время в самых разнообразных областях народного хозяйства и науки все шире применяются излучения и излучатели, очень важной становится проблема защиты организма от вредного действия ионизирующей радиации. Эта проблема включает в себя целый ряд разнообразных вопросов: установление предельно допустимых норм облучения, расчет и конструкция защитных устройств, способы захоронения радиоактивных отходов и т. д. В этой статье рассматривается только один из вопросов, важных в данной связи, а именно, вопрос о противолучевых средствах.

Противолучевыми средствами мы называем такие фармакологические или иные воздействия, которые уменьшают поражение облученного организма. Вполне понятно, что в последние годы поискам и исследованию таких средств уделяется большое внимание. И нужно сказать, что количество известных веществ, снижающих вредное действие излучений, уже довольно велико — они насчитываются многими десятками. Сейчас не менее важной задачей, чем поиски новых средств, является систематизация уже известных, в соответствии с механизмом их действия. В настоящей статье будет сделана попытка дать основы классификации противолучевых средств, главным образом на основании собственных опытов.

Современные знания о механизмах биологического эффекта излучений позволяют наметить ряд принципиальных путей воздействия на эти эффекты [14]. Конечно, классификация противолучевых средств в соответствии с этими путями привела бы их в естественную систему. Однако наши знания о механизме их действия в большинстве случаев незначительны, а поверхностные биохимические и фармакологические соображения слишком ненадежны, чтобы можно было идти по этому пути. История науки учит нас, что в тех случаях, когда накоплен значительный фактический материал, но оформить его в естественную систему еще невозможно, полезно создание феноменологических систем. Мы считаем, что это справедливо и в отношении классификации противолучевых средств, тем более, что такая феноменологическая система уже теперь будет включать в себя элементы естественной, если удачно подобраны критерии.

1. ТИПЫ ПРОТИВОЛУЧЕВЫХ СРЕДСТВ

Временной оптимум аппликации — самая простая основа для классификации противолучевых средств. Так, известно, что цистеин, цистеамин и другие сульфигидрильные соединения предотвращают повреждение

организма только при применении их непосредственно перед облучением [11, 13, 16, 21], а препараты селезенки и костного мозга — и после него [1, 15]. Предварительное облучение малыми дозами или чужеродные белки следует применять за несколько дней [2, 10], а дезоксикортикостерон или некоторые витамины должны вводиться повторно в течение длительного времени [19, 20]. Этот временной оптимум, несомненно, связан с механизмом противолучевого действия соответствующих средств и, кроме того, всегда известен; поэтому и было предложено положить его в основу феноменологической системы и разделять противолучевые средства на четыре типа: защитные, терапевтические, профилактические и «фоновые» [14].

Для дальнейшей классификации внутри этих типов можно избрать ряд путей. Во-первых, для выяснения свойств, ответственных за противолучевой эффект, оказывается полезным сравнение действенности большого числа химических и фармакологических аналогов. В настоящее время имеется ряд подобных исследований с сульфгидрильными соединениями [16,21]. Меньше применяется, но кажется перспективным совместное применение веществ для выяснения их синергизма и антагонизма ([12]. Во-вторых, многое может дать параллельное сравнение противолучевых воздействий на разных объектах. По этому пути идут, в частности, З. Бак и П. Александер [17], испытывающие вещества параллельно в отношении их влияния на смертность облученных мышей и на выход радиационно-химических реакций. В этом направлении интересно не только сравнение средств в модельных химических опытах и на млекопитающих, но также в экспериментах с растениями [9, 11] и с бактериями и даже с разными породами одних и тех же животных. В наших опытах мы часто обращали внимание на то, что одни и те же вещества по-разному действуют на разных мышей. Так, атропин уменьшает смертность белых мышей одного штамма и повышает ее у другого, а этиловый спирт по-разному действует на самцов и самок [3]. Наконец, особенно перспективным кажется сравнение действия противолучевых средств на отдельные поражения, из которых складывается лучевой синдром. Но подробное патофизиологическое и гистологическое изучение подопытных животных оказывается слишком трудоемким для того, чтобы его можно было применить к большому числу веществ. Поэтому была сделана попытка расчленить лучевой синдром на отдельные компоненты с помощью анализа количественных закономерностей вымирания пораженных животных [5, 7].

2. ПИКИ СМЕРТНОСТИ

На рис. 1 изображена зависимость средней продолжительности жизни мышей штамма Н от дозы гамма-лучей, из которого видно, что кривая состоит из трех участков. Вначале, с увеличением дозы облучения продолжительность жизни быстро укорачивается; затем, на участке между 1 000 и 15 000 *r*, она не изменяется, составляя 3,5 дня; при еще более высоких дозах наблюдается ее дальнейшее сокращение. Сходные кривые были получены другими авторами [18, 22, 23] для рентгеновских лучей. Г. Квастлер [H. Quastler, 22] нашел, что при дозах порядка $ЛД_{50/30}$ средняя продолжительность жизни чаще всего составляет 11,5 дня, и называет эти два срока — 3,5 и 11,5 дня «характеристическими значениями реакционного спектра мыши». Он считает, что «характеристические значения» соответствуют латентным периодам двух разных механизмов лучевой смерти, из которых один преобладает при низких дозах облучения, а другой при более высоких. Однако вряд ли смертность облученных мышей связана только с двумя процессами. Кроме того, можно думать, что и при действии одной дозы причины гибели разных особей могут быть разнородными. Поэтому

представляется интересным не только сравнение средней продолжительности жизни при разных дозах облучения, но и изучение динамики вымирания при определенной дозе.

Распределения смертности облученных мышей и крыс во времени сходны на первый взгляд с нормальным. Однако статистический анализ таких распределений показывает, что они не являются нормальными из-за крайне большого рассеяния, положительной асимметрии и значительной депрессии. Наиболее естественно объяснить это тем, что рассматриваемые кривые состоят из нескольких распределений. И действительно, в некоторых случаях можно без всякой специальной обработки видеть, что кривые распре-

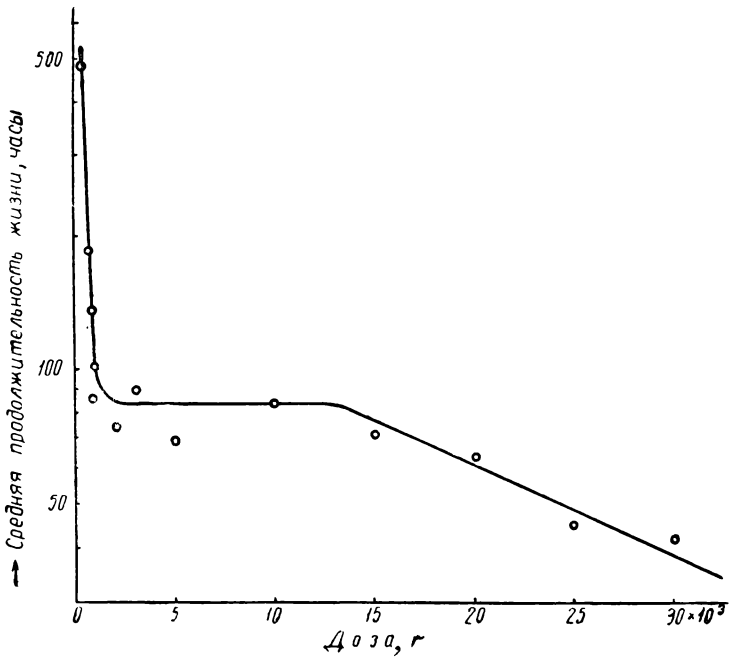

Рис. 1. Зависимость средней продолжительности жизни мышей штамма Н от дозы облучения γ-лучами.

деления смертности являются многовершинными. Однако часто для выявления этих вершин или, как мы их называем «пиков смертности», требуется специальный анализ результатов. При этом можно применять ряд методов [5, 7]. Вполне удовлетворительные результаты дает оценка вероятности гибели животных для определенных интервалов времени (P_t): число животных, погибающих в течение интервала времени t, следует разделить на количество животных, доживающих до начала данного интервала. Лучшее выявление пиков достигается благодаря тому, что при непосредственном рассмотрении частот высота пиков уменьшается пропорционально числу остающихся животных; при отнесении же этих частот к количеству выживающих, это систематическое смещение устраняется.

Для выяснения вопроса, насколько пики смертности являются общей закономерностью, был исследован большой материал по разным штаммам мышей обоих полов, облученных разными дозами, а также по действию на другие виды животных. Некоторые из полученных результатов изображены на рис. 2, где сравниваются пики смертности для мышей четырех разных штаммов, а также для белых крыс, при облучении примерно одинаковой

биологической дозой (около $ЛД_{70/30}$). Там же приведены результаты обработки опытов со свиньями [25] и обезьянами [24]; на рисунке ясно видно, что во всех случаях распределение смертности дает ряд пиков, причем общая картина является хотя и не идентичной, но сходной.

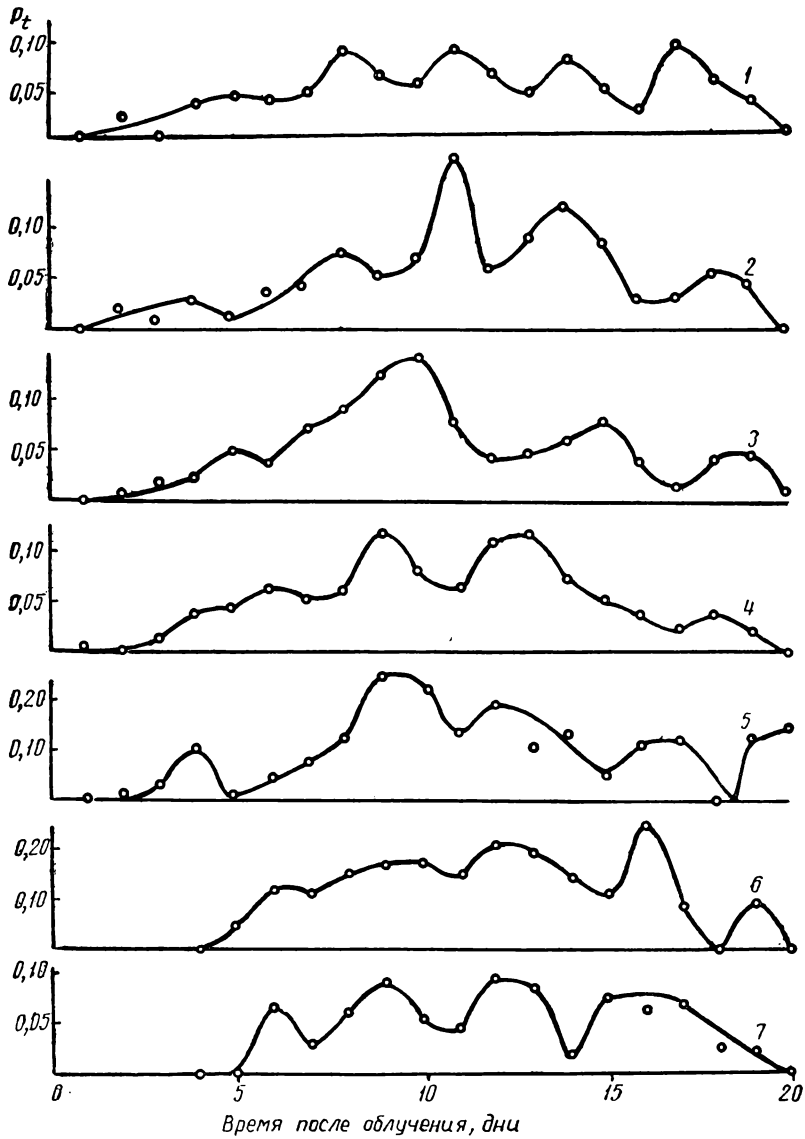

Рис. 2. Пики смертности у мышей разных штаммов (*1 — 4*), у крыс (*5*), свиней (*6*) и обезьян (*7*) после облучения рентгеновскими или γ-лучами.

Интересен вопрос, как влияет на пики доза облучения, всегда ли они проявляются, меняется ли их высота и положение. С этой целью был проанализирован большой материал (более 2000 животных) по воздействию на мышей штамма Н гамма-лучами в разных дозах (рис. 3). В полученных результатах наиболее существенно то обстоятельство, что положение пиков смертности во времени в первом приближении не зависит от дозы облучения. Если какое-нибудь систематическое смещение пиков и имеет место

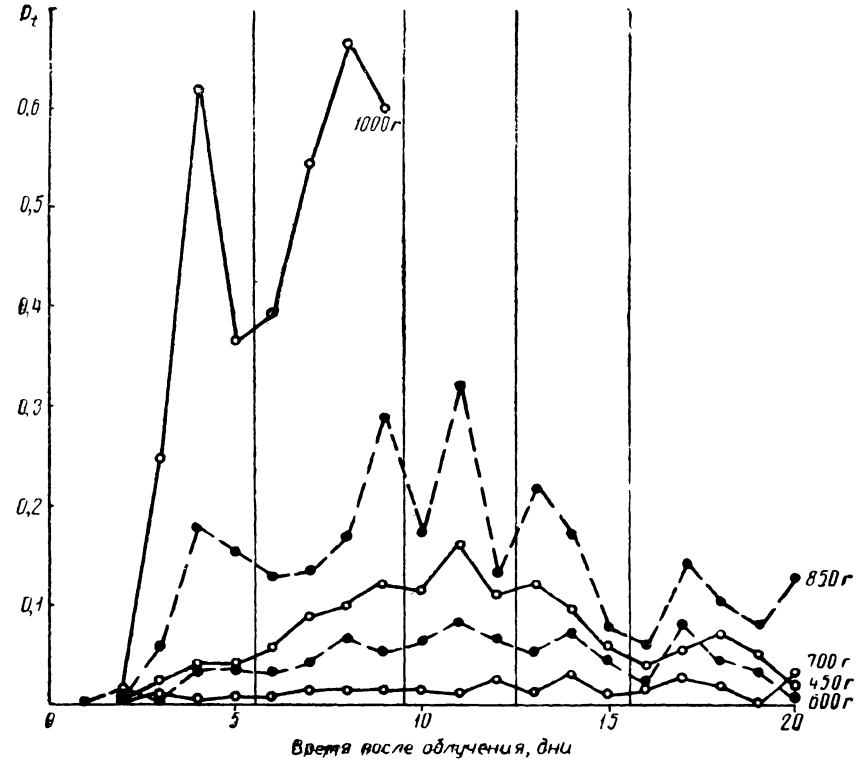

Рис. 3. Пики смертности у мышей штамма Н после облучения разными дозами γ-лучей.

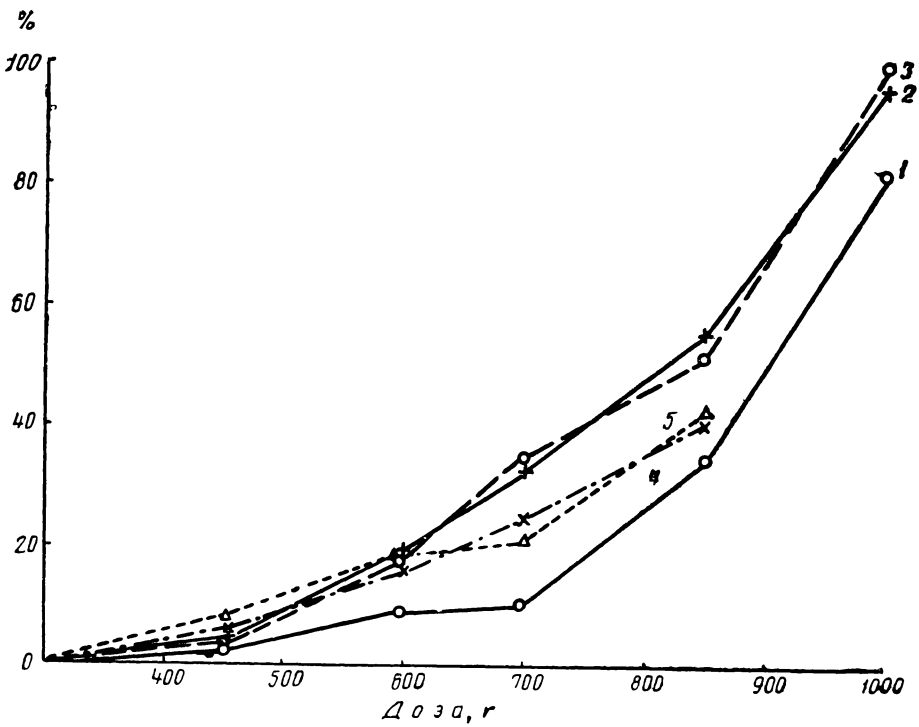

Рис. 4. Зависимость смертности мышей, погибающих в разные пики (*1*, *2*, *3*, *4*, *5*), от дозы облучения.

с повышением дозы, то оно очень незначительно. Поэтому можно с достаточной точностью считать, что во всех случаях граница между первым и вторым пиком лежит между пятым и шестым днем, а дальнейшие границы находятся между 9—10-м, 12—13-м и 15—16-м днями. Зависимость процента смертности от дозы облучения в каждый из пиков изображена на рис. 4. Для полученных кривых характерны две особенности. Во-первых, все они идут сходно: $ЛД_{50}$ для всех кривых лежат в пределах от 800 до 900 *r*. Во-вторых, интересна форма кривых, являющихся не *S*-образными, как обычно, а скорее напоминающих степенную функцию.

Остается в известной мере открытым вопрос о том, как истолковать природу пиков. Как уже было сказано выше, мы начали анализировать распределения смертности пораженных животных исходя из предположения, что разные патологические процессы, имеющие различные латентные периоды, должны отразиться на форме распределений смертности. Проведенный анализ подтвердил ожидание, в связи с чем, естественно, мы рассматриваем пики смертности как отражение разных конечных причин гибели облученных животных. Описанные выше результаты не противоречат такой точке зрения. Однако доказанной ее можно было считать только после проведения специальных опытов.

3. КЛАССЫ ПРОТИВОЛУЧЕВЫХ СРЕДСТВ

Одним из способов проверки высказанного предположения является анализ пиков при введении животным разных защитных, профилактических и терапевтических веществ. Если бы они по-разному изменяли распределение смертности, то можно было бы утверждать, что характер действия их различен и что пики смертности являются отражением разных конечных причин гибели облученных животных. При поставленной задаче интересно было испытать возможно большее количество средств. Однако несложный расчет показывает, что при дозах порядка $ЛД_{50/30}$ (то есть при примерно одинаковой выраженности всех пяти пиков) для установления статистически достоверного снижения отдельных пиков нужно ставить опыты на сотнях животных. Это затруднение можно обойти, работая с более высокими дозами облучения, при которых все животные погибают в ранние сроки, в пределах первых пиков. Кроме того, при высоких дозах меньше изменчивость результатов [18]. Поэтому для того, чтобы иметь возможность подвергнуть сравнительному изучению возможно большее число средств, мы решили ограничиться сравнением их действия преимущественно на два первых пика.

Основные опыты были проведены на 1260 белых мышах штамма Н, облученных 1000 *r* гамма-лучей радиокобальта (Co^{60}) при мощности дозы от 38 до 45 *r/мин*. Анализ распределения смертности в контроле (300 мышей) показал, что при 1000 *r* выражены только три первые пика и что за границы первого и второго пика удобно принять 5,5 и 7,5 дня. В таком случае оказывается, что 86,3% животных погибает в первый пик, 12,1% — во второй и 1,6%—в третий. К 10-му дню погибают все животные [6, 8]. Исследования велись таким образом, что одновременно с несколькими подопытными группами облучалась одна контрольная, так что результаты всегда можно было сравнивать не только с общим, но и с собственным контролем. Во время экспериментов контрольная смертность существенно не варьировала, поэтому при анализе полученных результатов производится их сравнение с объединенным контролем. В связи с тем, что нужно было испытать большое число веществ, пришлось ограничить объем отдельных групп до минимума. Каждое средство испытывали на 12 мышах, так как при этом количестве снижение первого пика на 50% можно установить

со статистической достоверностью. В предпринятых опытах мы стремились по возможности испробовать вещества разных типов. Всего применялось 80 воздействий: 10 профилактических (за 10 дней до облучения), 50 защитных (непосредственно перед облучением) и 20 терапевтических (сразу после облучения). Были испытаны по возможности почти все известные из литературы и из наших собственных опытов с меньшими дозами облучения профилактические и терапевтические средства. Что же касается защитных, то ввиду их большого числа было взято по нескольку типичных представителей из разных групп предположительно родственных веществ. Фоновые воздействия в этих опытах мы не брали, так как трудно было ожидать от них эффекта в столь ранних фазах лучевого поражения. Все вещества вводились однократно, разными способами. При обработке результатов за проскок первого пика считали переживание 5,5 дня, а за проскок второго — 7,5 дня. В связи с тем, что условия опытов были очень жесткими, большинство примененных средств — 48 из 80 — не оказало никакого влияния на выживаемость животных. Однако следует заметить, что подавляющее большинство испытанных веществ, как следует из литературных данных и результатов наших собственных исследований, снижает смертность животных при применении меньших доз облучения. Поэтому и отрицательные результаты, полученные нами, представляют определенный интерес, показывая, что противолучевое действие этих средств связано с уменьшением летальности в поздние пики или что их действие на первые пики настолько незначительно, что его нельзя установить в небольших по объему опытах.

Из профилактических средств не снизили смертность ни в один из учетных сроков: гистамин, лошадиная сыворотка, метилтестостерон, молоко, прогестерон и уретан. Из защитных: адреналин, аконитовая кислота, аскорбиновая кислота, ацетон, гексенал, гистамин, димедрол, желатин, инсулин, хлористый кальций, камполон, кобаламин, морфин, ниацин, нитрит, парафенилендиамин, пиридоксин, рибофлавин, таннин, тиамин, уретан, фолликулин, фолиевая кислота, фумарат, хинозол, цианистый калий, этиловый спирт, этилендиамин и эфедрин. Из терапевтических: атропин, дезоксикортикостерон, дрожжевой экстракт, карбохолин, лецитин, метилтестостерон, миоль, рибонуклеиновая кислота, селезеночный гомогенат, стрептомицин, сулема, холестерин и цистеин. Результаты опытов, давших положительный эффект, приведены в табл. 1. Рассмотрение ее показывает, что из 32 эффективных средств восемь избирательно снизили первый пик, 11 — второй и 11 — оба пика. Два вещества, не оказав реального влияния ни на один из пиков в отдельности, снизили суммарную смертность в два первых пика.

Проанализируем полученные результаты с точки зрения высказанной гипотезы. Если бы пики смертности не являлись отражением разных причин гибели облученных животных, то разные противолучевые средства должны были бы вызывать только удлинение продолжительности жизни животных на большее или меньшее время. Поэтому в распределении смертности мода распределения должна была бы сместиться вправо, а саморасределение стать более депрессивным, чем в контроле. На рис. 5 произведено сравнение распределения смертности для объединенного материала по всем эффективным защитным веществам с подобным же распределением для соответствующих контрольных животных. На рисунке видно, что мода осталась на том же месте и хотя формально общая средняя продолжительность жизни и ее дисперсия увеличились, но рассмотрение распределения с точки зрения пиков смертности показывает, что средняя продолжительность жизни и дисперсия для животных, погибающих в первый пик, не возросли. Особенно инте-

Таблица 1

Влияние различных противолучевых средств на смертность мышей (доза 1000 *r*)

Применяемое воздействие	Дозировка	Способ введения	Общее количество мышей	Проскочило первый пик	Проскочило второй пик	Проскочило третий пик	P_1	P_2	P_3	P_{1+2}	P_{1+2+3}
Введение за 10 дней до облучения											
Диэтилстильбэстрол	0,1 *мг*	*ПК, ВБ*	12	11	11	3	0,92	1,00	0,27	0,92	0,25
Облучение γ-лучами	100 *r*	—	12	6	4	0	0,50	0,67	0	0,33	0
Фолликулин	1000 *ЕД*	*ПК, ВБ*	10	8	5	1	0,80	0,63	0,20	0,50	0,10
Эмбихин	1—5 *мг*	*ВВ*	10	8	5	0	0,80	0,63	0	0,50	0
Введение непосредственно перед облучением											
Аланин	5 *мг*	*ВБ*	12	2	2	2	0,17	1,00	1,00	0,17	0,17
Анилид тиогликолевой кислоты	3 *мг*	*ВБ*	12	3	2	0	0,25	0,67	0	0,17	0
Аценафтен	1 *мг*	*ВБ*	8	4	0	0	0,50	0	0	0	0
Берберин	0,1 *мг*	*ВБ*	12	5	3	1	0,42	0,60	0,33	0,25	0,08
Гидросульфит натрия	10 *мг*	*ВБ*	12	3	3	0	0,25	1,00	0	0,25	0
Гипосульфит натрия	20 *мг*	*ВБ*	12	3	2	0	0,25	0,67	0	0,17	0
Гликокол	5 *мг*	*ВБ*	12	3	2	0	0,25	0,67	0	0,17	0
Глюкоза	50 *мг*	*ВВ*	8	4	0	0	0,50	0	0	0	0
Кофеин	2 *мг*	*ВВ*	12	3	2	0	0,25	0,67	0	0,17	0
Лизин	5 *мг*	*ВБ*	12	7	0	0	0,58	0	0	0	0
Лошадиная сыворотка	0,5 *мл*	*ВБ*	11	5	1	0	0,45	0,20	0	0,09	0
Пируват натрия	5 *мг*	*ВБ*	12	10	6	2	0,83	0,60	0,33	0,50	0,17
Серин	5 *мг*	*ВБ*	12	2	2	0	0,17	1,00	0	0,17	0
Стрихнин	0,05 *мг*	*ПО*	5	4	2	0	0,80	0,50	0	0,40	0
Тиомочевина	20 *мг*	*ВБ*	11	4	3	0	0,36	0,75	0	0,27	0

Таблица 1 (продолжение)

Применяемое воздействие	Дозировка	Способ введения	Общее количество мышей	Проскочило первый пик	Проскочило второй пик	Проскочило третий пик	P_1	P_2	P_3	P_{1+2}	P_{1+2+3}
Уксуснокислый натрий	5 *мг*	*ВБ*	12	5	1	0	**0,42**	0,20	0	0,08	0
Цистеин	15 *мг*	*ВБ*	11	5	2	1	**0,45**	0,40	0,50	**0,18**	**0,09**
Цитрат натрия	5 *мг*	*ВБ*	12	3	3	1	0,25	**1,00**	0,33	**0,25**	**0,08**
Этилендиаминтетраацетат натрия	2 *мг*	*ВБ*	12	5	5	1	**0,42**	**1,00**	0,20	**0,42**	**0,08**
Яблочнокислый натрий	2 *мг*	*ВБ*	12	5	5	1	**0,42**	**1,00**	0,20	**0,42**	**0,08**
Янтарная кислота	5 *мг*	*ВБ*	12	5	4	0	**0,42**	**0,80**	0	**0,33**	0
Введение сразу после облучения											
Анилид тиогликолевой кислоты	3 *мг*	*ВБ*	12	4	2	0	0,33	0,50	0	**0,17**	0
Аценафтен	1 *мг*	*ВБ*	12	2	2	0	0,17	**1,00**	0	**0,17**	0
Берберин	0,1 *мг*	*ВБ*	12	5	4	1	**0,42**	**0,80**	0,25	**0,33**	**0,08**
Новокаин	1 *мг*	*ВБ*	11	6	3	2	**0,55**	**0,50**	0,67	**0,27**	**0,19**
Печеночный экстракт	0,1 *мл*	*ВБ*	11	3	2	1	0,27	**0,67**	0,50	**0,18**	**0,09**
Пируват натрия	5 *мг*	*ВБ*	12	5	2	0	**0,42**	0,40	0	**0,17**	0
Питуитрин	0,6 *ЕД*	*ВВ*	12	4	2	0	0,33	0,50	0	**0,17**	0
Контроль	—	—	300	41	5	0	0,14	0,12	0	0,02	0

Примечания: 1. Дозировки указаны из расчета на одну мышь весом 20 *г*. Способы введения: *ВБ* — внутрибрюшинно, *ВВ* — внутривенно, *ПК* — подкожно, *ПО* — перорально.

2. Исходное количество животных во всех опытах — 12. В четвертой колонке указано фактическое количество животных, использованных в опыте, так как в некоторых случаях дозировки оказывались токсичными или происходили несчастные случаи (эмболия, шок, гибель во время облучения).

3. Жирным шрифтом выделены значения P, дающие статистически достоверное отклонение от контроля для доверительной вероятности 0,05.

ресно оказывается то обстоятельство, что среди подопытных животных заметно повышается смертность на 7—9-й день, что как раз соответствует второму пику. Это можно истолковать таким образом, что животное, «проскочившее» первый критический срок, с наибольшей вероятностью погибает во время следующего пика.

Небезынтересно рассмотреть, какие конкретные вещества снижают те или иные пики смертности. В табл. 2 все эффективные противолучевые средства сгруппированы по времени введения и по их отношению к разным пикам. Можно заметить, что распределение веществ в таблице не случайно. Как уже указывалось, все профилактические средства подействовали на оба пика. Из девяти защитных веществ, избирательно снизивших второй пик, семь являются аминокислотами или веществами, содержащими серу. Из 12 веществ, снизивших первый пик (избирательно или совместно со вторым), шесть имеют отношение к циклу Кребса.

Таким образом, результаты проведенных опытов подтверждают гипотезу о том, что пики смертности являются отражением различных конечных причин гибели облученных животных, а также указывают на то, что некоторые

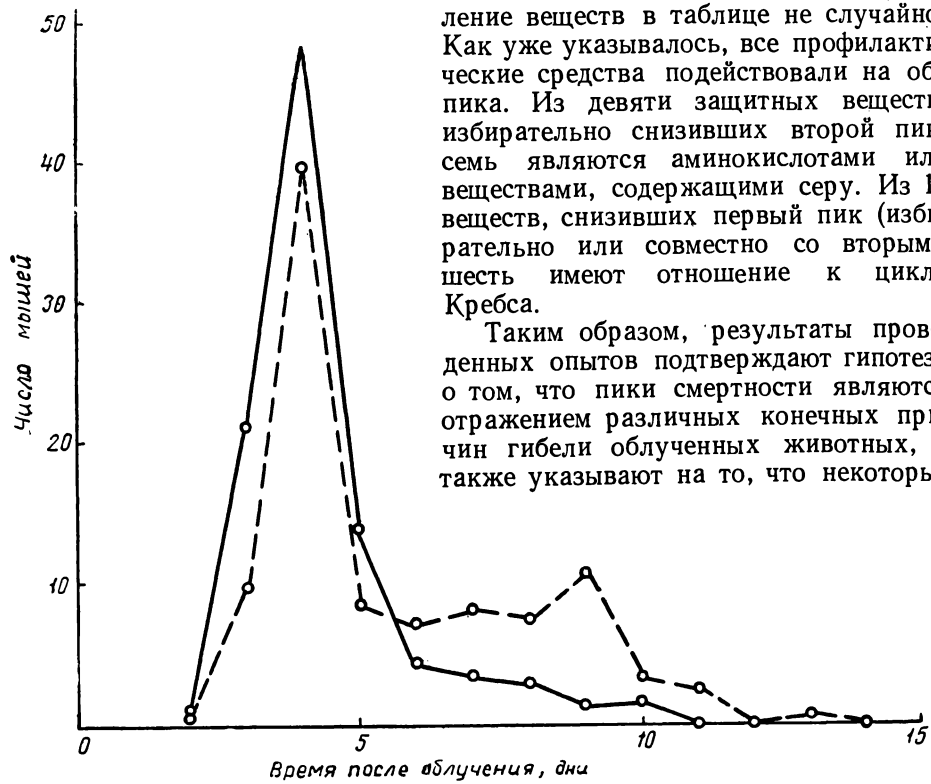

Рис. 5. Распределение смертности для мышей из опытов с эффективными защитными веществами (пунктирная линия) и для соответствующего контроля (сплошная).

средства избирательно влияют на разные пики смертности. Поэтому анализ влияния разных средств на пики смертности может послужить основанием для более детальной классификации противолучевых средств [4]. Подобная классификация будет напоминать по своей структуре табл. 2: все средства подразделяются на несколько типов в зависимости от оптимального времени их применения, а внутри типов распределяются на классы в соответствии с их действием на пики смертности. Нужно подчеркнуть, что сама табл. 2 такой классификацией не является, так как каждый отдельный эксперимент был проведен на небольшом материале и несомненно, что более подробное исследование этих веществ может внести в таблицу известные изменения. Однако в целом материал опытов достаточно велик для того, чтобы не сомневаться в справедливости общих выводов, основанных на статистическом рассмотрении совокупности всех данных.

Было бы чрезвычайно полезно исследовать влияние большого числа противолучевых средств на все пять пиков смертности. Однако для этого

Таблица 2

Распределение противолучевых средств по их избирательности и времени применения

Время применения	Снижаемые пики		
	1	2	1 и 2
За 10 дней до облучения	—	—	Диэтилстильбэстрол Малые дозы гамма-лучей Фолликулин Эмбихин
Непосредственно перед облучением	Аценафтен Глюкоза Лизин Лошадиная сыворотка Стрихнин Ацетат Цистеин	Аланин Анилид тиогликолевой кислоты Гидросульфит Гипосульфит Гликокол Кофеин Серин Тиомочевина Цитрат	Берберин Пируват Этилендиаминтетраацетат Яблочная кислота Янтарная кислота
После облучения	Пируват	Аценафтен Печеночный экстракт	Берберин Новокаин

необходима постановка опытов с дозами порядка $ЛД_{50/30}$, требующих, как уже было сказано, очень большого материала. Ниже мы рассмотрим некоторые данные о влиянии различных факторов на пики смертности при меньших дозах облучения. Общие результаты анализируемых ниже опытов приведены в табл. 3. Эти опыты были поставлены для изучения соответствующих средств и уже описаны более подробно в других работах [13—17]. В связи с этим каждая из групп, приведенных в таблице, состоит из нескольких вариантов, причем варьировались такие факторы, как доза вещества и облучения, пол и штамм животных. Поэтому приведенные

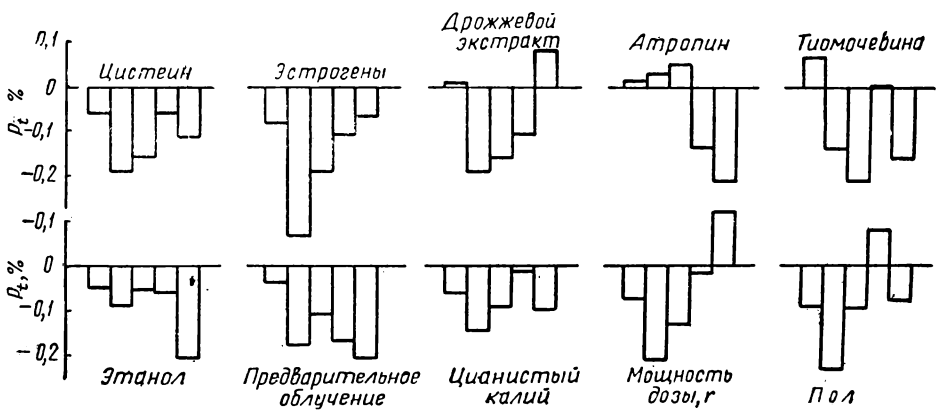

Рис. 6. Влияние различных факторов на пики смертности при дозах облучения 500—700 *r*. Изображена разность в опыте и контроле для 5 пиков.

цифры для среднего снижения смертности ниже (и иногда намного), чем это имело место для оптимальных условий. Для нашей цели этот материал вполне подходит, так как опыты всегда сопровождались вполне адекватным контролем, с которым и сравнивались. Результаты обрабатывались тем же способом, что и применявшийся выше. Для интервалов времени, соответствующих пяти пикам (0—5-й, 6—9-й, 10—12-й, 13—15-й и 16—20-й дни), определяли значение P_t, представляющее собой оценку вероятности гибели животного в данный срок. На рис. 6 для всех исследуемых факторов изображена разность между P_t для опытной и контрольной группы. В опытах по влиянию мощности дозы и пола животных за контроль условно приняты группы с большей смертностью. Такой способ изображения является наиболее прямым, но обладает тем недостатком, что на величину отклонений сильно влияет абсолютная контрольная смертность

Таблица 3

Влияние различных факторов на смертность мышей, облученных гамма-лучами (дозы 500—700 *r*)

Исследуемый фактор и время применения	Исходное количество мышей	Погибло к 20-му дню		Разница	χ^2	P
		количество	%			
Цистеин перед облучением	118	50	42,4	28,8	20,0	$7 \cdot 10^{-6}$
Контроль	118	84	71,2			
Фолликулин или диэтилстильбэстрол за 10 дней до облучения	106	43	40,5	38,7	32,9	$1 \cdot 10^{-8}$
Контроль	106	84	79,2			
Дрожжевой экстракт после облучения	219	128	58,5	15,8	15,5	$8 \cdot 10^{-5}$
Контроль	346	257	74,3			
Атропин до или после облучения	120	56	46,7	13,3	4,3	0,028
Контроль	120	72	60,0			
Тиомочевина перед облучением	117	75	64,1	16,2	7,7	0,0055
Контроль	117	94	80,3			
Этиловый спирт перед облучением	78	32	41,0	24,4	9,3	0,0023
Контроль	78	51	65,4			
Облучение малыми дозами за 10 дней	91	45	49,5	29,6	17,4	$3 \cdot 10^{-5}$
Контроль	91	72	79,1			
Цианистый калий перед облучением	96	57	59,4	15,6	5,3	0,021
Контроль	96	72	75,0			
Мощность дозы 10 *r/мин*; мыши М, 500 *r*	257	154	60,0	12,2	5,4	0,020
Мощность дозы 50 *r/мин*; мыши М, 500 *r*	122	88	72,2			
Самки; мыши Н, 700 *r*	150	104	69,4	13,3	7,3	0,0070
Самцы; мыши Н, 700 *r*	150	124	82,7			

в соответствующий пик. Это влияние можно устранить, изображая не разность, а отношение тех же величин, что сделано на рис. 7. Наиболее адекватную картину дает сравнение обоих рисунков. Из рисунков видно, что различные факторы оказывали влияние на разные пики смертности. Так, цистеин и эстрогены снизили более или менее равномерно все пики; при растянутом облучении уменьшается смертность в ранние сроки; при воздействии атропина — в поздние, при введении дрожжевого экстракта — в средние. Что касается таких веществ, как этиловый спирт или цианистый калий, то они дают, по-видимому, два оптимума. Не следует удивляться тому, что ни в одном случае не наблюдается строго избирательного снижения одного какого-нибудь пика. Так как отдельные пики смертности в зна-

чительной степени перекрываются, то ослабление даже одного какого-нибудь механизма лучевой смерти должно снижать не только один соответствующий ему пик, но и соседние. Кроме того, ослабление одного патологического процесса, несомненно, должно изменить и вероятность гибели за счет других. В общем же, приведенные результаты дают принципиально ту же картину, что и рассмотренные выше опыты с более высокой дозой облучения.

Описанные в настоящей статье исследования показали, что противолучевые средства обладают разным «спектром действия», снижая все пики смертности или только некоторые. Такой результат подтверждает первоначальную точку зрения, что они отражают разные конечные причины гибели пораженных животных. Поэтому пики смертности можно использо-

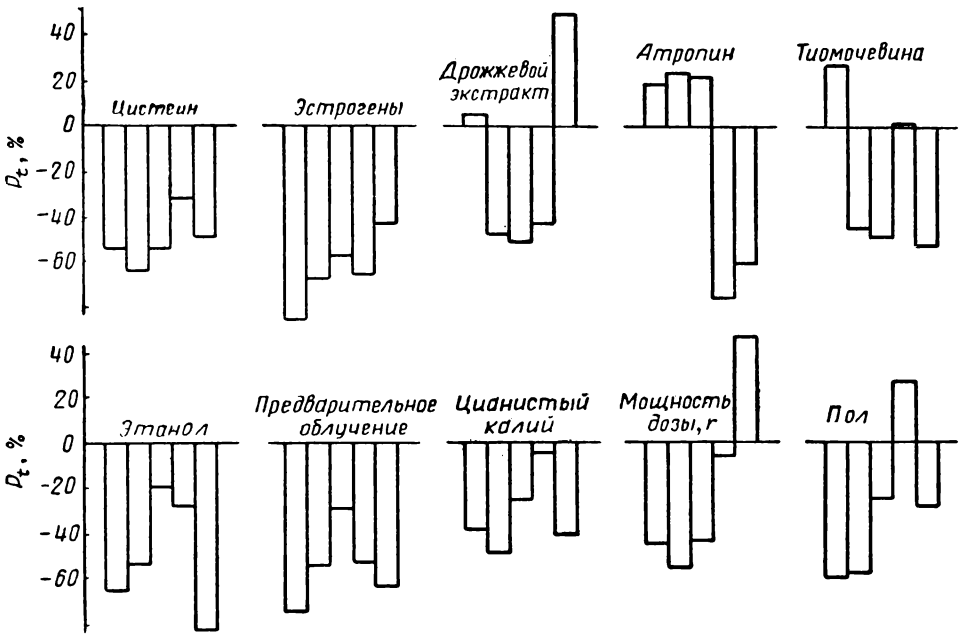

Рис. 7. Влияние различных факторов на пики смертности при дозах облучения 500 — 700 *r*. Изображена разность P_t в процентах контрольной смертности в соответствующий пик.

вать в качестве основы для создания феноменологической классификации. Но вместе с тем те же данные помогут понять механизм влияния конкретных противолучевых средств. Выше при рассмотрении табл. 2 уже отмечалось, что вещества с близкими биохимическими и фармакологическими свойствами нередко обладают сходным спектром действия. Из сопоставления свойств веществ, проявляющих одинаковую избирательность, можно, разумеется, сказать, какие из этих свойств оказываются существенными.

Так как подобный анализ выходит за рамки настоящей статьи, ограничимся только некоторыми соображениями о природе первого пика, по которому мы располагаем наибольшим материалом. Среди веществ, снизивших первый пик, бросается в глаза обилие профилактических и имеющих отношение к циклу Кребса. Поэтому можно предполагать, что при ранней смертности облученных животных играет существенную роль поражение цикла Кребса или каких-то других, тесно с ним связанных биохимических процессов. Вместе с тем в связи с эффективностью профилактических средств и наиболее вероятной интерпретацией их действия [12], можно думать, что здесь играет роль и общая резистентность животных.

В заключение нужно предостеречь от слишком упрощенного понимания пиков смертности. Мы уже видели, что строго изолированного снижения одного какого-нибудь пика не происходит, что говорит об их взаимосвязанности. Вместе с тем возможно, что некоторые из них являются составными, так что даже в основе одного пика может лежать несколько патологических процессов. Кроме того, раньше мы специально писали о том, что анализ пиков смертности не самоцель и не может подменить других методов исследования, хотя и может создать для них объективную количественную основу [5]. Говоря о том, что пики смертности являются отражением разных конечных причин гибели облученных животных, мы имеем в виду именно конечные причины, так как начальное звено всех радиобиологических реакций одно и то же — абсорбция лучистой энергии веществом. Мы думаем, что некоторые из различных патофизиологических процессов, ведущих к гибели животных, развиваются в результате дивергенции одних и тех же цепей первичных физико-химических и цитологических реакций. В пользу такого понимания пиков смертности говорит, в частности, сходная зависимость смертности от дозы облучения во все пять пиков, заметных при дозах порядка $ЛД_{50/30}$. Поэтому мы считаем, что наблюдаемые пики смертности отражают, в основном, сравнительно поздние стадии тех процессов, которые происходят в организме животного, облученного летальной дозой ионизирующих лучей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенные выше данные показывают, что уже в настоящее время возможно классифицировать противолучевые средства. При этом мы не столько стремились дать конкретную классификацию, сколько хотели указать на принципиальную возможность и некоторые пути для ее создания. Разумеется, что примененные нами критерии не являются единственно возможными, как об этом уже говорилось выше. Вместе с тем, классификационные схемы, полученные с помощью этих критериев, требуют дальнейшей проверки и детализации в специальных (например, биохимических или патофизиологических) опытах. И именно в таких исследованиях и должен, на наш взгляд, осуществиться переход к естественной системе противолучевых средств, отражающей механизм их действия, который пока еще в большинстве случаев является довольно спорным или вообще неизвестным.

ЛИТЕРАТУРА

1. Граевский Э. Я. Исследования по защите животного организма от повреждающего действия ионизирующих излучений. Сессия АН СССР по мирн. исп. атомной энергии, отдел. бионаук. М., Изд-во АН СССР, 1955, 34.

2. Куликова В. Г., Лучник Н. В., Тимофеев-Ресовский Н. В., Тимофеева-Ресовская Е. А. Лучевые поражения и воздействие на них. III. Влияние предварительного облучения, введения чужеродных сывороток и некоторых гормонов на эффект последующего облучения мышей. Сб. раб. лаб. биофизики, № 1. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 9, Свердловск, 1957, 106.

3. Лучник Н. В. Алкоголь и ионизирующая радиация. «Атомная энергия», 1956, I, № 5, 134.

4. Лучник Н. В. Классификация противолучевых средств на основе их сравнительного испытания. Тезисы докладов на Всес. науч.-техн. конф. по применению изотопов и излучений. М., Изд-во АН СССР, 1957, 119.

5. Лучник Н. В. О распределении во времени смертности облученных животных. «Биофизика», 1957, 2, № 4, 487.

6. Лучник Н. В. Противолучевые средства и пики смертности. «Биофизика» 1958, 3, № 3, 332.

7. Лучник Н. В. Лучевые поражения и воздействие на них. II. Зависимость смертности облученных мышей и крыс от дозы облучения, пола, возраста и штамма животных и распределение смертности во времени. Сб. раб. лаб. биофизики, № 1. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 9, Свердловск, 1957, 70.

8. Лучник Н. В. Лучевые поражения и воздействие на них. IV. Сравнительное испытание влияния различных веществ, вводимых мышам, на эффект облучения. Сб. раб. лаб. биофизики, № 2. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, в печати.

9. Лучник Н. В. Лучевые поражения и воздействие на них. VI. Действие дрожжевых экстрактов на смертность облученных мышей и на проростки гороха. Сб. раб. лаб. биофизики, № 2. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, в печати.

10. Лучник Н. В., Куликова В. Г. Влияние предварительного облучения мышей на их последующую радиорезистентность. ДАН СССР, 1956, **110**, 982.

11. Лучник Н. В., Тимофеева-Ресовская Е. А. Лучевые поражения и воздействие на них. V. Влияние цистеина и других веществ, содержащих серу, на смертность мышей и на проростки гороха. Сб. раб. лаб. биофизики, № 2, Труды Ин-та биологии УФАН СССР, в печати.

12. Лучник Н. В., Тимофеева-Ресовская Е. А. Влияние цианистого калия на смертность облученных животных. ДАН СССР, 1957, **116**, 407.

13. Семенов Л. Ф., Прокудина Е. А. О применении некоторых серосодержащих соединений в профилактике лучевой болезни. «Мед. радиол.» 1956, I, № 4.

14. Тимофеев-Ресовский Н. В., Лучник Н. В. Лучевые поражения и воздействие на них. I. О классификации возможных путей воздействия на общий эффект облучения. Сб. раб. лаб. биофизики, № 1, Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 9, Свердловск, 1957, 57.

15. Шапиро Н. И., Нуждин Н. И., Волкович М. А., Колодий Е. Н. К вопросу о роли повреждения кроветворных органов в ходе лучевой реакции. Сб. раб. по радиобиологии. М., Изд-во АН СССР, 1955, 60.

16. Bacq Z. M., Herve A. Protection chimique contre le rayonnement X. Bull. Acad. Roy. Med., 1952, **17**, 13.

17. Bacq Z. M., Alexander P. Fundamentals of radiobiology. London, 1955.

18. Bonet-Maury P., Patti F., L'irradiation mortelle de la souris par les rayons X et gamma. Essais therapeutiques. J. Radiol. Electrol. 1950, **31**, 286.

19. Ellinger F. The use of adrenal cortical hormone in radiation sickness. Radiology, 1948, **51**, 394.

20. Field J. B., Rekers P. E. Studies on the effects of flavonoids on roentgen irradiation disease. J. Clin. Invest., 1949, **28**, 746.

21. Langendorff H., Koch R., Hagen U. Untersuchungen über einen biologischen Strahlenschutz. VIII. Zur Spezifität des Zystein und verwandter Sulfhydrylkörper beim Strahlenschutz. Strahlenther, 1954, **95**, 238.

22. Quastler H., Studies on roentgen death in mice. I. Survival time and dosage. Am. J. Roentgenol., 1945, **54**, 449.

23. Rajewsky B. Radiation death in mammals. Radiobiol. Symp. Liége. London, 1955, 81.

24. Schlumberger H. G., Vazquez J. J. Pathology of total body irradiation in the monkey. Am. J. Pathol., 1954, **30**, 1013.

25. Tullis J. R., Chambers F. W., Morgan J. E., Zeller J. H. Mortality in swine and dose distribution studies in phantoms exposed to supervoltage roentgen radiation. Am. J. Roentgenol., 1952. **67**, 620.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ
Вып. 13 ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ 1960

Н. В. ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ

РАЗВИТИЕ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ РАДИАЦИОННОЙ ГЕНЕТИКИ

I. ВСТУПЛЕНИЕ

1. В текущем столетии были выяснены основные свойства генотипа — материальной основы наследственности, механизм наследования признаков и были созданы основы хромосомной теории наследственности. При этом быстро развилась и сформировалась новая биологическая дисциплина — экспериментальная генетика. Она в основном пользовалась методом скрещиваний с количественной обработкой результатов и, в значительной мере, цитолого-кариологическим анализом материала. В настоящей статье будут кратко изложены некоторые вопросы развития и современного состояния радиационной генетики, изучающей влияние ионизирующих излучений на появление изменений генотипа; рассмотрение же действий других факторов среды на наследственную изменчивость не входит в задачу этой работы.

2. Выяснилось, что в основе всех генотипических признаков лежат дискретные факторы, в наследственном распределении следующие общим правилам менделевского расщепления. Эти элементарные единицы передачи наследственной информации от поколения к поколению получили название генов; они определяются трояко. Гены, во-первых, элементарные единицы менделевского расщепления; во-вторых, элементарные участки хромосомы, нормально неделимые при явлениях кросинговера; наконец, в-третьих, они являются элементарными единицами наследственной изменчивости. Это последнее определение следует из самой сути экспериментальной генетики: основным ее методом является метод скрещивания, а в скрещиваниях можно анализировать только те гены, которые известны нам минимум в двух различных формах, то есть когда-то уже претерпели изменение.

3. Изменение генов, или элементарные единицы наследственной изменчивости, получили название мутаций или, точнее, генных или точковых мутаций. Кроме них, также скачкообразно, могут появляться различные морфологические перестройки хромосом, основанные первично на разрывах или разломах отдельных хромосом; это так называемые хромосомные мутации. Наконец, могут появляться изменения числа отдельных хромосом (гетероплоидии) или увеличения числа полных гаплоидных наборов хромосом (полиплоидии), не сопровождающиеся изменением отдельных генов или морфологии отдельных хромосом; это так называемые геномные мутации. Вся совокупность появления элементарных наследственных изменений получила название мутационного процесса.

4. Еще до развития современной экспериментальной генетики, построения хромосомной теории наследственности и открытия основных свойств генотипа и его изменений, с конца XIX в. начали появляться попытки экспериментального воздействия на наследование признаков. Большинство этих опытов было связано с так называемой проблемой «наследования приобретенных признаков», или «адекватной наследственности». Противники дарвинистических представлений о механизме эволюционного процесса, главным образом неоламаркисты и виталисты, пытались объяснить эволюционный процесс цепью непосредственных наследственных реакций организмов на воздействия внешних и внутренних факторов, причем эти наследственные изменения должны были быть приспособительными и, в конечном счете, разумными и целеустремленными. В области теоретических обсуждений проблемы эволюции это приводило к построению целого ряда ортогенетических и телеологических эволюционных концепций. В области экспериментальных работ это привело к новому укреплению дарвиновской теории эволюции, так как все мало-мальски точные и достаточно обширные опыты по попыткам получения адекватных наследственных изменений под влиянием различных условий среды приводили к отрицательным результатам. Но, наряду с достаточно точными и обширными опытами, ставился и целый ряд экспериментов, не выдерживавших никакой критики с точки зрения чистоты исходного материала и точности применявшейся методики, а потому не дававших, в сущности, никакого результата; эти опыты, естественно, только запутывали проблему.

5. Вместе с развитием с начала XX в. экспериментальной генетики очень быстро росли объем точных генетических опытов, число экспериментально изучавшихся видов животных, растений и микроорганизмов, количество работников в этой области науки и, соответственно, быстро расширялись и углублялись знания о механизме наследования признаков, структуре генотипа и возможностях наследственной изменчивости. Росли требования к методике опытов по воздействию на изменения наследственных признаков. По мере увеличения подопытного генетического материала множились наблюдения за так называемым спонтанным (то есть происходящим без каких-либо специальных экспериментальных воздействий) возникновением мутаций. У многих особенно хорошо изученных видов (таких как львиный зев, кукуруза или ряд видов дрозофилы) в общих чертах выяснилась качественная и количественная картина спонтанного мутационного процесса. Постепенно было установлено, что у всех живых организмов (изученных в этом отношении) спонтанно возникают все известные типы мутаций, но общий процент спонтанных мутаций сравнительно невысок; это означает, что гены в среднем обладают сравнительно большой стабильностью.

6. Определились и основные требования, которым должна удовлетворять методика любых опытов, задачей которых является экспериментальное вызывание наследственных изменений. Такие опыты, прежде всего, должны проводиться на генетически чистом и достаточно изученном исходном материале; далее, полученные изменения должны быть точно проанализированы с помощью соответствующих скрещиваний для определения их наследственной природы; наконец, во всех опытах должен проводиться соответствующий контроль, с которым сравниваются полученные под влиянием того или иного фактора данные по наследственной изменчивости. Само собой разумеется, материал должен быть достаточно обширен для определения статистической достоверности полученных различий.

7. Знание основных свойств и структуры генотипа, а также качественная и количественная изученность спонтанного мутационного процесса указали на целый ряд трудностей проблемы экспериментальных воздействий

на мутационный процесс. Выяснилось, например, что изменения большинства наиболее обычных факторов среды, таких как температура, влажность, давление, условия питания и т. д., в пределах нормальных для данного вида физиологических границ, могут оказывать лишь сравнительно небольшие количественные воздействия на спонтанный мутационный процесс, не меняя качественно спектра возникающих мутаций. Для более сильных воздействий необходимо, по-видимому, более резко менять условия в непосредственном молекулярном окружении генов, то есть в ядрах половых клеток. Это связано с целым рядом трудностей, объясняющихся, особенно у высших растений и животных, высокой степенью физиолого-биохимической стабилизации внутриядерных условий и трудностью преодоления (например, путем пищевых или химических воздействий на многоклеточный организм) ряда физиологических барьеров, ограждающих клеточные ядра от флюктуаций среды. Лишь в последнее время удается приступить к количественным исследованиям сравнительного действия различных факторов на мутационный процесс у некоторых хорошо изученных видов микроорганизмов.

8. Всё только что сказанное объясняет, почему до сих пор, в особенности у многоклеточных организмов, лишь с трудом и в относительно незначительной степени удается воздействовать на мутационный процесс такими факторами, как температура, условия питания и применение большинства химических веществ. Это обстоятельство с начала двадцатых годов в значительной мере определило концентрацию внимания ряда исследователей на таком глубоко проникающем факторе, как ионизирующие излучения, и вызвало вскоре бурное развитие радиационной генетики в качестве особой, обширной области экспериментальной генетики. Ниже будет дан краткий очерк развития, современного состояния и перспектив радиационной генетики.

II. РАЗВИТИЕ РАДИАЦИОННОЙ ГЕНЕТИКИ

9. Вскоре после открытия рентгеновских лучей и излучений радия стали появляться первые радиобиологические работы, в которых было показано, что проникающие глубоко в вещество ионизирующие излучения вызывают глубокие и разнообразные изменения во всех тканях и органах живых организмов и, при достаточно сильных дозах, губительно действуют на их рост и развитие. В течение первых двух десятилетий XX в. накопилось также достаточно экспериментальных данных о действии рентгеновских и гамма-лучей на половые клетки растений и животных. В этих исследованиях, однако, не производилось специального разведения и скрещивания облученных организмов, с целью изучения мутагенного действия ионизирующих излучений. Да и по своей генетической неизученности и неразработанности методики учета наследственных изменений большинство подопытных объектов были мало пригодны для этих целей.

В то же время ряду исследователей, независимо друг от друга, стало ясно, что в глубоко проникающих в вещество ионизирующих излучениях мы имеем мощный и удобный фактор воздействия на любые наиболее глубинные и хорошо защищенные от флюктуаций среды биологические процессы, в том числе и на появление наследственных изменений. В связи с этим стали появляться, с начала 20-х годов, отдельные работы с попытками установить влияние рентгеновских лучей или излучений радия на появление наследственных изменений у дрожжей, львиного зева, мышей и некоторых других организмов. Однако, ввиду недостаточно обширного материала и слабой изученности спонтанного мутационного процесса у соответствую-

щих организмов, эти первые опыты не дали вполне убедительных и однозначных результатов. Наиболее доказательные положительные результаты были получены в опыте на дрожжах Г. А. Надсоном и Г. С. Филипповым.

10. Окончательное доказательство высокой эффективности ионизирующих излучений в вызывании мутаций было получено Г. Мёллером в его классических опытах на дрозофиле. Главное отличие этих опытов от всех предшествующих заключалось в методике. Перед проведением опытов по вызыванию мутаций рентгеновскими лучами, для дрозофилы был уже накоплен громадный материал по спонтанному мутационному процессу, обнимавший несколько миллионов просмотренных специалистами индивидуумов, а Г. Мёллером были разработаны специальные методы скрещивания (и созданы генетическим синтезом соответствующие культуры), позволяющие количественно полно и объективно учитывать все возникающие в определенной хромосоме мутации определенных типов. После этого были проведены весьма обширные опыты, показавшие с полной достоверностью весьма резкое повышение процента возникающих мутаций в результате облучения рентгеновскими лучами. В этих же опытах наметились уже основные закономерности влияния излучений на мутационный процесс; в частности, простая зависимость процента возникших мутаций от дозы рентгеновских лучей. Методическая безупречность и абсолютная доказательность этих опытов позволяет считать время их первого опубликования (1927 г.) началом современной точной радиационной генетики.

11. Сразу же после опубликования первых опытов Г. Мёллера радиационная генетика стала очень быстро развиваться. В целом ряде лабораторий различными исследователями были повторены, подтверждены, углублены и расширены опыты Г. Мёллера на дрозофиле. Кроме того, во все возрастающем количестве стали появляться аналогичные эксперименты на целом ряде других объектов, животных, растений и микроорганизмов. Особенно большое число радиационно-генетических работ в конце 20-х и в 30-е годы появилось в СССР, США и Германии. В результате, уже к началу 30-х годов в качестве основного положения было установлено, что ионизирующие излучения у всех живых организмов повышают процент возникающих мутаций примерно пропорционально дозе. Далее, выяснилось, что общий качественный спектр такого мутационного процесса сходен со спонтанным. Эффективными оказываются все типы ионизирующих излучений, если они проникают к месту действия, в ядра клеток. Наконец, было установлено, что хромосомные разрывы и основанные на них перестройки хромосом (инверсии, делеции и транслокации) возникают под влиянием ионизирующих излучений относительно часто: среди всех возникающих в результате облучения мутаций хромосомные перестройки составляют значительно больший процент, чем в спонтанном мутационном процессе. Это последнее обстоятельство привело к расцвету экспериментальной цитогенетики, создав возможность получать обильный, разнообразный и интереснейший материал по различным хромосомным перестройкам для параллельного генетического и цитологического анализа. Таким образом, уже ко второй половине 30-х годов, то есть примерно через 10 лет после первых исследований накопился обширнейший экспериментальный материал, позволивший создать специальные систематические сводки по радиационной генетике.

12. Ионизирующие излучения до сих пор являются самым мощным фактором воздействия на наследственную изменчивость. Как будет показано в конце статьи, с этим связано большое практическое значение радиационной генетики как основы специальной селекции. Но, кроме того, ионизирующие излучения как мутагенный фактор представляют и большой теоретический интерес, связанный с механизмом их действия.

III. БИОФИЗИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ МУТАЦИОННОГО ПРОЦЕССА

13. Как уже упоминалось, эффективность ионизирующих излучений прежде всего связана с глубоким проникновением в облучаемое вещество. Особенно важно то обстоятельство, что ионизирующие излучения во всей толще облученного объекта первично отдают свою энергию всюду в принципиально одинаковой форме (возбуждения и ионизации атомов), почти независимо от химической структуры облучаемого вещества (пропорционально лишь его удельному весу или, точнее, электронной плотности). Это создает возможность установить основные закономерности действия ионизирующих излучений в тех случаях, в которых изучаемая реакция не является слишком отдаленным, косвенным продуктом первичных действий. Поэтому уже в 30-е годы были начаты работы, имевшие целью попытку биофизического анализа мутационного процесса или установления чисто физических закономерностей, лежащих в основе вызывания мутаций ионизирующими излучениями.

14. Выше уже упоминалось, что ионизирующие излучения как фактор воздействия представляют особый интерес в случаях, когда наблюдаемая реакция вызывается более или менее прямым влиянием излучений и не слишком удалена от их первоначальных действий на облученное вещество. В целом ряде опытов, главным образом на дрозофиле, было установлено, что мутации вызываются облучением только в тех клетках и их хромосомах, которые непосредственно подвергались облучению; в необлученных тканях, даже в тех случаях, когда другие ткани и органы того же индивидуума получили очень высокую дозу излучений, мутации не возникают (за исключением, конечно, спонтанных). Результаты таких опытов приведены в табл. 1. В этих опытах изучалась мутабильность в *X*-хромосоме дрозофилы:

Таблица 1

Проценты сцепленных с полом мутаций у дрозофилы:

1. В спермиях самцов, облученных дозой 3000 рентген рентгеновскими лучами средней жесткости. 2. В спермиях необлученных самцов после их скрещивания с самками, облученными дозой 4500 рентген рентгеновских лучей средней жесткости. 3. В прежде облученных рентгеновскими лучами средней жесткости (3000 рентген), но непосредственно после облучения не содержавших мутаций в *X*-хромосомах. 4. В спермиях самцов, облученных очень большой дозой (около 250 000 рентген) очень мягких (2,5 к V), не проникающих на глубину гонад, рентгеновских лучей. 5. В необлученном контроле.

Опыты	Количество гамет	Количество мутаций	Процент мутаций
1. Спермии облучены дозой 3000 рентген	2239	198	8,84±0,59
2. Необлученные спермии в облученных яйцах	2163	3	0,14±0,07
3. Прежде облученные хромосомы	2436	5	0,21±0,09
4. Облучение самцов весьма мягкими лучами (2,5 кV, доза около 250 000 рентген)	1883	5	0,26±0,11
5. Необлученный контроль	3708	7	0,19±0,07

а) под влиянием непосредственного облучения в зрелых спермиях самцов,

б) при введении необлученных *X*-хромосом путем скрещивания в сильно облученные яйцеклетки,

в) в результате «последействия», путем изучения мутабильности в последующих поколениях X-хромосом, оставшихся свободными от мутаций в первом поколении после облучения и

г) при облучении самцов такими мягкими рентгеновскими лучами, которые, оставив в соме облученных индивидуумов весьма высокую дозу, не проникают, однако, на глубину гонад.

Как видно из таблицы, лишь непосредственное облучение хромосом резко повышает процент возникающих мутаций.

15. Число возникающих под влиянием облучения генных мутаций примерно прямо пропорционально дозе: дает прямую линию в полулогарифмическом масштабе. На рис. 1 в качестве примера приведены результаты опытов разных авторов по вызыванию сцепленных с полом леталей у дрозофилы при облучении различными дозами рентгеновских лучей. Примерно таким же кривым насыщения следует и зависимость от дозы всех других типов генных мутаций у дрозофилы и других видов живых организмов. Первичные простые разрывы хромосом дают кривые, сходные с таковыми для генных мутаций; но хромосомные перестройки, большинство из которых основано на двух или более разрывах хромосом, дают соответственно более сложные кривые зависимости от дозы.

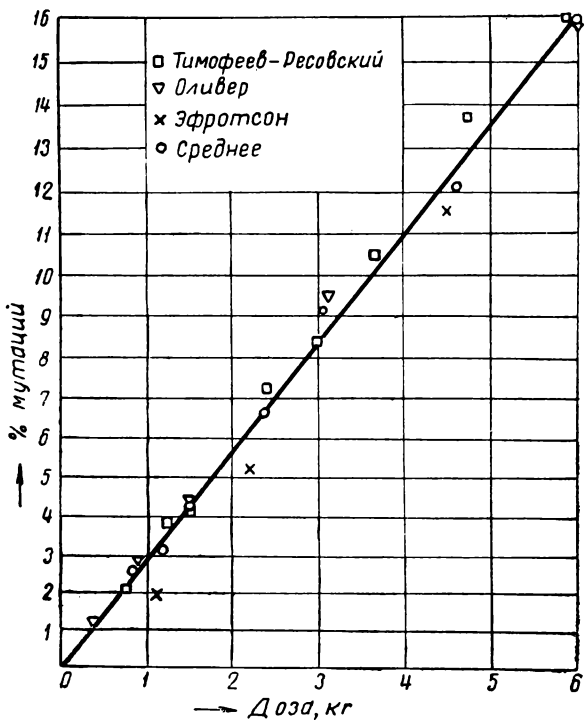

Рис. 1. Зависимость вызванных мутаций от дозы ионизирующих излучений из опытов разных авторов на дрозофиле. По оси абсцисс — величина дозы; на ординатах — процент сцепленных с полом леталей

(из Timofeeff-Ressovsky u.Zimmer, 1947).

16. Весьма существенно, что, в отличие от многих других радиобиологических реакций, процент вызванных мутаций в широких пределах не зависит от интенсивности излучения или мощности дозы, а лишь от общей суммарной дозы. На рис. 2 приведены результаты опытов разных авторов на дрозофиле, в которых время экспозиции (то есть мощность дозы) варьировалось примерно в 1000 раз; из рисунка видно, что в изученных пределах мощность дозы, или так называемый фактор времени, не влияет на процент вызванных мутаций.

17. Наконец, на ряде объектов, и особенно на дрозофиле, проводились опыты по вызыванию мутаций весьма различными типами ионизирующих излучений: рентгеновскими и гамма-лучами разной жесткости, бета-излучениями разной жесткости, быстрыми протонами отдачи и альфа-частицами. В качестве примера на рис. 3 изображены результаты соответствующих опытов на дрозофиле. Из рисунка видно, что рентгеновские, гамма- и бета-излучения в весьма широких пределах различных жесткостей вызывают

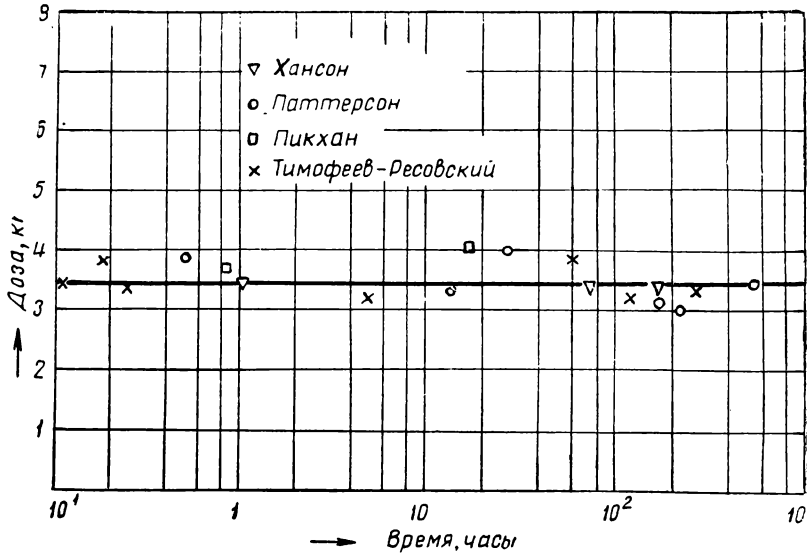

Рис. 2. Результаты опытов разных авторов, показывающие отсутствие влияния фактора времени на процент мутаций, вызываемых ионизирующими излучениями. На оси абсцисс в логарифмическом масштабе время экспозиции; на ординатах величина дозы, вызывающая 10% сцепленных с полом леталей (из Timofeeff-Ressovsky u.Zimmer, 1947).

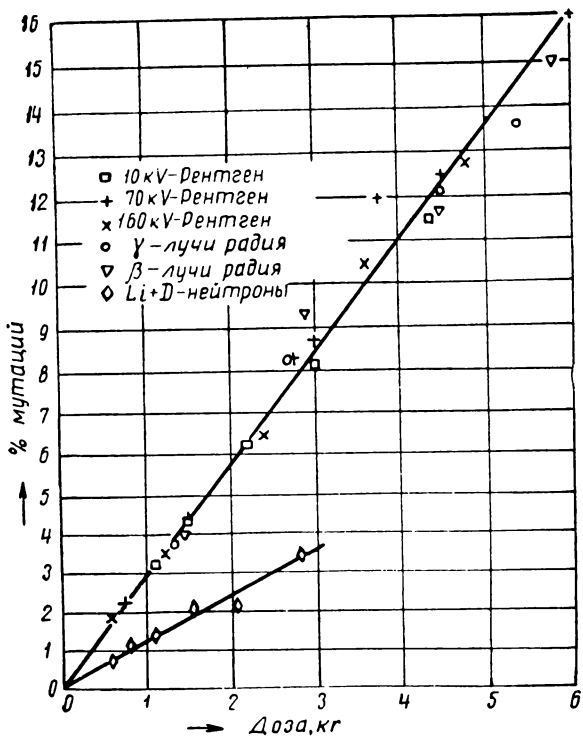

Рис. 3. Зависимость процента вызванных мутаций от дозы и жесткости различных ионизирующих излучений у дрозофилы. На оси абсцисс — величина дозы; на ординатах — процент сцепленных с полом леталей (из Timofeeff-Ressovsky u.Zimmer, 1947).

(при равных дозах в рентгенах) одинаковые проценты генных мутаций. Густо ионизирующие частицы несколько менее эффективны при вызывании генных мутаций. Наоборот, в отношении вызывания хромосомных разрывов более эффективными являются густо ионизирующие частицы.

18. Таким образом, результаты точных радиационно-генетических опытов в первом приближении приводят к следующему весьма существенному выводу: процент вызванных облучением мутаций в основном зависит от общей суммарной дозы, будучи в широких пределах независим от жесткости и интенсивности излучений. Проведение биофизического анализа результатов радиационно-генетических опытов с применением принципа попадания показало, что в основе возникновения одной мутации лежит абсорбция энергии одной ионизации, или возбуждение атома в пределах некоторого «эффективного объема»; величина последнего характеризуется числом атомов порядка от нескольких сот до нескольких тысяч или радиусом 10^{-7} *см*. Первичный процесс при вызывании мутаций, повидимому, сходен с таковым при радиационно-химических реакциях. Он, весьма вероятно, выражается в структурном изменении молекулы нуклеопротеида или определенного участка нуклеопротеидной мицеллы, составляющей остов хромосомы. Этот процесс протекает под влиянием энергии «попадания», поступающей к месту структурного изменения из любой точки первичной абсорбции в пределах эффективного объема; этот транспорт энергии происходит частично путем диффузии короткоживущих продуктов радиолиза воды, частично путем миграции энергии в молекулярных структурах.

Существенными аргументами в пользу такой точки зрения на механизм мутации являются, с одной стороны, факты возможности появления обратных мутаций под влиянием облучения, а с другой стороны, пониженная эффективность очень густо ионизирующих частиц, среднее расстояние между ионизациями вдоль трека которых мало по сравнению со средним диаметром эффективных объемов.

19. Уже в конце 20-х годов, когда выяснилось, что ионизирующие излучения обладают сильным мутагенным действием, рядом исследователей в разных странах была высказана мысль о том, не являются ли спонтанные мутации результатом действия «естественных ионизирующих излучений», складывающихся главным образом из космических лучей, а также из радиоактивности нашей планеты и содержащихся во всех живых организмах радиоактивных изотопов. Однако, исходя из знания процента спонтанных сцепленных с полом (то есть локализованных в x-хромосоме) мутаций, кривой эффекта дозы для тех же мутаций и средней «дозы» естественных ионизирующих излучений у поверхности земли, можно произвести примерный расчет:

а) дозы, необходимой для вызывания спонтанного процента мутаций, или

б) процента мутаций, который может быть вызван «естественной» дозой ионизирующих излучений.

Такие расчеты были одновременно и независимо проведены несколькими исследователями в разных лабораториях и показали, что доза естественных радиаций в 500—1500 раз слишком слаба для того, чтобы целиком объяснить возникновение спонтанных мутаций.

В табл. 2 приведён один из таких расчетов. Вскоре выяснилось, что процент спонтанных мутаций прямо пропорционален времени и зависит от температуры с относительно высоким температурным коэффициентом. Из этого можно сделать заключение, что в основе спонтанных мутаций лежат реакции первого порядка, зависящие от термических флюктуаций атомов, в пределах относительно стабильных химических структур. Возможно,

Таблица 2

Пример вычисления дозы «естественных ионизирующих излучений», необходимой для вызывания спонтанного процента мутаций у дрозофилы (по Тимофееву-Ресовскому, 1931)

m — мутация; i — пара ионов; v — 1 рентген.

Принимается, что:
1. 3000 v вызывают 10% сцепленных с полом m,
2. Спонтанно возникают 0,1% сцепленных с полом m,
3. 1 v производит в воздухе 2×10^9 $i/см^3$,
4. «Естественное ионизирующее излучение» производит в воздухе 50 $i/см^3$ в сек.
5. Дрозофила экспонируется излучению в природе 15 дней, то есть $1{,}3\times10^6$ сек.,
6. % m прямо пропорционален дозе.

Строим пропорции:

$$\begin{matrix} 3000\ v — 10\%\ m \\ X\ v — 0{,}1\%\ m \end{matrix} \quad \text{или} \quad \begin{matrix} 10\%\ m — 6\times10^{12}\ i \\ 0{,}1\%\ m — X\ i \end{matrix}$$

Отсюда:

$$X = \frac{6\times10^{12}}{100} = 6\times10^{10}\ i = \text{дозе, необходимой для вызывания спонтанного процента мутаций.}$$

Но, так как:

$$50\ i\times1{,}3\times10^6 = 7\times10^7\ i = \text{дозе «естественного ионизирующего излучения», действующей на дрозофилу,}$$

то:

$$\frac{6\times10^{10}}{7\times10^7} = 800, \text{ то есть доза «естественного ионизирующего излучения» примерно в 800 раз слишком слаба для вызывания спонтанного процента мутаций у дрозофилы.}$$

что спонтанные мутации кроме того вызываются неизбежной химико-энергетической изменчивостью в непосредственном молекулярном окружении хромосом.

20. Таким образом, создается представление о мутациях, как структурных изменениях тех физико-химических единиц (молекул, мицелл или более или менее автономных частей мицеллы), которые составляют основу генов.

21. Был, в основных чертах, выяснен и механизм образования хромосомных разрывов; для их осуществления необходима энергия более дюжины ионизаций. Этим объясняется их относительная редкость в спонтанном мутационном процессе, а также и то обстоятельство, что такие факторы, как ультрафиолетовые лучи и ряд химических воздействий, заметно повышая процент генных или точковых мутаций, почти не увеличивают числа появляющихся хромосомных разрывов. Исключением, по-видимому, являются некоторые так называемые «радиомиметики», вроде дериватов иприта, под влиянием которых может повышаться процент как генных мутаций, так и хромосомных разрывов; механизм их действия еще не совсем ясен.

IV. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАДИАЦИОННОЙ ГЕНЕТИКИ

22. Вышеизложенного состояния радиационная генетика достигла уже в середине 40-х годов. После второй мировой войны появилось большое количество новых работ. Огромный материал был накоплен, помимо дрозофилы, на ряде других объектов, в особенности на культурных растениях и микроорганизмах. Большое практическое значение радиационная генетика приобрела в селекции культурных растений и особенно в работах по

вызыванию так называемых биохимических мутаций у ряда низших грибов и бактерий. На вызывании облучением соответствующих мутаций у ряда низших грибов основан расцвет промышленного получения целого ряда новых антибиотиков. С помощью возникающих в результате облучения мутаций и хромосомных перестроек развиваются и уточняются, путем тонких цитогенетических исследований, наши представления о структуре генотипа.

23. Накопилось уже много материала, показывающего возможность влияния различных сопутствующих физических, химических и физиологических условий на процент мутаций, вызываемых определенной дозой ионизирующих излучений. Это заставляет думать о дальнейшем развитии и наших теоретических представлений о механизме мутационного процесса. Так как все эти сопутствующие условия не могут существенно влиять на первичные физические процессы взаимодействия ионизирующих частиц с веществом, то приходится думать о возможных механизмах, лежащих между первичным актом ионизации или возбуждения атома и окончательным сформированием того структурного изменения генной молекулы, которое составляет сущность мутационного изменения. Некоторые исследователи ищут возможные механизмы косвенного действия излучений; другие полагают, что наиболее вероятной причиной изменчивости эффекта облучения при разных сопутствующих условиях является изменение условий транспорта или миграции энергии от точки абсорбции к месту действия. Это может существенно изменить величину «эффективного объема», а тем самым и выход соответствующей реакции, то есть в данном случае процент мутаций.

24. Таким образом, радиационная генетика представляет собой в настоящее время достаточно хорошо сформировавшуюся, широко развитую и дифференцированную на ряд различных направлений научную дисциплину. Сотни лабораторий и тысячи работников во всем мире заняты радиационно-генетическими исследованиями.

25. Как уже упоминалось, радиационная генетика имеет большое практическое прикладное значение. На ее основе формируется радиационная селекция, использующая в качестве материала для создания новых сортов и линий полезных для человка организмов то огромное число различных мутаций и хромосомных перестроек, которое может быть получено под воздействием ионизирующих излучений. При этом необходимо подчеркнуть, что радиационная селекция отличается от обычных типов селекционной работы только тем дополнительным исходным материалом, который получается с помощью облучения; в остальном в радиационной селекции могут быть использованы все методы и пути обычной селекции животных, растений и микроорганизмов. Принципиально, хотя и не новым, но открывающим особенно богатые возможности, является использование в радиационной селекции бесконечно разнообразных типов хромосомных перестроек; с их помощью возможно даже создание настоящих новых видов, биологически изолированных от исходных. Практически, может быть, особенно важным является применение излучений для повышения наследственной изменчивости в пределах высококачественных чистых сортов, у которых селекция достигла «потолка» и которые в то же время невыгодно расщеплять путем скрещивания с другими, а также в пределах чистых линий у растений и, особенно, у микроорганизмов.

26. Но, наряду с практическим, радиационная генетика имеет и большое теоретическое значение. Все работы, в которых применяются излучения для получения различных наследственных изменений, могут быть разбиты на два основных направления.

27. В первом из них, так сказать чисто биолого-генетическом, получен-

ные мутации служат материалом для генетических, цитогенетических и генетико-физиологических исследований, которые посвящаются анализу различных проблем, связанных с дальнейшим углублением наших знаний о структуре генотипа, механизме наследования, механизме клеточного деления, физиологического действия генов и взаимоотношении между генотипом и онтогенезом, определении общего качественного спектра наследственной изменчивости, эволюции генотипа и т. д. Трудно найти биолого-генетическую проблему, в разрешении которой радиационно-генетические методы не оказали бы существенной, а иногда решающей помощи.

28. Второе основное направление можно назвать биофизическим. Оно связано с анализом механизма мутаций и природы генов, основанном на физической и физико-химической интерпретации количественных данных по влиянию разных доз и типов ионизирующих излучений, а также разных способов облучения на мутационный процесс в различных тканях разных видов живых организмов, при различных сопутствующих условиях. Эта область работы, получившая, как указывалось выше, в конце 30-х и в 40-е годы, некоторое обобщающее завершение в самом первом приближении, должна в ближайшее время интенсивно развиваться, с использованием новых методов и нового, дополнительного материала. Биофизическое направление в радиационной генетике имеет особенно большое значение в связи с развитием общей биофизики ионизирующих излучений; точный количественный материал радиационной генетики может пролить свет на развитие общих представлений о биологических действиях излучений и, в частности, на проблему возникновения злокачественных опухолей.

29. Что касается одной из важнейших проблем современной биологии, вопроса о структуре и редупликации генов, то именно радиационная генетика, как упоминалось выше, с достаточной ясностью показала, что гены представляют из себя отдельные физико-химические единицы (молекулы или мицеллы) или в значительной мере автономные части общей мицеллы хромосомы. За последние годы, благодаря замечательным теоретическим и экспериментальным исследованиям Г. Гамова, М. Дельбрюка, Ф. Крика, Д. Мазиа, Уотсона и других о природе нуклеиновых кислот и их значении как материальной основы кода наследственной информации, впервые становятся на реальную основу попытки конкретизации наших представлений о структуре генов и о замечательном явлении их конвариантной редупликации.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алиханян С. И. Проблема гена в современной генетике. Вестн. Моск. Университ., 12, 1947,

2. Астауров Б. Л. Прямое доказательство ядерной природы биологического эффекта Х-лучей. Журн. общ. биол. 8. 1947.

3. Астауров Б. Л. Дифференциальный эффект радиационных повреждений ядра и цитоплазмы, как следствие их функциональной специфичности. Бюлл. МОИП, отдел. биол. 63, 1958.

4. Бельговский М. Л. Зависимость частоты транслокаций у дрозофилы от дозы рентгеновских лучей. Труды Ин-та генетики АН СССР, 11, М., 1937, 93—124.

5. Волькенштейн М. В. Макромолекулы и биология. Изв. АН СССР, сер. биол. 1, 1958.

6. Воскресенский Н. М. Рентгеновские лучи и возникновение мутаций. «Природа», 1930, № 5.

7. Гамов Г., Рич А., Икас М. Проблема передачи информации от нуклеиновых кислот белкам. Вопр. биофизики, ИЛ, М., 1957.

8. Делоне Л. Н. Рентгеновские мутации у пшеницы. Труды лаб. генетики АН СССР, 9, М., 1932.

9. Делоне Л. Н. и Хвостова В. В. Применение ионизирующих излучений в селекции растений. Вестн. сельскохоз. науки, 5, 1957.

10. Добржанский Ф. Г. Обзор явлений реконструкции хромосомного аппарата. Труды Прикл. Бот. Генет. селекц., серия II, № 6, М., 1934.
11. Дубинин Н. П. Непрерывность и дискретность в структуре наследственного вещества. Труды Динам. Развит. **10**, М., 1935, 345—360.
12. Дубинин Н. П. Экспериментальное изменение числа хромосом у дрозофилы. Биол. журн., 1936, **5**, 844—866.
13. Дубинин Н. П. Проблемы физических и химических основ наследственности. «Биофизика», 1956, **I**, вып. 8, 677—696.
14. Дубинин Н. П. Проблемы и задачи радиационной генетики. Вестн. АН СССР, 8, 1956.
15. Дубинин Н. П., Хвостова В. В. и Мансурова В. В. Хромосомные аберрации, летальные мутации и дозы рентгеновских лучей. ДАН СССР, 1941, **31**.
16. Керкис Ю. Экспериментальное изменение хромосом, как метод генетических исследований. Труды Прикл. Бот. генет. селекц., серия II, № 6, М., 1934.
17. Кольцов Н. К. Физико-химические основы морфологии. Биомедгиз, М., 1929.
18. Кольцов Н. К. Об экспериментальном вызывании мутаций. Журн. экспер. биол., 1930, **6**.
19. Кольцов Н. К. Генетика и физиология развития. Биол. журн., 1934, **3**.
20. Кольцов Н. К. Роль генов в физиологии развития. Биол. журн., 1935, **4**.
21. Кольцов Н. К. Структура хромосом и обмен веществ в них. Биол. журн., 1938, **7**.
22. Крик Ф. Структура наследственного вещества. «Химическая наука и промышленность», 1956, **I**, № 4
23. Левитский Г. А. Материальные основы наследственности. Киев, 1924.
24. Левитский Г. А., Араратян А. Г. Изменение хромосом под влиянием рентгеновских лучей. Труды Прикл. Бот. генет. селекц., 27, М., 1931.
25. Меллер Г. Избранные работы. Сельхозгиз. М.—Л., 1937.
26. Надсон Г. А. и Г. С. Филиппов. О влиянии рентгеновских лучей на половой процесс и образование мутантов у низших грибов. Вестн. рентгенолог. и радиол., 3, 1925.
27. Рокицкий П. Ф. Изучение процесса искусственного отбора при естественной и экспериментально вызванной рентгеновским облучением изменчивости. Бюлл. МОИП, Отд. биологии, 64, 1959.
28. Сапегин А. А. Рентгеномутации, как источник новых сортов культурных растений. «Природа», 1934, № 9.
29. Серебровский А. С. и Дубинин Н. П. Искусственное получение мутации и проблема гена. «Усп. эксп. биол.», 1929, **8**.
30. Тарусов Б. Н. Физико-химические механизмы биологического действия ионизирующих излучений. Усп. соврем. биологии, 44, 1957.
31. Тимофеев-Ресовский Н. В. Соматические геновариации определенного гена в разных направлениях под воздействием *x*-лучей. Труды Всес. съезда генет. селекц., 2, Л., 1929.
32. Тимофеев-Ресовский Н. В. К вопросу о функционировании генов в зародышевых клетках. Журн. эксп. биол., 1930, **6**.
33. Тимофеев-Ресовский Н. В. Биофизическая интерпретация явлений радиостимуляции растений. «Биофизика», 1956, **I**, вып. 7.
34. Тимофеев-Ресовский Н. В. О механизмах авторепродукции элементарных клеточных структур. 1. Из истории вопроса. Цитология 2, 1960.
35. Тимофеев-Ресовский Н. В. и Р. Р. Ромме. О статичности и принципе усилителя в биологии. Пробл. Кибернет. 2, 1959.
36. Фок В. А. Философские проблемы квантовой механики. Усп. физ. наук, 1957.
37. Фризен Г. Г. Космические излучения и мутационный процесс. ДАН СССР, 1936, **10**.
38. Хлоп М. Л. Проблема экспериментального вызывания мутаций у растений под влиянием рентгеновских лучей. Труды Прикл. Бот. генет. селекц., серия А, № 18, М., 1936.
39. Шапиро Н. И. Вызывание мутаций рентгеновскими лучами. «Усп. совр. биол.» 1935, 4.
40. Шредингер Е. Что такое жизнь с точки зрения физики. ИЛ, М., 1956.
41. Alexander J. and Bridges C. B. Some physicochemical aspects of life, mutation and evolution. «Coll. Chemistry». 1928, **2**. N.—J., 9.
42. Bauer H. Die Chromosomenmutationen. Z. Abst. Vererb. 1939, **76**.
43. Buzzati—Traverso A., Cavalli L. Teoria dell'urto e unità biologiche elementari. Longanesi, Milano, 1948.
44. Catcheside D. G. Genetic Effects of Radiation. Adv. in genet. Acad. Press. N—Y., 1948, **2**.
45. Demerec M. Heredity and radiation. «Radiology», 1936, **27**.

46. Demerec M. Hereditary effects of X-ray radiation. «Radiology», 1938. **30**, № 2.
47. Dobzhansky Th. Induced chromosomal aberrations in animals. «Biol. effects of Radiation», 1936, **2**.
48. Efroimson W. P. Die transmutierende Wirkung der X-Strahlen und das Promblem der genetischen Evolution. Biol. Zentr. 1931, **51**.
49. Faberge A. C. The equivalent effect of X-rays of different wave-length on Tradescantia chromosomes. J. Genet., 1940, **40**.
50. Fano U. The significance of the hit theory of radiobiological actions. J.Appl. Physics., 1941, **12**.
51. Gustafsson A. «Mutationsforschung und Züchtung». Der Züchter», 1942.
52. Jordan P. Uber die Elementarprozesse der biologischen Strahlenwirkung. I und II Radiologica. Berlin, 1938.
53. Jordan P. Zur Quanten-Biologie. Biol. Zentr. Bl., 1939, **59**.
54. Jordan P. Quantenphysik und Biologie. Naturwiss, 1944, **32**.
55. Jordan P., Zimmer K. G. und Timofeeff-Ressovsky N. W. Uber einige physikalische Vorgänge bei der Auslösung von Genmutationen durch Strahlung. Z. ind Abst. Vererb., 1947.
56. Koltzoff N. K. La vie. «Scientia», 1932.
57. Koltzoff N. K. Les molecules hereditaires. «Hermann»., Paris, 1939.
58. Lea D. E. Determination of sizes of viruses and genes by radiation methods. «Nature», 1940, **146**.
59. Lea D. E. Actions of ionising radiations on living cells. C. U. P. Cambridge, 1946.
60. Lea D. E. and Catcheside J. D. The mechanism of the induction by radiation of chromosome aberrations in Tradescantia. J. Genet., 1942, **44**.
61. Muller H. J. Artificial transmutation of the gene. «Science», 1927, **66**, 84—87,
62. Muller H. J. The probleme of genic modification. Verh. 5. Int. Congr. Vererb. I. Berlin, 1928.
63. Muller H. J. Radiation and Genetics. «Am. Naturalist». 1930, **64**.
64. Muller H. J. Further studies on the nature and causes of gene mutations. Proc. 6.—Internat. Congr. Genet., Ithoca, **I**, 1932.
65. Muller H. J. The effects of X-rays upon the hereditary material. «The Science of Radiology», Springfield, 1933.
66. Muller H. J. Radiation genetics. 4 Intern. Radiologen Congress, **2**, Zürich, 1934.
67. Muller H. J. The biological effects of radiations with special reference to mutation. Rčun. Int. Phys. Chim. Biol. Paris, 1937, **8**.
68. Muller H. J. The present status of the mutation theory. Cur. Sci,. 1939, **4**.
69. Muller H. J. An analysis of the process of structural change in chromosomes of Drosophila. J. Genet., 1940, **40**.
70. Muller H. J. The manner of dependence of the permissible dose of radiation on the amaunt of genetic damage. «Acta. radiol.», 1954, **41**., № 1.
71. Muller H. J. The nature of genetic effects produced by radiation. «Radiation Biology», 1954, **I**.
72. Muller H. J. The manner of production of mutations by radiation. «Radiation Biology», 1954, **I**.
73. Muller H. J. Comments on the genetic effects of radiation on human populations. J. Heredity, 1955, **46**, №5.
74. Nadson G. A. et Philippov G. S. Influence des rayons X sur la sexualitè et la formation des mutantes chez les champignons inferieurs. «C. R. Soc. Biol.», 1925, **93**.
75. Nadson G. A. et Philippov G. S. De la formation de nouvelles races stables chez les champignons inferieurs sous l'influence des rayons X. C. R. Acad. Sci, Paris, **186**, 1928.
76. Rajewsky B. N. und Timofeeff-Ressovsky N. W. Höhenstrahlung und die Mutationsrate von Drosophila melanogaster. Z. Ind. Abst. Vererb., 1939, **77**,
77. Riehl N., Rompe R., Timofeeff-Ressovsky N. W. und Zimmer K. G. Über Energiewanderungsvorginge und ihre Bedeutung für einige biologische Prozesse. «Protoplasma», 1943, **38**.
78. Riehl N., Timofeeff-Ressovsky N. W. und Zimmer K.G. Mechanismus der Wirkung ionisierender Strahlen auf biologische Elementareinheiten. «Naturwiss», 1941, **29**.
79. Russel W. L. Genetic effects of Radiation in mammals. «Radiation Biology», 1954, **I**.
80. Stadler L. J. The experimental modification of heredity in crop plants. Sci. Agricult. 1931, II.

81. S t a d l e r L. J. On the genetic nature of induced mutations in plants. Proc. 6. Intern. Congr. Genet. Ithaca, 1932, **I**.
82. S t u b b e H. Spontane und Strahleninduzierte Mutabilität. Leipzig, 1937.
83. S t u b b e H. Genmutationen. Handb. Vererb. Berlin, 1938.
84. S t u b b e H. Über den Selektionswert von Mutanten. Sitzber. Deutsch Akad. Wissensch. Berlin, Kl. Landw. Wissinsch. 1, 1950.
85. S t u b b e H. «Über einige theoretische und praktische Fragen der Mutationsforschung». Abh. Sächsisch. Akad. Wissensch. Leipzig, Math.-Naturw., Kl. 44, 1952.
86. S t u b b e H. «Advances and problems of research in mntations in the applied field». Pros. X Intern. Congr.Genet. 1., Montreal, 1958.
87. T i m o f e e f f-R e s s o v s k y N. W. Die bisherigen Ergebnisse der Strahlengenetik. Erg. med Strahlenforsch, 1931, **5**.
88. T i m o f e e f f-R e s s o v s k y N. W. The experimental production of mutations. «Biol. Rev. Cambr. Phios. Soc.» 1934, **9**.
89. T i m o f e e f f-R e s s o v s k y N. W. Experimentelle Mutationsforschung in der Vererbungslehre, Leipzig, 1937.
90. T i m o f e e f f-R e s s o v s k y N. W. Mutabilità sperimentale in genetica. Milano, 1938.
91. T i m o f e e f f-R e s s o v s k y N. W. Le mecanisme des mutations et la structure du gene. Paris, 1939.
92. T i m o f e e f f-R e s s o v s k y N. W. Eine biophysikalische Analyse des Mutationsvorganges. Nova Acta Leopoldina. Halle, 1940.
93. T i m o f e e f f-R e s s o v s k y N. W. Die Entstehung neuer Erbanlagen. Erbbiol. Mensch., Berlin, **I**. Handb, 1940.
94. T i m o f e e f f-R e s s o v s k y N. W. Mutations and geographical variation. «The New Systematics», Oxford, 1945.
95. T i m o f e e f f-R e s s o v s k y N. W. und Z i m m e r K. G. Strahlengenetik. Strahlenther. 1939, **66**.
96. T i m o f e e f f-R e s s o v s k y N. W. und Z i m m e r K. G. Strahlengenetik. Strahlenther. 1944, **74**.
97. T i m o f e e f f-R e s s o v s k y N. W. und Z i m m e r K. G. Das Trefferprinzip in der Biologie. Verl. Hirzel, I. Leipzig, 1947.
98. T i m o f e e f f-R e s s o v s k y N. W., Z i m m e r K. G. und D e l b r ü c k M. Über die Natur der Genmutation und der Genstruktur. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen. NF I. 1935.
99. Z i m m e r K. G. und T i m o f e e f f-R e s s o v s k y N. W. Über einige physikalische Vorgänge bei der Auslösung von Genmutationen durch Strahlung. Zsch. Vererbl., **80**, 1942.
100. Z i m m e r K. G. «The development of quantum biology during the last decade». Acta Radiologica 46, 1956.
101. Z i m m e r K. G. «Evidence for free—rldical production in living cells exposed to ionizing Radiation». Radiation Research, suppl. 1, 1959.

СОДЕРЖАНИЕ

Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. В. Лучник. Цитологические и биофизические основы радиостимуляции растений 5

Н. А. Порядкова, Н. М. Макаров, Н. В. Куликов. Опыты по радиостимуляции культурных растений 19

Е. А. Тимофеева-Ресовская, Б. М. Агафонов, Н. В. Тимофеев-Ресовский. О почвенно-биологической дезактивации воды 35

И. П. Трегубенко. Закономерности поведения радиоактивных излучателей в организме 49

Н. В. Лучник. Пути классификации противолучевых средств 57

Н. В. Тимофеев-Ресовский. Развитие и современное состояние радиационной генетики 73

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Уральского филиала АН СССР

СБОРНИК РАБОТ ЛАБОРАТОРИИ БИОФИЗИКИ, III
(Труды Института биологии, вып. 13)

Технический редактор *Н. Ф. Середкина* Корректор *П. В. Винокурова*

РИСО УФАН СССР № 38/7 Подп. в печ. 6/V 1960 г. НС11682
Формат бум. 70×108 1/16 Печ. л. 5,5 Уч.-изд. л. 7,9 Тираж 1300 экз.
Тип. зак. 379 Цена 5 р. 50 к.

Типография изд-ва «Уральский рабочий», Свердловск, ул. имени Ленина, 49

ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ

Страница	Строка	Напечатань	Должно быть
16	26 сверху	радиоактивность	радиорезистентность
17	1 снизу	n der	in der
36	26 снизу	активный	активированный
51	6 сверху	Pu^{+4}	Ru
67	Рис. 6.	P_t, %	P_t
78	Рис. 1.	Эфротсон	Эфроимсон
81	Табл. 2 (5 раз)	v	r
84	19 снизу	Ромме	Ромпе

Кроме того, в ряде рисунков (на стр. 6, 14, 20, 21, 23, 25, 29, 30) неправильна легенда по вертикальной оси. Напечатано «% контроля», должно быть «Отклонения от контроля, %».