

Ф. ГРЕГОРИ

**МИКРОБИОЛОГИЯ
АТМОСФЕРЫ**

THE MICROBIOLOGY OF THE ATMOSPHERE

By
P. H. GREGORY

*Ph. D., D. Sc. (London), D. I. C.
Head of Plant Pathology Department,
Rothamsted Experimental Station, Harpenden, England;
formerly Professor of Botany, Imperial College of Science
and Technology, University of London*

1961
LONDON
LEONARD HILL [BOOKS] LIMITED

Ф. ГРЕГОРИ

МИКРОБИОЛОГИЯ АТМОСФЕРЫ

Перевод с английского

Г. С. Муромцева

Под редакцией

проф. К. М. Степанова

и д-ра техн. наук В. Ф. Дунского

Москва 1964

ИЗДАТЕЛЬСТВО

«М И Р»

Книга Ф. Грегори посвящена проблеме «биологической загрязненности» воздуха, имеющей очень большое биологическое, медицинское и сельскохозяйственное значение. В книге подробно рассмотрены факторы, определяющие скорость, направление полета и осаждение различных биологических объектов (бактерий, грибных спор, цветочной пыльцы и т. д.), методы количественного и качественного анализа биологических загрязнений воздуха, роль дождя и других осадков в очистке воздуха и другие вопросы, имеющие большое теоретическое и практическое значение.

Предназначена для широкого круга научных работников — микробиологов, эпидемиологов, врачей-гигиенистов, фитопатологов, селекционеров, ботаников разных специальностей.

Редакция биологической литературы

ПРЕДИСЛОВИЕ К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ

Автор книги «Микробиология атмосферы» — руководитель отдела фитопатологии Ротамстедской опытной станции (Англия) Филипп Грегори — в течение двух десятков лет проводит разносторонние исследования в важной и относительно новой отрасли знания — аэробологии. Ценные результаты его исследований, большой опыт и эрудиция, создавшие ему положение крупного авторитета в этой области, позволили ему теоретически обобщить имеющиеся данные и всесторонне осветить явления распространения микроорганизмов, преимущественно спор, в воздухе.

Как указывает Грегори, под «аэробологией» обычно понимают «науку, изучающую микроорганизмы, пассивно переносимые по воздуху, — их состав, поведение, движение, выживаемость». В своей книге он, насколько это позволяет современный уровень знаний, дает ответы на многие важные вопросы: 1) как споры попадают в воздух, 2) на какое расстояние и в каком количестве они распространяются, 3) где и в каком количестве они вновь осаждаются из воздуха, 4) каковы механизмы и закономерности, управляющие этими процессами, 5) какие практические последствия имеют эти процессы для самих микроорганизмов, для человека, животных, для дикорастущих растений и сельскохозяйственных культур, 6) какими методами и при помощи какой аппаратуры можно изучать микрофлору воздуха.

Особенно много внимания уделяет автор физической стороне явлений. Это вполне объяснимо, поскольку пыльца, споры и другие подобные им частицы пассивно переносятся по воздуху, и, следовательно, они в полной мере подчиняются закономерностям рассеивания взвешенных

в воздухе мельчайших частиц. В соответствующих главах книги (занимающих более трети всего объема) читатель найдет много ценных сведений, которые позволят ему лучше понять сложные явления диффузии спор в воздухе и их осаждение на всевозможные поверхности и, в первую очередь, на растения. Так, в гл. III дается характеристика отдельных слоев атмосферы, свойства которых играют важную роль в проникновении спор в воздух, их распространении и оседании. В главах II, V—VII, XI и XIII подробно излагаются эксперименты различных исследователей, в том числе и автора книги, касающиеся оседания спор в неподвижном воздухе, их горизонтальной диффузии и различных процессов осаждения. Данные этих экспериментов рассматриваются в свете известных теорий, и в первую очередь — теории Сеттона о конвективной диффузии частиц в воздухе. Закономерности диффузии и осаждения облекаются в математическую форму.

К сожалению, автору книги остались неизвестными многие работы советских авторов, которые, по нашему мнению, позволили бы ему полнее осветить процессы диффузии и осаждения аэрозолей (см. дополнительный список литературы).

Результаты аэриобиологических исследований используются, во-первых, для разработки методов анализа запыленности воздуха и, во-вторых, для расчетов, позволяющих определять предельные расстояния, на которые способны распространяться споры. И то, и другое имеет непосредственное отношение к прогнозу развития эпифитотий и к организации профилактических мероприятий.

Обширное место отведено в книге также и биологической стороне дела. В первую очередь здесь следует отметить гл. IV, посвященную освобождению спор, т. е. процессу, в результате которого споры отделяются от места своего образования и попадают в воздух. Механизмы освобождения спор описаны для самых различных групп организмов; особенно обстоятельно описаны механизмы освобождения грибных спор и пыльцы. Указываются метеорологические условия, при которых у различных микроорганизмов происходит интенсивное осво-

бождение спор. Эти сведения полезны для специалистов весьма разнообразного профиля, и в первую очередь — для фитопатологов, ибо знание механизма освобождения спор и условий, при которых это освобождение происходит, позволяет предвидеть появление спор в воздухе, что опять-таки важно для прогноза эпифитотий и организации соответствующей защиты.

Очень интересны главы IX и X, знакомящие нас с микрофлорой приземных и верхних слоев атмосферы. Здесь читатель найдет сведения о составе микрофлоры воздуха, о суточных и сезонных колебаниях содержания в нем различных групп микроорганизмов, о том влиянии, которое оказывают на микрофлору воздуха различные внешние условия, о микрофлоре морского воздуха вообще и о ее составе в некоторых районах земного шара в частности.

В отдельной главе (глава XII) рассматриваются особенности микрофлоры воздуха в закрытых помещениях (больницах, промышленных предприятиях, жилых домах и т. д.).

Особый интерес представляет проблема распространения микроорганизмов с воздушными течениями на дальние расстояния. Эта проблема рассматривается с различных сторон (см. гл. XIV); в частности, обсуждается возможность применения уравнений, описывающих диффузию и осаждение на малых расстояниях от источника, к диффузии и осаждению на больших расстояниях, измеряемых сотнями километров. Обсуждаются различные фактические данные по распространению пыли и, особенно, возбудителей грибных болезней растений, а также рассматривается вопрос о выживаемости спор, находящихся в воздухе (фактор, играющий очень важную роль в распространении микроорганизмов на дальние расстояния).

Следует отметить также гл. VIII, в которой автор дает систематический обзор аппаратуры и методов анализа заспоренности воздуха.

Проблема распространения микроорганизмов в воздухе освещена в книге Грегори широко и трактуется на современном уровне знаний, на фоне обширного обзора литературных данных. Эта книга будет полезна для спе-

циалистов в самых различных областях науки и практической деятельности: для врачей-гигиенистов, фитопатологов, микробиологов, геоботаников и селекционеров, а также для метеорологов и физиков некоторых профилей.

**ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА
ПО МЕХАНИКЕ АЭРОЗОЛЕЙ**

1. Г ан д и н Л. С., Л а й х т м а н Д. Л., М а т в е е в Л. Т., Ю д и н М. И., Основы динамической метеорологии, Гидрометеоиздат, Л., 1955.
2. Ф у к с Н. А., Механика аэрозолей, Изд-во АН СССР, М., 1955.
3. Ф у к с Н. А., Успехи механики аэрозолей, Изд-во АН СССР, М., 1961.
4. Вопросы ядерной метеорологии, Сб. статей под ред. И. Л. Кароля и С. Г. Малахова, Госатомиздат, М., 1962.
5. Изучение пограничного слоя атмосферы с 300-метровой метеорологической башни, Изд-во АН СССР, М., 1963.
6. Атмосферная диффузия и загрязнение воздуха. Перевод с англ., под ред. А. С. Монина, ИЛ, М., 1962.
7. Л е в и н А. М., Исследования по физике грубодисперсных аэрозолей, Изд-во АН СССР, М., 1961.

ПРЕДИСЛОВИЕ К АНГЛИЙСКОМУ ИЗДАНИЮ

Науку, изучающую микроорганизмы, пассивно переносимые по воздуху,— их состав, поведение, движение, выживаемость,— называют обычно аэробислогией. С другими отраслями биологии, занимающимися изучением популяций, аэробологию объединяет то, что она имеет дело с организмами на уровне не ниже индивидуальной клетки или небольшой группы клеток. Исследования на молекулярном или субатомарном уровне не входят в сферу интересов аэроболога. Как и география, аэробология является комплексной наукой, черпающей информацию из различных отраслей знания. И хотя у нее уже есть свой «святой» — Пьер Микель, и свой «мученик» — Фред Мейер, все же следует думать, что со временем эта отрасль знаний войдет как один из разделов в общую систему биологических наук, благодаря чему отпадет и необходимость в специальных обществах, особых журналах и т. п.

В основу этой книги положен курс лекций, читанных студентам-ботаникам Лондонского университета в 1956 г., значительно расширенный и дополненный. На протяжении полутора десятков лет автора занимали многие вопросы. Известно, что перенос по воздуху — основной путь распространения некоторых органических частиц, в первую очередь таких, как споры многих микроорганизмов. Как влияют свойства атмосферы и свойства самих этих частиц на их распространение? Каким образом эти частицы попадают в воздух? На какое расстояние и в каком количестве они переносятся? Как происходит оседание спор в новом месте, где они могут прорасти? Из чего состоит микробное население воздуха и с помощью каких методов можно определить его состав? Наконец, каковы практические последствия

этого распространения микроорганизмов по воздуху для самих микроорганизмов, для человека, животных и для растений, как дикорастущих, так и культурных?

Уже существует несколько книг, посвященных распространению микробов по воздуху, но в нашей книге впервые сделана попытка рассмотреть это явление в масштабе земного шара. По-видимому, вполне закономерно, что эту задачу попытался решить миколог. Трудно найти среди биологов представителя какой-либо другой специальности, который бы имел дело с объектом, в такой мере зависящим от атмосферы и столь хорошо приспособленным к распространению именно этим путем. Аэриобиология затрагивает множество самых разнообразных тем, и в этом особая притягательная сила этой науки; искусственное дождевание, аллергия, дымовые завесы, отходы атомных станций, обледенение самолетов, гигиена воздуха и целый ряд других вопросов — все это так или иначе интересует и аэриобиолога. Хотя эта книга посвящена скорее теоретическим основам и истории развития аэриобиологии, нежели ее практическому применению, тем не менее следует сказать, что стимулом для постановки почти всех аэриобиологических работ были запросы практики.

В книге часто употребляется термин «микроб», которому намеренно придан более широкий, обобщающий смысл, точно так же как и термину «спора». Естественно, что в такой монографии нельзя было обойти молчанием переносимую по воздуху пыльцу (в ботанике — «микроспора»). Но можно ли считать пыльцевые зерна и споры шляпочных грибов микробами? К сожалению, ни один из общепринятых терминов («пропагула», «диссеминала», «биота», «диаспора») не охватывает полностью всего того, что подразумевается здесь под словом «спора». Искусственно вычленив для рассмотрения определенную часть материала, мы вынуждены, однако, признать, что плохо вооружены терминологически для решения такой задачи. Всю совокупность населяющих воздух микробов мы будем обозначать терминами *воздушные споры* (air-spora) или *микробиота воздуха*, используя их по аналогии с такими терминами, как *флора* и *фауна*.

Ряд трудностей при написании книги представила богатая номенклатура. Поскольку видовые названия во многих работах приводятся без указания автора названия, мы цитировали их так, как они даются в оригинальных работах, не стремясь всякий раз установить, что именно имелось в виду, или привести все это в соответствие с современной номенклатурой. Чтобы можно было сопоставлять числовые данные, заимствованные у разных авторов, все величины переведены нами в метрическую систему мер.

При всякого рода обобщениях мы обычно избегали делать различные оговорки, хотя и гарантирующие от неточности, но, на наш взгляд, скучные и утомительные. Поступая так, мы просто щадили читателя, который, разумеется, и сам очень хорошо понимает, что в биологии к любым обобщениям всегда имеется много дополнений и исключений.

Ф. Грегори

Англия, Ротамстедская
опытная станция.
Сентябрь 1960 г.

ИСТОРИЧЕСКОЕ ВВЕДЕНИЕ

Воздух, которым мы дышим, точно так же как наши пища и вода, неодинаков в разных местах и в разное время. Люди заметили это давным-давно, за много столетий до нашего индустриального века, так сильно загрязнившего атмосферу ядовитыми химикалиями и радиоактивными изотопами.

В Англии, например, дурной славой пользуется восточный ветер, который по народной пословице не сулит ничего хорошего ни человеку, ни зверю. Некоторые местности славятся своим бодрящим, укрепляющим воздухом, другие — мягким, умиротворяющим. До сих пор, однако, не ясно, с чем именно это связано: зависит ли это только от различий в температуре, влажности и скорости передвижения воздуха, т. е. той газовой смеси, в которую входит 78% азота, 21% кислорода, 0,03% углекислого газа и, сверх того, еще следы инертных газов, или же здесь затронуты еще и какие-то другие факторы.

ПЕРВЫЕ ДОГАДКИ О ПРОИСХОЖДЕНИИ БОЛЕЗНЕЙ

Античные авторы считали, что ветер иногда приносит болезни человеку, животным и растениям. Отец медицины Гиппократ полагал, что эпидемические заболевания у людей возникают при вдыхании воздуха, в котором содержатся какие-то вредоносные загрязнения, чужеродные для человеческого организма. Некоторые придержи-

вались на этот счет другой точки зрения: они считали, что эпидемии возникают под влиянием сверхъестественных сил и что предотвратить их или пресечь можно лишь с помощью соответствующих обрядов.

Лукреций около 55 г. до н.э. высказывал взгляды, перекликающиеся с нашими современными представлениями. Наблюдая в темной комнате танец пылинок в солнечном луче, он заключил, что это движение есть результат бомбардировки пылинок бесчисленными невидимыми атомами, из которых состоит воздух. Блестящая интуиция позволила ему объяснить этим много интересных явлений, в том числе и происхождение эпидемий. Мы знаем теперь, что частицы, разносящие по воздуху возбудителей болезней человека, крупнее тех, которые Лукреций считал атомами: малярию, например, переносят комары, а вирусы гриппа и вирус простудного катара верхних дыхательных путей передаются по воздуху вместе с мельчайшими капельками мокроты больного. Однако в своей концепции вредоносных частиц, переносимых ветром и оседающих на пшенице или вдыхаемых людьми, Лукреций предвосхитил некоторые из основных проблем, решением которых заняты в наше время фитопатологи и специалисты по аллергии.

ПЕРВЫЕ МИКРОСКОПИСТЫ И ОТКРЫТИЕ СПОР

Со времен Лукреция прошло более 1500 лет, прежде чем люди начали отдавать себе отчет в том, что воздух густо населен мельчайшими организмами, которые невозможно разглядеть простым глазом. К этому открытию, однако, они пришли очень нескоро, почти одновременно с изобретением микроскопа.

Долгое время считалось (как учили Аристотель и Теофраст), что низшие растения, не имеющие явных семян, самопроизвольно зарождаются в разлагающихся тканях животных и растений. Такого же взгляда придерживались и относительно происхождения многих низших животных. Между тем людям и в те времена, когда еще не существовало микроскопа, конечно, не раз попадались на глаза споры, т. е. по сути дела «семена» некоторых растений. Казалось бы, что могло быть естественнее, чем

предположить, что эти мельчайшие частицы разносятся ветром?

Открытие способа размножения папоротников принадлежит Валерию Кордусу (1515—1564), а споры грибов примерно в то же время впервые обнаружил итальянский ботаник Дж. Порта, хотя крестьянам, несомненно, всегда были хорошо знакомы окрашенные в ржавый цвет скопления спор, которые можно найти под трутовиками, растущими на буке.

П. Микели (1679—1737) — ботаник, работавший во Флоренции, впервые зарисовал «семена» многих грибов, а именно шляпочных грибов, дискомицетов, трюфелей, плесневых грибов и слизевиков. В дальнейшем, рассеяв споры на свежесрезы ломтики арбуза, айвы и груши и репродуцируя исходную форму в нескольких поколениях, он доказал, что споры ряда обычных плесеней действительно есть не что иное, как их «семена». Он отметил, однако, что некоторые из контрольных ломтиков также заражались, и пришел к заключению, что споры плесневых грибов разносятся по воздуху (см. [48]).

Самодельные линзы Антона ван Левенгука открыли людям мир микроскопических организмов, о существовании которых ранее только догадывались и роль которых в природе вообще вряд ли кто-нибудь себе представлял. Бактерии Левенгук едва только смог разглядеть, но дрожжи, инфузории и один из видов плесневых грибов он описал довольно подробно в своих письмах в Королевское общество (1680). Накопленные наблюдения заставили Левенгука усомниться в справедливости общепринятого в то время представления о самопроизвольном зарождении; ему казалось более вероятным, что его «анималкулы» (микроскопические животные. — *Перев.*) могут разноситься ветром с частицами пыли, взвешенной в воздухе [100].

Дискуссия о самопроизвольном зарождении велась после этого на протяжении почти двух столетий, однако во второй половине XVIII в. были сделаны еще некоторые важные открытия. Грю и Джеффри высказали соображения о функции пыльцы цветковых растений. Кёлройтер в 1766 г., по-видимому, впервые установил, что одни растения опыляются ветром, а другие — насе-

комыми. Шпренгель в 1793 г. развил эти взгляды и пришел к заключению, что цветки, у которых нет венчика, обычно опыляются ветром. Такие цветки должны образовывать большое количество легкой пыльцы, основная масса которой не достигает цели или выносится из воздуха с дождем. В 1799 г. Томас Найт сообщил, что ветер может переносить пыльцу на большие расстояния.

Таким образом, к началу XIX в. было установлено, что пыльца многих (хотя отнюдь и не всех) видов цветковых растений и микроскопические споры папоротников, мхов и грибов, а также простейшие обычно попадают в воздух и переносятся ветром. Потенциальные источники воздушных спор были открыты и идентифицированы в основном до 1800 г., однако их роль оставалась неясной.

ДИСКУССИЯ О САМОПРОИЗВОЛЬНОМ ЗАРОЖДЕНИИ¹

Со времен Аристотеля считали, что мухи, клещи и плесени самопроизвольно зарождаются в разлагающихся тканях животных и растений. Левенгук усомнился в этом; ему казалось более вероятным, что мельчайшие существа могут переноситься по воздуху. Дж. Нидхэм (1713—1781) утверждал, что в прогретых настоях органического происхождения возникают мельчайшие существа, но Л. Спалланцани (1729—1799) целым рядом убедительных опытов показал, что когда органические материалы прогревались достаточно сильно (с различными предосторожностями, чтобы уберечь их от загрязнения), они не загнивали и не порождали никаких живых существ до тех пор, пока в сосуд с таким простерилизованным материалом не попадал наружный воздух. Из этого Спалланцани заключил, что микробы присутствовали в самом этом воздухе. По поводу этого утверждения разгорелся ожесточенный спор. Дж. Пристли (1733—1804) и Гей-Люссак (1778—1850) заявили, что нагревание сосудов вытесняет из них воздух и именно недостаток кислорода, а не отсутствие «семян», предохраняет простерилизованные нагреванием материалы от появления микробов.

¹ См. также книги Баллока [50] и Опарина [328].

Аппер [6] тем временем перевел тепловую стерилизацию на чисто коммерческую основу, используя ее для сохранения пищевых продуктов. Дискуссия, однако, тянулась еще и в нашем столетии, хотя эксперименты и полемика Луи Пастера сыграли в ней решающую роль. Пастер показал, что пищу можно консервировать *и в присутствии кислорода* и что успешность консервации зависит от разрушения при нагревании чего-то, что присутствует в воздухе. В 1859 г. Ф. А. Пуше заявил, что даже ничтожного количества воздуха достаточно, чтобы обеспечить развитие многочисленных микробов в прогретых настоях, и, значит, если принять точку зрения Пастера, то воздух придется представить себе как густой «суп» из зародышей микробов.

В ответ Пастер [347] простерилизовал серию колб с питательной средой, из которых откачали воздух. Пока колбы были закрыты, среда в них оставалась стерильной, но даже и после того, как их открыли и воздух получил в них доступ, одна или две колбы из каждой партии все еще некоторое время оставались стерильными. Таким способом Пастер опроверг утверждение Пуше о том, что даже ничтожного количества воздуха, проникшего в простерилизованную колбу, достаточно для развития микробов и загнивания находящихся в ней органических веществ. По мнению Пастера, агент, вызывающий гниение, был дискретным, так что даже в относительно большой пробе воздуха (250 см³) его могло и не быть.

В дальнейшем, открывая партии таких колб (по 40 штук) в разных районах страны, Пастер показал, что количество зародышей, попадающих в них из воздуха, в разных местностях различно. Проведя этот опыт в Париже на открытом воздухе, он обнаружил в своих колбах бактерии, дрожжи и плесневые грибы, но и здесь некоторые колбы оставались стерильными. В подвалах Обсерватории, где температура была постоянной, а воздух неподвижен и свободен от пыли, число стерильных колб оказалось намного больше.

5 ноября 1860 г. Пастер продемонстрировал на заседании Академии 73 колбы, которые он раскрывал на различной высоте над уровнем моря, от подножия Юры

до склонов Монблана. Ниже представлены соответствующие данные.

Высота над уровнем моря, м	Местность, где была взята проба воздуха	Число зараженных колб	Число стерильных колб
850 2000	Сельская местность, далеко от жилья, на первом плато Юры	8	12
	Горы Юры	5	15
	Монтаверт близ Мер-де-Глас, на склоне Монблана	1	19

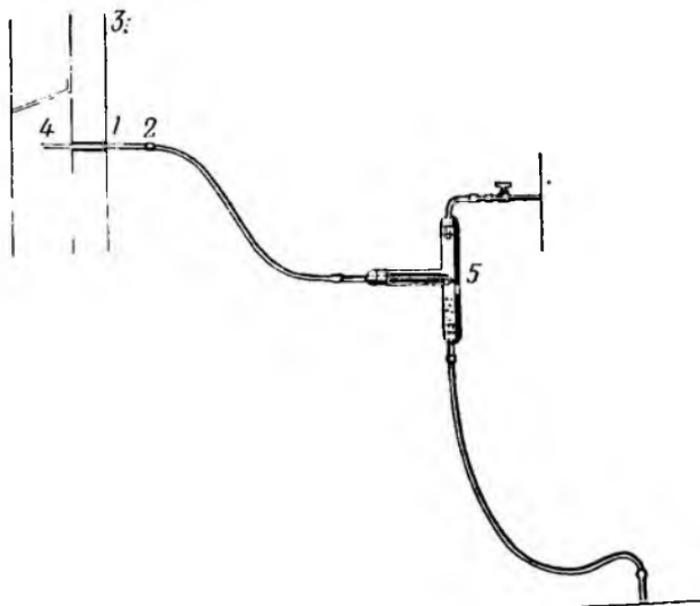
Первоисточник этого мнимого «самопроизвольного зарождения» действительно оказался дискретным, и более того, Пастеру удалось показать, что его концентрация падала с увеличением высоты над уровнем моря.

Пуше допускал, что на пылеобразных частицах растительного происхождения могут быть споры тайнобрачных, но он считал, что их слишком мало для того, чтобы этим можно было объяснить процесс гниения.

Пастер решил, что ему следует отказаться от метода Пуше, основанного на изучении отложений пыли на поверхности различных объектов, и предложил новый метод взятия проб из естественных взвесей в воздухе. Пуше, по его мнению, пришел к неправильному заключению на основании изучения поверхностных отложений пыли потому, что слабые движения воздуха, которые постоянно наблюдаются над поверхностью всевозможных предметов, сдувают и уносят чрезвычайно мелкие и легкие споры микробов гораздо легче, чем более крупные частицы. (Сейчас, однако, полагают, что низкое содержание легчайших частиц в поверхностных отложениях объясняется чрезвычайно медленным их осаждением, а не избирательным удалением после осаждения.)

Аппарат, который Пастер сконструировал для улавливания взвешенной пыли из воздуха с целью микроскопического ее изучения, был чрезвычайно простым (фиг. 1). Сквозь оконную раму (на высоте нескольких метров) выводилась наружу трубка диаметром 0,5 см.

С одного конца эта трубка была заткнута тампоном из нитроцеллюлозной ваты, который служил для улавливания протягиваемых через трубку частиц. Воздух продувался через аппарат с помощью водоструйного насоса,



Ф и г. 1. Нитроцеллюлозный фильтр Пастера для улавливания микробов из воздуха.

1 — нитроцеллюлозный тампон длиной 1 см; 2 — платиновая спираль, удерживающая тампон; 3 — оконная рама; 4 — трубка для взятия проб наружного воздуха; 5 — водоструйный насос.

и объем воздуха определяли по вытеснению воды. При помощи этого аппарата брались пробы воздуха на Рю д'Юльм и в саду Эколь Нормаль в Париже. Во время продувания твердые частицы задерживались на волокнах нитроцеллюлозного тампона. Затем нитроцеллюлозу растворяли в смеси спирта с эфиром, частицам давали осесть, жидкость декантировали и осадок извлекали для микроскопирования.

Пастер, как и всегда, мало интересовался идентификацией организмов, которые ему удавалось таким способом уловить; он не был систематиком. Уловленные

частицы в точности напоминали «зародыши» низших организмов. И по размеру и по строению эти частицы были столь разнообразными, что они, бесспорно, представляли очень многие виды или даже более крупные систематические группы, в том числе бактерии, плесени и дрожжи. Однако количество их было совсем не столь велико, чтобы попаданием в простерилизованную среду мельчайшего пузырька воздуха можно было объяснить появление в ней всех видов инфузорий и тайнобрачных, обычно присутствующих в органических настоях.

Такое допущение было бы большим преувеличением, и Пастер ясно показал, что иногда удается обеспечить доступ к настою значительного объема воздуха без того, чтобы в нем появились живые организмы.

Пастер наглядно продемонстрировал существование воздушных спор, он показал, что их нужно изучать в виде воздушной взвеси, а не после осаждения, и он же провел первые приблизительные измерения концентрации микроорганизмов в атмосфере центра Парижа; эти измерения показали, что в погожие летние дни в одном кубическом метре воздуха на высоте нескольких метров над землей содержится несколько тысяч микроорганизмов. В дальнейшем Пастер уже более не пользовался этим методом, но указал, что его, несомненно, можно усовершенствовать и приспособить для изучения таких вопросов, как влияние на концентрацию воздушных спор времени года и местности, особенно в периоды вспышек инфекционных заболеваний.

«ЗАРОДЫШЕВАЯ» ТЕОРИЯ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ИНФЕКЦИОННЫХ ЗАБОЛЕВАНИЙ

Теперь нам нужно вернуться назад и проследить эволюцию микробной теории болезней на протяжении ста с лишним лет.

В течение многих веков люди замечали на растениях, пораженных ложной мучнистой росой или ржавчиной, налет грибицы, который они принимали за результат болезни, за выделения самого больного растения. Однако, возможно, при этом они путали причину и следствие? Быть может, «ржавчина» была причиной болезни,

а не ее результатом? Фонтана [138], по-видимому, первым представил довольно убедительные доказательства того, что это именно так. Рассматривая налет ржавчины под микроскопом, он пришел к выводу, что это не что иное, как скопление паразитических растений, питающихся за счет зерна.

По мере дальнейшего изучения болезней сельскохозяйственных культур становилось ясно, что в одних случаях инфекция приобретает через зараженную почву, в других — передается на семена, а в третьих — разносится в виде спор по воздуху [254].

Несколько позднее было открыто, что микроорганизмы могут вызывать также болезни человека и животных, причем первыми микроорганизмами, в отношении которых установили, что они патогенны для животных, снова оказались грибы. Это, без сомнения, объясняется тем, что грибы было легче обнаружить, чем бактерий. В 1835 г. Агостини Басси [10] путем искусственного заражения убедительно показал, что причиной мускардины шелковичного червя¹ (в то время серьезно угрожавшей шелковой промышленности Пьемонта) является особый плесневый гриб. За этим последовала идентификация грибов, вызывающих у человека паршу, стригущий лишай и молочницу (монилиаз). Эти возбудители были открыты Дэвидом Граби и Чарльзом Робинсом².

Пастер показал, что микробы обычно в большом количестве присутствуют в воздухе. Многие из них, попав в стерильные органические материалы, могут вызвать брожение или гниение. Поэтому логично было предположить, что другие микроорганизмы могут вызывать вспышки некоторых так называемых «заразных» болезней, этиология которых была в то время неизвестна. Вскоре медики начали систематические поиски неизвестных источников инфекционных болезней среди микроорганизмов воздуха. Эти поиски были длительными и в

¹ Мускардина (мускардинная болезнь) шелковичного червя — заболевание, вызываемое грибом *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. (= *Botrytis bassiana* Bals.). — Прим. перев.

² Возбудитель парши был открыт в 1839 г. Шёнлейном. — Прим. перев.

целом безуспешными: в большинстве случаев оказывалось, что причиной той или иной эпидемической болезни человека не является наружный воздух. Тем не менее в самом процессе поисков были открыты, (а затем забыты) многие важные признаки воздушных спор. Эти исследования продолжались на протяжении последних 30 лет XIX в. и по времени совпали с «золотым веком» бактериологии. Простой перечень дат выдающихся успехов бактериологии того времени говорит сам за себя [50].

Пастер Л.	Доказательство существования воздушных спор (микроскопическое и методом постановки культур); обнаружение сбраживания мочевины бактерией из рода <i>Micrococcus</i>	-- 1861 -- 1862 гг.
Кох Р.	Введение метода чистых культур и доказательство образования спор у бактерий	
	Открытие возбудителя сибирской язвы	--- 1876 г.
	Формулирование доказательств этиологической роли микроба (постулаты Коха)	--- 1878 »
	Введение плотных сред из желатины	--- 1881 »
Гансен Г.	Открытие возбудителя проказы	--- 1874 »
Нейссер А.	Открытие гонококка	--- 1879 »
Кох Р.	Открытие туберкулезной палочки	--- 1882 »
	Открытие холерного вибриона	--- 1883 »
Лёффлер Ф.	Открытие возбудителя рожи свиней	--- 1885 »
Николайер А.	Открытие возбудителя столбняка	--- 1885 »
Китазато С.	} Открытие возбудителя чумы	--- 1894 »
Иенсен А.		
Ивановский Д.	} Открытие фильтрующихся вирусов в растениях.	--- { 1892 » 1898 »
Бейеринк М.		

ВКЛАД ГИГИЕНИСТОВ В АЭРОБИОЛОГИЮ

В то время как в лабораториях и клиниках успешно раскрывались причины инфекционных заболеваний человека и животных, в полевых условиях также проводи-

ли ряд исследований с целью выяснить, не связаны ли колебания в числе и видовом составе микробов, присутствующих в атмосфере, со вспышками таких болезней, как холера, тиф и малярия.

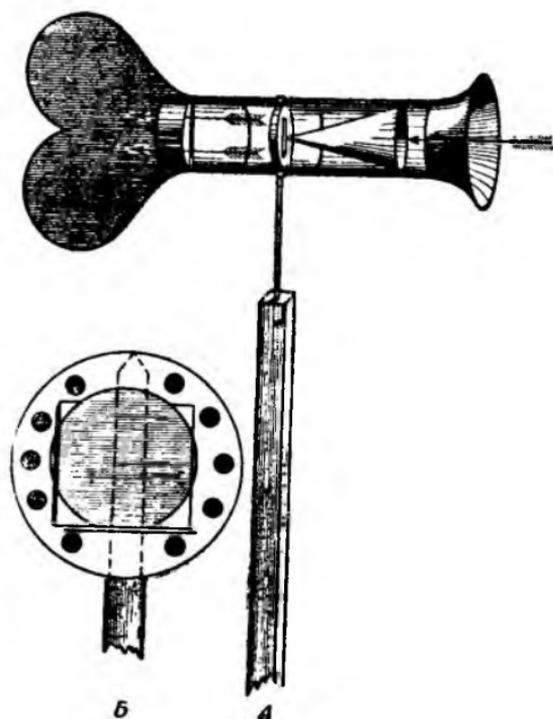
Сейлсбери [416] изучал воздушные споры в долинах рек Огайо и Миссисипи в связи с распространением малярии. Он выдерживал предметные стекла над заболоченными местами в течение ночи и затем просматривал их под микроскопом. Ему удалось наблюдать маленькие, продолговатые, студневидные клетки; они располагались поодиночке или группами на верхней стороне стекла и никогда не встречались в капельках на нижней стороне. Сейлсбери полагал, что эти клетки представляют собой споры серой плесени, растущей на поверхности луговых почв; споры освобождались в ночное время и поднимались в воздух на высоту 10—30 м, днем же обнаружить их никогда не удавалось. Вынесение спор в воздух можно было предотвратить, покрывая землю слоем негашеной извести или соломы.

Многие исследователи того времени широко пользовались в своих работах одним из типов аэроконископа¹, изобретенного Мэддоксом [283, 284]. Прибор, с которым работал Канингхэм [88], состоял из конической воронки, снабженной флюгером, поворачивавшим ее в сторону ветра. Позади выпускного отверстия воронки помещалось покровное стекло, покрытое клейким составом; к этому стеклу прилипали пылеобразные частицы, занесенные в воронку ветром. Канингхэм провел опыты в двух Калькуттских тюрьмах, во время эпидемий холеры и других болезней. Он брал пробы воздуха через каждые 24 часа; зарисовки характерных препаратов, в основном грибных спор и пыльцы, были опубликованы им в серии прекрасно выполненных цветных иллюстраций. Канингхэм не обнаружил корреляции между наличием микроорганизмов и распространением эпидемий. Влажная погода снижала концентрацию неорганической пыли в воздухе, но, по-видимому, увеличивала общее число грибных спор.

¹ Аэроконископом назывался прибор, служивший для определения количества микроорганизмов в воздухе. — *Прим. перев.*

Наиболее интенсивное изучение бактерий и грибных спор, присутствующих в атмосфере, было проведено в Париже в последней четверти XIX в.

В 1871 г. по предложению химика Дюма на основе обсерватории Монсури был организован государственный институт с целью составления сводок для нужд метеорологии и сельского хозяйства. Обсерватория занимала



Фиг. 2 Аэроконископ Канингхэма.

А. Вид аппарата сбоку (частично в разрезе).
Б. Клейкое покровное стекло, установленное позади выпускного отверстия воронки.

особняк в парке Монсури, примерно в 5 км к югу от центра Парижа. Одной из задач этого института было проведение микроскопических и культуральных анализов органических и неорганических загрязнений воздуха.

Наблюдения были начаты в 1875 г. Шенауэром. Позднее его сменил Пьер Микель (1850—1922) — изве-

стный бактериолог, который руководил этими работами более четверти века. В процессе исследований были испытаны различные методы подсчета частиц, содержащихся в известном объеме воздуха. Одни из них были со временем отвергнуты, а другие — усовершенствованы. Вначале споры грибов подсчитывали под микроскопом. С этой целью использовали покрытое глицерином предметное стекло, которое помещали на 24—28 час под выпускным отверстием воронки аэроконископа, на расстоянии 2—3 мм от него. Диаметр отверстия был равен 0,5—0,75 мм. С помощью водяного насоса через воронку пропускали 20 л воздуха в 1 час [311]. Микель подсчитал, что такой аппарат позволяет обнаружить примерно в 100 раз больше частиц, чем аэроконископы Мэддокса и Канингхэма; однако для качественных исследований за пределами лаборатории он все же употреблял ветряную ловушку системы Мэддокса.

Бактерии, особенно бактериальные споры, не удавалось удовлетворительно подсчитывать под микроскопом, поэтому Микель был вынужден учитывать их культуральными методами. При этом он пропускал известные объемы воздуха через жидкие среды (стерильный мясной бульон и т. п.), разлитые по 50 или 100 сосудам (иногда среду разливали по сосудам после пропускания воздуха). Регулируя объем забираемого воздуха, он добивался, чтобы от четверти до половины сосудов оставались стерильными; это обеспечивало возможность достоверной оценки числа бактерий (или их спор) во взятом объеме воздуха. Количество микробов сильно варьировало в одном и том же месте в различное время. Эти колебания были изучены в зависимости от времени года, погоды, района и высоты над уровнем моря. Микель был первым, кто провел длительные анализы содержания микроорганизмов в атмосфере волюметрическими методами.

В воздухе парка Монсури число спор плесневых грибов составляло летом, по подсчетам Микеля, в среднем до 30 000 на 1 м³, но в дождливую погоду оно иногда увеличивалось до 200 000. В засушливые периоды число спор уменьшалось, а зимой падало до 1000 на 1 м³ и даже ниже, когда земля была покрыта снегом. Во

время дождя концентрация спор заметно снижалась, но затем вновь быстро возрастала до прежнего уровня — гораздо быстрее, чем концентрация неорганических частиц. Покоящихся форм (яиц) инфузорий насчитывалось 1—2 на 10 м³ воздуха. В июне месяце пыльца растений составляла до 5% от всех органических частиц, присутствующих в воздухе, а число зерен крахмала вблизи жилья достигало 1%. Что касается бактерий, то по первым определениям их число в воздухе парка Монсури составляло около 100 на 1 м³. Однако в результате усовершенствования состава культуральных сред точность анализа возросла и их оказалось в 7—10 раз больше. Количество бактерий в центре Парижа было, вероятно, еще в 10 раз больше, особенно внутри жилищ, и еще больше бактерий было в помещениях переполненных больниц. Такого рода анализы после опубликования книги Микеля «Les organismes vivants de l'atmosphere» [312] широко вошли в практику гигиенических исследований.

В 1883 и 1884 гг. Микель вновь развешивает бурную деятельность в связи с дискуссионными выступлениями параллельного центра изучения гигиены в Берлине, возглавлявшегося В. Хессе (1846—1911), который работал на новых для того времени плотных средах, категорически отвергнутых Микелем. При содействии Фрейденриха Микель изучил волюметрическими методами в полевых условиях микробное население воздуха на больших высотах в Альпах; капитан дальнего плавания Моро исследовал по его просьбе морской воздух во время рейсов в Рио-де-Жанейро, Одессу, Александрию и Ла-Плату. Были изучены микроорганизмы, приносимые с дождем; проводились также ежечасные анализы грибных спор и бактерий в воздухе, для чего использовались усовершенствованные волюметрические ловушки с клейкими покровными стеклами или бумагой, пропитанной питательной средой и приводимой в движение часовым механизмом. В воздухе парка Монсури была установлена суточная периодичность в изменении концентрации грибных спор, с двумя максимумами — около 8 и около 20 часов (независимо от скорости ветра). Когда Микель сократил промежутки между анализами, он убедился в существовании еще более кратковременных колебаний.

Улавливая бактерии, присутствующие в воздухе парка Монсури, на движущемся бумажном диске, пропитанном питательной средой, Микель регулярно наблюдал периодическую смену концентрации бактерий в течение суток. Отмечались два максимума — приблизительно в 7 и 19 часов (около 750 бактерий на 1 м^3) и два минимума — примерно в 2 и 14 часов (около 150 бактерий на 1 м^3).

Эта периодичность, как выяснилось, не зависела от направления ветра и не менялась при умеренном дожде. В центре Парижа суточная кривая содержания бактерий также имела два максимума и два минимума, но эти минимумы примерно равнялись максимумам в Монсури, а периоды максимальной концентрации микробов совпадали с определенными событиями городской жизни, например с подметанием улиц или усиленным движением экипажей.

По-видимому, сам Микель был несколько подавлен обилием информации, поставляемой его аппаратом, потому что он внезапно оставил эти исследования, отметив лишь, что «художник-микроскопист, имеющий досуг, мог бы выполнить с этим материалом любопытные работы». Однако это произошло уже после того, как с помощью его превосходного метода были в основном изучены присутствующие в воздухе споры плесневых грибов.

Когда стало ясно, что опасные эпидемии, время от времени опустошавшие города, вызываются не грибами, а бактериями, интерес к спорам грибов понизился. Внимание исследователей целиком переключилось на питьевую воду, в которой склонны были видеть источник многих быстро распространяющихся инфекций, обычных для Парижа. В связи с этим и лаборатория в Монсури перешла в основном на бактериологические анализы питьевой воды.

Между тем Хессе в Германии продолжал работы в прежнем направлении. Его аппарат для взятия проб воздуха состоял из узкой горизонтальной трубки длиной 70 см и диаметром 3,5 см, в которой находился слой питательной желатины Коха. Определенный объем воздуха медленно продувался через трубку, и микроорга-

низмы оседали и прорастали на питательной среде. Большинство колоний развивалось у входа в трубку, и Хессе считал, что, пока медленный ток воздуха достигнет конца 70-сантиметровой трубки, все микроорганизмы должны осесть под действием собственной тяжести. Он обнаружил, что плесневые грибы проникают в трубку гораздо дальше бактерий, и сделал важный вывод о том, что «зародыши» плесеней, присутствующие в атмосфере, в общем легче бактериальных «зародышей». Это привело его к заключению, что споры грибов обычно присутствуют в воздухе поодиночке, бактерии же либо находятся в нем в виде довольно крупных скоплений (агрегатов), либо разносятся на относительно крупных частицах пыли. Хессе отметил также, что большинство колоний бактерий и грибов состоит из особей одного вида. Отсюда он сделал вывод, что присутствующие в воздухе агрегаты «зародышей» не могут состоять из различных организмов.

Метод Хессе использовали также в Лондоне Фрэнкленд [144, 145] и Харт (см. [146]), которые сравнивали добытые таким путем данные с результатами других опытов, проведенных по иной методике. Количество микроорганизмов в 10 л воздуха (установленное по числу колоний, растущих на желатине с пептоном в трубках Хессе) сравнивалось с их количеством, осаждающимся на единицу поверхности в 1 мин (установленным по числу колоний, выросших на горизонтально расположенных чашках с той же средой). Опыты проводились как на открытом воздухе, так и внутри занятых или пустующих помещений. Фрэнкленд отметил, что колоний бывает всего больше, когда трубка повернута входным отверстием к ветру. Поэтому он стандартизовал свою методику и всегда устанавливал трубку под углом 135° к направлению ветра. Кроме того, он ввел в свой аппарат контрольную трубку, всегда обращенную к ветру, через которую воздух не продувался. В некоторых опытах и эта контрольная трубка также содержала значительное число колоний. Фрэнкленд, по-видимому, был первым, кто осознал большую важность аэродинамических факторов при разработке методов анализа воздушных спор.

Методы изучения воздушных спор совершенствовались и позднее, уже в нашем столетии; следует особо отметить работы Саито [412—414] в Японии и Буллера и Лоу [49] в Канаде.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ АЛЛЕРГИИ

Предположение о том, что причиной болезней, вызывающих патологические изменения в организме животных и растений, могут быть микробы, возникло из наблюдений над заражением стерильных настоев органического происхождения гнилостными микробами. Во второй половине XIX в. это предположение получило широкое признание, после чего с установлением причины многих эпидемических заболеваний успехи в области гигиены и терапии стали приобретать социальное значение. Тем не менее оставался ряд болезней, для которых так и не удалось установить возбудителя. Некоторые из них, такие, как пеллагра или бери-бери, являются, как мы теперь знаем, проявлением пищевой недостаточности. Природа других, так называемых аллергических состояний, вначале расшифровывалась с трудом, потому что течение этих болезней в значительной мере определяется индивидуальным состоянием больного. Аллергия, в отличие от инфекционных заболеваний, которые вызываются внедрением в организм патогенного микроба, связана с изменением индивидуального состояния больного, вследствие которого он болезненно реагирует даже на ничтожные количества определенных веществ (*аллергенов*), которые здоровые индивидуумы легко переносят. Аллерген может попасть в организм, например, с пищей или воздухом, а также действует при соприкосновении с кожей.

Одной из таких загадок была сенная лихорадка. Задолго до эпохи Пастера происхождение сенной лихорадки объясняли вдыханием пыльцы, но только в 1873 г. Чарльз Блэкли [22], врач из Манчестера, доказал это опытным путем, проведя эксперименты с ингаляцией на себе и на других. Анализируя пробы воздуха, он показал, что пыльца временами присутствует в воздухе в больших количествах. Вначале Блэкли пытался использовать для анализов нитроцеллюлозные фильтры Пасте-

ра, и ему действительно удалось получить таким способом немного пыльцы, но этого было слишком мало. Тогда он попробовал установить (горизонтально, на высоте около 135 см под кровлей, поддерживаемой в центре прямоугольной подпоркой) четыре клейких предметных стекла. Максимальное количество пыльцы, осевшей на 1 см² за 24 час, составило 880 зерен (28 июня 1866 г.). В 1867 г. соответствующее число понизилось до 106; в 1869 г. Блэкли помещал свои стекла вертикально рядом с флюгером, но цифровые данные за этот год им не приводятся. Во время этих измерений Блэкли обнаружил, что после дождя число улавливаемых пыльцевых зерен сокращается примерно до 5% от количества, улавливаемого в сухую погоду. С помощью воздушных змеев он анализировал воздух на различных высотах до 450 м. Оказалось, что на вертикально расположенных стеклах, обращенных плоскостью к ветру, на больших высотах осаждается примерно в 20 раз больше пыльцы, чем на «уровне дыхания» (т. е. на высоте около 135 см).

С помощью клейких стекол Блэкли показал, что в период цветения трав воздух содержит достаточно пыльцы для накопления ее в больших количествах на открытых поверхностях. Вдыхая споры *Penicillium* и *Chaetomium*, он вызвал у себя приступ катара бронхов, т. е. проделал эксперимент, по собственному его признанию, настолько неприятный, что вряд ли у кого-нибудь может возникнуть желание его повторить.

Как указывает Дархэм [107], после первых работ Блэкли в этой области не отмечалось никакого прогресса вплоть до 1910—1916 гг., когда вновь заинтересовались этим вопросом после того, как стало известно, что инъекции экстрактов пыльцы можно применять для десенсибилизации при аллергии к пыльце. При этом, однако, для изучения аллергенов воздуха воспользовались, к сожалению, так называемыми «гравитационными стеклами» Блэкли — методом, от которого Пастер отказался еще в 1861 г. и который Микель недвусмысленно охарактеризовал как «примитивный и весьма несовершенный».

К началу нашего столетия появилась, наконец, возможность установить, действительно ли «ветер приносит болезни», как утверждали когда-то в старину. Было

доказано, что многие болезни сельскохозяйственных культур (и некоторые болезни человека) вызываются мельчайшими частицами, которые разносятся ветром. Эти частицы не те «невидимые атомы», о которых писал Лукреций, но, может быть, и сам он среди пылинок, танцующих в солнечном луче, не раз наблюдал как споры болезнетворных грибов, так и цветочную пыльцу, способную вызвать аллергию.

Постепенно становилось ясно, что взвешенные в воздухе частицы могут переноситься ветром на гораздо большие расстояния, чем представляли себе древние ученые. В пыли, принесенной сирокко и пассатами, Эренберг [115—117] обнаружил большое количество простейших, а также споры ряда растений; исследуя их, он пришел к убеждению, что микроорганизмы могут переноситься в атмосфере по воздуху на очень большие расстояния, не утрачивая при этом жизнеспособности. Когда «Бигль» проходил мимо островов Зеленого Мыса, Дарвин [90] обнаружил в атмосфере пыль, принесенную из Северной Африки. В образцах этой пыли Эренберг насчитал 67 различных видов организмов, среди которых были пресноводные инфузории и споры тайнобрачных (фото 1)¹. Дарвин сразу же оценил важность этого явления для географического распространения организмов.

¹ Все фотографии см. в конце книги.

ОСЕДАНИЕ (СЕДИМЕНТАЦИЯ) В НЕПОДВИЖНОМ ВОЗДУХЕ

Все частицы, которые нам придется рассматривать, тяжелее воздуха. В неподвижном воздухе они оседают с характерной стационарной (постоянной) скоростью.

Неподвижность как качественное состояние воздуха является понятием относительным. В лаборатории мы стремимся к достижению максимально возможной неподвижности воздуха путем ликвидации сквозняков и конвекционных токов и все же обнаруживаем интенсивные колебательные движения пылинок в световом луче. Эти пылинки достаточно малы для того, чтобы совершать беспорядочные движения под действием соударений с молекулами газа, но слишком велики, чтобы смещаться на значительные расстояния в процессе молекулярной диффузии; поэтому большинство явлений, характерных для коллоидных суспензий, в воздушных взвешах спор наблюдать не удастся. Однако при изучении рассеивания споровых облаков в атмосфере мы встретим ряд аналогий с диффузией газов.

В дальнейшем изложении мы, как правило, будем игнорировать молекулярное движение среды и принимать малый объем воздуха за «неподвижный», если скорость его перемещения не превышает определенной величины. В атмосфере эта величина может составлять 10 см/сек , в комнате — 1 см/сек , а при тщательно контролируемых условиях в специальной аппаратуре можно надеяться достичь еще меньших значений. Мы вынужде-

ны пока отказаться от строгих определений и просто считать воздух «неподвижным» в тех случаях, когда действием ветра, турбулентности и молекулярного движения можно пренебречь. Знание того, как ведут себя мелкие частицы в неподвижном воздухе, помогает понять поведение спор в движущейся атмосфере.

ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ СКОРОСТЬ ОСЕДАНИЯ

Одно из следствий движения молекул воздуха заключается в том, что воздух обладает вязкостью, т. е. оказывает сопротивление движению плотных частиц. Мелкие частицы, переходя в воздух из неподвижного состояния, под действием силы тяжести падают с ускорением. Однако сопротивление воздуха возрастает быстрее, чем скорость падения; поэтому вскоре достигается состояние равновесия, при котором ускорение равно нулю и падение (оседание) частицы в воздухе продолжается с постоянной (стационарной) скоростью.

Стационарная скорость оседания гладких сферических частиц с диаметром приблизительно от 1 до 100 $\mu\text{к}^1$ удовлетворительно подчиняется закону Стокса (для меньших частиц применима поправка Каннингэма, а падение крупных частиц приходится изучать экспериментально).

Закон Стокса определяется формулой

$$v_s = \frac{2}{9} \cdot \frac{\rho_T - \rho_b}{\mu} \cdot gr^2,$$

где (при обычных значениях температуры и давления):

v_s — стационарная скорость оседания в см/сек ;

ρ_T — плотность сферической частицы в г/см^3 (плотность воды = 1,00);

ρ_b — плотность среды (плотность воздуха = $1,27 \cdot 10^{-3} \text{ г/см}^3$);

g — ускорение силы тяжести (981 см/сек^2);

μ — коэффициент вязкости среды (вязкость воздуха при $18^\circ = 1,8 \cdot 10^{-4} \text{ г/см} \cdot \text{сек}$).

r — радиус сферической частицы в см .

¹ 1 $\mu\text{к}$ (микрон) = 0,001 мм.

Для капли воды, падающей в воздухе, $v_s = 1,2 \cdot 10^{-2} r^2 \text{ см/сек}$ (радиус выражен в микронах). Для капельки тумана радиусом 10 мк (диаметр 20 мк) расчетная скорость оседания равна 1,2 см/сек.

Зерна пыльцы и споры, рассматриваемые в этой работе, имеют размеры, соответствующие области применимости закона Стокса, но эти частицы редко обладают формой, близкой к гладкой сфере. Тем не менее для спор, скорость оседания которых была определена экспериментально, значения скорости, вычисленные по закону Стокса, оказались близкими по порядку величины. На первый взгляд может показаться, что пыльца некоторых видов хвойных оседает медленнее, чем это следовало бы по закону Стокса; однако в зернах этой пыльцы имеются относительно крупные воздушные полости, резко снижающие их кажущуюся плотность.

Диаметры взвешенных в воздухе спор колеблются примерно от 1 до 100 мк (или более — для самых крупных пыльцевых зерен и спор; см. Приложение). Некоторые споры обладают нитевидной формой, и их длина может в 100 раз превышать ширину. Плотность спор и пыльцевых зерен измерена для очень немногих видов, но можно, очевидно, считать, что она гораздо меньше, чем у минеральных частиц, и близка к плотности воды. Результаты немногих произведенных измерений приведены в табл. 1.

Свойства спор могут изменяться в зависимости от внешних условий; иногда эти изменения оказывают заметное влияние на скорость оседания спор; например, споры ядовитого гриба *Amanitopsis vaginata* в первый момент выпадения оседают со скоростью 0,5 см/сек, но в процессе падения в сухом воздухе они подсыхают и их скорость быстро снижается до $\frac{1}{3}$ первоначальной [47]. Дархэм [108] определял плотность пыльцевых зерен в условиях лаборатории; для некоторых из них он указал значения плотности, соответствующие полевым условиям (ниже эти значения указаны в скобках): *Ambrosia elatior* — 0,63 (0,55); *A. bidentata* — 0,56 (0,50); *Xanthium commune* — 0,52 (0,45); *Iva xanthifolia* — 0,79; *Salsola pestifer* — 1,0 (0,90); *Acnida tamariscina* — 1,0; *Zea mays* — 1,10 (1,00); *Phleum pratense* — 1,00 (0,90); *Quer-*

cus imbricaria — 1,04; *Juglans nigra* — 0,93; *Alnus glutinosa* — 0,97; *Fraxinus americana* — 0,90.

В табл. 2 приведены экспериментально измеренные стационарные скорости оседания спор и пыльцевых зерен ряда растений.

Таблица 1

Плотность некоторых пыльцевых зерен и спор

Организм	$\rho_T / \rho_{\text{воды}}$	Источник данных
Покрытосеменные		
<i>Alnus glutinosa</i>	0,752	[364]
<i>Betula verrucosa</i>	0,808	»
<i>Corylus avellana</i>	1,008	»
<i>Dactylis glomerata</i>	0,981	»
<i>Fagus sylvatica</i>	0,713	»
<i>Typha angustifolia</i>	0,747	»
<i>Typha latifolia</i>	1,161	»
Голосеменные		
<i>Juniperus communis</i>	0,405	»
<i>Picea excelsa</i>	0,550	»
<i>Pinus sylvestris</i>	0,391	»
<i>Pinus montana</i>	0,496	»
<i>Taxus baccata</i>	0,579	»
Папоротникообразные		
<i>Lycopodium</i> sp.	1,175	[520]
Мохообразные		
<i>Polytrichum</i> sp.	1,53	»
Грибы		
<i>Amanitopsis vaginata</i>	1,02	[47]
<i>Erysiphe polygoni</i> (конидии)	1,094	[516]
<i>Lycoperdon</i> sp.	1,44	[520]
<i>Peronospora destructor</i>	1,34	[516]
<i>Puccinia graminis tritici</i>	0,807—0,862	[484]
<i>Uromyces phaseoli</i>	1,36	[516]

Таблица 2

Стационарные скорости оседания (v_s) пыльцевых зерен и спор,
определенные экспериментально

Организм	v_s , см/сек	Источник данных
Цветковые растения		
<i>Abies pectinata</i>	38,7	[121]
<i>Alnus viridis</i>	1,7	[386]
<i>Betula alba</i>	2,4	[386]
<i>Carpinus betulus</i>	2,2—6,8	[25, 121, 386]
<i>Corylus avellana</i>	2,5	[386]
<i>Dactylis glomerata</i>	3,1	[386]
<i>Fagus sylvatica</i>	5,5	[386]
<i>Larix decidua</i>	9,9—22,0	[25, 386]
<i>Larix polonica</i>	12,3	[121]
<i>Picea excelsa</i>	8,7	[386]
<i>Pinus cembra</i>	4,5	[121]
<i>Pinus sylvestris</i>	2,5	[386]
<i>Quercus robur</i>	2,9	[386]
<i>Salix caprea</i>	2,16	[121]
<i>Secale cereale</i>	6,0—8,8	[25]
<i>Tilia cordata</i>	3,24	[121]
<i>Tilia platyphylla</i>	3,2	[386]
<i>Ulmus glabra</i>	3,24	[121]
Папоротникообразные		
<i>Lycopodium</i> sp.	1,76—2,14	[448, 520]
Мохообразные		
<i>Polytrichum</i> sp.	0,23	[520]
Грибы		
<i>Alternaria</i> sp.	0,3	[69]
<i>Amanita rubescens</i>	0,15	[47]
<i>Amanitopsis vaginata</i>	0,29—0,61	[47]
<i>Boletus badius</i>	0,11	[47]
<i>Boletus felleus</i>	0,12	[47]
<i>Bovista plumbea</i>	0,24	[448]
<i>Coprinus comatus</i>	0,4	[47]
<i>Coprinus plicatilis</i>	0,43	[47]
<i>Cronartium ribicola</i>	2,03	[484]

Продолжение табл. 2

Организм	v_s , см/сек	Источник данных
<i>Erysiphe graminis</i>	1,2	[517]
<i>Galera tenera</i>	0,21	[47]
<i>Helminthosporium sativum</i>	2,0—2,78	[69, 448]
<i>Lycoperdon pyriforme</i>	0,05	[448]
<i>Lycoperdon</i> sp.	0,047	[520]
<i>Marasmius oreades</i>	0,13	[47]
<i>Monilia sitophila</i>	0,16	[448]
<i>Paxillus involutus</i>	0,11	[47]
<i>Pluteus cervinus</i>	0,067	[47]
<i>Polyporus squamosus</i>	0,10	[47]
<i>Psalliota campestris</i>	0,13	[47]
<i>Puccinia coronata avenae</i> II	1,0	[465]
<i>Puccinia graminis secalis</i> II	1,06	[465]
<i>Puccinia graminis secalis</i> I	1,02	[465]
<i>Puccinia graminis tritici</i> II	0,94—1,25	[465, 484]
<i>Puccinia graminis tritici</i> I	1,06	[465]
<i>Puccinia triticina</i> II	1,26	[448, 465]
<i>Russula emetica</i>	0,16	[47]
<i>Tilletia tritici</i>	0,41	[448]
<i>Ustilago tritici</i>	0,07	[448]
<i>Ustilago zeae</i>	0,3	[69]

Для измерения стационарной скорости оседания применяется два метода. Более простой из них состоит в измерении времени падения при малой известной разности высот в небольшой камере с неподвижным воздухом; при этом оседание спор наблюдают непосредственно с помощью горизонтального микроскопа. Впервые этот метод использовал Буллер [47], а позже его же применяли Ярвуд и Хейзен [517]. До сих пор этот метод применялся только для наблюдения за падением мелких, медленно оседающих спор, так как крупные частицы оседают быстро и определить время их падения прямыми наблюдениями невозможно. Однако тот же метод, безусловно, можно распространить и на быстро падающие

споры, если фотографировать их со вспышкой определенной длительности.

Другой, гораздо чаще применяющийся метод состоит в измерении времени, необходимого для того, чтобы споры, введенные в верхнюю часть вертикального цилиндра с неподвижным воздухом, осели на дно цилиндра. Этим методом пользовались в своих работах Зилени и Маккихан [520], Маккаббин [272], Уккельберг [465], Степанов [448] и Вайнхольд [484].

Маккаббин и Уккельберг получили близкие результаты. Учитывая количество спор возбудителя ржавчины пшеницы, достигавших дна цилиндра через последовательные промежутки времени, они показали наличие несимметричной функции распределения размеров частиц. Уккельбергу удалось доказать, что это отчасти объясняется присутствием агрегатов слипшихся спор, которые падают быстрее, чем одиночные споры. Наблюдения показали, что многие одиночные уредоспоры и эцидоспоры ржавчинных грибов падают очень медленно. Необходимы эксперименты, чтобы установить (в пределах одного вида), действительно ли одиночные споры, первыми достигающие дна цилиндра, крупнее тех, которые достигают его в конце опыта. Другая возможная причина неравномерности оседания состоит в том, что мелкие завихрения воздуха могут ускорять падение одних спор и замедлять падение других. Более серьезный недостаток данного метода заключается в том, что вертикальная циркуляция воздуха, возникающая в цилиндре вследствие свободной конвекции, может исказить результаты, систематически ускоряя или замедляя падение. Это препятствие можно преодолеть путем искусственного установления небольшой разности температур между верхним и нижним концом цилиндра, с тем чтобы воздух в цилиндре приобрел устойчивость, аналогичную наблюдаемой при условиях инверсии температуры в приземном слое атмосферы¹. Применение термостата может при-

¹ Инверсия температуры — повышение температуры воздуха в приземном слое атмосферы с ростом высоты; инверсия ослабляет турбулентность воздуха и препятствует образованию конвекционных токов воздуха, так как холодный воздух тяжелее теплого. — *Прим. перев.*

ности к получению артефактов из-за конвекционных токов, создаваемых ритмическими изменениями температуры. Буллер [47] подчеркнул трудность обеспечения неподвижности воздуха даже в закрытых сосудах.

Попадая в воздух, споры быстро увлажняются или подсыхают. Влияние увлажнения спор на скорость их оседания, отмеченное еще Буллером, имеет, очевидно, сложный характер. Вайнхольд [484] установил, что изменение объема и веса уредоспор *Puccinia graminis tritici* происходит в течение 3 мин после перенесения их в воздушную среду с измененной температурой и влажностью. Он установил также, что, против ожидания, споры, хранившиеся при относительной влажности 5%, падали со скоростью 1,25 см/сек, тогда как споры, хранившиеся при относительной влажности 80%, падали с меньшей скоростью (1,1 см/сек), несмотря на то, что первые уступали вторым по размерам и удельному весу. С увеличением влажности воздуха, в котором падали споры, возрастала и скорость их оседания, составлявшая 1,03; 1,22; 1,23 и 1,54 см/сек при относительной влажности соответственно 24, 45, 52 и 80%. С повышением температуры скорость оседания падала с 1,06 см/сек при 23,4° до 0,94 см/сек при 39,9°.

До сих пор нет экспериментальных данных о скорости оседания сильно вытянутых грибных спор, характерных для представителей таких родов, как *Ophiobolus*, *Epichloë*, *Geoglossum* и *Cordyceps*. Необычная форма этих спор исключает применение закона Стокса. Фальк [125] вычислил значения скорости оседания для ряда видов, споры которых имеют форму, близкую к эллипсу. При этом он основывался на допущении, что ожидаемая скорость $v_e = v_s \sqrt[3]{a/b}$, где v_s — скорость оседания сферической частицы того же объема, a и b — оси эллипса. Маккаббин [273] подчеркнул недостаточность имеющегося материала по асимметричным спорам и предложил приближенный способ расчета скорости их оседания, основанный на допущении, что замедление падения объясняется главным образом поверхностным трением. Опытным путем он установил, что скорости оседания большинства сферических и эллипсоидальных спор под-

чиняются приближенной формуле $v_s = \frac{\text{Длина} \times \text{Ширина}}{40}$, где скорость выражена в мм/сек, а размеры спор — в микронах.

Веретенообразные споры рассматривались, как состоящие из срединного цилиндра (длина = 1 мк), расположенного соосно между двумя конусами (высота каждого = х мк); v_s и в этом случае выражалась в мм/сек.

При падении в неподвижном воздухе асимметричная частица приобретает определенную ориентацию. Согласно законам гидродинамики, эта ориентация характеризуется максимальным сопротивлением воздуха движению частицы. Такое явление можно наблюдать невооруженным глазом в темной комнате с неподвижным воздухом, если следить за тем, как движутся в световом луче какие-нибудь тончайшие волоконца, взвешенные в воздухе.

Мы еще очень мало знаем об ориентации спор в воздухе. Буллер [47] заметил, что слегка вытянутые споры имеют тенденцию падать в положении, при котором их длинная ось располагается горизонтально, как это и должно быть согласно законам динамики. По-видимому, на ориентацию асимметричных спор в воздухе влияет не только ее форма, но и другие факторы. Ярвуд и Хейзен [517], наблюдая за падением гладких конидий *Erysiphe graminis* (32 × 20 мк) в вертикальных стеклянных трубках диаметром 7 мм, отметили, что у половины падающих спор длинная ось располагалась горизонтально, а у половины — вертикально. Это может свидетельствовать о несимметричном распределении вещества разной плотности в содержимом клетки. Однако более вероятно, что вертикальное положение было связано с торможением у стенок трубки, так как в еще более узкой трубке все споры падали так, что их длинная ось располагалась вертикально. Автор этой книги наблюдал нитевидные аскоспоры *Cordyceps gracilis*, ориентированные таким же образом, во время подъема (под действием конвекционных токов воздуха) вдоль вертикальной стеклянной поверхности. Кроме того, наблюдая в маленькой камере при горизонтальном положении микроскопа за падающими спорами дождевика *Bovista plumbea*, имеющими округлую форму и удлиненный «хвост», автор заметил,

что этот «хвост» располагался позади самого шарообразного тела споры. В гл. VI будет показано, что споры оседают на поверхностях с сохранением этой характерной ориентации.

Закон Стокса приложим к сферическим частицам с гладкой поверхностью. Сферическую форму имеют лишь немногие пыльцевые зерна и споры, но поверхность их под микроскопом по большей части кажется гладкой. Некоторые споры при большом увеличении выглядят шероховатыми; иногда на их поверхности видны всевозможные выросты или углубления. Эти неровности поверхности, судя по всему, усиливают трение при движении в воздухе и тем самым замедляют падение споры, хотя экспериментальных доказательств того, что это именно так, у нас пока нет.

Бесспорно, что для всех спор и пыльцевых зерен с диаметром 4—100 мк и скоростью оседания 0,05—10 см/сек закон Стокса удовлетворительно определяет величину скорости оседания в неподвижном воздухе. Однако асимметричная форма и шероховатая поверхность вносят определенное искажение в получаемые результаты, степень которого еще не установлена.

НЕКОТОРЫЕ ЯВЛЕНИЯ, СВЯЗАННЫЕ С СЕДИМЕНТАЦИЕЙ

Падение спор в неподвижном воздухе особенно удобно наблюдать в закрытых и пустых помещениях. Это давно заметили ученые-гигиенисты, которые при взятии проб воздуха пользовались горизонтальными трубками Хессе или различными модификациями метода Хессе (см. гл. I). Хотя всем работам этого типа был присущ один общий недостаток, связанный с тем, что для анализа проб использовались в высокой степени селективные культуральные среды, все исследователи отмечали, что ветер и частое хождение в помещении поднимают микроорганизмы в воздух и что микробы быстро вновь оседают при устранении причин, вызывающих движение воздуха.

В конце прошлого века Тиндаль [464] провел тщательное изучение присутствующих в воздухе микробов в связи с проблемой самозарождения, а также под влия-

нием развитых Листером представлений об антисептике в хирургии.

Он показал, что при проникновении в темную комнату яркого пучка света наблюдается рассеяние света, хотя молекулы воздуха (как и вообще молекулы газа) практически не рассеивают свет. Причиной рассеяния света всегда бывают взвешенные в воздухе частицы; некоторые из них настолько малы, что их нельзя даже назвать пылинками. Пропуская луч света через окошки в боковых стенках специальной камеры со стеклянной передней стенкой, Тиндаль показал, что через 1—2 дня воздух в ней становится оптически пустым, так как частицы оседают на дно и даже на нижнюю часть крышки камеры. Более того, он обнаружил, что этот воздух, прежде заполненный микробами, становится также и стерильным. Таким образом оказалось, что возможность зарождения жизни находится в какой-то связи с присутствием рассеивающих свет частиц, так что небольшой объем воздуха можно простерилизовать путем осаждения этих частиц. Тиндаль высказал любопытную мысль, что микробы в воздухе собираются в особые облака, наподобие того, как рыба в море нередко движется косяками. Исходя из этого, он объяснял результаты, полученные Пастером (см. стр. 17—18), тем, что Пастер открывал некоторые из своих колб в момент прохождения над ними такого облака микробов, а другие — в промежутках между облаками. Теперь принято считать, что микроорганизмы распределяются в воздухе беспорядочно [210], но при определенных условиях дело обстоит, вероятно, именно так, как предполагал Тиндаль.

На открытом воздухе влияние скорости оседания на распространение спор обычно маскируется скоростью и турбулентностью ветра. Однако внешние условия бывают иногда достаточно устойчивыми для того, чтобы это влияние стало заметным. Один из примеров можно найти в работе Ремпе [386], который совершил ряд дневных и ночных полетов, чтобы изучить распределение пылицы деревьев над лесами Германии. Улавливая взвешенные в воздухе частицы на цилиндрах с клейкой поверхностью, он сумел доказать, что распределение пылицы, находящейся в воздухе, по таким показателям, как размер

Таблица 3

Распределение пылицы различных древесных пород на разных высотах (данные дневного полета) [386]

	Приблизительный диаметр пыльцевых зерен, <i>мк</i>	Содержание, % от общего количества пылицы	
		на высоте 10—40 м	на высоте 2000 м
Береза	22	29,0	73,3
Граб	37	55,0	10,0
Бук	38	11,5	3,3
Прочие породы	—	4,5	13,4

пыльцевых зерен и скорость их оседания на разных высотах, различно даже в дневные часы (табл. 3).

Анализы ночных проб указывали иногда на то, что пыльцевые зерна даже и одного вида определенным образом распределяются по высоте в зависимости от своих размеров; об этом свидетельствуют, например, данные о распределении березовой пылицы, собранной во время ночного полета (табл. 4). Средний диаметр пыльцевых зерен, по данным этого анализа, колебался от 23 до 27,5 *мк*, откуда следует, что даже ночью сортирующий эффект был не слишком велик; при разнице в высоте

Таблица 4

Распределение березовой пылицы на разных высотах (данные ночного полета) [386]

Высота, м	Средний диаметр пыльцевых зерен, <i>мк</i>	Расчитанная скорость оседания, <i>см/сек</i>
1000	23,0	1,6
800	24,5	1,8
500	26,7	2,1
200	27,5	2,3
10—40	27,2	2,2

на 1000 м, разница в величине диаметра спор составляла всего 4,5 мк (11% от средней величины), а расчетные значения скорости оседания изменялись в пределах от 1,6 до 2,3 см/сек.

Очень слабые конвекционные токи воздуха могут препятствовать оседанию мелких спор. Фальк [124] полагал, что крупные плодовые тела некоторых грибов выделяют достаточно тепла, чтобы вызвать конвекционные токи, которые могут поднять их споры вверх. Ему, например, удалось наблюдать, что температура плодового тела *Polyporus squamosus* возросла за 10 час почти на 10°. Такое явление, как паразитизм личинок насекомых на грибах, Фальк также считал приспособительным признаком, способствующим выделению тепла, которое облегчает рассеивание спор. Буллер [47] справедливо критиковал эту точку зрения, но нужны полевые опыты для того, чтобы определить, чем именно вызываются конвекционные токи вокруг шляпочных грибов — теплом, которое выделяют сами плодовые тела, отдачей поглощенной солнечной радиации или, наконец, существованием постоянных завихрений в токе воздуха вокруг плодового тела, причину которых следует искать в самой форме этого тела. Принято считать, что окраска шляпочных грибов не имеет приспособительного значения, однако распространение темных оттенков среди видов, которые селятся на месте пожарниц, свидетельствует о том, что этот признак мог закрепиться в процессе эволюции. Отнюдь не исключено, что известное приспособительное значение имеют форма и окраска плодовых тел грибов.

АТМОСФЕРА КАК СРЕДА

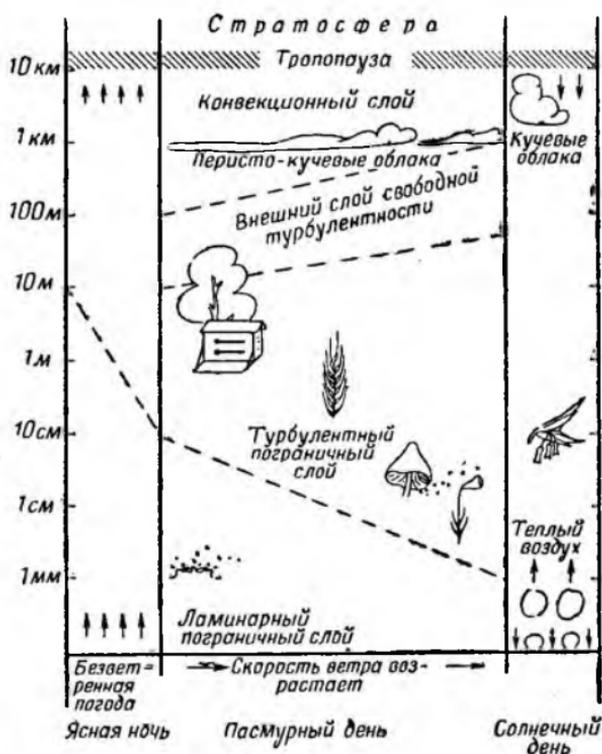
Аэриобиология — комплексная наука. Точно так же, как географ использует данные астрономии и геологии, так и аэриобиолог черпает необходимые ему сведения из целого ряда дисциплин. Чтобы понять условия среды, окружающей воздушные споры, мы должны обратиться к метеорологии. Более полные обзоры интересующих нас свойств атмосферы можно найти в работах по динамической метеорологии [152, 450, 453, 466]. В отчетах Американского метеорологического бюро приводятся целый ряд отличных схем.

АТМОСФЕРА И ЕЕ СЛОИ

Атмосферу обычно делят на ряд слоев. Это деление иллюстрирует фиг. 3, где высота отложена не по линейной, а по логарифмической шкале, что дает возможность представить на одной схеме различные слои атмосферы и наглядно показать быстрое изменение ее свойств по мере приближения к поверхности Земли.

Барометрическое давление, плотность воздуха и, как правило, температура падают с увеличением высоты. Количественная характеристика всех этих изменений весьма важна для авиации, и соответствующие расчеты производят по таблицам общепринятой «международной стандартной атмосферы». Отмечаемые с увеличением высоты изменения температуры, влажности, плотности и

вязкости воздуха различным образом воздействуют на взвешенные в воздухе споры, однако на стационарную скорость их оседания эти изменения, по-видимому, влияют мало.



Фиг. 3. Схематическое изображение отдельных слоев атмосферы (в логарифмическом масштабе).

В трех вертикальных столбцах схемы (фиг. 3) представлены условия контрастирующих типов погоды. Средний столбец характеризует пасмурный ветренный день, т. е. тот случай, когда слой облаков защищает земную поверхность от прямого солнечного света (условия облачной ночи примерно те же); правый столбец представляет солнечный день, а левый — тихую ясную ночь. Толщина каждого отдельного слоя воздуха варьирует в

зависимости от конкретных условий; границы между ними также не всегда четко выражены; иногда переходы неопределенны, но в некоторых случаях граница между слоями становится даже видимой. В литературе эти слои называют по-разному, и, чтобы избежать путаницы, ниже приводятся приблизительные эквиваленты терминов ¹.

Стратосфера				
Тропопауза				} Свободная атмосфера
	Тропосфера	Конвекционный слой		} Планетарный пограничный слой
		Переходный, или внешний слой свободной турбулентности		
		Турбулентный пограничный слой	Поверхностный пограничный слой	
		Локальный вихревой слой		
		Ламинарный пограничный слой		

Целесообразно описывать эти слои в обратном порядке — от поверхности Земли кверху, начиная с тропосферы с ее ламинарным пограничным слоем.

Тропосфера

Тропосферой называют нижние слои атмосферы, простирающиеся на высоту около 10 км; эта область характеризуется падением температуры с увеличением высоты. Воздух сравнительно пронизаем для коротковолновой солнечной радиации, которая нагревает его очень незначительно и свободно проникает в нижние слои атмосферы. В ясный день солнечные лучи, достигая поверхности Земли, частично поглощаются ею, а частично отражаются в форме более длинноволнового излучения, лучше поглощаемого воздухом. Это отраженное излучение нагревает слой воздуха, примыкающий к Земле, вслед за чем тепло начинает распространяться через нижние слои атмосферы вверх. Таким образом, температура воздуха оказывается наивысшей у поверхности Земли и падает с

¹ В нашей литературе принята несколько иная терминология. — *Прим. ред.*

увеличением высоты, если только не наступит инверсия температуры (при условиях, которые мы опишем ниже). Обычно градиент температуры составляет около $0,6^\circ$ на 100 м. Над тропосферой проходит *тропопауза* — граница между тропосферой и стратосферой.

Тропосфера состоит из пяти слоев, которые мы охарактеризуем ниже.

Ламинарный пограничный слой

К земной поверхности (и всем ее неровностям) примыкает микроскопически тонкий слой воздуха, прочно удерживаемый молекулярными силами. Воздух в этом слое неподвижен, если не считать молекулярной диффузии. Над этим тонким слоем атмосфера обычно находится в движении благодаря перепадам давления, возникающим на больших удалениях, и конвекционным токам, зарождающимся при местном нагреве. Самый нижний слой подвижного воздуха, граничащий с неподвижным слоем, носит название *ламинарного пограничного слоя* (или просто *ламинарного слоя*). Он представляет собой тонкую пленку, толщиной около 1 мм, в которой отсутствует турбулентность и воздух течет в направлениях, параллельных примыкающей поверхности; теплота, газы и водяной пар могут распространяться поперек этих потоков вследствие молекулярной диффузии. Если в неподвижной поверхностной пленке скорость ветра ничтожна, то в ламинарном пограничном слое она является *линейной функцией высоты* (количество движения передается через этот слой только посредством молекулярной диффузии). Частицы, капельки жидкости и споры, попадая в ламинарный слой, пересекают его по траекториям, определяемым скоростью ветра и силой тяжести, и оседают на поверхности земли.

Ламинарный слой имеется также у поверхности любого твердого тела, и многое из того, что сказано выше, в равной мере применимо и к воздушному слою у поверхности, например, листа или стебля.

Толщина ламинарного пограничного слоя колеблется в зависимости от скорости ветра и формы примыкающей поверхности. При сильном ветре толщина этого слоя

может сокращаться до доли миллиметра и турбулентные токи из вышележащего слоя могут почти достигать поверхности земли. В очень тихую погоду толщина ламинарного слоя может значительно увеличиваться.

По сравнению с относительно устойчивым состоянием воздуха на высоте 1—2 м условия в ламинарном пограничном слое крайне непостоянны [316]. Мелкие организмы на уровне поверхности земли, если только они не защищены слоем растительности, могут испытывать очень резкие колебания температуры — днем под действием солнечных лучей этот слой воздуха сильно нагревается, а в безоблачные ночи вследствие теплоотдачи путем излучения очень быстро охлаждается. Ламинарный пограничный слой служит ловушкой для пылеобразных частиц. Частицы, которые проникают через него в неподвижный или медленно движущийся воздух у поверхности земли, оказываются вне сферы действия завихрений до тех пор, пока не возникнут какие-либо необычные условия, настолько сокращающие толщину ламинарного слоя, что завихрения проникают в него и выносят из него эти частицы. Так действует, например, сильный ветер или местный нагрев поверхности, который может вызвать своеобразные «пылевые смерчи» — иногда очень небольшие, а иногда довольно значительные вихри, поднимающие пыль в воздух.

Локальный вихревой слой

Для биологических целей нам придется ввести еще одно понятие — *локальный вихревой слой*. Даже в воздухе, направленно движущемся над поверхностью, позади небольших возвышений могут возникать местные стационарные завихрения; поток воздуха, проходящий над чашевидной впадиной, может, как будет показано на стр. 65, образовывать завихрения, поднимающие пыль со дна впадины. Этот слой, по-видимому, имеет важное значение в природных условиях, где идеально гладкие поверхности встречаются редко. Частный случай пограничного слоя над растительным массивом носит название *наружной активной поверхности* или, в случае леса, *вершинного слоя (crown layer)*.

Турбулентный пограничный слой

В этом слое, где вертикальный поток количества движения линейно убывает с высотой, препятствия, выступающие над поверхностью земли, обтекаются ветром и вызывают образование вихрей, которые отрываются от поверхности и уносятся ветром. Поверхность считается аэродинамически *гладкой* в том случае, когда ламинарный слой обладает достаточной толщиной для того, чтобы скрыть ее неровности, но если эти неровности проникают сквозь ламинарный слой, то поверхность считается *шероховатой*. Толщина ламинарного слоя зависит как от скорости ветра, так и от устойчивости атмосферы. Отсюда следует, что любая поверхность, например травяной газон или опущенный лист, может в одних случаях быть аэродинамически гладкой, а в других — шероховатой. Каждая поверхность характеризуется определенной величиной параметра шероховатости. Поток воздуха над спокойной водой может быть гладким; но, за исключением случаев, когда скорость ветра очень низка, движение воздуха над землей обычно относится к движениям над шероховатой поверхностью, т. е. неровности поверхности вызывают возмущения движения и делают его турбулентным.

Возможно образование вихрей двух типов. К первому относятся локальные (или стационарные) вихри, которые могут возникать как с наветренной, так и с подветренной стороны тупых препятствий. Ко второму типу относятся вихри, которые отрываются от поверхности и уносятся ветром, образуя позади препятствия вихревой след. Поступательная скорость турбулентного ветра является, таким образом, результатом сложного движения; ветер имеет не только поступательную, но и вертикальную и поперечную компоненты. Кроме того, вертикальная и горизонтальная турбулентность могут различаться по интенсивности (*анизотропная турбулентность*).

Для возникновения «приземной» турбулентности необходимо, чтобы скорость ветра была достаточно большой, а препятствия — достаточно крупными. Чтобы рассчитать, будет или нет течение турбулентным, можно воспользоваться методом Осборна Рейнольдса, который

установил, что течение турбулентно, когда критерий Рейнольдса, определяемый по формуле

$$Re = \frac{\text{Длина} \times \text{Скорость ветра}}{\text{Кинематическая вязкость}},$$

превышает 2000; «длина» в этой формуле характеризует размер препятствия, а кинематическая вязкость воздуха при обычных условиях поверхности равна $0,14 \text{ см}^2 \cdot \text{сек}^{-1}$. Так, для густого кустарника высотой 100 см при скорости ветра $100 \text{ см} \cdot \text{сек}^{-1}$

$$Re = \frac{100 \text{ см} \times 100 \text{ см} \cdot \text{сек}^{-1}}{0,14 \text{ см}^2 \cdot \text{сек}^{-1}} = 71\,000.$$

Таким образом, в данном случае воздушное течение должно быть турбулентным.

В турбулентном пограничном слое такие показатели, как температура, концентрация водяного пара и скорость ветра, с увеличением высоты изменяются далеко не так быстро, как в нижележащем ламинарном пограничном слое. Завихрения перемешивают различные части этого слоя намного быстрее, чем медленно протекающая молекулярная диффузия. Взвешенные частицы могут также переноситься здесь завихрениями в верхнем и боковом направлениях — по траекториям, невозможным в ламинарном слое. В турбулентном пограничном слое существует *линейная* зависимость между логарифмом высоты и скоростью ветра, температурой и концентрацией водяного пара. В этом слое суточные колебания температуры выражены не так резко, как в нижележащем ламинарном пограничном слое; они быстро уменьшаются с увеличением высоты и почти исчезают у верхней границы следующего слоя.

Повышение скорости ветра приводит к увеличению толщины турбулентного пограничного слоя как в нижней его части — за счет сокращения ламинарного пограничного слоя, так и в верхней — за счет внедрения в переходный слой при возрастании турбулентности. Турбулентный пограничный слой имеет наименьшую толщину в ясные холодные ночи и наибольшую в жаркие солнечные дни, когда он может достигать высоты 150 м.

Турбулентный пограничный слой — это та часть атмосферы, которая каждому из нас очень хорошо знакома, ибо если наши ноги ступают по земле, где «климат» непрерывно меняется, то наши головы (а также измерительная аппаратура обычной метеорологической будки) находятся именно в этом сравнительно хорошо выравненном турбулентном слое.

Переходный, или внешний слой турбулентности

Здесь приземная турбулентность, зарождающаяся в нижележащем слое, еще определяет механизм вертикальной диффузии, но постепенно ее влияние ослабевает, и у верхней границы слоя исчезают как турбулентность, так и суточные колебания температуры. Оба слоя могут нести пылеобразные частицы, и верхняя граница переходной зоны бывает иногда отчетливо видна на высоте 500—1000 м. Это верхний предел, до которого споры поднимаются пристеночной турбулентностью (хотя благодаря конвекции они могут достигать гораздо больших высот).

В динамической метеорологии эта зона рассматривается как область, где структура ветра частично определяется поверхностным трением и частично — вращением Земли.

Конвекционный слой

Конвекционный слой начинается на высоте около 1 км и простирается до верхней границы тропосферы (примерно на 10 км от поверхности земли). Как и в других слоях, составляющих тропосферу, температура здесь продолжает падать с увеличением высоты, вплоть до верхней границы конвекционного слоя; однако суточные колебания температуры здесь полностью отсутствуют. Приземная турбулентность не достигает этой области, но, как уже отмечалось, когда земля нагревается солнцем, частицы с ее поверхности могут заноситься в этот слой крупномасштабными конвекционными токами.

Согласно законам динамической метеорологии, высота, достигаемая массой нагретого воздуха (прежде чем он утратит подъемную силу), зависит от градиента температуры и от концентрации водяного пара в этом воздухе в данный момент. Подъем теплого воздуха может прекратиться, если в вышележащей атмосфере имеется слой с инверсией температур. В условиях температурной неустойчивости «пузыри» нагретого воздуха могут периодически уноситься вверх над участками, где земля или растительность нагреты солнцем. Эти «пузыри», несущие споры и другие частицы, а также пары воды, могут попасть в конвекционный слой и достигнуть уровня, на котором образуются кучевые облака; временами эти «пузыри» достигают даже нижней границы стратосферы [289].

Ночная радиация и инверсия температуры

Ночью скорость ветра имеет тенденцию уменьшаться; ламинарный пограничный слой становится толще, чем днем, а турбулентный пограничный слой — тоньше (сокращаясь иногда до 10—15 м).

Эти изменения могут зайти еще дальше, если небо безоблачно, что облегчает радиационное охлаждение земли. Потеря тепла при излучении сопровождается охлаждением поверхности земли, что в свою очередь ведет к охлаждению прилегающего к земле слоя воздуха. Таким образом, вместо падения температуры с увеличением высоты наступает *инверсия температуры*: над холодным воздухом, примыкающим к земле, оказывается более теплый воздух, простирающийся до определенной высоты — верхней границы инверсии, выше которой снова вступает в силу обычный адиабатический градиент температуры.

Поскольку в нижнем слое зоны инверсии температура воздуха наименьшая, а плотность — наибольшая, сила тяжести препятствует подъему этого воздуха и смешиванию его с более теплым вышележащим воздухом. Воздух в зоне инверсии оказывается распределенным послойно в соответствии с температурой, и это распределение отличается большой устойчивостью, в противо-

положность тому, что имеет место, когда земля нагрета. Такой слой холодного воздуха может медленно стекать вниз по склонам холмов, превращаясь в нисходящий ламинарный ветер, заполнять лощины и впадины и способствовать образованию холодных воздушных ям ([152], стр. 203).

При условиях инверсии температуры споры и пылеобразные частицы имеют тенденцию к оседанию и воздух в слое инверсии становится сравнительно чистым; однако вышележащие слои воздуха могут содержать обычное число спор.

Роль конвекции

Нагревание поверхности земли солнцем приводит и к нагреванию приземного слоя воздуха. При значительном сверхадиабатическом градиенте температуры атмосфера становится неустойчивой: приземный воздух пониженной плотности стремится подняться вверх (вместе с содержащимися в нем микробами), а вышележащие холодные слои воздуха перемещаются вниз. Структура этого «круговорота» еще не ясна. Предлагалась «ячеистая» схема этого процесса, но в последнее время считают, что воздух поднимается вверх в форме «столбов» (chimneys) или «пузырей» (bubbles).

Планеристам хорошо знакомы восходящие токи теплого воздуха [519]. В неподвижном воздухе планер снижается со скоростью около 90 *см/сек* (т. е. примерно в 20 раз быстрее, чем оседает пыльца сосны). В пасмурные дни конвекционные токи не возникают. Своей максимальной восходящей скорости, равной 3 *м/сек* (или до 25 *м/сек* в облаках), они достигают в летние полуденные часы. По данным Йетса [519], довольно значительные восходящие токи воздуха поднимаются летом с площади 1,25 *км²* каждые 5—15 *мин* (причем интенсивность этого процесса зависит от типа почвы, силы ветра и от высоты Солнца над горизонтом). На высоте 300 *м* они могут достигать 300 *м* в поперечнике, на меньшей высоте их размеры, по-видимому, не так велики, зато на еще больших высотах они могут иметь в поперечнике до 2 *км* [268]. В зоне инверсии темпера-

туры подъем их может прекратиться, но может и продолжаться до высоты 3—15 км. Внутри конвекционного тока температура в среднем на 1—2° выше, чем у окружающей массы воздуха.

Теория крупномасштабной конвекции все еще является предметом дискуссий, однако бесспорно установлено, что над одними поверхностями воздух поднимается чаще, чем над другими. Массивы зеленых растений и влажные почвы могут быть относительно холодными, в то время как спелые хлеба, строения, дороги или голые скалы быстро нагреваются солнцем и служат источниками восходящих токов теплого воздуха. Подобные токи могут также возникать в холодном фронте, и лучшим их источником планеристы считают холмистые местности.

Предметом спора является и характер нисходящего движения холодного воздуха, вытесняющего теплый. Нисходящие токи, наблюдаемые вблизи восходящих течений теплого воздуха, сравнительно слабы. По-видимому, нисходящие течения в форме постепенного опускания холодного воздуха могут возникать над гораздо более обширными районами, чем восходящие токи. Скорость этого опускания сравнима со скоростью оседания грибных спор [204], но скорость локальных восходящих токов обычно бывает в 100 и более раз выше. В этих мощных восходящих течениях парят некоторые виды птиц, точно так же как стрекозы — в слабых приземных токах воздуха. Другие птицы часто ловят в них насекомых, увлекаемых током воздуха вверх [429].

Стратосфера

В этой области, занимающей всю верхнюю часть атмосферы над тропопаузой, градиент температуры, характерный для тропосферы, равен нулю или даже имеет обратный знак. Высота тропопаузы зависит от времени года, географической широты и других факторов. Стратосфера обычно начинается на высоте около 10 км, а при некоторых специфических условиях может временно опускаться гораздо ниже.

Принято считать, что пылевидные загрязнения стратосферы имеют метеоритное происхождение и проникают в атмосферу из космического пространства. Общеизвестно, что околоземная «пыль» (в том числе и различные споры) в основном, а, быть может, и полностью, сосредоточена в тропосфере, если не считать случайных заносов в стратосферу потоками воздуха, возникающими, например, при извержении вулканов (или при взрывах водородных бомб). Однако последние исследования по циркуляции атмосферы (обзор этих исследований см. у Мехта [282]) свидетельствуют как будто бы о возможности обмена между тропосферой и стратосферой в результате образования восходящих токов воздуха над экватором и нисходящих в средних широтах.

Циркуляция атмосферы

Общий характер циркуляции атмосферы формируется под влиянием перепадов давления (создающихся при солнечном нагреве) и трения между воздухом и поверхностью вращающейся Земли. Приземные ветры, перечисляемые в атласах, представляют околоземную часть трехмерной системы, которая до сих пор как следует не изучена. Согласно развиваемым в настоящее время представлениям, воздух поднимается над экватором и неравномерно стекает к полюсам, т. е. к тем областям, над которыми он вообще опускается [342]. Обмен воздухом между северным и южным полушариями, осуществляемый через экватор, сравнительно незначителен.

Воздушные массы

Известно, что температура и влажность воздуха могут оставаться неизменными над весьма значительными областями. Этот факт лег в основу концепции дискретной воздушной массы, отличающейся по своим свойствам от соседних воздушных масс и отделенной от них «фронтами». Когда воздушная масса некоторое время находится без движения, она приобретает тем-

пературу и влажность, соответствующие поверхности, на которой она покоится. Величина этих параметров не меняется еще некоторое время после того, как воздушная масса уже пришла в движение. Поэтому воздушные массы классифицируются в соответствии с местом их формирования; различают, например, типы: полярный морской, полярный континентальный, тропический морской и тропический континентальный; кроме того, существуют воздушные массы промежуточного происхождения [15]. Различные воздушные массы интересуют нас не только потому, что они приносят разную погоду, но еще и потому, что в зависимости от места их происхождения они могут нести с собой разные воздушные споры.

ОСВОБОЖДЕНИЕ СПОР

До сих пор мы рассматривали только физические свойства спор и окружающей их среды. Однако споры являются органами живых существ, в эволюции которых решающую роль играет среда их обитания. Воздушные споры встречаются в основном у видов, которые хорошо приспособились к тому, чтобы использовать для своего распространения энергию ветра. Физические свойства атмосферы, делающие возможным это распространение, создают вместе с тем и определенные трудности для таких организмов. Приспособления для переноса ветром сформировались во многих весьма далеких друг от друга таксономических группах.

Процесс воздушного распространения спор проходит три основные стадии:

1. *Освобождение спор.* В этой главе описываются процессы, приводящие к выбрасыванию в воздух пыльцевых зерен и спор из органов, в которых они образовались.

2. *Распространение.* В гл. V описывается перенос спор слабыми воздушными течениями и сильными ветрами, а также перемещение споровых облаков.

3. *Оседание.* Гл. VI и VII знакомят нас с процессами, в ходе которых споры оседают из воздуха на какую-нибудь поверхность, что является необходимой предпосылкой для прорастания пыльцевых зерен и грибных спор на подходящих субстратах.

Как известно, многие виды образуют громадное количество спор или пыльцы. Пол [364], например, подсчитал для основных видов растений, пыльцу которых мы улавливаем, количество ее, приходящееся на тычинку, цветок, соцветие и побег, и пришел к выводу, что на каждый квадратный метр занятой растениями почвы образуются многие миллионы пыльцевых зерен (см. также [121]). Согласно Кристенсену [69], на поле пшеницы, умеренно пораженном *Puccinia graminis*, образуется не менее 25 млн. уредоспор на 1 м². Буллер [47] подсчитал, что один экземпляр гигантского дождевика *Calvatia gigantea* дает $7 \cdot 10^{12}$ спор. Потенциальная способность к образованию спор у мхов и папоротников также чрезвычайно велика.

ПРОБЛЕМА ОТДЕЛЕНИЯ СПОР

Как указывалось в гл. III, поверхность земли или растения покрыта тонким слоем неподвижного воздуха и ламинарным пограничным слоем медленно движущегося воздуха; под действием силы тяжести спора падает через эту сложную зону. Чтобы использовать для своего распространения энергию движущегося воздуха, споры должны преодолеть силы сцепления, удерживающие их в контакте друг с другом или с субстратом. Попасть в свободно движущийся воздух турбулентного пограничного слоя, откуда возможен перенос в вышележащие слои тропосферы, споры могут лишь после того, как они пройдут сквозь неподвижный и ламинарный воздушные слои, расположенные на границе земли (или другой поверхности) и атмосферы.

Многие виды, размножающиеся спорами, не смогли преодолеть эту трудность и приспособились к распространению иными путями: сводой или при помощи насекомых и других животных. Опыляемых с помощью насекомых (энтомофильных) видов цветковых растений существует больше, чем ветроопыляемых (анемофильных); однако число анемофильных особей больше (во всяком случае, в умеренном поясе) за счет преобладания трав и анемофильных деревьев. Трудно сказать, насколько большое практическое значение может иметь

случайное распространение спор путями, отличными от тех, к которым адаптировался данный вид. Существует, однако, основное правило: чем лучше приспособлен данный вид к распространению каким-либо одним способом, тем меньше у него шансов на распространение иными путями, — если только он не образует, как многие грибы, различные типы спор, приспособленные к разным способам распространения.

Из всего этого следует один несомненный вывод: если мы действительно хотим контролировать процесс распространения спор, то мы должны не строить догадки о том, как споры в то или иное место попали, а точно знать весь возможный путь и способы их распространения. Успешное заселение субстрата или опыление растений зависят именно от всех тех подготовительных этапов, благодаря которым необходимое количество материала сосредоточивается в надлежащем месте в надлежащее время.

Чтобы оторвать споры от их вместилища, необходима затрата энергии. Освобождение спор может быть как активным, так и пассивным процессом. В первом случае при помощи каких-либо «взрывных» механизмов или благодаря гигроскопичности соответствующих тканей споры выбрасываются за счет энергии, вырабатываемой определенными органами самого растения. Во втором случае освобождение спор происходит за счет внешнего источника энергии — обычно кинетической энергии ветра или дождевых капель. Как правило, видовой состав спор, находящихся в воздухе в каждый данный момент, зависит от сезонных изменений в развитии организмов и от времени созревания спор. Однако эта картина усложняется под влиянием ряда других факторов. На работу различных механизмов, служащих для отделения или выбрасывания спор, в большей или меньшей мере влияют внешние условия; поэтому количество освобождающихся спор может значительно варьировать в пределах вида в разное время. Вместе с тем условия могут сложиться и так, что все особи одного вида в пределах данной области будут вести себя одинаково. Таким образом, состав воздушных спор в разных случаях сильно колеблется.

СПОСОБЫ ОСВОБОЖДЕНИЯ СПОР У ТАИНОБРАЧНЫХ; ПОПАДАНИЕ В ВОЗДУХ ВИРУСОВ И БАКТЕРИЙ

Механизмы освобождения спор и пыльцы составляют классический предмет биологических исследований на протяжении последнего столетия. Большое количество работ по наземным растениям обобщено в книге Инголд [221], а по бактериям — в работе Уэллса [487]; по простейшим и водорослям исчерпывающие сводки нам не известны. В данном разделе мы будем рассматривать лишь те аспекты проблемы, которые непосредственно связаны с вопросом о том, когда и при каких условиях споры попадают в воздух.

Вирусы

Вирусы мало приспособлены к самостоятельному распространению по воздуху. Некоторые вирусы, поражающие дыхательные пути животных, выбрасываются в воздух с капельками слизи, выделяемыми при кашле или чихании, а подавляющее большинство вирусов растений и вирусов бактерий попадает в воздух (если они вообще в него попадают) только на различных частицах или в капельках влаги. Исключением служат некоторые из так называемых полиэдрических вирусов, паразитирующих на насекомых. Во время вспышек полиэдроза среди вредителей леса можно наблюдать на деревьях обильные окрашенные в желтый цвет скопления полиэдров (освобождающиеся при распаде тканей погибших насекомых), которые легко прилипают к любому движущемуся мимо предмету. Изучение распространения вирусов воздушным путем поможет, вероятно, объяснить ряд аномалий в поведении вирусов насекомых.

Бактерии

Как правило, движущийся воздух не может оторвать бактериальные клетки с поверхности колонии, по крайней мере слизистой; естественные процессы, которые могли бы приводить к образованию аэрозолей из

отдельных бактериальных клеток, нам вообще неизвестны. В то же время любое действие, заставляющее пыль подниматься в воздух (например, встряхивание одежды, хирургических бинтов и т. п.), вносит в воздух загрязняющие частицы, которые могут служить «переносчиками» для бактерий [31]. Нагревание земли солнцем, вызывающее перемещение воздуха, а вместе с ним и пыли; пыль, поднимаемая ветром; деятельность человека и передвижение животных — все это может приводить к загрязнению воздуха пылью и частицами почвы. Брызги дождя и морской прибой также постоянно выносят в воздух мельчайшие капли — потенциальные носители бактерий. Капельки слюны, выделяемые людьми при кашле и чихании, играют важную роль в распространении бактерий внутри помещений (см. также стр. 261). В целом, однако, нужно отметить, что процессы, приводящие к попаданию бактерий в воздух, до конца еще не изучены. Часто удается обнаружить в воздухе в большом количестве дрожжи; это явление также не имеет еще своего объяснения (если, разумеется, не упоминать о представителях семейства *Sporogolomycetaceae*, у которых найден баллистический механизм выбрасывания спор; см. стр. 69, 70).

Актиномицеты

У этих организмов имеется воздушный мицелий, несущий сухую порошоквидную массу спор. Здесь мы впервые сталкиваемся со спороносцем — специальным органом (обычным у более высокоорганизованных форм), функция которого состоит в том, чтобы поднять споры над субстратом к движущимся слоям воздуха. Условия освобождения спор у актиномицетов, насколько нам известно, еще не изучались.

Миксомицеты

Миксомицеты, или слизевики идеально приспособлены к распространению ветром. Некоторые из них, например *Reticularia*, просто образуют сухую порошоквидную массу спор на подушке, приподнятой над суб-

стратом. Другие, такие, как *Stemonitis* и *Trichia*, образуют мелкие сухие скопления спор на стебельках высотой в несколько миллиметров. Эти споры освобождаются благодаря гигроскопическим движениям нитей капиллиция при изменении влажности воздуха [221]; у некоторых видов споры могут сдуваться легкими воздушными завихрениями.

Грибы

Грибы обладают самыми разнообразными приспособлениями для воздушного распространения спор — от пассивного, но вполне эффективного рассеивания спор у несовершенных грибов до поразительного баллистического механизма, выбрасывающего споры из сумок аскомицетов. В этом отношении с ними могут поспорить разве что цветковые растения с их богатейшим набором всевозможных приспособлений для воздушного распространения семян. Подробное описание различных механизмов, служащих для распространения спор грибов, можно найти у Доббса [98, 99] и у Инголд [222, 223]; тот же вопрос детально разбирается и в классических работах Буллера [47].

Существует много и таких видов грибов, у которых споры редко попадают непосредственно в воздух и обычно либо переносятся насекомыми, либо распространяются с семенами или через почву. В чистом виде перенос насекомыми играет сравнительно небольшую роль; но там, где насекомые активно внедряются в субстрат или в организм хозяина, этот механизм можно сравнить по значению с опылением насекомыми цветковых растений. Пассивное освобождение спор при использовании внешнего источника энергии связано с определенным характером спороношения [204].

Отделение спор под действием силы тяжести. Степанов [448] установил, что споры ряда видов *Cunninghamella* и некоторых несовершенных грибов, в том числе *Botrytis cinerea*, *Monilia sitophila* и *Helminthosporium sativum*, а также макроконидии *Fusarium* могут отделяться под действием силы тяжести. Однако относительное значение этого процесса остается неясным, так как

тот же автор показал, что споры некоторых из этих видов грибов отделяются под действием слабых воздушных течений.

Освобождение спор под действием конвекционных токов. Степанов [448] помещал на открытые чашки Петри, содержавшие колонии грибов, полые стеклянные цилиндры (высотой 10—12 см); чтобы создать в них конвекционные токи, он нагревал нижнюю часть цилиндра электрической лампой, а сверху накрывал цилиндр второй половинкой чашки Петри, наполнив ее холодной водой. Споры, благодаря конвекции отрывавшиеся от субстрата и поднимавшиеся кверху, улавливались либо на клейкие покровные стекла, установленные с помощью специальных держателей внутри цилиндра, либо на клейкий слой стерильной среды, покрывавший снизу ту половинку чашки Петри, которой был накрыт цилиндр. При разнице в температурах порядка 10° конидии *Monilia sitophila* и *Botrytis cinerea* легко выносились наверх, а конидии *Colletotrichum lini* оставались на месте. Меньшие температурные различия, создаваемые теплоотдачей самой культуры или очень слабым подогревом, вообще не давали эффекта.

Сдувание спор («дефляция»). Это явление обычно наблюдается у грибов, имеющих сухие споры (таковы, например, споры плесневых и головневых грибов, а также уредоспоры ржавчинных). Споры в этом случае бывают обычно приподняты над поверхностью (т. е. над стеблем или листом растения-хозяина) на специальных спороносцах. Проведенные количественные анализы пока еще недостаточны для обоснования теории «дефляции». Влияние скорости ветра на освобождение спор с количественной стороны изучено недостаточно, однако достоверно установлено, что чем выше эта скорость, тем больше отрывается спор.

Степанов [448], по-видимому, был первым, кто применил небольшую аэродинамическую трубу для сдувания спор при контролируемых скоростях воздушного потока. Используя в своих опытах как изолированные культуры, так и зараженные растения, он показал, что минимальная скорость, необходимая для сдувания спор, определяется видом гриба: для *Botrytis cinerea* она составляла

0,36—0,50 м/сек, для *Monila sitophila*, *Ustilago* spp., для уредоспор *Puccinia triticina* и конидий *Helminthosporium salivum* — 0,51—0,75, для эцидиоспор *Puccinia coronifera* и *P. pringsheimia* — 0,76—2,0 и для *Cunninghamella* sp. — 1,5—1,75 м/сек. Споры *Phytophthora infestans* и *Fusarium culmorum* при испытанных скоростях ветра (до 3,37 м/сек) не отрывались. Турбулентный воздушный поток оказался эффективнее ламинарного.

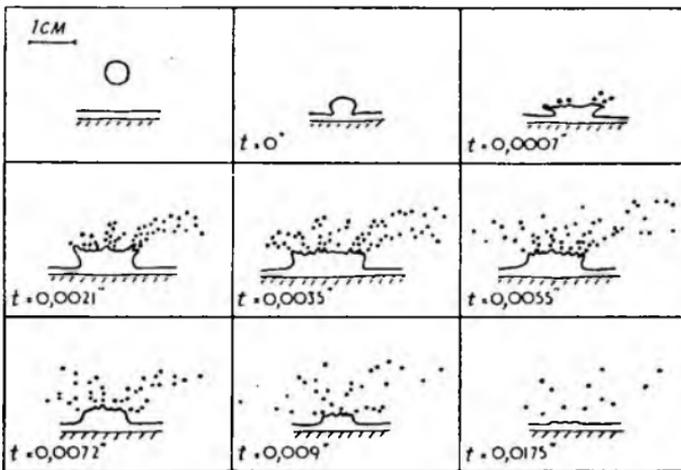
Специальную форму спороносящей структуры, облегчающей сдувание спор, представляет так называемая «ветряная чаша» (wind-cup), описанная Броди и Грегори [38]. Как показали эксперименты с дымами и спорами *Zycorodium*, проведенные в аэродинамической трубе, поток воздуха над чашеобразным вместилищем образует двойную систему вихрей, которая эффективно сдувает споры. Соредии удалялись с подстиц *Cladonia* при скорости воздушного потока 1,5—2,0 м/сек, а споры некоторых миксомицетов сдувались с чашеобразных спорангиев при скорости 0,5 м/сек.

Некоторые гастеромицеты, в том числе дождевики *Lycoperdon perlatum* и *L. pyriforme*, а также виды *Geaster* обладают механизмом, который напоминает по своему действию кузнечные мехи (bellows). Их плодовые тела состоят из тонкой упругой водонепроницаемой пленки, покрывающей споровую массу. При разрыве этой пленки наружу выбрасывается струя воздуха, несущая споры. Эта система выбрасывания спор безотказно срабатывает при механическом контакте с животными, что, впрочем, в природе случается, вероятно, довольно редко. Дождевые капли и капли, падающие с деревьев, также приводят в действие этот механизм, а так как одно и то же плодовое тело получает за сезон много тысяч таких толчков, то самым эффективным фактором при распространении спор этих грибов в полевых условиях следует считать, по-видимому, именно дождь [165]. Лонг и Ахмад [264] в Индии показали, что механизм выбрасывания спор у *Tylostoma* приводится в действие не только дождевыми каплями, но и песчинками, разносимыми ветром.

Отделение спор при столкновении с капельками тумана. Этот механизм освобождения спор открыт

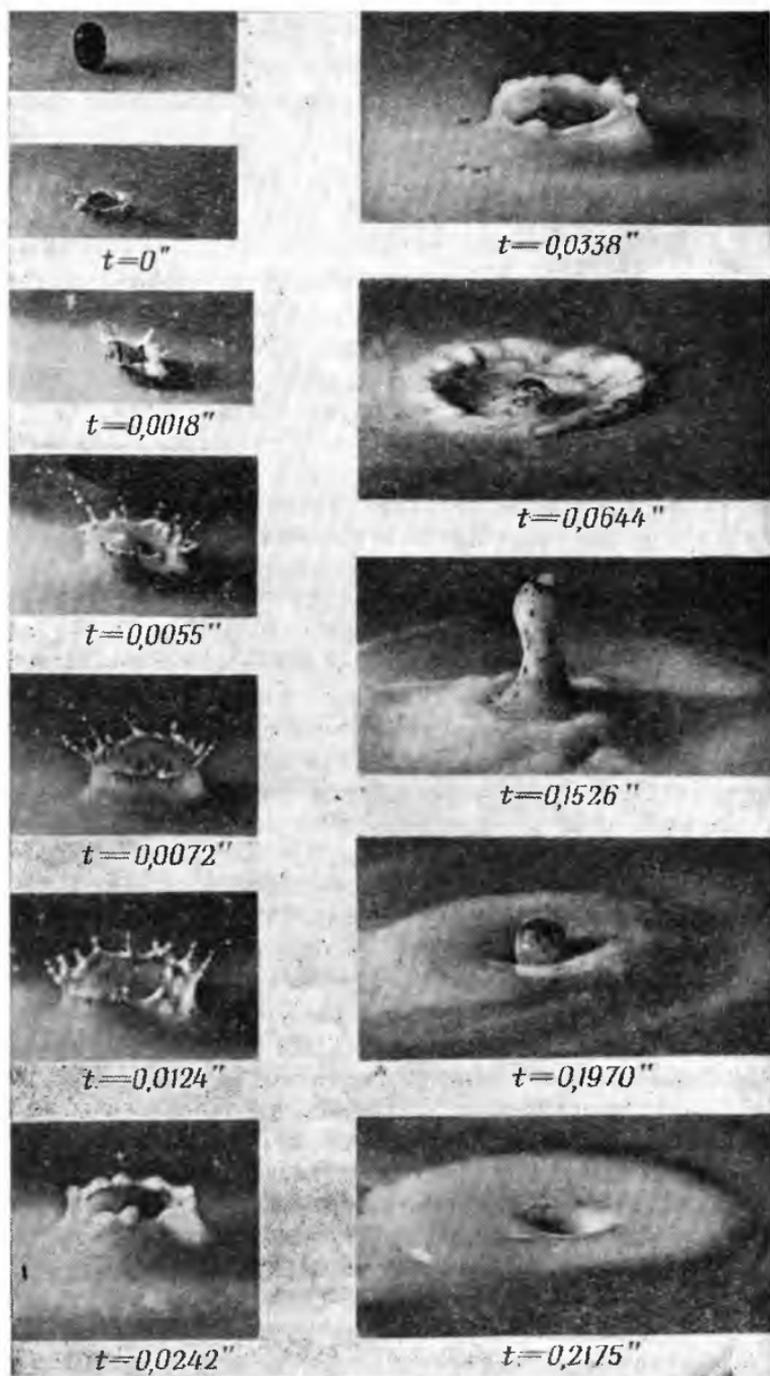
недавно. У некоторых грибов споры не отрываются под действием сухого и даже влажного ветра, но легко отделяются от конидиеносцев при столкновении с мельчайшими капельками тумана. Именно такой способ освобождения спор обнаружен у двух важных паразитов сельскохозяйственных культур — *Cercospora herpotrichoides* [156] и *Verticillium albo-artum* [95], а также у *Cladosporium*.

Распространение с брызгами жидкости. Споры некоторых видов переносятся вместе с клейкими массами, к которым они плотно прилипают на ветру. Если капли дождя или капли, стекающие с листьев, падая с высоты, разбивают пленку жидкости (экссудат гриба), в которой содержатся споры, то вместе с брызгами, разлетающимися во все стороны, обычно разлетаются и споры (фиг. 4 и 5) [171]. Таким образом, распространение



Фиг. 4. Брызги от удара водяной капли (диаметром 5 мм), падающей со скоростью 440 см/сек на тонкую пленку воды (цейтраферная съемка).

спор с брызгами жидкости представляет собой еще один «пассивный» механизм, совершенно отличный от захватывания слизистых спор капельками тумана. Опыты показывают, что большинство спор, распространяющихся



Ф и г. 5. Брызги от удара водяной капли (весом 0,2 г), падающей с высоты 40 см в смесь молока и воды. (Капля окрашена в черный цвет при помощи сажи.)

таким способом, переносится крупными брызгами — 50—100 мк в диаметре. Эти капельки достаточно велики и падают по определенным траекториям, не задерживаясь в воздухе.

Вынесение спор из чашеобразной структуры с брызгами дождя (splash-cup mechanism). Этот механизм распространения спор, детально изученный Броди [36, 37], широко распространен как среди низших, так и среди высших растений. Энергия падающих дождевых капель обеспечивает рассеивание сравнительно крупных частиц на расстояние свыше метра. Так распространяются перидиоли *Nidulariaceae*, геммы *Polyporus conchatus* и капли, несущие сперматозоиды мхов. Эти частицы падают по определенным траекториям и редко задерживаются в воздухе.

Гигроскопические движения конидиеносцев. Достаточно энергичные гигроскопические движения конидиеносцев также могут вызывать отделение спор. Это явление наблюдается у многих несовершенных грибов и фикомицетов. Эффективность процесса определяется частотой колебаний атмосферной влажности и бывает особенно значительной в утренние часы.

Любые активные механизмы выбрасывания спор нормально функционируют только при достаточном обеспечении гриба водой. Эфемерные плодовые тела, появляющиеся после дождя, распространяют споры в течение очень краткого времени. Более долговечные грибы переносят высушивание, но тем не менее отделяют споры лишь после того, как вновь впитают влагу. Некоторые грибы могут интенсивно внедряться в глубь субстрата и благодаря этому почти не зависят от погоды. Расстояние, на которое выбрасываются споры, варьирует (обзор по этому вопросу опубликован Спектором [440], стр. 153).

Выстреливающий механизм (squirt-gun mechanism). Этот механизм выбрасывания спор обнаружен у многих аскомицетов. Аскоспоры, развивающиеся в сумках этих грибов, обычно растут до самого созревания, после чего сумки набухают и лопаются на конце, выбрасывая споры

на расстояние от одного миллиметра до нескольких сантиметров. Чем больше размер вылетающей споры, тем дальше она может отлететь [224, 227].

Инголд [222] установила у аскомицетов четыре четко очерченных типа освобождения спор.

1. У дискомицетов спороносящая ткань, состоящая из сумок попеременно с парафизами, располагается более или менее открыто, обычно выстилая неглубокий чашеобразный апотеций. Такой открытый гимений создает возможность для «залпа» — одновременного разрыва множества сумок.

2. У пиреномицетов сумки находятся в небольшом кувшиновидном органе — перитеции, который открывается наружу маленькой порой (остиоле). Прежде чем сумка сможет выбросить споры, ее конец должен достигнуть остиоле. Обычно канал шейки перитеция так узок, что сумки могут выходить только поочередно.

3. У мучнисторосных грибов типичным плодовым телом является клейстокарпий. Он очень сходен с перитецием, но не имеет остиоле и полностью закрыт. Поэтому для того, чтобы выбросить споры, развивающиеся сумки должны сначала прорвать стенку клейстокарпия.

4. У грибов рода *Myriangium* гимений располагается открыто на образовании, напоминающем небольшой апотеций, но округлые сумки внедрены в плектенхиму и могут выбросить споры лишь после того, как она (в результате постепенной желатинизации) разрушится.

У некоторых аскомицетов, не обладающих механизмом для активного выбрасывания спор из сумок, споры, погруженные в слизь, распространяются при разбрызгивании этой слизи дождевыми каплями. У других видов споры могут распространяться как со слизью, так и путем активного выбрасывания из сумок — в зависимости от окружающих условий. Наконец, есть и такие формы, например *Chaetomium*, у которых механизм освобождения спор до сих пор неизвестен, хотя споры этих грибов постоянно находят в воздухе.

Особый выстреливающий механизм имеется у ряда фикомицетов (*Pilobolus*, *Basidiobolus*, *Entomophthora muscae*), а также у несовершенных грибов из рода *Nigrospora* [483].

Округление (rounding-off) *набухших клеток* тоже приводит к отбрасыванию спор, когда сплющенные двойные стенки смежных набухающих клеток быстро расходятся. Этим способом споры некоторых фикомицетов могут отбрасываться в воздух на расстояние до одного сантиметра. Аналогично происходит выбрасывание эцидиоспор у ржавчинных грибов, когда эцидии увлажняются. Этот механизм действует особенно эффективно при высокой влажности воздуха. Само собой разумеется, что эцидиоспоры ржавчинных грибов распространяются в условиях, отличных от тех, которые способствуют распространению уредоспор.

Отбрасывание базидиоспор. Это очень специфический процесс, существенные черты которого обнаружены почти у всех базидиомицетов. Базидия — это клетка с одним или несколькими выростами (стеригмами), на концах которых формируется по одной базидиоспоре. Обычно когда спора созревает, на том конце ее, который присоединен к стеригме, выделяется капля воды, и почти сразу же спора отбрасывается от стеригмы на расстояние, измеряемое долями миллиметра. У видов, образующих базидии на открытых спороносящих тканях, например у многих низших базидиомицетов, отброшенные споры могут подхватываться током воздуха.

Высшие базидиомицеты имеют характерные, сложно устроенные плодовые тела с базидиями, устилающими вертикальные поверхности радиальных складок, пластинок, трубочек или шипов гименофора. Здесь, в полостях, защищенных от ветра и неблагоприятных внешних условий, базидиоспоры отбрасываются в неподвижный воздух и, падая под действием силы тяжести, попадают в движущийся поток воздуха под чашеобразным или консоловидным плодовым телом. Отбрасывание спор у высших базидиомицетов часто происходит на протяжении всего существования плодового тела. По всей вероятности, ветер, температура и влажность воздуха мало влияют на этот процесс, хотя необходимо подчеркнуть, что тщательных количественных исследований по этому вопросу не проводилось. Механизм «выстреливания» базидиоспор, сидящих на стеригмах, все еще остается одной из загадок микологии; на этот счет выдвигаются

галось несколько гипотез, но все они представляются не вполне удовлетворительными. Хорошо известно лишь то, что эффективность этого процесса очень высока, ибо базидиоспоры обычно составляют заметную часть воздушных спор.

Аналогичный механизм имеется у *Sporobolomycetaceae*, которые, по-видимому, происходят от низших базидиомицетов (в отличие от *Saccharomycetaceae*, являющихся истинными аскомицетами). Чтобы не называть споры *Sporobolomycetaceae* «базидиоспорами» (поскольку это могло бы быть неправильно истолковано), микологи предложили термин *баллиastosпоры*, включающий все споры, отбрасываемые описанным способом. Для выбрасывания спор *Sporobolomycetaceae* необходим влажный субстрат.

Лишайники

Аскоспоры грибного компонента лишайников выбрасываются из типичных апотециев или перитециев, а базидиоспоры отбрасываются от базидий. Кусочки слоевища (таллома), включающие как грибной, так и водорослевый компоненты, довольно легко отрываются ветром. Таким же образом разносятся и соредии — округлые скопления клеток водорослей, окруженные гифами гриба. В целом мы еще мало знаем об относительном значении всех этих способов распространения лишайников.

Водоросли

Какие-либо специальные приспособления для воздушного распространения у водорослей неизвестны, хотя в воздухе постоянно обнаруживают некоторые простейшие типы клеток водорослей. Петерсон [354] считал, что *Chlamydomonas nivalis* выносятся из мест своего обитания (снежные равнины и ледники) талой водой и, рассеиваясь с брызгами горных потоков, попадает в конечном итоге в воздух. Возможно, что для распространения водорослей могут служить и соредии лишайников, если они попадают в места с особо высокой влажностью, где водорослевый компонент должен доминировать над

грибным. В таких случаях из соредиев развиваются не лишайники, а водоросли. Кроме того, некоторые наземные водоросли и водоросли-эпифиты, высыхая и крошась на воздухе, могут разноситься ветром.

Мохообразные

Споры мхов и печеночников образуются в спорангиях, которые обычно возвышаются над субстратом на особых ножках. Строение спорангиев у этих двух групп резко различно. Спорангий мхов представляет собой твердую коробочку, открывающуюся в верхней части, а спорангий печеночников при созревании полностью разрушается, обнажая споры, лежащие в массе жестких нитей (пружинок).

У простейших печеночников споры выдуваются из этих нитей ветром или сами нити, закручиваясь (гигроскопические движения), активно выбрасывают их в воздух. Однако у большинства облиственных печеночников споры выбрасываются в воздух особым пружинным механизмом, срабатывающим при разрыве водой высыхающего капиллиция [221, 223]. У *Frullania* спорангий разрушается также под действием пружинного механизма — спирали, раскручивающейся при подсыхании.

Споры мхов освобождаются из сидящего на ножке спорангия (капсулы) в основном двумя способами. У *Sphagnum* имеется пневматический (air gun) механизм [221]. Прослойка воздуха под споровой массой сжимается высыхающими стенками спорангия, внутреннее давление возрастает, и, наконец, вершина спорангия лопается, выбрасывая споровое облако на высоту до 15 см и более.

Большинство других мхов имеет кувшиновидные спорангии, которые при созревании раскрываются в верхней части. У некоторых родов отверстие спорангия окружено одним или двумя рядами треугольных зубчиков, закрывающих отверстие при высокой влажности воздуха (гигроскопический механизм).

Вопрос о том, в какой степени естественное освобождение спор зависит от встряхивания спорангия ветром и какова роль гигроскопических движений зубчиков

в активном выбрасывании спор, все еще не решен. Очевидно лишь, что высокая влажность воздуха и низкая скорость ветра затрудняют освобождение спор.

Папоротникообразные

Споры папоротникообразных (папоротники и родственные формы) образуются внутри закрытых спорангиев, расположенных на листьях (вайях). Из спорангиев они выбрасываются в воздух при помощи механизма, напоминающего пращу (sling). Этот механизм приводится в действие при разрыве водой под значительным давлением высыхающих стенок зрелого спорангия (см. [221]). Петтерсон [354] в Финляндии обнаружил, что на открытом воздухе эффективное разбрасывание спор папоротников наблюдается в тех случаях, когда относительная влажность воздуха падает до 70, а то и до 60% (в зависимости от вида папоротника).

ОПЫЛЕНИЕ У ЯВНОБРАЧНЫХ

Насекомые и ветер — два главных агента, при помощи которых происходит перекрестное опыление у цветковых растений. Гораздо реже такими агентами служат вода или птицы (например, колибри). Вероятно, в целом на земном шаре энтомофильных (опыляемых насекомыми) видов цветковых растений насчитывается раз в десять больше, чем анемофильных (опыляемых с помощью ветра). Основные признаки пыльцы, разносимой ветром, легче усвоить, если сравнить их со свойствами пыльцы, которая разносится насекомыми (табл. 5). К табл. 5 можно, однако, сделать много оговорок. Известно, например, что некоторые растения с успехом используют оба указанных способа опыления. Как у анемофильных, так и у энтомофильных растений часто имеются приспособления для защиты пыльцы от дождя; нередко также высыпающаяся из пыльников пыльца некоторое время хранится внутри цветка. Пыльца анемофильных растений, как правило, не выбрасывается в очень спокойный и очень влажный воздух.

Характерные особенности анемофильных и энтомофильных растений

	Опыление с помощью ветра	Опыление с помощью насекомых
Цветки	Отсутствие заметных лепестков, запаха и нектара, привлекающих насекомых	Часто ярко окрашенные, с запахом; привлекают насекомых нектаром
Расположение цветков	Выдвинуты наружу: появляясь раньше листьев, свешиваются с голых ветвей (сережки) деревьев и кустарников; размещаются на вертикальных цветоносах (злаки и др.), на концах ветвей (хвойные)	Обычно хорошо заметны, но пыльники укрыты от ветра. Как правило, цветки созревают, когда растение полностью вырастает и в обилии появляются насекомые
Приспособления, препятствующие самоопылению	Мужские и женские органы часто находятся в разных цветках или соцветиях, или на разных растениях. Если цветки обоеполы, то органы одного пола обычно созревают раньше, чем органы другого; если же они находятся в разных соцветиях, то женские соцветия часто размещаются над мужскими	Цветки обычно обоеполы со структурными или генетическими особенностями, предотвращающими самоопыление
Пыльца	Часто выбрасывается в воздух в громадных количествах. Форма округлая, часто почти сферическая или эллипсоидальная. Колебание размеров меньше, чем у энтомофильной пыльцы; обычно диаметр пыльце-	Образуется в относительно малых количествах и почти не осыпается. Форма самая разнообразная. Размеры колеблются в широких пределах — от 3 до 250 мк, но часто меньше 15 мк. Поверхность обычно не-

Продолжение табл. 5

	Опыление с помощью ветра	Опыление с помощью насекомых
	<p>вых зерен не меньше 15 мк. Как правило, при наблюдении в микроскоп поверхность кажется гладкой; пыльца не клейкая; в воздухе легко распадается на отдельные зерна</p>	<p>ровная, покрытая всевозможными выростами, часто маслянистая или клейкая; имеется тенденция склеиваться в комки</p>

Голосеменные

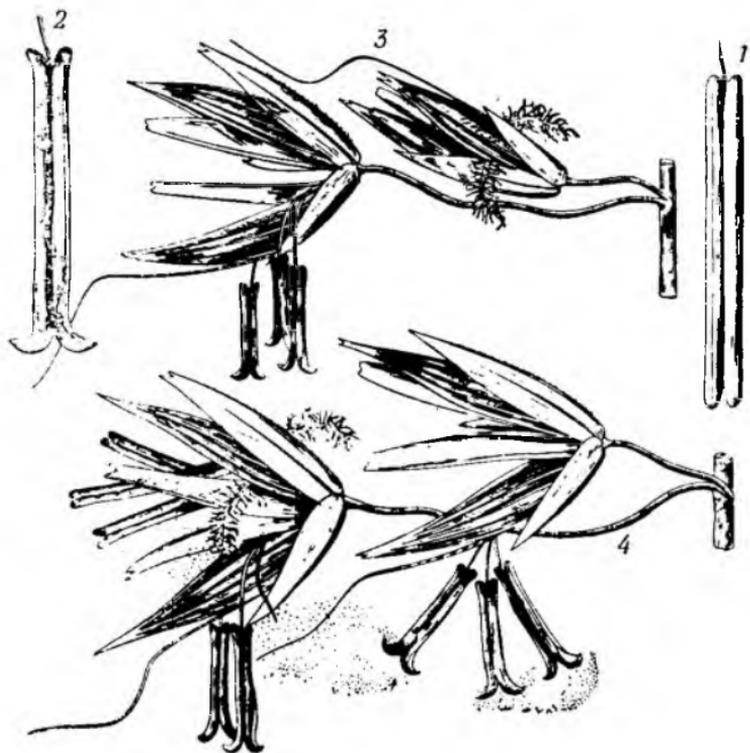
В отличие от пыльцы покрытосеменных пыльца хвойных образуется не в пыльниках, сидящих на тычиночной нити, а в двух (или более) пыльцевых гнездах, расположенных на нижней стороне микроспорофиллов. Пыльцевые зерна крупные и часто несут два больших, наполненных воздухом пузыря, которые снижают удельный вес пыльцы и тем самым замедляют ее падение под действием силы тяжести.

В роде *Pinus* микроспорофиллы вертикально расположенной мужской шишки при созревании расходятся, и пыльца, высыпаясь из парных микроспорангиев, падает в маленькие углубления на нижележащем микроспорофилле. Из этих углублений пыльца выносятся ветром, если он достигает достаточной силы. Некоторые другие хвойные имеют гигроскопические механизмы, защищающие их пыльцу от дождя и обеспечивающие ее вынос только в сухую погоду. У родов *Taxus*, *Thuja*, *Cupressus* и *Juniperus* пыльца не имеет специальных приспособлений для полета в воздухе. У *Juniperus* расширенные концы спорофиллов в сырую погоду плотно смыкаются, а в сухом воздухе вновь разделяются, так что пыльца может выдуться ветром.

Покрытосеменные

Детальное описание механизмов опыления у цветковых растений можно найти в ряде работ [121—123, 244, 286, 506 и др.].

Злаковые, ситниковые, осоковые и родственные им формы. Злаковые, осоковые, рогозовые и ситниковые — типичные анемофилы. У злаковых пыльники свешиваются на длинных нитях с прямостоячих соцветий, свободно раскачиваясь при малейшем дуновении ветра. У ряда форм, например у *Arrhenatherum*, конец каждого пыльцевого мешочка изогнут кверху (фиг. 6), образуя



Фиг. 6. Цветение райграсса французского (*Arrhenatherum elatius*) [286].

1 — закрытый пыльник; 2 — открытый пыльник; 3 — колоски в холодный день; 4 — колоски на ветру.

лопасть, в которой высыпающаяся пыльца накапливается до тех пор, пока ее не унесет ветер. В сырую или очень сухую погоду тычинки не выставляются наружу и пыльники не раскрываются. Большинство культурных злаков, за исключением ржи и кукурузы, относится к самоопыляющимся растениям и выбрасывает мало пыльцы, но луговые травы выбрасывают ее очень много.

Марилаун [286] обнаружил, что в Центральной Европе различные травы цветут в основном 15—20 мин. в день, причем в определенные часы. Ниже приводятся соответствующие данные.

Время суток	Растения
4—5	<i>Poa, Koeleria, Avena elatior</i>
5—6	<i>Briza, Deschampsia caespitosa, Triticum, Hordeum</i>
6—7	<i>Secale, Dactylis, Andropogon, Brachypodium (Bromus?), Festuca</i> spp., <i>Holcus</i> (1-е цветение)
7—8	<i>Trisetum, Alopecurus, Phleum, Anthoxanthum</i>
8—9	Экзотические типы в Европе: <i>Panicum, Sorghum</i>
9—10	<i>Setaria italica, Gynerium (Cortaderia) argenteum</i>
11—12	<i>Agrostis</i> spp.
12—13	<i>Melica, Molinia, Nardus, Elymus, Sclerochloa</i> , не- которые виды <i>Calamagrostis</i>
14	Ряд видов <i>Bromus</i>
15	Ряд видов <i>Avena</i>
16	<i>Agropyrum</i>
17—18	<i>Deschampsia flexuosa</i>
19	<i>Holcus</i> (2-е цветение)

Это «расписание» отнюдь не всегда соблюдается. Например, Джонс и Ньюэлл [237] в США (штат Небраска) отметили менее определенные часы цветения и показали, что цветение зависит от температуры воздуха. Эти авторы различают холодолюбивые и теплолюбивые злаки. К первым они относят: *Festuca elatior* (цветет от 13 час. 30 мин. до 15 час. 00 мин.), *Agropyrum* spp.

(14 час. 00 мин.—18 час. 30 мин.), *Bromus inermis* (14 час. 30 мин.—19 час. 00 мин.), *Poa pratensis* (цветет в течение ночи), *Secale cereale* (2 час. 30 мин.—11 час. 30 мин., максимум цветения в 6 час. 00 мин.—8 час. 30 мин.). Ко вторым относятся: *Bouteloua gracilis* (3 час. 00 мин.—9 час. 00 мин., максимум цветения в 4 час. 30 мин.—5 час. 30 мин. в темноте), *Buchloë dactyloides* (6 час. 30 мин.—13 час. 00 мин., максимум в 7 час. 00 мин.—8 час. 30 мин.), *Panicum virgatum* (10 час. 00 мин.—12 час. 00 мин.; цветение задерживается в холодную погоду), *Zea mays* (7 час. 30 мин.—16 час. 00 мин., максимум цветения в 8 час. 30 мин.—11 час. 00 мин.).

Гайд и Вильямс ([218], стр. 89), изучавшие это явление в Уэлсе, сообщили как о расхождениях, так и о совпадении их наблюдений с таблицей Марилауна. Их данные таковы: *Holcus lanatus* (4—6 час., но в основном в 14—19 час.), *Cynosurus cristatus* (5—6 час.), *Arrhenatherum* (7—8 час.), *Trisetum flavescens* (до 8 час.), *Festuca pratensis* (8—14 час.).

Водные однодольные травы также включают ряд анемофильных форм. Сюда относятся, например, *Triglochin* и *Sparganium*. В роде *Potamogeton* одни виды опыляются с помощью ветра, а другие — с помощью воды.

Энтомофильные травы и низкие кустарники включают ряд видов, у которых периоды опыления при помощи насекомых сменяются периодами ветроопыления. У этих растений пыльца сначала высыпается из пыльников внутри венчика, а когда цветок созреет, из него высовываются удлиненные пыльцевые нити, выбрасывающие пыльцу в воздух. К таким формам относятся полупаразитные виды *Bartsia* и *Lathraea* (Rhinanthaceae) и вересковые *Calluna* и *Erica*, но не *Rhododendron*, который имеет очень клейкую пыльцу.

Тропические и субтропические деревья включают мало анемофильных форм (роды *Casuarina* и *Myrothamnus*). Однако значительная часть пыльцы некоторых пальм, типичных энтомофилов, высыпается в воздух и может разноситься ветром. Крапивные и родственные им формы образуют группу анемофильных растений, у

которых пыльца рассеивается сразу же после раскрытия пыльников. При созревании пыльники подсыхают, возрастает напряжение тканей, и, как только лопнут пыльцевые мешки, нити раскручиваются, выбрасывая пыльцу в воздух. Этот процесс можно наблюдать в безветренный ясный день, когда над распустившимися цветками крапивы появляются маленькие дымки пыльцы; во влажном воздухе пыльники раскрываются с трудом. Этот механизм имеется у *Urtica*, *Parietaria*, *Morus* и *Broussonetia*. «Сеющий» (sifter) механизм, наподобие того, который существует у злаковых трав, имеется у *Cannabis* и *Humulus*. Травы с соцветиями, приподнятыми над общим уровнем травостоя, содержат ряд анемофильных форм, например *Mercurialis*. Открытые чашеобразные пыльники *Plantago* и *Globularia* закрывают свои щели в сырую погоду, и пыльца из них высыпается только в сухом воздухе. Чашеобразные пыльники имеют также *Poterium* и *Sanguisorba*. «Сеющие» механизмы встречаются у некоторых видов *Rumex* и *Thalictrum*. Другие формы из числа выбрасывающих значительное количество пыльцы распространены среди *Chenopodiaceae* (*Beta*, *Salsola*, *Chenopodium*) и *Amaranthaceae*, а также в некоторых группах *Compositae* (особенно среди родов *Ambrosia* и *Artemisia*).

Лиственные деревья умеренного пояса образуют особую биологическую группу. Их мужские цветки обычно группируются в висячих сережках, появляющихся незадолго до распускания листьев. У *Alnus*, *Betula*, *Castanea*, *Corylus*, *Fagus*, *Juglans*, *Populus* и *Quercus* (виды *Salix*, подобно представителям рода *Tilia*, являются одновременно энтомофилами и анемофилами) пыльца высыпается на верхние чешуйки нижележащего цветка и благодаря этому еще некоторое время бывает защищена от дождя, до тех пор, пока ее не сдует ветер (подобно тому как это происходит у *Pinus*). *Platanus* прикрывает свои сережки при помощи гигроскопического механизма, так что его пыльца не просто укрыта от дождя, но может разноситься ветром только в сухую погоду. Пыльца *Hipporhaë* высыпается в основание цветка, когда он еще находится в фазе цветочной почки. При созревании доли околоцветника

остаются соединенными на вершине, но разделяются в основании, оставляя щели, через которые пыльца может выдуться ветром. В другой группе, включающей *Fraxinus*, *Buxus*, *Phillyrea* и *Ulmus*, пыльники выдвинуты в виде раскрытых чашечек, из которых пыльца выдувается ветром.

Механизмы освобождения спор и пыльцы, в общих чертах рассмотренные в этой главе, а также и некоторые другие (в том числе и еще не изученные), отнюдь не являются результатом какого-то каприза эволюции. Наоборот, это высокоэффективные приспособления, благодаря которым освобождение спор в неблагоприятных метеорологических условиях прекращается. Споры мхов и папоротников приспособлены к выбрасыванию в сухой воздух. У аскомицетов и низших базидиомицетов освобождение спор облегчается при наличии влажного субстрата. Выбрасывание спор у высших базидиомицетов в меньшей мере зависит от влажности воздуха и скорости ветра. У некоторых несовершенных грибов освобождение спор зависит от ветра, который их сдувает, от колебаний влажности, обуславливающих гигроскопические движения, и от дождя, способствующего рассеиванию спор с брызгами. Бактерии и простейшие, разносимые с частицами почвы и пыли, по-видимому, поднимаются вверх с сильными восходящими токами, формирующимися над разогретой землей или образующимися при сильных механических возмущениях (взрывы и т. п.). Характер механизма отделения в сильнейшей степени влияет на видовой состав пыльцы и спор, присутствующих в атмосфере. А отсюда — и практическая значимость этого вопроса для семеноводов, фитопатологов, для исследователей, изучающих эволюцию и географию растений, и, наконец, для лиц, страдающих сенной лихорадкой.

ГОРИЗОНТАЛЬНАЯ ДИФФУЗИЯ

Выше мы рассмотрели частицы, из которых слагается микробное население воздуха (т. е. то, что мы называем здесь воздушными спорами), а также некоторые свойства атмосферы, влияющие на распространение этих частиц. Что происходит со спорами после того, как они оказались в атмосфере? Здравый смысл подсказывает, что они должны рассеиваться, т. е. что концентрация их в воздухе должна убывать по мере удаления от их источника.

Тиндаль [464] полагал, что взвешенные в воздухе микробы распространяются в виде миниатюрных облаков. Поэтому разноречивые результаты, полученные Пастером в его опытах по изучению возможности самозарождения, Тиндаль объяснял тем, что Пастер, открывая свои колбы, иногда находился в пределах такого бактериального облака (и в этом случае констатировал наличие жизни), а иногда — в промежутке между двумя облаками (при этом колбы оставались стерильными). В хирургической практике снятие повязки в момент прохождения бактериального облака может иметь последствия, совершенно отличные от тех, какие получаются, если рану открывают в промежутке между облаками.

Однако данные Пастера вполне можно объяснить также и беспорядочным распределением микробов в воздухе. Факт беспорядочного распределения микробов

был доказан работами Хорна [210], применившего критерий хи-квадрат (χ^2) Фишера для обработки опыта, проведенного Нитимаржи в садах Кента более чем на тысяче чашек Петри. Наблюдавшиеся частоты бактерий и плесеней как в целом, так и по родам и видам не отклонялись существенно от пуассоновского распределения. Отсюда Хорн сделал вывод, что микроорганизмы распределены в воздухе беспорядочно и что для надлежащего сравнения микробных популяций, присутствующих в воздухе в разных местах и в разное время, вполне правомерно применять методы математической статистики.

РАССЕИВАНИЕ СПОРОВЫХ ОБЛАКОВ

Пока уместно сохранить термин *споровое облако* с той, однако, оговоркой, что подразумеваемое нами облако не обладает тенденцией сохранять свой первоначальный объем, как это характерно, например, для стаи саранчи. Напротив, являясь в атмосфере лишь пассивной примесью, оно стремится рассеяться. Если отбор проб производится в зоне, малой по сравнению с размерами данного облака, то результаты анализов свидетельствуют о беспорядочном распределении частиц.

О рассеивании такого спорового облака дает прекрасное представление старинная работа Виндта [504], наблюдавшего еще в 1806 г. распределение ржавчины на ржаном поле. Виндт отметил, что пораженность ржавчиной была очень сильной поблизости от кустов барбариса (который, как мы теперь знаем, является промежуточным хозяином возбудителя этой болезни), а именно в радиусе 10—12 шагов, еще заметной — на расстоянии 50, 100 и 150 шагов, и вовсе сходила на нет примерно в 1000 шагах от кустов барбариса. Блэкли [22] наблюдал за распространением облаков пыльцы и пришел к выводу, что людям, страдающим сенной лихорадкой, лучше держаться подальше от лугов во время цветения трав. Для объяснения распространения спор в атмосфере привлекались геометрические соображения, сведения из области метеорологии и, наконец, данные, полученные эмпирическим путем.

Геометрический подход основан на аналогии с законами распространения лучистой энергии. Негели [319] полагал, что количество пылевидного вещества, приносимого воздушным потоком, обратно пропорционально квадрату расстояния от источника (т. е. от того места, где вещество попало в поток). По Фишеру и Гойману [133], вероятность заражения спорами ржавчинного гриба изменяется обратно пропорционально кубу расстояния от источника спор.

Курсанов [248] отмечал, что при отсутствии ветра количество спор гриба, находящихся в воздухе над каким-либо местом, также обратно пропорционально кубу расстояния от их источника. Идея, положенная в основу геометрического подхода, проста: споры попадают в воздух в данной точке; с увеличением расстояния от этой точки объем воздуха, который они могут занять, увеличивается пропорционально *кубу* расстояния, а поверхность земли, на которую они могут выпасть, возрастает пропорционально *квадрату* расстояния. Существует и еще одна возможность, а именно изменение количества спор обратно пропорционально первой степени расстояния от источника.

Геометрический подход неудовлетворителен, ибо, хотя в общем он и дает описание картины распространения спор, остается все же неясным, почему споры передвигаются и распространяются именно так, а не иначе. Интересующие нас в данном случае частицы относятся к пассивным телам; распространение их нельзя сравнить с распространением лучистой энергии, так как воздух не создается каким-то точечным источником, а является непрерывной движущейся средой; следовательно, для объяснения этого распространения необходима какая-то совершенно иная концепция.

Метод эмпирически подобранных кривых основан на полевых измерениях градиентов концентрации, возникающих в результате распространения, например для семян или всходов в почве, для случаев загрязнения зерновых культур инородной пылью или для случаев заражения растений. Используя эти данные, по полученным точкам строят кривую — либо графически, либо с помощью метода наименьших квадратов — а затем

делают попытку подобрать эмпирическую формулу, описывающую данную кривую. Эти методы будут детально разобраны в гл. XIII после рассмотрения вопроса об осаждении спор. Вообще говоря, эмпирический метод имеет определенные преимущества, так как он обычно нам дает возможность получить уравнение, содержащее не больше трех параметров и достаточно хорошо соответствующее данному ряду экспериментальных точек. Однако, пользуясь этим методом, трудно сравнивать результаты, полученные разными авторами. Параметры эмпирической формулы вычисляются из полученных опытных данных без учета самого механизма явления; поэтому эмпирические формулы трудно использовать для предсказания характера распространения в условиях, отличающихся от тех, для каких эти формулы были выведены.

Вследствие всего этого представляется необходимым найти какой-нибудь более глубокий подход, при котором можно получить расчетные формулы, учитывающие общее количество попавших в воздух микроорганизмов и влияние различных стандартных факторов среды, в том числе и погодных условий; весьма существенно также, чтобы расстояние всегда измерялось в одних и тех же единицах.

ДИФфуЗИЯ, КАК РЕЗУЛЬТАТ ТУРБУЛЕНТНОСТИ АТМОСФЕРЫ

Наблюдение за дымом костра или дымом, выходящим из фабричной трубы, убеждает нас в том, что ветер представляет собой не плавное ламинарное движение, а характеризуется турбулентностью, как это отмечалось в гл. III. По Бранту [43], в турбулентном пограничном слое обычно имеется большое количество мелкомасштабных вихрей с периодом действия порядка 1 сек, причем не менее двух третей общей энергии вихрей приходится на вихри с периодом менее 5 сек. Действие этих весьма многочисленных и различных по масштабу вихрей на множество попадающих в воздух спор вносит некоторую закономерность в процесс распространения спор.

Изучение конвективной диффузии представляет определенные трудности, но именно оно обеспечивает наилучшие возможности для исследования распространения взвешенных в воздухе частиц. Прежде чем описывать этот метод, необходимо коснуться некоторых основных понятий, несомненно знакомых физикам, но, вероятнее всего, неизвестных биологам.

Итак, мы пытаемся открыть законы, определяющие распространение спор в атмосфере. В природе этот процесс нередко осложняется вследствие существования различных препятствий, нарушающих свободное движение воздуха. Поэтому мы прибегаем к методу, хорошо знакомому физикам: строим упрощенную модель, надеясь, что если мы сможем понять процесс диффузии в этих простых условиях, то впоследствии нам уже легче будет исследовать и более сложную реальную ситуацию. При построении такой модели мы исходим из следующих упрощающих предположений.

1. *Поле наблюдения.* Предполагается, что диффузия происходит в атмосфере в трех измерениях над бесконечной горизонтальной плоской поверхностью, если и имеющей какие-то аэродинамические шероховатости, то распределенные равномерно.

2. *Координаты.* Для описания движения над плоскостью нужна система координат. За начало координат удобно принять точку освобождения спор или пылицы. Принимая, что ветер дует параллельно плоскости, располагаем систему координат таким образом, чтобы положительное направление оси x совпадало с направлением ветра, а ось z была направлена вверх перпендикулярно к плоскости; тогда ось y будет также горизонтальна, но перпендикулярна к направлению ветра.

3. *Источник спор,* т. е. область, из которой споры падают в воздух. Простейший источник — точечный. Он может быть либо мгновенным точечным источником, освобождающим некоторое количество Q спор в определенный момент времени, либо непрерывно действующим точечным источником, выпускающим Q спор в 1 сек.

Источник спор может быть также линейным. Для простоты принимаем, что это бесконечная, горизонтальная линия, с каждого сантиметра которой испу-

скается Q спор. Линейный источник также может быть мгновенным или непрерывным. Далее, возможен плоский источник (испускающий Q спор с 1 см^2), а также объемный источник. В реальных условиях этим понятиям примерно соответствуют отдельное растение (точечный источник), живая изгородь (линейный), полевой участок (плоский) и садовый или лесной массив (объемный источник). При определении типа источника необходимо учитывать расстояние, на котором рассматривается его действие; так, например, полевой участок на расстояниях, во много раз превышающих его ширину, можно считать точечным источником.

Все эти источники могут быть мгновенными или непрерывными. Мгновенный источник дает облачко спор, имеющее приблизительно сферическую форму. Коническое облако от непрерывного источника по форме напоминает столб дыма из фабричной трубы. Непрерывный точечный источник можно рассматривать как совокупность мгновенных, действующих последовательно.

4. *Стандартное отклонение.* Предположим, что облачко спор, выделенное мгновенным точечным источником, увлечено ветром и подвергается действию атмосферных завихрений, которые беспорядочно перемещают отдельные споры. По прошествии короткого времени частицы, составляющие облачко, окажутся рассеянными вокруг начального центра облачка (фиг. 7). В любой момент такое облачко имеет две характеристики, которые можно вычислить, если известны:

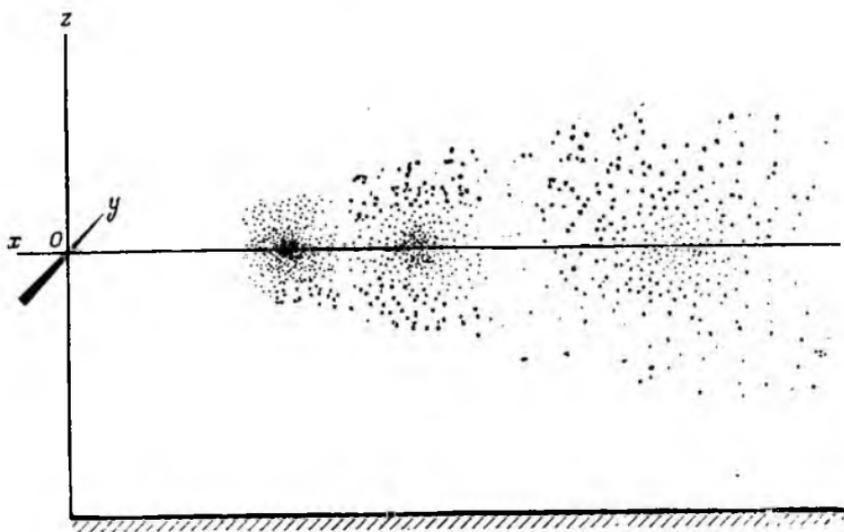
а) среднее положение частиц, т. е. центр облака, который можно определить как точку в системе координат x, y, z ;

б) стандартное отклонение σ частиц от их среднего положения. При дальнейшем движении облака получим новое среднее положение. По мере своего движения облако будет все более разрезаться завихрениями и, следовательно, стандартное отклонение будет увеличиваться.

Следующая задача состоит в том, чтобы найти зависимость между стандартным отклонением и расстоянием, пройденным облаком. Как увеличивается σ по мере увеличения x ? Со времени первой мировой войны эта

проблема вызывала интерес многих исследователей, пытавшихся найти способы для предсказания концентрации газовых облаков, дымовых завес или фитопатогенных микробов.

Пионером в решении этого вопроса был австрийский метеоролог Шмидт [422, 424], предложивший теорию, сходную с той, которая почти одновременно была выдвинута в Англии Тейлором и Ричардсоном. Шмидт



Фиг. 7. Диффузия спорового облака при горизонтальном ветре. На фигуре изображены три последовательных положения облака. Увеличение размеров облака определяется по увеличению стандартного отклонения от среднего положения.

предполагал, что при данной турбулентности воздуха диффузия протекает аналогично процессу передачи тепла в твердом теле, при условии замены коэффициента теплопроводности коэффициентом турбулентной диффузии A/ρ . Он показал, что в этом случае $\sigma^2 = 2(A/\rho)t$, где t — время. В настоящее время его работа имеет в основном лишь историческую ценность, но следует отметить в ней одну интересную особенность. По Шмидту, квадрат стандартного отклонения пропорционален времени, в течение которого происходила диффузия; следовательно, по этой теории стандартное отклонение не есть величина, постоянная для данного расстояния.

Оно зависит от времени, которое требуется для того, чтобы частицы могли это расстояние пройти, иными словами — от скорости ветра.

Шмидт принимал также, что частицы в диффундирующем облаке оседают под действием силы тяжести и использовал измеренные значения скорости оседания частиц в воздухе, чтобы установить пределы распространения различных организмов (см. табл. 29).

Сеттон [451] установил, что диффузия в атмосфере отличается от молекулярной передачи тепла в твердом теле следующей важной особенностью. Коэффициент теплопроводности твердого тела постоянен (так как определяется длиной свободного пробега молекул¹) и не зависит от длительности процесса теплопередачи. Диффузия в атмосфере — значительно более сложное явление, так как размер атмосферных вихрей варьирует в чрезвычайно широких пределах, начиная от небольших завихрений с поперечником около 1 см и кончая флуктуациями направления ветра и даже циклонами и антициклонами. Сеттон принял, что интенсивно рассеивать облако может только вихрь, имеющий размеры того же порядка, что и само облако. Завихрение с поперечником в 1 см не может рассеять облако диаметром в 1 м, но и вихрь, поперечник которого равен 1 км, не рассеет такое облако, а просто будет перемещать его. Чтобы рассеять облако с поперечником 1 м, вихрь сам должен иметь поперечник около 1 м. Такое заключение привело Сеттона к уравнению, существенно отличающемуся от уравнения Шмидта

$$\sigma^2 = \frac{1}{2} C^2 (ut)^m,$$

где t — время; u — скорость ветра; C — новый коэффициент диффузии с размерностью $[L]^{\frac{1}{2}}$; m — число, варьирующее от 1,24 для очень стабильного, нетурбулентного ветра до 2,0 для весьма турбулентного. В условиях средней облачности, для ровного постоянного ветра $m = 1,75$.

¹ Здесь автор допускает неточность. В твердых телах элементарными частицами являются не молекулы, а ионы, образующие кристаллическую решетку. Понятие о длине свободного пробега молекулы относится к газам, а не к твердым телам. — *Прим. ред.*

Поскольку произведение скорости ветра на время есть расстояние, мы можем написать формулу Сеттона в виде

$$\sigma^2 = \frac{1}{2} C^2 x^m.$$

Отсюда следует, что σ^2 есть функция расстояния x ; это допущение представляется справедливым, так как неровности поверхности, вызывающие образование завихрений, распределены вдоль линии движения облака. Данный вариант привлекателен еще и тем, что не требуется знать скорость ветра, под действием которого происходила диффузия.

Величина C уменьшается по мере увеличения высоты, потому что на больших высотах условия неблагоприятны для образования вихрей¹. При удлинении времени забора проб величина m возрастает, и Сеттон предполагает, что она есть функция времени. На основе длительных непрерывных наблюдений за плотностью облака Сеттон высказал предположение, что элемент случайности с течением времени уменьшается, и в тех случаях, когда период наблюдения очень велик, можно принять $m=2$. Это, в частности, следует иметь в виду при некоторых биологических наблюдениях.

Опыт показывает, что у поверхности Земли диффузия идет в горизонтальных направлениях быстрее, чем в вертикальном. Такую диффузию можно назвать *анизотропной*; поэтому C в этих условиях должно быть представлено соответствующими составляющими: C_x , C_y и C_z .

Число m есть показатель степени турбулентности воздуха и в первом приближении не зависит от средней скорости ветра. На этот показатель воздействуют только такие факторы, которые снижают или увеличивают степень турбулентности, например вертикальный температурный градиент или неровности почвы. Для

¹ Это противоречит физике приземного слоя атмосферы и является одним из слабых мест теории Сеттона, которую в свете современных представлений следует рассматривать как полуэмпирическую. См. дополнительную литературу [2]. — *Прим. ред.*

тех условий, в которых ведутся исследования над распространением спор, представляется целесообразным принять значения $C_y = 0,5—1,0 \text{ м}^{\frac{1}{2}}$, $C_z = 0,1—0,2 \text{ м}^{\frac{1}{2}}$ и $m = 1,75—2,0$.

Формулы для концентрации частиц в облаке, образованном различными типами источников, предложены Сеттоном [451] и аналогичны соответствующим уравнениям теплопроводности.

1. *Мгновенный точечный источник*, который в определенный момент времени выделяет Q граммов дисперсной фазы аэрозоля или некоторое число Q спор. В этом случае концентрация в облаке

$$\chi = \frac{Q}{\pi^{\frac{3}{2}} C^{\frac{3}{2}} x^{\frac{3}{2}}} \exp \left\{ -\frac{r^2}{C^2 x^m} \right\},$$

где r — расстояние от центра облака.

2. *Непрерывный точечный источник* (например, фабричная труба), выделяющий Q частиц в 1 сек. В этом случае для упрощения конечных формул делается допущение, что скорость диффузии облака в поперечном направлении и по вертикали значительно меньше скорости диффузии в направлении ветра¹. По истечении промежутка времени, достаточно большого, чтобы процесс рассеивания стабилизировался, концентрация приближенно определяется формулой

$$\chi = \frac{Q}{\pi C^2 u x^m} \exp \left\{ -\frac{y^2 + z^2}{C^2 x^m} \right\}.$$

Концентрация в плоскости, перпендикулярной направлению ветра, изменяется в соответствии с законом нормального распределения частиц. По направлению движения облака ($y = z = 0$) изменение концентрации выражается более простой формулой

$$\chi = \frac{Q}{\pi C^2 u x^m}.$$

¹ В действительности при решении уравнения диффузии для случая непрерывного источника обычно делают обратное: пренебрегают диффузией в направлении ветра в сравнении с вертикальной и поперечной диффузией. — *Прим. ред.*

и поскольку в соответствии с данной теорией m не может превышать 2,0, изменение концентрации по направлению движения облака, созданного точечным источником, не может происходить быстрее, чем обратно пропорционально квадрату расстояния, независимо от возможной степени турбулентности ветра.

3. *Непрерывный линейный источник, расположенный под прямым углом к направлению ветра*, с производительностью Q частиц на 1 см. При допущении, что длина источника бесконечно велика,

$$\chi = \frac{Q}{\sqrt{\pi} C u x^{\frac{1}{2}m}} \exp \left\{ -\frac{z^2}{C^2 x^m} \right\}.$$

Данные, полученные Сеттоном, убеждают, что реальный линейный источник конечной длины приближенно ведет себя как идеальный при удалении от него облака на расстояние, не превышающее четырехкратной длины источника. Для точки в плоскости xy

$$\chi = \frac{Q}{\sqrt{\pi} C u x^{\frac{1}{2}m}}.$$

Статистический метод Сеттона не является единственно возможным способом решения проблемы атмосферной диффузии; попытки найти более удачную модель продолжают [162]. На основе теории Кармана Колдер [55] вывел уравнение, которое при расстоянии до 100 м (но не выше) является более точным, чем уравнение Сеттона. Однако применять уравнение Колдера к неточечным источникам затруднительно¹. Еще одна теория рассеивания, основанная на флуктуациях направления ветра, была выдвинута Шелдоном и Хьюсоном [435]; кроме того, следует упомянуть также и недавно предложенную теорию Кларенбурга [71]².

¹ Наоборот, уравнения Колдера (основанные на полуэмпирической теории атмосферной диффузии) применимы лишь к линейным источникам, но не к точечным. — *Прим. ред.*

² Современная теория атмосферной диффузии выходит далеко за рамки упомянутых автором работ и успешно развивается советскими учеными; см. дополнительную литературу [1—6]. — *Прим. ред.*

ПОЛЕВЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ДИФФУЗИИ СПОРОВЫХ ОБЛАКОВ

Ниже описано несколько опытов, результаты которых дают возможность определить применимость теорий конвективной диффузии к горизонтальному распространению споровых облаков.

Степанов [448] пользовался на открытом воздухе искусственным источником спор, которые, таким образом, попадали в атмосферу в определенной точке. В качестве ловушки он применял предметные стекла, покрытые желатин-глицерином и размещенные на почве в различных направлениях относительно ветра и на различных расстояниях от источника спор. По окончании опыта их накрывали покровными стеклами и подсчитывали число отдельных спор на единицу площади (споры, слипшиеся в комки, не учитывались).

В опыте № 1 (28 июля 1933 г.) на лужайке на берегу Средней Невки (Елагин остров, Ленинград) через марлю было распылено в воздухе около $1,2 \cdot 10^9$ спор *Tilletia caries* на высоте 80—120 см над почвой. Согласно показаниям анемометра, скорость ветра менялась в этот период от 0,5 до 4 м/сек, а иногда падала до полного штиля. Направление его также было изменчивым. В каждой контрольной точке было помещено по два предметных стекла. Данные этого опыта приведены в табл. 6.

Опыт № 2 (5 сентября 1933 г.) был проведен в том же месте. На этот раз смесь спор *Tilletia caries* и *Bovista plumbea* была распылена через мелкое сито на высоте около 150 см. Распыление проводилось в течение 15 мин, после чего исследователи 30—35 мин выжидали (может быть, это было и необязательным), чтобы споры осели. Во все это время скорость ветра колебалась преимущественно в пределах 2,3—3,0 м/сек, но иногда ветер затихал. Как показано в табл. 7, в каждой точке сбора было помещено три предметных стекла. Количество распыленных спор *Tilletia* составляло примерно $1,8 \cdot 10^9$. Количество распыленных спор *Bovista*, к сожалению, не удалось установить.

Таблица 6

Результаты рассеивания спор *Tilletia caries* 28/VII 1933 г.

(Опыт № 1)

Угол в ° *	Количество спор на 1 покрывное стекло 18 × 18 мм (среднее из двух)			
	в 5 м от места распыла спор	в 10 м от места распыла спор	в 15 м от места распыла спор	в 20 м от места распыла спор
-20	204	23	4	0
-10	435	45	19	8
+30	964	212	207	49
+45	1198	587	87	142
+55	659	123	77	15
+65	341	24	26	7
+75	365	5	26	53
+85	20	10	9	14

* Относительно преобладающего направления ветра перед опытом.

Таблица 7

Рассеивание смеси спор *Tilletia caries* и *Bovista plumbea*
5/IX 1933 г. (Опыт № 2)

Среднее число спор на 1 покрывное стекло 18 × 18 мм

Угол в °	<i>Tilletia</i>				<i>Bovista</i>			
	5 м	10 м	20 м	40 м	5 м	10 м	20 м	40 м
-45	3,0	0,3	0,7	0	0,3	0	0	0
-30	128,0	2,3	0,3	0	7,0	0,3	0	0
-15	43,3	54,7	4,7	0,3	7,0	4,0	0	0
0	206,0	204,0	5,3	8,3	17,0	0	1,7	0
+15	623,0	115,3	31,3	1,3	46,0	16,0	0,7	0
+30	877,7	216,7	49,0	7,0	81,3	20,3	6,3	0
+45	911,7	89,7	207,0	9,3	70,0	10,7	7,3	2,7
+60	245,7	48,0	3,0	2,3	27,7	17,3	0,7	0

Результаты этих опытов привели Степанова к эмпирической формуле распространения спор

$$y = C + a/sx,$$

где y — расстояние от источника спор до точки их сбора; x — количество спор, осевших на единице площади поверхности ловушки; s — площадь поверхности ловушки (в данном случае — площадь поверхности кровного стекла); C и a — параметры, зависящие от условий опыта. Таким образом, количество осевших спор есть величина, обратная первой степени расстояния от начала координат (это начало не совпадает с источником спор).

Позднее будет показано, что формула Степанова, которая явилась первым результатом экспериментального подхода к решению проблемы, нуждается в уточнении для описания распространения спор в различных условиях [163]. Сначала, однако, следует рассмотреть результаты исследования Степанова с позиций современных знаний о конвективной диффузии.

Данные наблюдений Степанова дают возможность выяснить, какая теория позволяет точнее определить стандартное отклонение (σ) спор от их среднего положения: теория Сеттона, по которой

$$\sigma^2 = \frac{1}{2} C^2 x^m,$$

или более ранняя теория диффузии, согласно которой

$$\sigma^2 = 2Kt.$$

Эти данные также позволяют нам приближенно определить величины m и C , а затем сравнить их с величинами, полученными метеорологами в аналогичных условиях. Изучение табл. 6 и 7 показывает, что ни на одном из расстояний от источника распределение спор не укладывается на нормальную (гауссову) кривую, причем отклонения в отдельных точках оказываются довольно значительными. Причина, надо полагать, заключается в том, что время, в течение которого происходило рассеивание спор, было недостаточно продолжительным, чтобы сгладить действие нескольких крупных завихрений.

Стандартные отклонения спор, осаждающихся на данном расстоянии от источника, были подсчитаны по данным табл. 8, причем для удобства отклонения от среднего положения отсчитывались вдоль дуги, описанной вокруг точечного источника. Стандартное отклонение для каждого расстояния вычислялось по обычной формуле

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum_i (x - \bar{x})^2}{n - 1}}$$

Это не вполне строгий способ, поскольку уловленные споры представляют не случайную, а систематическую выборку, и полученные величины следует рассматривать как приближенные ординаты кривой нормального распределения. Однако данная формула дает некоторое приближение к действительности. Это приближение, несомненно, оказалось бы точнее, если бы ловушки были расставлены дальше в поперечном направлении и если бы не отсутствовали данные для некоторых промежуточных радиусов.

Оба опыта были проведены на одном и том же месте при сравнимых скоростях ветра; если откладывать по оси абсцисс значения $\lg x$, а по оси ординат $\lg \sigma$, то соответствующие точки располагаются довольно близко к некоторой прямой. Тангенс угла наклона этой прямой не равен единице¹, как этого требуют ранние теории конвективной диффузии, а согласуется с формулой Сеттона для σ при $C = 0,64 \text{ м}^2$ и $m = 1,76$. Работа Сеттона, очевидно, не была известна Степанову в то время, когда он производил описанные выше опыты, и его данные не могли быть проанализированы в то время с точки зрения теории конвективной диффузии. Однако соответствие между опытами и теорией показывает, что распространение спор в воздухе в значительной мере определяется конвективной диффузией по Сеттону (табл. 8). Значения C и m , полученные из опытов Степанова, хорошо соответствуют данным, по-

¹ Согласно старой теории Шмидта, тангенс этого угла должен быть равен не 1,0, а 0,5; см. ниже. — *Прим. ред.*

Таблица 8

Значения параметров сеттоновского уравнения диффузии, вычисленные на основе данных, полученных Степановым [448]

№ опыта	Организм	5 м	10 м	15 м	20 м	40 м
1.	<i>Tilletia</i>	2,25	2,97	5,03	6,64	—
	lg	0,3522	0,4728	0,7016	0,8222	—
2.	<i>Tilletia</i>	1,81	3,62	—	4,87	14,79
	lg	0,2577	0,5587	—	0,6875	1,1699
	<i>Bovista</i>	1,790	3,673	—	5,343	—
	lg	0,2529	0,5651	—	0,7277	—
	lg расстояния	0,6990	1,000	1,1761	1,3010	1,6021

Уравнение для линии регрессии: $a = 0,5971$ (стандартное отклонение 0,02); $v = 0,88_{12}$ (стандартное отклонение 0,072); $y = 0,5971 + 0,88_{12}(x - \bar{x})$, откуда $C = 0,637 \text{ м}^{\frac{1}{2}}$ и $m = 1,76$.

лученным другими исследователями (см. табл. 9), и аналогичным данным Ричардсона [393] для случая распространения дыма из точечного источника на расстояние в десять метров, где $C = 0,6 \text{ м}^{\frac{1}{2}}$ и $m = 1,75$.

Уилсон и Бейкер [501] распыляли споры *Lycopodium* на высоте 2,3 м над поверхностью земли и затем улавливали их, но не на земле, как это делал Степанов, а на разной высоте над грунтом. Поскольку этих исследователей интересовали заболевания плодовых деревьев, они располагали свои ловушки вертикально на трех шестах, установленных на расстояниях 1,5, 3,0 и 5,1 м от источника спор (по направлению ветра). При этом на каждом шесте они помещали по 13 ловушек на разных высотах над грунтом. Было проведено семь таких опытов при скорости ветра в пределах 1,7—7,2 м/сек. Целью остальных опытов было изучение горизонтального распространения спор. Уилсон и Бейкер вычислили стандартное отклонение для спор, осевших на каждом данном расстоянии от источника в каждом опыте, и из полученных ими значений σ мы можем опре-

Таблица 9

Значения параметров сеттоновского уравнения диффузии, определенные на основании опытов по распространению спор

	C_z (вертикаль- ная диф- фузия), $\frac{1}{\text{м}^2}$	C_y (горизон- тальная диффузия), $\frac{1}{\text{м}^2}$	m
По данным Степанова [448]			
Споры <i>Tilletia</i> (опыт № 1)	—	1,67	1,49
Споры <i>Tilletia</i> } (опыт № 2)	—	0,35	1,90
Споры <i>Bovista</i> }	—	0,89	1,65
По данным Уилсона и Бейкера [501]			
Споры <i>Lycoperidium</i>			
При скорости ветра 1,7 м/сек	0,20	0,66	1,70 1,51
2,7 »	0,11	4,26*	1,97 0,88*
3,2 »	0,22	0,30	1,75 1,64
4,6 »	0,12	0,40	1,86 1,74
Среднее из 7 экспериментов:	0,15	—	1,92 —
По данным Грегори, Лонгхерста и Шрирамулу (не опубликовано)			
Споры <i>Lycoperidium</i>			
При скорости ветра 0,4 м/сек	—	0,97	1,80
1,05 »	—	0,28	2,12
1,28 »	—	0,58	1,99
1,63 »	—	0,89	1,66
2,64 »	—	1,40	1,71
По данным Грегори (не опубликовано)			
Споры <i>Lycoperidium</i>	—	0,68	1,98
	—	0,26	1,94

* Аномалия.

делить соответствующие параметры уравнения Сеттона. В некоторых отдельных опытах значения m оказываются вне пределов 1,24—2,0, указанных Сеттоном. Однако среднее значение $m = 1,74$ хорошо согласуется с теорией Сеттона ($m = 1,75$) и с экспериментальными дан-

ными Степанова ($m = 1,76$). Полученные Уилсоном и Бейкером значения C_z хорошо согласуются с данными Сеттона, но значения C_y много больше сеттоновских, хотя и соответствуют данным Грегори, Лонгхерста и Шрирамалу (неопубликованные данные).

В табл. 9 приведены значения C и m , вычисленные по данным различных опытов. Очевидно, что для микробиологических исследований приходится выбирать большие значения C_y , вероятно, потому, что время, на протяжении которого проводится забор проб, в этих случаях больше, чем в опытах Сеттона. По этой причине в гл. XIII мы приняли $C_y = 0,8 \text{ м}^{\frac{1}{2}}$ и $C_z = 0,12 \text{ м}^{\frac{1}{2}}$. Однако нет достаточных оснований принять значение m равным 2,0 вместо 1,75.

СРАВНЕНИЕ ТЕОРИЙ ШМИДТА И СЕТТОНА

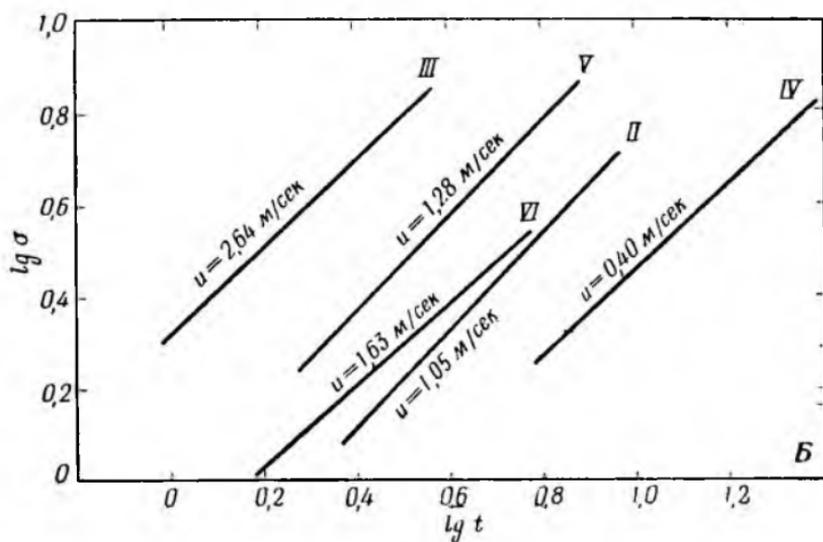
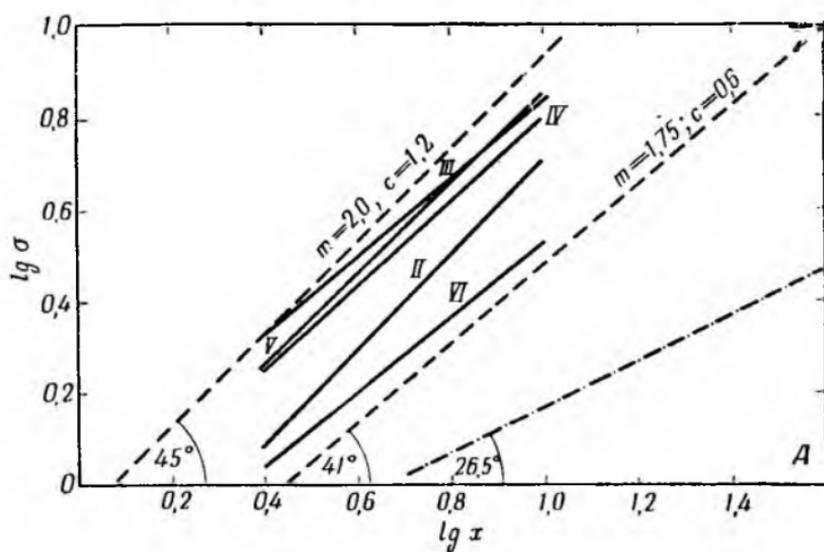
Согласно теории Шмидта $\sigma^2 = 2 At/\rho$, и поскольку $t = x/u$, то $\lg \sigma = -\frac{1}{2} \lg x + \frac{1}{2} \lg (2A/\rho u)$.

Если это соотношение верно для полевых опытов, то откладывая по оси абсцисс значения $\lg x$, а по оси ординат — найденные в эксперименте значения $\lg \sigma$, мы должны получить прямую с тангенсом угла наклона, равным $1/2$, что соответствует значению угла $26^\circ 34'$. Однако, согласно теории Сеттона, $\sigma^2 = \frac{1}{2} C^2 x^m$, отсюда

$$\lg \sigma = \frac{m}{2} \lg x + \frac{1}{2} \lg \left(\frac{1}{2} C^2 \right).$$

Если это справедливо, то график зависимости $\lg \sigma$ от $\lg x$, построенный аналогичным образом, должен представлять собой прямую, тангенс угла наклона которой равен $m/2$. Для полученных Сеттоном значений m (1,75—2,00) это соответствует величине угла в пределах от $40^\circ 36'$ до $45^\circ 00'$.

Полевые опыты Грегори, Лонгхерста и Шрирамалу со спорами *Lycopodium*, которые распылялись над низкой травой (неопубликованные данные), позволили провести прямое сравнение теорий Шмидта и Сеттона.



Фиг. 8. Проверка согласия теорий Сеттона и Шмидта с опытными данными.

Пунктиром показаны графики, вычерченные согласно теории Сеттона, штрих-пунктиром — график, вычерченный согласно теории Шмидта.

Концентрацию спорового облака определяли у поверхности земли одновременно в 24 точках на расстояниях до 10 м. Результаты опытов, представленные на фиг. 8,А, показывают, что углы наклона графиков варьируют от 40 до 46°. Это несовместимо с теорией Шмидта, которая требует, чтобы этот угол составлял 26°34'. Далее, если построить график зависимости $\lg \sigma$ от $\lg t$ (вычисленного исходя из расстояния и средней скорости ветра), то в соответствии с теорией Шмидта величина σ должна зависеть только от *времени*, но не от скорости ветра; однако это не так (см. фиг. 8,Б). По теории Сеттона, на данном расстоянии σ варьирует лишь в сравнительно узких пределах, зависящих от величины m . Результаты опытов Грегори, Лонгхерста и Шрирамулу совместимы с теорией Сеттона, согласно которой угол наклона графика составляет 40°36' при $m = 1,75$ и 45°00' при $m = 2,00$.

При биологических исследованиях нас обычно больше интересует зависимость диффузии от расстояния, а не от времени. Поскольку мы часто не располагаем достаточными данными о скорости ветра, изменяющейся во время рассеивания спор, теорию Шмидта применять трудно. По теории Шмидта варьирование величины σ определяется временем, а по теории Сеттона — расстоянием от источника спор. Теория Сеттона не только подтверждается экспериментальными данными, но она к тому же удобнее, так как не требует знания скорости ветра.

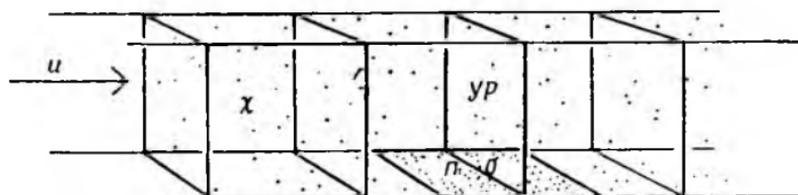
ПРОЦЕССЫ ОСАЖДЕНИЯ

В предыдущей главе мы рассматривали распространение находящихся в воздухе микроорганизмов путем диффузии. Прежде чем приступить к изучению процессов, в результате которых споры в природе осаждаются на различных предметах, необходимо ознакомиться с процессом осаждения в упрощенных, идеальных условиях.

Термин *осаждение* в том смысле, в каком мы его здесь применяем, охватывает все те процессы, в результате которых находящиеся в воздухе частицы переходят из взвешенного состояния на поверхность твердых тел или жидкостей. Один из таких процессов — это инерционное осаждение частиц или капель на препятствиях. Этот процесс хорошо изучен как теоретически, так и экспериментально (в аэродинамических трубах). Он имеет самое непосредственное отношение к проблеме осаждения спор в природных условиях, а также к вопросу забора проб, техника которого рассматривается в гл. VII и VIII.

На фиг. 9 показано соотношение между *концентрацией* (χ) спор в данном споровом облаке, *плотностью отложений* (ПО), т. е. количеством спор, осевших на поверхность, над которой проходит это споровое облако, и *удельным расходом* (УР), т. е. числом частиц, проходящих через единицу площади поверхности, расположенной перпендикулярно к направлению ветра. Концентрация спор в облаке (измеряемая числом спор в

единице объема воздуха) является самым важным показателем и представляет наибольший интерес для тех, кто занимается вопросами аллергии, поскольку, зная эту величину и объем вдыхаемого человеком воздуха, можно получить представление о количестве аллергена, проникшего в организм. Плотность отложений, характеризующая осаждение на ту или иную поверхность, интересуется по преимуществу фитопатологов, растениеводов



Фиг. 9. Схема, иллюстрирующая соотношение между скоростью ветра, концентрацией спор в воздухе, удельным расходом и плотностью отложений.

и специалистов по пыльцевому анализу. Понятием удельного расхода можно воспользоваться для перехода от концентрации к плотности отложений или наоборот. При данной концентрации частиц удельный расход увеличивается с увеличением скорости ветра, но будет ли при этом увеличиваться также и плотность отложений — это можно выяснить только путем эксперимента. Для непрерывного источника, действующего в течение определенного времени, удельный расход будет таким же, как и для нескольких мгновенных источников, выделивших такое же общее число частиц Q в условиях очень значительных колебаний концентрации.

Мы можем выразить эффективность улавливания частиц данной поверхностью (*коэффициент захвата*) в процентах как отношение

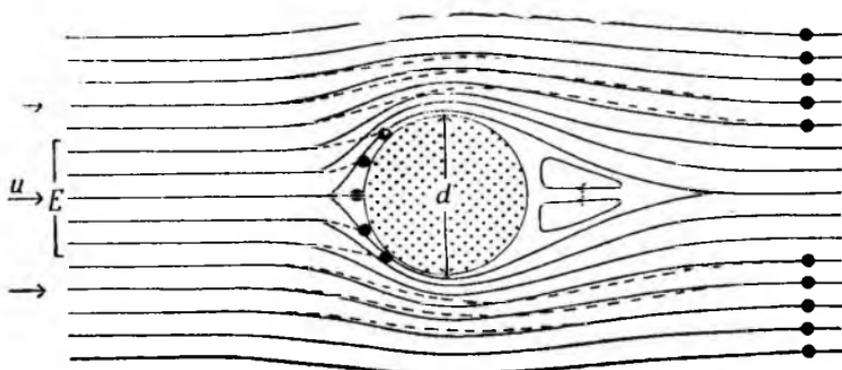
$$E = \frac{\text{Плотность отложений}}{\text{Удельный расход}} \cdot 100.$$

Это выражение определяет интенсивность осаждения спор из воздуха на данную поверхность в зоне 1 см над ней. Осаждение происходит различными путями, в

том числе за счет таких процессов, как инерционное осаждение и седиментация; седиментация в чистом виде наблюдается редко.

МЕХАНИЗМ ИНЕРЦИОННОГО ОСАЖДЕНИЯ

Если поместить плохо обтекаемое тело, например цилиндр, в воздушный поток, то набегающий воздушный поток будет обтекать препятствие. Допустим, что этот



Фиг. 10. Линии тока воздуха и траектории взвешенных частиц при обтекании аэрозолем цилиндрического препятствия (вертикальный цилиндр, видимый в плане).

E — линии тока, несущие споры на цилиндр, d — диаметр цилиндра. Стрелки слева показывают направление ветра, имеющего скорость u .

поток несет какие-либо частицы; в таком случае эти частицы, обладая определенной инерцией, при повороте потока отклонятся от его линий тока (фиг. 10). Если бы на препятствии осели все частицы, проходящие в невозмущенном потоке через занятый препятствием объем, то коэффициент захвата был бы равен 100%; однако практически этого, видимо, никогда не происходит. Расстояние, которое частица успеет пройти, прежде чем будет отклонена потоком воздуха, обтекающим цилиндр, зависит от количества движения частицы и от размеров объекта, возмущающего поток. Другое явление — *эффект зацепления* — имеет существенное значение, когда диаметр частицы соизмерим с диаметром цилиндра. При малых скоростях воздуха на осаждение частиц, более

мелких, чем споры, начинает ощутимо влиять броуновское движение.

Общие принципы инерционного осаждения были установлены Селлом [432] в связи с проблемами фильтрации пыли. Из аэродинамических соображений Селл заключил, что коэффициент захвата E (эффективность осаждения) является функцией безразмерной величины, которая может быть в удобной для нас форме определена как отношение

$$k = v_s u / \frac{1}{2} dg,$$

где v_s — скорость оседания частицы в неподвижном воздухе, u — скорость воздушного потока, d — диаметр цилиндра, ленты и т. п., g — ускорение силы тяжести.

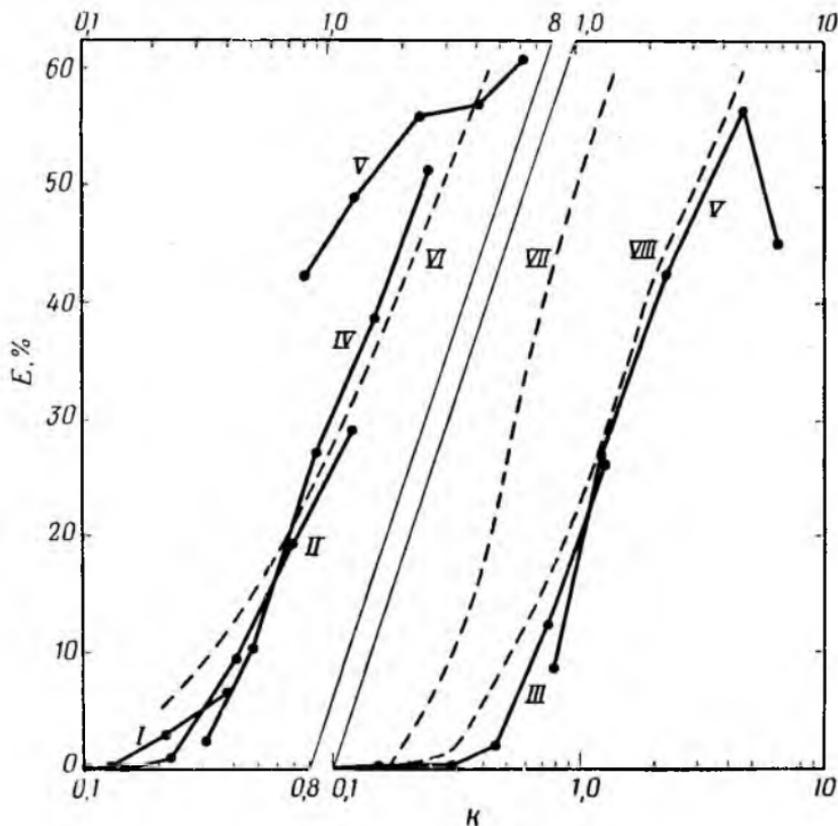
Селл определял зависимость между k и E , изучая в небольшой аэродинамической трубе траектории одинаковых капель китайской туши, взвешенных в воздухе и обтекавших вертикальный цилиндр (для визуализации траекторий применялся горизонтальный лист бумаги). К сожалению, условия проведения опытов Селла не вполне ясны.

Вопрос об эффективности инерционного осаждения на сферах, цилиндрах и полосах привлекал и теоретиков и экспериментаторов. Между выводами различных теоретиков, а также между теоретическими выводами и данными аэродинамических опытов имелись большие расхождения, однако в более поздних работах согласие между теорией и опытами было в основном достигнуто.

Вопросами осаждения на цилиндрах занимались Селл [432], Глауэрт [155], Ленгмюр и Блджетт [253], Джонстон и др. [236], Чен [66], Уонг и др. [510], Ла-Мер и Хохберг [250], Ландал и Герман [252]. Осаждение капель из облаков на вращающиеся цилиндры изучали теоретически и практически Бран и др. [42]. Дэвис и Питц [94] разработали теорию осаждения частиц на цилиндры, удовлетворительно согласующуюся с данными опытов Грегори [166], а также Ранца и Уонга [384]¹. Для

¹ Исследование инерционного осаждения успешно развито в трудах Левина (см. дополнительную литературу [7]) и других советских ученых. — *Прим. ред.*

других механизмов осаждения развернутая теория еще не создана, и мы должны довольствоваться экспериментальными данными (фиг. 11).



Фиг. 11. Наблюдавшееся соотношение между E и $k = v_s \cdot u / \frac{1}{2} d \cdot g$. Сплошные линии — экспериментальные данные Грегори и Стэдмена [178]; пунктирные линии — данные для сфер, полос и цилиндров, согласно теоретическим расчетам Ленгмюра и Блджетта [253].

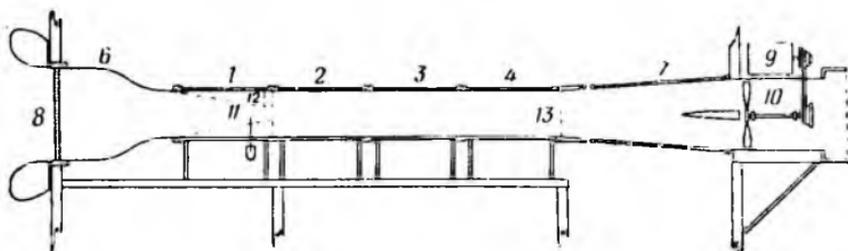
I — чашки Петри диаметром 9 см; II — диск диаметром 2,8 см; III — диск 2,5 см; IV — диск 1,3 см; V — диск 0,5 см; VI — сферы; VII — полосы; VIII — цилиндры.

Изучение инерционного осаждения с помощью аэродинамической трубы

Приведенные ниже результаты получены в опытах с небольшой низкоскоростной аэродинамической трубой, построенной на Ротамстедской опытной станции в

1949 г. [166, 178], и включают некоторые не опубликованные до сих пор данные.

Аэродинамическая труба представляет собой горизонтальный канал квадратного сечения (фиг. 12). Оба конца этого канала проходят через наружные стены небольшой постройки, в которой размещена лаборатория. Таким образом, помещение этой лаборатории как бы пронизано насквозь рабочим участком трубы, имеющим



Фиг. 12. Схема небольшой аэродинамической трубы, применявшейся в опытах по изучению осаждения спор на Ротамстедской опытной станции (вид сбоку).

1—4 — рабочие секции; 5 — аэродинамическая входная насадка; 6 — переход; 7 — раструб, переход от квадратного сечения к круглому; 8 — направляющая решетка; 9 — электродвигатель; 10 — воздушный винт; 11 — источник спор; 12 — съемная турбулизирующая насадка; 13 — место установки ловушки.

длину 2,4 м. В трубу поступает наружный воздух, который проходит через нее только один раз — без рециркуляции. Для создания потока воздуха на выходе из трубы установлен всасывающий вентилятор с четырьмя деревянными лопастями, потребляющий 0,56 л. с. при 2850 об/мин. В расширяющейся части трубы квадратное рабочее сечение с длиной стороны 29 см переходит у вентилятора в круглое, с диаметром 46 см. Входной раструб, имеющий квадратное сечение 51×51 см и колоколообразный профиль, снабжен направляющей бумажной решеткой, гасящей турбулентность и выравнивающей профиль скоростей. Если же требуется турбулизовать поток, то в переднюю часть рабочего участка трубы вставляется специальная насадка (показанная пунктиром на фиг. 12). Споры, подлежащие исследованию, каким-либо способом вводятся в трубу обычно в одной из точек ее продольной оси возле указанной выше

насадки. Приспособления для улавливания спор, отдельные растения и т. п. вставляются в трубу дальше по ходу потока через съемные панели в стенках рабочего участка трубы. Изменение скорости потока от 0,5 до 10 м/сек осуществляется путем смены шкивов ременной передачи между электродвигателем (имеющим постоянную скорость вращения) и вентилятором, а также путем введения в трубу жалюзийного устройства, увеличивающего ее сопротивление. Малые скорости потока лучше обеспечивать именно увеличением сопротивления, а не уменьшением числа оборотов вентилятора, так как если сопротивление трубы велико, то движение воздуха в ней меньше подвержено нарушениям под действием наружного ветра.

В большинстве случаев при изучении процессов распространения или осаждения спор требуется определять среднюю концентрацию спор в воздухе. Для подсчета среднего числа частиц в 1 м³ воздуха применяют каскадный импактор ([295], см. также гл. VIII), действующий изокинетически (т. е. с входным отверстием, направленным навстречу потоку, и с таким расходом воздуха, при котором скорость во входном отверстии фильтра равна скорости исследуемого потока). Определив с помощью этого импактора концентрацию частиц и зная скорость потока, мы можем вычислить удельный расход, равный произведению концентрации спор на скорость воздушного потока и на время. Коэффициент захвата какой-либо поверхности, помещенной на пути спорового аэрозоля в аэродинамической трубе, может быть определен как отношение удельного количества осевших частиц (число частиц на 1 см² улавливающей поверхности) к удельному расходу частиц.

При введении в трубу (в одной из точек ее продольной оси) 1 млн. спор *Lycopodium*¹ внутри трубы созда-

¹ Споры *Lycopodium clavatum* удобны для экспериментальной работы. Их обычно нетрудно приобрести. В потоке воздуха они легко отделяются одна от другой. Они не обладают точной сферической формой, но в общем могут быть удовлетворительно охарактеризованы следующими данными; средний диаметр около 32 мк, плотность 1,175, вычисленная скорость оседания 1,76—2,14 см/сек, число спор на 1 г ~ 9,40 · 10⁷.

валось коническое споровое облако. В точке, находившейся также на продольной оси трубы, но на 1,4 м дальше по направлению потока, удельный расход спор составлял 4500 на 1 см² при турбулентном режиме и скорости потока 5,75—9,7 м/сек. В условиях ламинарного режима конус был заметно тоньше и удельный расход частиц приблизительно вдвое больше. Однако при скорости 1,1 м/сек и ламинарном потоке удельный расход частиц резко уменьшался, так как аэрозоль смещался вниз под действием силы тяжести. В целом величина коэффициента захвата мало зависела от того, каким был поток — турбулентным или ламинарным.

Осаждение на цилиндрах

Коэффициент захвата вертикального клейкого цилиндра увеличивается:

- 1) при увеличении скорости потока;
- 2) при увеличении массы частицы (т. е. ее размеров или плотности);
- 3) при уменьшении диаметра цилиндра (следует, однако, иметь в виду, что крупные частицы, например споры *Lycorodium*, могут сдуваться с тонких цилиндров при высокой скорости потока; с мелкими частицами, например со спорами *Ustilago perennans*, этого не происходит).

Как будет показано ниже, аналогичные зависимости существуют и для осаждения на поверхности тел другой формы, например на сфере, диске, полосе (ленте) и — в полевых условиях — на листьях, стеблях и рыльцах. Величина E зависит также от формы препятствия. В порядке уменьшения коэффициента захвата тела различной формы, по-видимому, располагаются так: сфера, диск, цилиндр, полоса (при прочих равных условиях, в том числе при равенстве радиуса или полуширины).

Результаты опытов с аэродинамической трубой подтверждают вывод Дэвиса и Питца [94] о том, что при соответствующих условиях коэффициент захвата может оказаться равным нулю; например, ни при каких условиях опытов не наблюдалось осаждения очень мелких

спор дождевика *Lycoperdon (Calvatia) giganteum*. В опытах с несколько более крупными спорами головного гриба *Ustilago perennans* получали, однако, существенную величину коэффициента захвата. Возможно, это объясняется тем, что в воздухе эти споры часто склеиваются в комки; последние, естественно, ведут себя как частицы более тяжелые, чем те, из которых они составлены.

Осаждение не происходит равномерно по всей поверхности цилиндра — больше всего спор оседает на той его части, которая обращена прямо навстречу потоку; это так называемая *застойная зона*. В обе стороны от нее плотность осаждения снижается и доходит до нуля в тех местах, где поток направлен по касательной к поверхности цилиндра. На обратной стороне цилиндра осаждения, как правило, не происходит, но в опытах со спорами *Lycopodium* (диаметр 32 мк) наблюдалось отложение спор (в виде узкой полоски) на обратной стороне цилиндра диаметром менее 0,1 см при скорости потока 1 м/сек и менее. Осаждение на стороне, противоположной набегающему потоку, в большинстве опытов бывает незначительным или равным нулю.

Фронтальная поверхность цилиндра, на которой происходит осаждение, занимает менее 180° как при ламинарном, так и при турбулентном потоке. При прочих равных условиях этот угол увеличивается при увеличении скорости потока и при уменьшении диаметра цилиндра, причем параллельно с увеличением угла осаждения повышается и коэффициент захвата. С увеличением диаметра цилиндра и с уменьшением скорости потока снижается коэффициент захвата и одновременно зона осаждения становится более узкой, а отложения — менее плотными.

Уменьшение коэффициента захвата с увеличением размеров цилиндра впервые было отмечено при полевых опытах. На единицу длины цилиндра диаметром 12 см было собрано столько же спор, как и на цилиндре диаметром 1 см, а на единицу площади поверхности — значительно меньше [166].

Осаждение на вращающийся цилиндр с клейкой поверхностью

При вращении цилиндра с окружной скоростью, сравнимой со скоростью набегающего потока, следует ожидать уменьшения толщины пограничного слоя на поверхности цилиндра, возникновения общеизвестного эффекта Магнуса и частичного увлечения воздуха вращающимся цилиндром. Однако до постановки соответствующих опытов было неясно, как все эти явления могут повлиять на коэффициент захвата.

Опыты были проведены в описанной выше аэродинамической трубе Ротамстедской опытной станции, куда для создания турбулентного потока была вставлена насадка квадратного сечения (сторона 15,5 см). Споры *Lyso-podium* (диаметр 32 мк) вдувались в точку, лежащей на оси трубы на расстоянии 18 см за насадкой; после рассеивания на расстояние в 63 см аэрозольное облачко достигало улавливающей секции, где поблизости друг от друга были установлены вращающийся и неподвижный цилиндры, диаметром 0,5 см каждый. Вращающийся цилиндр, который располагался вертикально, пересекая продольную ось трубы, представлял собой стальной пруток, установленный в шарикоподшипнике, закрепленном вровень с нижней стенкой трубы. Верхний конец цилиндра был связан посредством муфты из прочной резиновой трубки с валом электромотора «Универсал» (225 вт), установленного на верхней стенке трубы. Неподвижный цилиндр был установлен на 2 см впереди вращающегося цилиндра и на расстоянии 2 см от продольной оси трубы. Оба цилиндра были покрыты клейким слоем целлюлозной пленки; эту пленку после определенной экспозиции удаляли и осевшие на ней частицы подсчитывали под микроскопом. Скорость вращения цилиндра регулировали трансформатором типа «Вариак» и измеряли при помощи стробоскопа. Диапазон скоростей, который мог быть использован в опыте, ограничивался жесткостью стального стержня (при скорости вращения более 7000 об/мин стержень начинал изгибаться).

При скорости потока 1,1 м/сек коэффициент захвата вращающегося цилиндра оставался приблизительно постоянным вплоть до достижения окружной скорости вращения, примерно равной скорости потока. При большей скорости вращения коэффициент захвата резко уменьшался и достигал нуля при окружной скорости вращения, превышающей скорость потока менее чем в 2 раза.

При меньшей скорости потока — 0,68 м/сек — коэффициент захвата цилиндра, имевшего окружную скорость, равную 0,4 от скорости потока, составлял 53% от коэффициента захвата неподвижного цилиндра, а при окружной скорости, равной 0,82 от скорости потока, коэффициент захвата вращающегося цилиндра составлял лишь 24% от коэффициента захвата неподвижного цилиндра. Эти результаты показывают, что действие центробежных сил может уменьшить коэффициент захвата до нуля. Представляет интерес исследование данного явления в широком диапазоне диаметров цилиндра и скоростей потока (работы Брана и других относятся к значительно более высоким скоростям).

ИНЕРЦИОННОЕ ОСАЖДЕНИЕ НА ПЛОСКИХ ПОВЕРХНОСТЯХ, РАСПОЛОЖЕННЫХ ПОД РАЗЛИЧНЫМИ УГЛАМИ К ВОЗДУШНОМУ ПОТОКУ

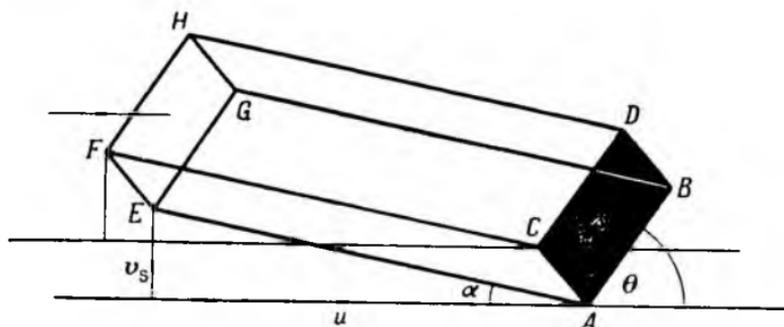
Осаждение спор на узких горизонтальных и вертикальных полосках представляет интерес в связи с тем, что методика улавливания пыльцы или спор на предметные стекла (с последующим их микроскопированием) широко применяется в различного рода исследованиях.

Согласно теории гравитационного осаждения поток воздуха, проходящего над какой-либо поверхностью, содержит большое количество беспорядочно распределенных частиц. Эти частицы оседают со скоростью v_s см/сек в горизонтальном воздушном потоке, движущемся со скоростью u см/сек. Если в потоке находится плоская поверхность площадью 1 см^2 , расположенная под углом θ к горизонту, как это изображено на фиг. 13, то все частицы, находящиеся в данный момент

внутри прямоугольной призмы $ABCDEFGH$, через время t сек окажутся на плоскости $ABCD$. Объем этой призмы равен

$$V = t(u \sin \theta + v_s \cos \theta) \text{ см}^3.$$

Если $\theta = 90^\circ$, то $v_s \cos \theta = 0$; следовательно, число частиц, траектории которых пересекаются с вертикальной плоскостью, не зависит от скорости оседания частиц, а только от скорости воздушного потока. Практически число осевших частиц будет меньше, так как воздушный поток отклоняется от плоскости; однако при этом коэффициент захвата опять-таки зависит от u [116, 253].



Фиг. 13. Схема, иллюстрирующая гравитационную теорию оседания частиц.

$ABCDEFGH$ — прямоугольная призма, содержащая те частицы, траектории которых пересекают улавливающую поверхность; θ — угол атаки. $\operatorname{tg} \alpha = v_s / u$.

Если $\theta = 0$, то $u \sin \theta = 0$, и оседание под действием силы тяжести будет зависеть от скорости оседания, v_s ; следовательно, при оседании на горизонтальную поверхность объем воздуха, освобожденного от взвешенных частиц, не зависит от скорости воздушного потока, а зависит только от скорости оседания частиц. При однородной концентрации спор в облаке большинство траекторий частиц проходит через плоскость, наклоненную под углом θ , причем $\operatorname{tg} \theta = u / v_s$ ($\theta = 45^\circ$ при $v_s = u$).

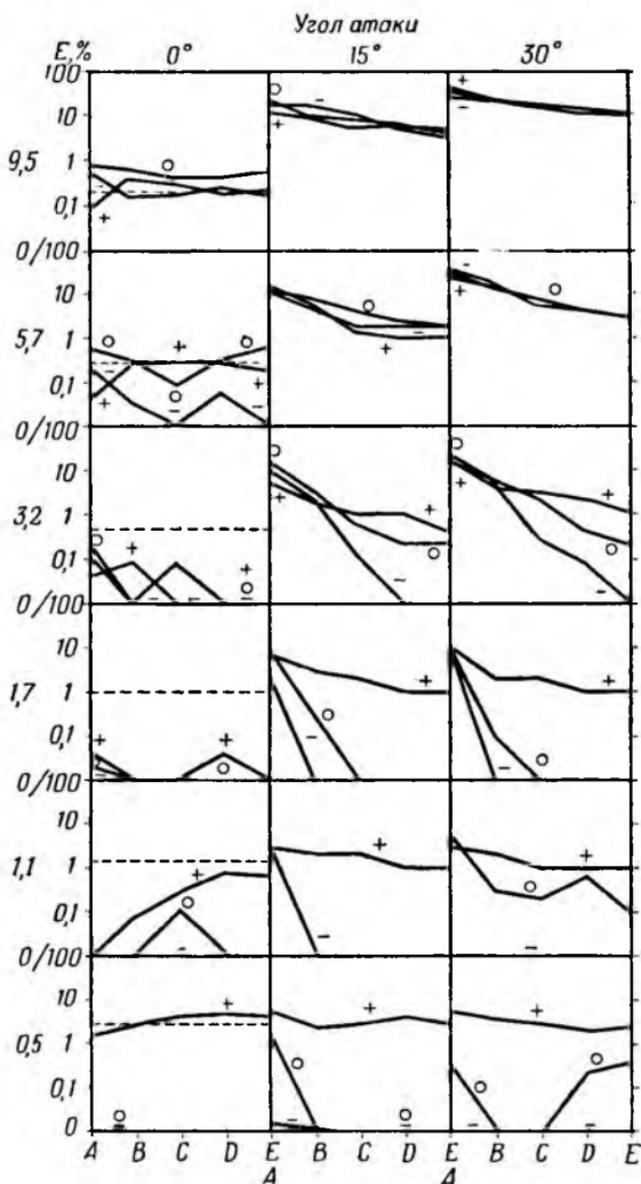
Если средняя по времени плотность спорового облака (т. е. среднее число спор в 1 м^3) равна χ , то удельный расход спор равен χv_s ; отсюда следует (если при-

нять, что осаждение происходит под действием силы тяжести), что ожидаемый удельный расход спор равен $100 \cdot \frac{v_s}{u}$. Сравнение опытных данных с ожидаемыми величинами позволяет проверить правильность данной теории.

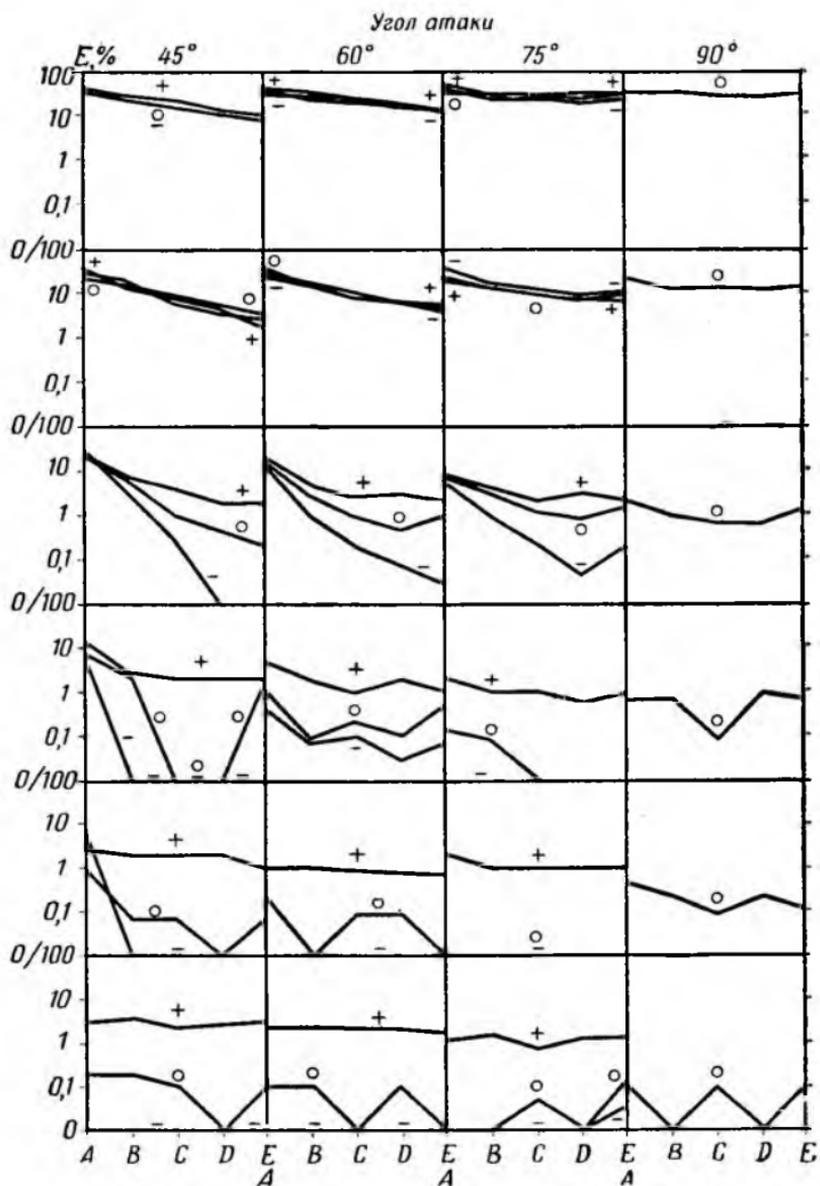
Наши опыты в аэродинамической трубе показали, что осаждение на горизонтальную плоскую поверхность — довольно сложный процесс, зависящий от нескольких факторов, а не только от равнодействующей скорости оседания и скорости воздушного потока. Наиболее подробно было изучено оседание на поверхность предметного стекла размерами $76 \times 25 \times 1,3$ мм, так как такие стекла широко применяются для учета спор путем их улавливания. Опыты с другими плоскими ловушками более подробно описаны Грегори и Стэдменом [178].

Стекло устанавливали таким образом, чтобы его длинная сторона была перпендикулярна к воздушному потоку, и закрепляли зажимами с обоих концов, чтобы уменьшить вызываемое им возмущение. Угол атаки в ходе опытов имел следующие значения: 0° — параллельно потоку; 45° — передняя кромка ниже задней; 90° — перпендикулярно к потоку. Здесь есть, таким образом, расхождение с авиационным термином *угол атаки*, где «угол 45° » означает, что передний край выше заднего.

Влияние силы тяжести изучалось в двух сериях опытов. В первой серии длинное ребро стекла располагалось вертикально (параллельно оси z), а его поверхность — под различными углами к плоскости xy ; в этом варианте сила тяжести не должна была оказывать влияния на осаждение. Во второй серии опытов длинное ребро стекла располагалось горизонтально (параллельно оси y), а его поверхность — под тем или иным углом к плоскости xy ; в этом варианте влияние силы тяжести должно было быть положительным при углах от 0 до 90° , нулевым при 90° и отрицательным при углах от 90 до 180° (условия действия силы тяжести при этом обозначаются соответственно как g_+ , g_0 и g_-). При угле более 180° к потоку была обращена задняя сторона пластинки.



Фиг. 14. Коэффициент захвата (E) для спор *Lycopodium*, осаждающихся на различных зонах предметного стекла при установке стекол под разными углами к воздушному потоку от 0 до 90° (данные опытов в аэродинамической трубе) [178]. А — Е — последовательно расположенные зоны шириной $0,5$ см. от



Фиг. 14. (Продолжение)

переднего (А) до заднего (Е) краев стекла; знак + указывает, что сила тяжести должна увеличивать осаждение спор, знак —, что она должна его уменьшать, а 0 обозначает, что действие силы тяжести равно нулю. Числа слева показывают скорость ветра (*v* м/сек).

Предварительные опыты показали, что интенсивность осаждения в различных точках стекла варьирует. Поэтому поверхность предметного стекла была разделена на зоны по 0,5 см, обозначенные соответственно А, В, С, D и E в направлении от переднего края к заднему (фиг. 14).

Результаты основной серии опытов представлены на фиг. 14. Пунктирной линией на этом графике обозначены результаты, ожидаемые в том случае, когда осаждение происходит под действием одной только силы тяжести при угле атаки 0° и скорости оседания спор (*Lyso podium*) 1,76 см/сек. Полученные экспериментально значения $E < 0,1\%$ недостоверны, однако они приведены, чтобы показать общую тенденцию.

Кривые, представленные на фиг. 14, по-видимому, отражают взаимодействие нескольких механизмов осаждения: седиментации, инерционного механизма, действия турбулентных пульсаций и краевых эффектов. В определенных условиях может преобладать влияние какого-либо одного из этих факторов, однако в большинстве случаев осаждение следует рассматривать как результат взаимодействия нескольких процессов, протекающих одновременно.

Осаждение на горизонтальную пластинку

Седиментация, т. е. осаждение под действием одной только силы тяжести на верхнюю сторону горизонтальной пластинки, наблюдалась при наименьшей из всех испытанных скоростей воздушного потока (условия опыта: 0°; 0,5 м/сек; g_+). В этом случае интенсивность осаждения частиц на данную поверхность в общем соответствовала величине, предсказанной теорией гравитационного осаждения:

$$E = (v_s/u) \cdot 100 = (1,76/50) \cdot 100 = 3,5\%.$$

Однако даже при столь малой скорости воздуха торец пластинки (толщиной 1,3 мм) вызывал заметный краевой эффект, проявляющийся в уменьшении осаждения непосредственно возле передней кромки пластинки. То, что осаждение происходило исключительно под действием силы тяжести, подтверждается отсутствием

осадка на нижней стороне горизонтальной пластинки и на обеих сторонах вертикальной пластинки, поставленной параллельно воздушному потоку (0° ; $0,5$ м/сек; g_- и g_0).

При тех скоростях воздушного потока, с которыми мы обычно имеем дело в природе, а именно $1,0$ — $2,0$ м/сек, в аэродинамической трубе наблюдалось неожиданное явление: в условиях положительного действия силы тяжести торец пластинки вызывал завихрение, отклоняющее значительную часть приближающихся к нему спор; при скорости $1,1$ м/сек, часть поверхности за передним краем пластинки была почти свободна от спор и только в последней зоне плотность отложений составляла около 50% от ожидаемой теоретически. При $1,7$ м/сек плотность отложений на всей площади пластинки была почти равна нулю. При нулевом или отрицательном действии силы тяжести плотность отложений также была почти равна нулю.

Турбулентное осаждение. Когда скорость воздушного потока увеличили еще больше, осаждение на горизонтальной пластинке возобновилось, однако это нельзя было объяснить седиментацией, потому что при скорости $9,5$ м/сек осаждение на нижней (g_-) и на верхней (g_+) сторонах горизонтальной пластинки и на обеих сторонах вертикальной пластинки, установленной параллельно ветру (g_0), было почти одинаковым. При этой скорости потока имело место почти исключительно турбулентное осаждение. Как будет показано ниже, есть некоторые основания считать, что осаждение было связано с завихрениями, образованными плохо обтекаемым краем самой пластинки.

При угле наклона, равном 0° (горизонтальная пластинка), и более высокой скорости потока осаждение было, по-видимому, обусловлено турбулентностью, но на процесс каким-то не вполне понятным образом влияла и сила тяжести. При нулевом действии силы тяжести (g_0) и скорости потока $5,7$ — $9,5$ м/сек, осаждение у переднего и заднего краев пластинки происходило интенсивнее, чем в ее середине. При отрицательном действии силы тяжести (g_-) и скорости $9,5$ м/сек у переднего края пластинки наблюдалась аномалия:

плотность отложений была в 8—10 раз больше, чем при положительном действии силы тяжести. И наконец, при отрицательном действии силы тяжести и скорости 5,7—3,2 м/сек отложения за передним краем пластинки были совсем незначительными.

Осаждение спор *Lycoperidium* на наклонные плоские поверхности

Осаждение на горизонтальное предметное стекло лучше рассматривать как частный случай осаждения на наклонную пластинку, а именно тот случай, когда угол наклона равен 0° . В турбулентном потоке аэродинамической трубы были испытаны различные углы наклона от 0 до 180° , в том числе и 90° (вертикальная пластинка). Результаты этих опытов приведены на фиг. 14.

Инерционное осаждение. Когда угол наклона пластинки равен 0° , инерционное осаждение происходить не может, однако оно должно сказываться при всех других углах наклона, когда поверхность отклоняет набегающий воздушный поток. В случае вертикальной пластинки (90°) действие силы тяжести должно отсутствовать, а при низкой скорости ветра (0,5—1,1 м/сек) нельзя ожидать, чтобы пластинка вызывала турбулизацию потока. При этих условиях должно преобладать инерционное осаждение. В опытах, результаты которых представлены на фиг. 14, по мере увеличения скорости воздушного потока (90° ; 1,7—9,5 м/сек) плотность отложений на всей площади поверхности пластинки увеличивалась и отложения становились более равномерными; однако даже при наивысшей испытанной скорости потока отложения у края пластинки были плотнее, чем в середине. В этом отношении осаждение на пластинке отличалось от осаждения на цилиндре, где отложения в средней зоне были всегда плотнее, чем в боковых.

Краевой эффект. Выше мы уже говорили о том, что тупой торец пластинки уменьшает осаждение около ее переднего края. Можно было предположить, что непосредственно за вихревой зоной позади передней кромки

начинается область усиленного осаждения. На фиг. 14 видно, что при угле наклона 0° эта область усиленного осаждения уносится за задний край пластинки, но при углах наклона 15 и 30° она оказывается на пластинке. В результате при углах наклона от 15 до 60° и скорости воздушного потока $1,7$ — $9,5$ м/сек осаждение на переднем крае пластинки значительно превышает ожидаемую величину.

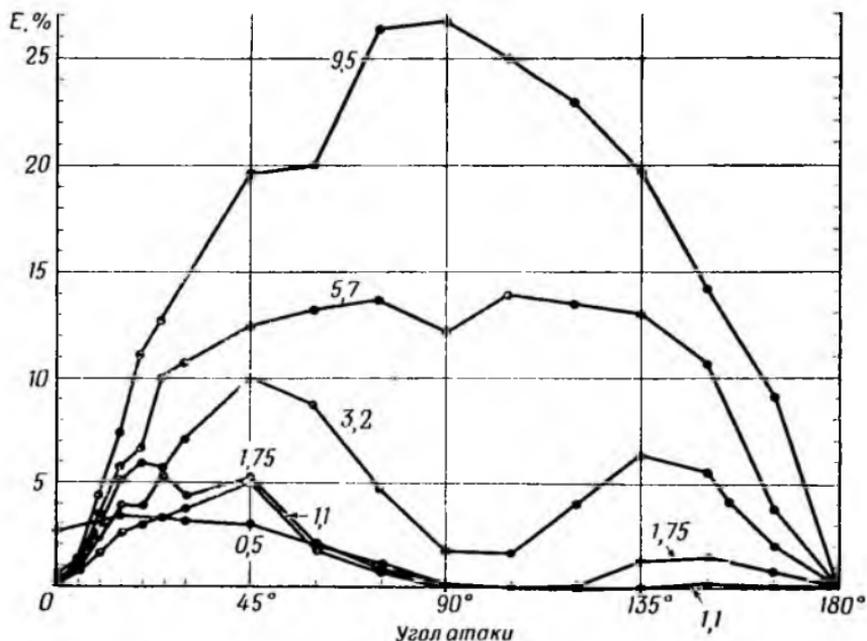
Комплексное действие. В большинстве зон пластинки, при разных углах ее наклона и различной скорости воздушного потока, осаждение являлось результатом совместного действия двух (или более) процессов; относительное влияние каждого из этих процессов можно приблизительно определить из эмпирических данных, приведенных на фиг. 14.

Средняя плотность отложений спор *Lycopodium* на наклонных предметных стеклах

В предыдущих разделах, оценивая эффективность таких споровых ловушек, как различным образом расположенные предметные стекла, мы рассматривали механизмы, за счет которых происходит осаждение на различных зонах этих стекол. На практике, когда мы учитываем осаждение на предметных стеклах (или чашках Петри), нам, как правило, требуется определить некоторую среднюю величину эффективности осаждения для всей исследуемой области. Средние значения коэффициента захвата для предметных стекол, установленных под различным углом к плоскости xy , так что их длинная сторона параллельна оси y (т. е. при условиях g_+ или g_-), приведены на фиг. 15. Они вычислены из тех же данных, которые были использованы при построении графиков предыдущей фигуры. Каждая точка графика, изображенного на фиг. 15, представляет собой среднюю величину для нескольких опытов (от одного до восьми).

Эти данные были получены при сильно турбулированном потоке. Частичное выравнивание потока (путем удаления из трубы завихряющей насадки) мало сказывалось на величине коэффициента захвата, за исклю-

чением случаев с углом наклона в пределах $0-10^\circ$ при скорости потока ниже 5 м/сек ; при этих условиях коэффициент захвата после выравнивания потока уменьшался (наименьшим он оказался при угле наклона, равном 0°).



Фиг. 15. Средний коэффициент захвата (E) для спор *Lycoperidium* при осаждении на предметные стекла (все зоны), установленные под углом от 0 до 180° [178].

Числа на кривых показывают скорость ветра (в м/сек).

Коэффициент захвата для обратной стороны предметного стекла, как правило, был ниже 1% .

Уменьшение ширины пластинки до $0,5 \text{ см}$ (вместо обычных $2,5 \text{ см}$) увеличило осаждение преимущественно при самых малых скоростях ветра. Такие ловушки оказались наиболее эффективными при скорости потока $5,5 \text{ м/сек}$ и угле наклона 90° (вертикальное расположение). При $9,5 \text{ м/сек}$ и 90° коэффициент захвата узких ловушек снижался и оказывался близким к аномально низкому коэффициенту для цилиндров с очень малым диаметром при высокой скорости потока [166].

Осаждение других спор на наклонные плоские поверхности

Наиболее подробно изучалось поведение спор *Lycoperidium*, так как они удобны в работе и имеют сравнительно большие размеры. Менее детальные исследования были проведены с относительно мелкими спорами

Таблица 10

Коэффициент захвата (при разной скорости воздушного потока) для пластинок, установленных в наклонном положении, в турбулентном потоке аэродинамической трубы (Грегори и Стэдмен, неопубликованные данные)

Угол наклона пластинки	E, %					
	9,5 м/сек	5,5 м/сек	3,2 м/сек	1,7 м/сек	1,1 м/сек	0,5 м/сек
Споры <i>Lycoperdon (Calvatia) giganteum</i> (≈ 4 мк)						
0°	0,07	1,1	0,6	1,2	5,6	3,3
90°	0	0	0	0	0	0
180°	0,04	1,1	1,7	1,1	6,1	2,2
Споры <i>Ustilago perennans</i> ($\approx 6-8$ мк)						
0°	0,2	0,2	0,2	0,1	0,02	0,09
45°	0,3	0,4	0,3	0,04	0,1	0,1
90°	0,3	0,2	0,6	0,2	0,01	0,03
135°	0,4	0,2	0,4	0,09	0,04	0,04
180°	0,2	0,2	0,2	0,02	0,02	0
Конидии <i>Erysiphe graminis</i> ($\approx 25 \times 12$ мк)						
0°	0,25	0,13	0	0	0,05	0,92
45°	7,7	3,70	1,48	0,93	0,86	1,39
90°	2,70	0,77	0,06	0	0,07	0
135°	4,10	1,83	0,18	0	0	0
180°	0,72	0,19	0	0	0	0
225°	0,28	0,78	0,31	0,22	0,25	1,16
270°	0,39	0,14	0,12	0	0	0
315°	0	0	0	0	0,07	0
360°	0,72	0,19	0	0	0	0

Lycoperdon (Calvatia) giganteum, а также с конидиями *Erysiphe graminis* и спорами *Ustilago perennans* (табл. 10).

В общем можно утверждать, что для предметных стекол, установленных под углом 90° к направлению воздушного потока, коэффициент захвата невелик, за исключением тех случаев, когда мы имеем дело с пылью злаков или уредоспорами ржавчинных грибов при скорости потока 9 м/сек. В этих случаях коэффициент захвата может достигать 25% .

Влияние толщины предметного стекла

Осаждение на горизонтальную или наклонную пластинку, безусловно, представляет собой сложный процесс, на который может влиять вихреобразование у края пластинки. Для определения этого влияния были проведены опыты с предметными стеклами различной толщины и с толстыми пластинками шириной 10 см, снабженными двойной фаской по краям.

Краевой эффект наблюдался на пластинках толщиной $6,4$ мм, причем при средних скоростях ветра краевая аэродинамическая «тень» была выражена уже довольно отчетливо. При $1,1$ м/сек почти вся поверхность пластинки оказывалась в аэродинамической «тени» переднего края, а при $3,2$ и $5,5$ м/сек осаждения на пластинку вообще практически не происходило. Однако при $9,5$ м/сек отмечалось некоторое турбулентное осаждение на обеих сторонах пластинки (и верхней и нижней) как при турбулентном, так и при ламинарном характере потока в аэродинамической трубе.

Когда передний край пластинки толщиной $6,4$ мм заостряли путем снятия двух фасок под углом 45° со стороны, обращенной к набегающему потоку (как это было в опытах Ландала и Германа [251]), картина оказывалась совершенно иной. При скорости воздушного потока $0,5$ м/сек происходило весьма равномерное осаждение на всей верхней стороне пластинки, однако при $1,1$ м/сек возникала чистая полоса вдоль ее переднего края. По мере увеличения скорости потока эта краевая «тень» расширялась, так что при $5,7$ м/сек

осаждение оказывалось совсем ничтожным. При еще более высоких скоростях турбулентного осаждения обнаружено не было, и при 9,5 м/сек концентрация спор, измеренная при помощи толстой снабженной фаской пластинки, оказывалась заниженной примерно в 200 раз.

На тонких горизонтальных пластинках, наоборот, величина коэффициента захвата была много ближе к ожидаемой согласно теории седиментации. Однако краевая «тень» и турбулентное осаждение наблюдались даже при толщине края 0,016 см (покровное стекло). На обоюдоостром лезвии безопасной бритвы осаждение происходило равномерно на всей верхней стороне, и только при скорости воздушного потока 9,5 м/сек оно в 3 раза превышало расчетное.

Ориентация спор

Было отмечено, что споры *Lycoperidium*, осевшие на какую-либо поверхность, в различных зонах отложения имеют разную ориентацию. Грегори [166] утверждал, что в застойной зоне на передней половине вертикального цилиндра споры располагаются закругленным концом наружу и что споры, взвешенные в воздухе, оседают под действием силы тяжести в таком же положении. Дальнейшие исследования показали, что это утверждение было ошибочным и что в застойной зоне споры ложатся так, что их закругленный конец оказывается обращенным к клейкой поверхности цилиндра. Очевидно, споры при осаждении находятся в том же положении, что и при движении в воздухе. Таким образом, для спор *Lycoperidium* характерна ориентация заостренным концом («верхушкой») навстречу ветру.

Микроскопическое исследование осажденных спор показало, как этого и следовало ожидать, что при горизонтальном положении пластинки застойная зона располагалась перед ее краем, а при вертикальном — в средней части пластинки. При промежуточных значениях угла наклона застойная зона перемещалась (наиболее заметно при углах, близких к 90°): при 115° она

совпадала с зоной *B*, а при более высоких скоростях и угле наклона 120° достигала зоны *A*. При малых скоростях ориентация была менее определенной.

Осаждение на чашку Петри диаметром 9 см

При аэробιологических исследованиях широко пользуются чашками Петри в качестве ловушек для спор грибов. Это побудило Грегори и Стэдмена [178] поставить опыты по определению эффективности улавливания спор такими ловушками. Чашку Петри с 15 см^3 2-процентного водного раствора агара устанавливали в горизонтальном положении (опыты показали, что осаждение и удержание спор на этой среде происходит так же, как и на желатин-глицерине), а затем определяли средний коэффициент захвата на 1 см^2 поверхности агара. При всех испытанных значениях скорости воздушного потока за ободком чашки, обращенным в сторону набегающего потока, а также перед задним ободком чашки обнаруживалась узкая полоса отложений. При $0,5 \text{ м/сек}$ коэффициент захвата был невелик, но при $1,1$ и $1,7 \text{ м/сек}$ он значительно увеличивался, явно за счет возрастания доли переднего и заднего краевых осадков в общем количестве отложений. Увеличение скорости до $3,2 \text{ м/сек}$ и выше снова существенно снижало коэффициент захвата по сравнению с ожидаемыми значениями, очевидно потому, что в этом случае ободок чашки высотой в 1 см экранировал почти всю поверхность агара (аэродинамическая «тень»). При $9,5 \text{ м/сек}$ коэффициент захвата несколько увеличивался.

Эти эффекты, создаваемые ободком чашки Петри, были почти устранены, когда чашку поместили на дно металлического цилиндра высотой 13 см и диаметром $11,5 \text{ см}$, установленного так, что его верхний (открытый) конец приходился вровень с некой горизонтальной плоскостью (квадратным куском картона) на уровне оси аэродинамической трубы.

Чашки Петри испытывались также и в вертикальном положении. При скорости воздушного потока $9,4$ и $5,5 \text{ м/сек}$ осаждение в центральной зоне радиусом

2,5 см было в 4 раза больше, чем в кольцевой зоне шириной 1 см вдоль ободка чашки. При скорости 3,2 м/сек и ниже соотношение изменялось на обратное, причем непосредственно около ободка чашки количество спор было приблизительно на 75% больше, чем на остальной части дна чашки.

УДЕРЖИВАНИЕ ОТЛОЖЕНИЙ НА ПОВЕРХНОСТИ И СДУВАНИЕ С ЧИСТЫХ ПОВЕРХНОСТЕЙ

Как показали опыты, ни при одной из испытанных скоростей воздушного потока осевшие споры *Lycoridium* не сдувались со стекол, покрытых клейким слоем желатин-глицерина.

С поверхности стекла, не покрытого никаким клейким составом, споры частично сдувались (в большей или меньшей степени — это зависело от скорости воздушного потока и от угла наклона пластинки). Чтобы исследовать это явление, чистые предметные стекла помещали в споровое облако, движущееся со скоростью 0,5 м/сек, а затем переносили (на 1 мин) в воздушный поток с более высокой скоростью. Исследования велись при углах наклона, равных 0, 45 и 90°. Количество оставшегося на стекле осадка (в % от первоначального) определяли путем непосредственного подсчета. Если стекло устанавливали горизонтально, то при najwyżшей скорости воздушного потока (9,5 м/сек) даже незначительное количество жира на его поверхности заметно увеличивало количество остающегося на стекле осадка; поэтому с недостаточно тщательно промытыми стеклами результаты оказывались разноречивыми.

При вертикальной установке пластинок (90°) зависимость между количеством сдуваемых спор и скоростью ветра была почти линейной; при 1,1 м/сек на пластинке оставалось 98% спор, а при 9,5 м/сек — 60%. Меньше всего спор сдувалось с пластинок, установленных под углом 45°; при скоростях ветра от 0 до 5,5 м/сек сдувания вообще не происходило, и даже при 9,5 м/сек на пластинках все еще удерживалось 95% спор. В то же время на пластинках, установлен-

ных горизонтально (0°), при скорости 1,7 м/сек оставалось 77% спор, а при 9,5 м/сек — только 26%. Эти результаты показывают, что ламинарный пограничный слой действует как ловушка взвешенных частиц (см. стр. 49). Однако полученные в опытах конкретные значения степени сдувания вряд ли могут характеризовать ситуацию в природных условиях, т. е. в тех случаях, когда речь идет о поверхности растений.

Осаждение и удержание спор на листьях картофеля и конских бобов

Описанные выше опыты были проведены на искусственных поверхностях в условиях, приближающихся к идеальным, и помогли уяснить принципы осаждения частиц из воздуха. Такие опыты, несомненно, полезны при создании приборов для улавливания частиц, находящихся в воздухе. Попытаемся теперь выяснить, могут ли полученные таким путем данные дать нам достаточно хорошее представление об осаждении на поверхности растения, в особенности на листья, которые хотя и шероховаты, но обычно не бывают клейкими и к тому же в воздухе обычно не остаются неподвижными.

Чтобы имитировать естественные условия, побеги картофеля (растения с шероховатыми листьями) и конских бобов (растения с гладкими листьями) помещали в турбулентный поток аэродинамической трубы и экспонировали обычным образом в облаке спор *Lycopodium*. Черешок листа закрепляли, а сам лист свободно полоסקался в воздушном потоке, так что верхушки отдельных его листочков (напомним, что у картофеля и бобов листья сложные) были обращены по ветру. После окончания экспозиции под микроскопом определяли количество спор, осевших на верхушке, середине и основании листовых пластинок отдельных листочков (на верхней и нижней сторонах), и вычисляли значения коэффициента захвата для разных скоростей воздушного потока (табл. 11).

Значительная разница между этими данными и показателями осаждения на жесткой клейкой горизон-

Таблица 11

Коэффициент захвата при осаждении спор *Lycopodium* на верхней и нижней сторонах отдельных листочков картофеля и конских бобов в турбулентном потоке аэродинамической трубы (Грегори и Стэдмен, неопубликованные данные)

Часть листа	E, * %						
	9,4 м	5,3 м	3,0 м	1,6 м	1,3 м	1,1 м	0,6 м
<i>Картофель</i>							
верхушка листочка	$\frac{0,0}{0,0}$	$\frac{0,16}{0,06}$	$\frac{0,17}{0,04}$	$\frac{0,68}{0,19}$	—	$\frac{0,42}{0,89}$	$\frac{0,0}{0,0}$
середина	$\frac{0,06}{0,0}$	$\frac{0,24}{0,0}$	$\frac{0,30}{0,02}$	$\frac{1,34}{0,28}$	—	$\frac{1,62}{0,0}$	$\frac{3,20}{0,0}$
основание	$\frac{0,0}{0,04}$	$\frac{0,12}{0,0}$	$\frac{0,47}{0,00}$	$\frac{1,10}{1,06}$	—	$\frac{8,7}{0,0}$	$\frac{5,8}{0,0}$
<i>Конские бобы</i>							
верхушка листочка	$\frac{0,06}{0,0}$	$\frac{0,0}{0,0}$	$\frac{0,15}{0,0}$	—	$\frac{1,4}{0,0}$	$\frac{2,82}{0,02}$	$\frac{5,20}{0,0}$
середина	$\frac{0,0}{0,0}$	$\frac{0,0}{0,0}$	$\frac{0,46}{0,0}$	—	$\frac{2,0}{0,0}$	$\frac{3,52}{0,06}$	$\frac{6,0}{0,0}$
основание	$\frac{0,0}{0,0}$	$\frac{0,0}{0,0}$	$\frac{0,35}{0,02}$	—	$\frac{2,2}{0,03}$	$\frac{1,31}{0,05}$	$\frac{2,0}{0,0}$
<i>Горизонтальная пластинка</i>	$\frac{0,42}{0,36}$	$\frac{0,32}{0,05}$	$\frac{0,05}{0,02}$	$\frac{0,09}{0,01}$	—	$\frac{0,29}{0,004}$	$\frac{0,6}{—}$
<i>Теоретические значения (седиментация)</i>	$\frac{0,20}{0,0}$	$\frac{0,34}{0,0}$	$\frac{0,57}{0,0}$	$\frac{1,05}{0,0}$	$\frac{1,35}{0,0}$	$\frac{1,6}{0,0}$	$\frac{3,45}{0,0}$

* Числитель — осаждение на верхней стороне листовой пластинки; знаменатель — осаждение на ее нижней стороне.

тальной поверхности очевидна. На растениях при достаточно высоких скоростях воздушного потока турбулентного осаждения либо вообще не происходит, либо споры тут же снова стряхиваются воздушным потоком. При всех скоростях воздушного потока коэффициент захвата для нижней стороны листовой пластинки был

незначителен, но для верхней стороны (и у картофеля, и у бобов) в диапазоне скоростей 0,5—1,0 м/сек этот коэффициент достигал 5%. При малых скоростях воздушного потока осаждение было близко к тому, которого следовало ожидать в результате одной только седиментации; необходимо отметить, что на листьях картофеля в этих условиях преобладало оседание у основания листовой пластинки отдельных листочков, а на листьях бобов — у верхушки листочков.

В целом наблюдается удовлетворительное соответствие между результатами опытов и теорией инерционного осаждения, однако все другие механизмы осаждения проявляются нечетко и сложным путем. Эффективность препятствия в качестве ловушки спор увеличивается с увеличением скорости воздушного потока и размера частиц и с уменьшением размеров препятствия. Осаждение на горизонтальные поверхности и листья при малых скоростях ветра можно рассчитать на основе теории седиментации, но при увеличении скорости ветра возможно преимущественное влияние краевых эффектов, а при скорости от 5 до 10 м/сек турбулентные пульсации скорости ветра могут вызывать осаждение частиц снизу вверх, т. е. в направлении, противоположном направлению силы тяжести.

ОСАЖДЕНИЕ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

Спорам, взвешенным в воздухе и переносимым ветром, прежде чем попасть в слой заторможенного воздуха над какой-либо твердой или жидкой поверхностью (которая может оказаться как подходящей, так и неподходящей для их прорастания), предстоит покинуть турбулентные слои атмосферы. Некоторые свойства спор, по-видимому, развились в процессе эволюции, чтобы обеспечить достаточно эффективное их отделение от субстрата (т. е. попадание в воздух); но одновременно выработались и другие свойства, обеспечивающие успешное осаждение.

Мы очень мало знали о процессе осаждения спор, до тех пор пока не возникла мысль применить аэродинамические трубы (первоначально предназначавшиеся исключительно для аэродинамических исследований) для экспериментального изучения поведения спор в контролируемом воздушном потоке в лабораторных условиях. Теперь нам известны следующие основные виды осаждения в естественных условиях: инерционное осаждение, седиментация, обмен в пограничном слое, турбулентное осаждение, осаждение дождем и электростатическое осаждение.

ИЗМЕРЕНИЕ ОСАЖДЕНИЯ

Соотношение между концентрацией спор в облаке (χ) и плотностью отложений спор на поверхности (d) изучено мало, хотя выяснение этого соотношения весь-

ма важно для биолога при изучении, например, таких вопросов, как эффективность опыления или возникновение эпифитотий и защита растений при помощи опыливания и опрыскивания. Если мы имеем дело с воздушным потоком, проходящим над ровной поверхностью, то, зная концентрацию спор, скорость ветра и скорость оседания спор, можно непосредственно вычислить плотность отложений. Однако поскольку не ясно, какой именно фактор из всех способных влиять на осаждение спор преобладает в сложных природных условиях, вопрос об осаждении в полевых условиях необходимо решать экспериментально. С помощью некоторых сведений об осаждении в относительно упрощенных условиях аэродинамической трубы (см. предыдущую главу) нам будет легче понять сложные условия осаждения в природе.

При постановке опытов в аэродинамической трубе, а также при калибровке спорных ловушек целесообразно пользоваться величиной коэффициента захвата, которая выражает плотность отложений спор в процентах от их удельного расхода:

$$E = \frac{\text{Плотность отложений}}{\text{Удельный расход}} \cdot 100.$$

В полевых опытах осаждение на грунт характеризуют при помощи двух величин — *коэффициента осаждения и скорости осаждения*.

Коэффициент осаждения может быть выражен формулой

$$p = \frac{d}{n},$$

где d — число спор, осажденное на 1 см^2 поверхности, n — число спор, взвешенных в 1 см^3 воздуха. Эта величина определяет толщину слоя облака, из которого будут осаждены все споры за то время, пока облако пройдет над единицей длины земной поверхности [163]. Предполагается, что при данных условиях p зависит только от концентрации спор, хотя мы не знаем, как влияют на эту величину скорость ветра, турбулентность и другие факторы.

Скорость осаждения (термин, введенный Чемберленом [62]) определяется по формуле

$$v_g = \frac{\text{Количество частиц, осевших на } 1 \text{ см}^2 \text{ за } 1 \text{ сек}}{\text{Количество частиц, взвешенных в } 1 \text{ см}^3 \text{ над поверхностью}}$$

Если предположить, что ρ не зависит от скорости ветра, то очевидно, что при наших обозначениях $\rho = \frac{v_g}{u}$.

Измерение коэффициента осаждения

Первая попытка определить коэффициент осаждения принадлежит Грегори [163], который воспользовался результатами опытов Степанова [448] для проверки сеттоновской теории конвективной диффузии [451].

Формулы Сеттона предназначены для вычисления концентрации облака, состоящего из практически не оседающих частиц, т. е. для случая, когда за время диффузии количество взвешенных частиц Q_0 остается неизменным. Нас же интересует тот случай, когда количество спор, взвешенных в воздухе, постепенно уменьшается ввиду сравнительно большого осаждения из нижнего слоя облака (соприкасающегося с земной поверхностью); в этом случае общее количество спор Q_x , оставшееся в облаке к тому моменту, когда его центр продвинется на расстояние x , должно быть меньше первоначального (Q_0). Как показала Маргарет Грегори (см. [163]), по мере увеличения расстояния x величина Q_x уменьшается экспоненциально, в соответствии с уравнением

$$Q_x = Q_0 \exp \left[- \frac{2\rho x^{(1 - \frac{1}{2} m)}}{\sqrt{\pi} C (1 - \frac{1}{2} m)} \right].$$

Величины Q_x и d при двух значениях m были определены, и это дало возможность сравнить теорию Сеттона с данными Степанова. В опытах Степанова общее количество освобожденных спор варьировало, поэтому нужно было сначала найти какую-то основу для сравнения. Для этого средняя величина плотности отложений d на расстоянии 5 м была принята за 100%,

а плотность отложений на более значительных расстояниях выражена в процентах от этой величины. Затем был построен график зависимости логарифма этой относительной плотности отложений от логарифма расстояния, выраженного в сантиметрах, а также теоретические кривые для значений $p=0,05$, $p=0,025$ и $p=0,0$. Ближе всего к графику опытных данных оказалась теоретическая кривая, построенная для $p=0,05$ [163]. Коэффициент осаждения $p=0,05$ означает, что, проходя над поверхностью в 1 см^2 , данное облако оставит на ней такое количество спор, которое приблизительно равно их количеству, содержащемуся в слое облака толщиной $0,5 \text{ мм}$. Именно такая величина p была экспериментально получена при скорости ветра около 1 м/сек .

Чемберлен [62] продолжил экспериментальное исследование этой проблемы. Он сообщал спорам *Lyso-podium* радиоактивность, погружая их в раствор I^{131} в четыреххлористом углероде. После высыхания споры распылялись на высоте 1 м над лугом. Концентрацию облака измеряли на расстоянии 20 м по ветру с помощью клейких цилиндров диаметром $0,65 \text{ см}$, установленных на высоте 30 , 60 и 90 см над землей. Скорость ветра на каждой из этих высот была измерена, и, располагая значениями коэффициента захвата для цилиндров, по этим данным можно было определять концентрацию спор на каждой высоте (на этом расстоянии концентрация мало изменялась в зависимости от высоты). Для определения плотности отложений на земле измеряли радиоактивность травы непосредственно перед каждой контрольной точкой, в которой устанавливались цилиндры. На основании данных этих измерений были затем вычислены скорость осаждения v_g и коэффициент осаждения p (табл. 12); полученные результаты до некоторой степени подтверждают гипотезу, что p не зависит от скорости ветра.

Новые сведения получили Грегори, Лонгхерст и Шрирамулу (неопубликованные данные), проводившие эксперименты в 1956—1957 гг. на опытной станции Имперского колледжа в Эскоте (Англия). Споры *Lyso-podium*, а также значительно меньшие по размеру спо-

Таблица 12

Осаждение на траву спор *Lycoperidium*, меченных ^{131}I (на расстоянии 20 м от места распыления спор, на высоте 1 м над поверхностью земли) [62]

Скорость ветра на высоте 1 м, см/сек	v_g , см/сек	ρ
815	2,07	0,0025
310	1,07	0,0035
160	0,50	0,0031

ры трутовика *Ganoderma applanatum* распылялись на небольшой высоте над низкой густой травой. Одновременное измерение в ряде точек концентрации спор в облаке и плотности отложений дало возможность определить ρ и v_g для разных расстояний, вплоть до 10 м от источника спор (табл. 13). (Два дополнительных измерения, проведенных недавно на ровной лужайке Ротамстедской опытной станции, дали для ρ значения 0,05 и 0,09, а для v_g — 3,1 и 5,3 см/сек соответственно.)

Важно отметить, что, по данным табл. 13, как v_g так и ρ изменяются с изменением расстояния от источника спор.

Чтобы установить зависимость между χ и d , потребуется большая экспериментальная работа. Однако уже и сейчас, по-видимому, можно сказать, что у поверхности земли на расстояниях свыше 10 м от источника спор v_g приблизительно равна стационарной скорости оседания спор, а ближе к источнику эта величина может быть в 5 раз больше. (Согласно теоретическим выводам Шрёдтера [427,428], «вероятная конечная скорость» какой-либо одной споры равна половине стационарной скорости ее оседания.) По теории гравитационного оседания (седиментации) представляется возможным считать стационарную скорость оседания частицы мерой скорости ее оседания на почву; однако в случае источника, расположенного на уровне земли, придется учитывать чрезвычайно сильное осаждение на расстоянии первых нескольких метров от источника.

Таблица 13

Осаждение спор на землю на разных расстояниях от источника спор; значения ρ и v_g , вычисленные по результатам одновременного измерения χ и d путем визуального подсчета спор под микроскопом (Грегори, Лонгхерст и Шрирамулу, неопубликованные данные)

Высота, на которой распылялись споры, м	Средняя скорость ветра, м/сек	2,5 м		5,0 м		10,0 м		20,0 м	
		ρ	v_g , см/сек						
Споры <i>Lycoperidium</i>									
1,0	1,98	0,01	2,3	0,02	3,6	0,02	3,4	—	—
	0,83	0,02	1,2	0,05	3,8	0,06	5,1	—	—
	0,62	—	—	0,09	5,5	0,05	2,9	0,03	1,7
	0,40	0,44	17,6	0,05	2,1	0,02	1,0	—	—
0,25	1,28	0,05	6,9	0,03	4,4	0,02	2,7	—	—
	1,10	0,07	7,2	0,01	1,5	0,02	1,7	—	—
	1,09	0,13	13,7	0,04	4,5	0,02	1,8	—	—
Среднее:	0,12	8,16	0,042	3,64	0,029	2,8	0,03	1,7	

Споры *Ganoderma*

0,25	1,70	—	—	—	—	0,003	0,44	0,0008	0,14
	0,91	0,022	1,97	0,006	0,56	0,005	0,46	0,004	0,34
	0,76	0,015	1,13	0,006	0,43	0,003	0,24	0,001	0,08
	0,61	0,014	0,83	0,010	0,61	0,006	0,34	0,005	0,29
Среднее:	0,017	1,31	0,007	0,53	0,004	0,37	0,003	0,21	

Осредненные данные

	Среднее из всех значений		Среднее для указанных расстояний	
	ρ	v_g	ρ	v_g
Споры <i>Lycoperidium</i> (диаметр ~ 32 мк, $v_s = 1,76$ см/сек)	0,057	4,35	0,03	2,7 на расстоянии 10 м
Споры <i>Ganoderma</i> (10×6 мк, $v_s = 0,18$ см/сек)	0,007	0,56	0,004	0,37 на расстоянии 5 м

Имеющиеся данные недостаточны для того, чтобы оспаривать целесообразность применения такого показателя, как коэффициент осаждения p , который введен при допущении, что осаждение частиц данного размера больше зависит от пройденного расстояния, чем от времени, затраченного на его прохождение. Если p окажется не зависящим от скорости ветра, то нельзя будет согласовать между собой значения параметров p и v_g , точно так же, как нельзя согласовать значения σ в теориях Шмидта и Сеттона (см. гл. V).

Осаждение на почву лучше согласуется с теорией седиментации, чем осаждение на горизонтальные предметные стекла в аэродинамической трубе, рассмотренное в гл. VI. Для сравнения с осаждением на почву в табл. 14 приводятся значения p и v_g , вычисленные по данным осаждения на горизонтальные стекла в аэродинамической трубе.

Таблица 14

Значения p и v_g , вычисленные по данным осаждения спор *Lucsporidium* на горизонтальном предметном стекле в аэродинамической трубе при разных скоростях воздушного потока (турбулентный и ламинарный режимы)

	950 см/сек	575 см/сек	320 см/сек	170 см/сек	110 см/сек	50 см/сек
<i>Турбулентный поток</i>						
p	0,0043	0,0029	0,0005	0,0003	0,0050	0,026
v_g , см/сек	4,10	1,7	0,10	0,15	0,55	1,3
<i>Ламинарный поток</i>						
p	0,0042	0,0013	0,00008	0,00002	0,0004	—
v_g , см/сек	4,0	0,75	0,025	0,004	0,004	—
p , вычисленное для $v_g = 1,75$ см/сек	0,00185	0,003	0,0055	0,01	0,0016	0,035

ОСАЖДЕНИЕ ИЗ СПОРОВОГО ОБЛАКА

Исходя из указанных выше значений p и v_g , можно заключить, что споровое облако, образовавшееся достаточно близко от поверхности земли, должно в самом

начале своей диффузии терять значительную часть содержащихся в нем частиц в результате их осаждения на почву. Полевые опыты, дающие возможность судить об этом явлении, неполны, но мы попытались рассчитать минимальную величину осаждения на почву на основе результатов опытов Степанова [448], а также Грегори, Лонгхерста и Шрирамулу (неопубликованные

Таблица 15

Осаждение на почву спор, распыленных вблизи поверхности земли (вычислено по данным полевых опытов)

Скорость ветра, м/сек	Высота, на которой распылялись споры, м	Размеры сектора		Количество спор, осевших на контролируемой площади, % от всего распыленного количества
		предельное расстояние, м	угол	
По данным Степанова (споры <i>Tilletia caries</i>)				
0,5—4,0	0,8—1,2	5—20	105°	11,2
2,3—3,0	1,5	5—40	105°	8,55
По данным Грегори, Лонгхерста и Шрирамулу (споры <i>Lycopodium</i>)				
1,01	0,25	2,5—10	120°	24,4
0,40	1,0	2,5—10	100°	18,1
1,28	0,25	2,5—10	120°	14,5
0,83	1,0	2,5—10	120°	13,5

данные); в этих опытах была известна величина Q_0 и измерялись отложения на нескольких расстояниях от точечного источника вдоль проведенных из него радиусов. Полученные значения мы наносили на миллиметровую бумагу, затем соединяли отдельные точки и, определяя путем интегрирования площадь, заключенную под соответствующими кривыми, вычисляли общее количество спор, осевших на определенном участке (табл. 15). Ясно, что споры должны были осаждаться и за пределами контролируемого участка; поэтому полученные величины следует считать заниженными. Кро-

ме того, во всех случаях мы исходили из симметричного распространения спор (относительно продольной оси). При распылении спор на высоте 0,25 м над землей и скорости ветра порядка 1 м/сек от 14 до 24% всех распыленных спор осаждалось в радиусе 10 м от источника.

МЕХАНИЗМЫ ОСАЖДЕНИЯ В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ

Обмен в пограничном слое

Сведения об осаждении в полевых условиях пока недостаточны; однако данные, полученные для двух видов спор, весьма сильно различающихся как по своим размерам, так и по скорости оседания, а именно для спор *Lycoperidium clavatum* (1,75 см/сек) и *Ganoderma applanatum* (0,18 см/сек), показывают, что это осаждение, очевидно, происходит следующим образом.

На почву в первую очередь осаждаются споры из нижнего слоя спорового облака. Затем концентрация спор в этом слое облака, примыкающем к поверхности земли, восстанавливается либо за счет горизонтальной диффузии от близко расположенного источника спор, либо за счет вертикальной диффузии из верхних слоев облака (в этом случае атмосфера как бы сама служит таким источником). В результате диффузии частицы опускаются в пограничный слой, где их оседание происходит в основном под действием силы тяжести. Поэтому, когда v_g вычисляется на основе χ , измеренной непосредственно на уровне земли, величина v_g оказывается численно равной стоксовой скорости оседания. Этот процесс, получивший название *обмена в пограничном слое*, непрерывно пополняет спорами приземный слой неподвижного воздуха, в котором происходит седиментация даже мелких спор.

Граница между ламинарным поверхностным слоем и турбулентным слоем не является резко выраженной. Время от времени завихрения, несущие споры, вторгаются в ламинарный слой, очистившийся от спор, захватывают чистый воздух и оставляют в обмен небольшие объемы воздуха, содержащего споры. Эти споры

оседают под действием силы тяжести и, таким образом, вскоре оказываются уже недоступными для новых вихрей. При обмене в пограничном слое турбулентность играет очень важную роль, так как именно благодаря ей споры попадают в тот слой воздуха, в котором они могут медленно оседать под действием силы тяжести.

Седиментация

Как мы уже видели, влияние силы тяжести на вертикальное распределение спор в атмосфере ничтожно. Неподвижный воздух, как это обнаружил еще Тиндаль [464], быстро очищается, так как микробы оседают из него под действием силы тяжести. Воздух открытых пространств почти никогда не бывает неподвижным, если не считать очень тонкого, примерно миллиметрового, слоя над самой поверхностью земли. В турбулентном слое воздуха влияние гравитации незначительно и его трудно обнаружить; однако Ремпе [386] продемонстрировал в окрестностях Геттингена влияние гравитации на пыльцу древесных пород (см. выше, стр. 42). В стабильных условиях ясной ночи, когда воздух на уровне земли охлаждается в результате излучения¹, ламинарный слой может достигать толщины в несколько метров. Этот слой почти полностью очищается от пылицы благодаря седиментации, в то время как в расположенном выше турбулентном слое может сохраняться значительно более высокая концентрация пылицы и спор.

Таким образом, седиментация достаточно выражена только в ламинарном слое над поверхностью земли, толщина которого в обычных условиях не превышает нескольких миллиметров (хотя ночью в исключительных случаях она может достигать и нескольких метров). Опыты в аэродинамической трубе подтвердили, что при скорости воздушного потока более 2 м/сек влияние седиментации незначительно.

¹ В результате излучения охлаждается земля, а примыкающий к ней воздух охлаждается вследствие теплопроводности. — *Прим. ред.*

Инерционное осаждение

Если какой-нибудь предмет с относительно небольшой поверхностью, например лист или ветка, находится в воздушном потоке, то осаждение спор на этот предмет может происходить вследствие инерции (удара) на той стороне поверхности, которая обращена к ветру.

Опыты в аэродинамической трубе подтверждают, что при малых размерах спор, небольшой скорости воздушного потока и значительных размерах препятствия эффективность инерционного осаждения невелика. И наоборот, инерционное осаждение более эффективно, когда *крупные* споры наносятся на *небольшой* объект воздушным потоком, имеющим значительную скорость. Поэтому есть основания предполагать, что крупные споры имеют преимущество не только в том смысле, что они содержат более значительные пищевые запасы, но также и в том, что они легче осаждаются на некоторые поверхности. Фитопатогенные грибы, образующие сухие споры и распространяющиеся по воздуху, имеют сравнительно крупные споры (таковы, например, уредоспоры и эцидиоспоры ржавчинных грибов, а также конидии *Phytophthora*, *Helminthosporium* и др.).

У фитопатогенных грибов, обитающих в почве, сухие споры бывают обычно мелкими, что не благоприятствует инерционному осаждению (таковы, например, споры *Penicillium* и *Aspergillus*). В период вегетации, когда скорость ветра обычно не превышает 2 м/сек, споры *Lycopodon perlatum*, имеющие 4—5 мк в поперечнике, вообще не осаждаются под действием сил инерции даже на объектах шириной 1 мм; расчет показывает, что для осаждения хотя бы 10% этих спор на стеблях травы нужна скорость ветра не менее 25 м/сек.

Очевидно, что у таких мелких спор, как споры дождевиков, земляных звездочек (*Geaster*), *Ustilago* и обычных плесеней, должны существовать какие-то иные механизмы осаждения. Споры возбудителя пыльной головни злаков *Ustilago* spp., имеющие размеры около 7—9 мк, также вряд ли могут в сколько-нибудь

значительном количестве осаждаться на листьях и стеблях под действием сил инерции; однако на пестиках и пленках эффективность инерционного осаждения вполне может достигать у них 50—75%.

Agaricus (Psalliota) campestris имеет споры размером около 7×6 мк; это примерно минимальные размеры, при которых еще возможно заметное инерционное осаждение на листьях и стеблях трав при предельно возможной скорости ветра в густом травостое (2 м/сек). Коэффициент захвата при инерционном осаждении на листьях злаков уредоспор *Puccinia graminis* и конидий *Erysiphe graminis* составляет около 40—60%. *Botrytis polyblastis* (гриб, заражающий листья *Narcissus*), у которого диаметр спор достигает 90 мк, относится к той же группе патогенов, характеризующейся достаточно эффективным инерционным осаждением спор на листьях и стеблях.

Трудная задача инерционного осаждения на таких широких объектах, как ствол дерева, по-видимому, успешно разрешена у некоторых лишайников. По наблюдениям автора, *Pertusaria pertusa* может выбрасывать отдельные аскоспоры размером 150×50 мк на расстояние до 40 мм (по горизонтали). Экстраполирование результатов опытов, проведенных в аэродинамической трубе, показывает, что, попав в воздушный поток, скорость которого равна всего 2 м/сек, эти огромные споры (едва ли не самые крупные из всех грибных спор) при обтекании ствола дерева толщиной в 20 см осадут на нем с коэффициентом захвата около 50%.

Высокая эффективность инерционного осаждения может представлять преимущества для грибов, поражающих стебли и листья; однако она, очевидно, явно неблагоприятна для спор, образующихся среди густой растительности. Джонстон и др. [236] указывают, что способность некоторых взвешенных в воздухе частиц проникать сквозь гущу растений обратно пропорциональна эффективности их инерционного осаждения. В густой растительности шансы спор проникнуть на значительное расстояние от точки их освобождения невелики вследствие высокой эффективности инерционного осаждения. Возможно, что определенный диаметр

спор, а именно 10 мк, есть своего рода компромисс, смысл которого состоит в том, чтобы примирить разноречивые требования, связанные с двумя задачами — распространением спор и их осаждением (при скорости ветра, обычной в период вегетации). Крупные споры возбудителей заболеваний листьев и стеблей приспособлены к инерционному осаждению, а мелкие споры дождевиков и плесеней — в основном к проникновению, и осаждаются эти последние не под действием сил инерции, а при помощи каких-то иных механизмов.

Турбулентное осаждение

Турбулентное осаждение изучалось в аэродинамической трубе и на искусственных ловушках для спор в полевых условиях. Насыщенный спорами воздух, проходя над горизонтальной поверхностью, оставляет на ней значительно больше спор, чем этого следовало бы ожидать на основании теории седиментации (т. е. осаждения под действием силы тяжести). В аэродинамической трубе осаждение усиливается с увеличением скорости воздушного потока, причем в диапазоне скоростей 5—10 м/сек поверхностная концентрация осевших частиц на верхней и на нижней сторонах горизонтальной пластинки оказывается одинаковой — явление, причиной которого никак не могут быть ни инерционное осаждение, ни седиментация. Это явление было отмечено на пыльцевых ловушках Дархэмом [109], который нашел, что плотность отложений на нижней стороне горизонтальной пластинки составляла 50% от «улова» на верхней стороне. Ришбет [397] обнаружил осаждение спор *Fomes annosus* и *Peniophora gigantea* на нижней стороне срезов соснового ствола, экспонировавшихся на высоте нескольких метров над землей.

Турбулентное осаждение в полевых условиях наблюдалось также в опытах, проведенных на Ротамстедской опытной станции, в которых споры *Lycopodium* распылялись непосредственно над низкой травой (табл. 16). Осаждение происходило на верхней и на нижней сторонах горизонтальных ловушек, укрепленных на штифтах, выступающих из проволочной рамки. В табл. 16

приведены данные по осаждению на ловушках, установленных на том же уровне, что и источник спор ($h+0$), а также на 25 см выше источника ($h+25$) по направлению ветра. Ловушки имели размеры $18 \times 18 \times 4$ мм (по направлениям соответственно x , y и z).

Таблица 16

Осаждение спор *Lucopodium* на верхней и нижней сторонах горизонтальных ловушек на разных расстояниях от источника спор* (Грегори, неопубликованные данные)

Высота, на которой устанавливались ловушки, см	25 см	50 см	75 см	100 см	105 см	130 см	155 см	180 см
11 февраля 1948								
$h + 25$	$\frac{12}{19}$	$\frac{5}{19}$	$\frac{4}{8}$	$\frac{3}{15}$	—	—	—	—
$h + 0$	$\frac{7640}{208}$	$\frac{1915}{238}$	$\frac{659}{88}$	$\frac{353}{27}$	—	—	—	—
30 апреля 1948								
$h + 25$	$\frac{0}{0}$	$\frac{4}{11}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{7}{22}$	$\frac{30}{55}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{4}{60}$
$h + 0$	$\frac{1000}{18}$	$\frac{3500}{0}$	$\frac{730}{0}$	$\frac{520}{7}$	$\frac{540}{0}$	$\frac{320}{7}$	$\frac{120}{4}$	$\frac{166}{4}$

Условия опыта

	Скорость ветра на высоте 2 м	Высота (h), на которой распылялись споры
11 февраля 1948	3,7 м/сек	5 см
30 апреля 1948	3,9 м/сек	7 см

* Всего было распылено у поверхности земли 10^8 спор.

Из табл. 16 видно, что на нижней стороне пластинок, установленных на 25 см выше источника спор, оседает значительно больше спор, чем на верхней.

Электростатическое осаждение

Базидиоспоры шампиньонов и некоторых других грибов, оседая в воздухе, несут, как это было показано Буллером [47], небольшой электрический заряд. Это явление мало изучено, и его эффект, вероятно, незначителен, за исключением тех случаев, когда споры находятся на расстоянии миллиметра или менее от какого-либо тела. Причина возникновения этих зарядов, их действие на очень малых расстояниях и их связь с электростатическим полем атмосферы, имеющим среднюю напряженность порядка 150 в/м ,— все эти вопросы нуждаются в экспериментальном изучении.

Инголд [225] предположила, что у трутовиков при выпадении базидиоспор под действием силы тяжести из длинных и узких отвесных трубок пимения электростатические силы препятствуют осаждению спор на стенках трубок. Грегори [169] показал, что базидиоспоры *Ganoderma applanatum*, падающие между двумя пластинами конденсатора, потенциал которых относительно земли равен $+200$ и -200 в , несут положительный заряд. В одном из опытов направление движения спор отклонялось от направления свободного падения на 12° в результате того, что скорость имела составляющую, направленную к пластине конденсатора, причем величина этой составляющей была равна $0,036 \text{ см/сек}$ при напряженности поля 400 в/см .

Аскоспоры *Lophodermium (pinastri)*, возбудителя шютте сосны, выбрасываются в воздух из плодовых тел, развивающихся на опавшей хвое. Рэк [381], применив разность потенциалов 75 в в аппарате, похожем на наш, но с незаземленной батареей, установил, что при выбрасывании из сумок споры несут отрицательный заряд, но на высоте $1,0-1,6 \text{ м}$ над поверхностью земли от 93 до 99% этих спор оказываются уже заряженными положительно. Рэк заключил, что это интересное явление может способствовать прилипанию спор к здоровым хвоинкам, находящимся на дереве.

При обычной ясной погоде напряженность электростатического поля над ровной поверхностью земли составляет 1 в/см , причем земля имеет отрицательный

потенциал. В этих условиях стационарная скорость оседания, например у спор *Ganoderma*, увеличивается очень незначительно (всего на 0,05%). Ранц и Джонстон [383] показали, что частицы аэрозоля диаметром 0,5 мк могут нести заряды такой величины, при которой электростатическое поле Земли должно сильнее влиять на их осаждение или витание, нежели сила тяжести. Что касается таких относительно крупных частиц, как споры грибов или пыльцевые зерна, то наши знания об их отталкивании от почвы или, наоборот, притягивании к выступающим предметам (например, к листьям или верхушкам деревьев) столь же скудны, как и сведения о причинах изменения самого электростатического поля Земли. Эти явления явно заслуживают дальнейших исследований.

Второстепенные механизмы осаждения

Известно, что мелкие частицы стремятся двигаться в сторону пониженной температуры [61, 479] и что существуют силы, под действием которых частицы диаметром до 2 мк отталкиваются от нагретой поверхности и притягиваются к холодной. Известно также, что частицы дыма и споры *Lycoperidium* «отталкиваются» от источника света — явление, получившее название *фотофореза* [495].

Осаждение дождем («скрубберное действие», «вымывание»)

В природе максимальный диаметр дождевых капель равен 5 мм; капли крупнее 5 мм неустойчивы и во время падения распадаются на две более мелкие капельки¹. Скорость падения дождевых капель варьирует от 2 до 9 м/сек [19, 180].

Захват падающими дождевыми каплями мелких сферических частиц, находящихся на их пути, теоретически исследовал Ленгмюр [252] в связи с искусствен-

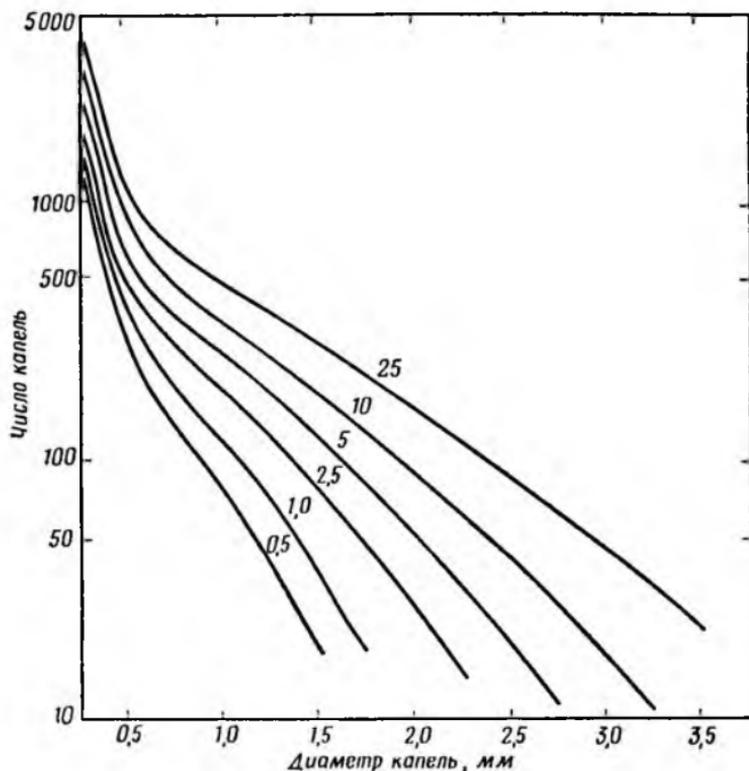
¹ Наряду с которыми образуется несколько значительно более мелких капель-спутников. — *Прим. ред.*

ным дождеванием на Гавайях. Согласно данным Ленгмюра мелкие споры *Lycoperdon* и обитающих в почве видов *Penicillium* не должны захватываться каплями с диаметром значительно меньше 1 мм; максимальный коэффициент захвата (около 15%) должен приходиться на капли диаметром около 2 мм, а для еще более крупных капель коэффициент захвата снова должен уменьшаться. Базидиоспоры *Agaricus (Psalliota) campestris*, по-видимому, должны захватываться дождевыми каплями, превышающими по размеру 0,2 мм, причем коэффициент захвата должен достигать максимума (30%) при диаметре капель 2 мм и при дальнейшем увеличении диаметра вновь должен несколько уменьшаться. Споры *Tilletia caries*, уредоспоры *Puccinia* и конидии *Erysiphe graminis* должны захватываться любыми дождевыми каплями, причем коэффициент захвата, очевидно, будет достигать максимума (около 80%) при диаметре капель 2,8 мм.

Оптимальный размер споры, обеспечивающий ее осаждение во время дождя, варьирует в зависимости от преобладающего размера дождевых капель. Как мы уже видели, споры *Lycoperdon perlatum* не могут быть захвачены каплями с диаметром меньше 1 мм, и я показал, что более мелкие капли не в состоянии привести в действие воздуходушный механизм, при помощи которого рассеиваются споры этого гриба (см. стр. 104, а также [165]). По Ленгмюру, споры всех размеров захватываются наиболее эффективно, если диаметр капель равен примерно 2 мм; в этом случае коэффициент захвата близок к 25% для спор диаметром 4 мк и составляет 80—90% для спор диаметром 20—30 мк.

Что касается захвата несферических спор, то на этот счет у нас нет никаких данных; мы ничего не знаем и о том, какие еще факторы, помимо размера спор и скорости их оседания, влияют на захват спор дождевыми каплями. Споры *Ustilago perennas*, несмотря на свою слабую смачиваемость, по-видимому, легко осаждаются дождем. Работы Барджеса [51] показывают, что несмачиваемые споры, оказавшись на земле, остаются в верхних слоях почвы. Для паразитических организмов, поражающих стебли и листья, осаждение

их спор дождем, очевидно, неблагоприятно, тогда как для почвенных микроорганизмов, образующих мелкие споры, а также для головневых грибов и других грибов, заражающих всходы, это, вероятно, обычный путь, которым они попадают в почву.



Фиг. 16. Число дождевых капель различного диаметра, проходящее за 1 сек через 1 м² горизонтальной поверхности [19].

Числа на кривых показывают интенсивность дождя (в мм/час).

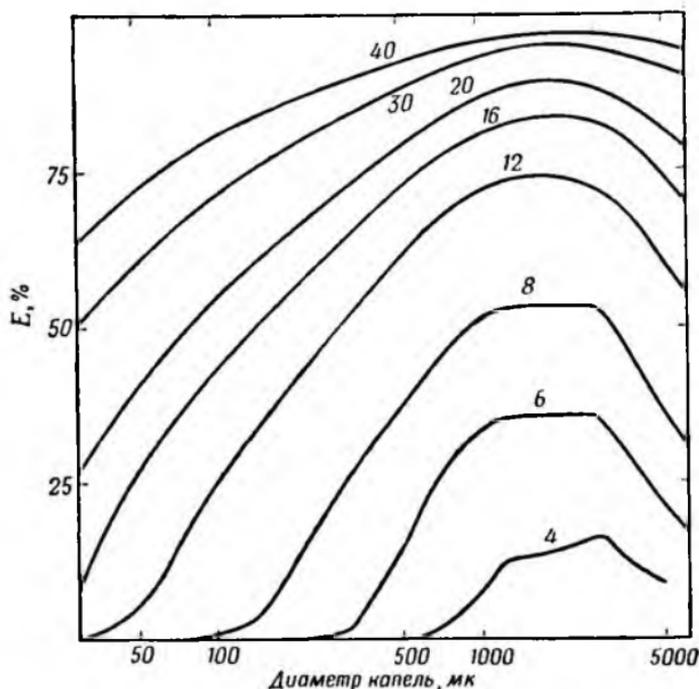
На фиг. 16 и 17 приведено распределение дождевых капель по размерам, а также значения коэффициента захвата для этих капель по данным Ленгмюра [252].

Значительный интерес представляет теоретическое исследование Чемберлена [62], который воспользовался данными Беста [19] и установил, что если пренебречь

другими причинами уменьшения концентрации споровых облаков, то дождь интенсивностью 1 мм/час должен уменьшать концентрацию аэрозоля из спор *Lycosporidium* в соответствии с уравнением

$$\chi_t = \chi_0 \exp(-3,3 \cdot 10^{-4}t).$$

Это означает, что по прошествии одного часа концентрация спор должна уменьшиться до одной трети



Ф и г. 17. Коэффициент захвата спор дождевыми каплями разного диаметра [252].

Числа на кривых показывают диаметр спор (в мк).

от первоначальной величины. Чемберлен применил к явлению осаждения дождем понятие скорости осаждения (v_g) и показал, что чем больше толщина спорового облака, через которое проходит дождь, тем интенсивнее происходит осаждение. Мей [294] продолжил изуче-

ние этого вопроса экспериментальным путем в Харуэлле, и в опытах со спорами *Lycopodium*, меченными I^{131} , получил хорошее соответствие с теоретическими данными Чемберлена. Кроме того, изучая грозовые ливни, Мэй получил данные, хорошо согласующиеся с теоретическими данными Ленгмюра [252] и Мейсона [289] (если не считать того факта, что более мелкие и сильнее варьирующие по своим размерам капли фронтального дождя осаждали взвешенные частицы интенсивнее, чем это следовало из расчетов). Мак-Калли и др. [276] на основе как лабораторных, так и полевых опытов убедились, что дождь легко вымывает из воздуха распыленные в нем флуоресцирующие порошки.

Мей [294] указывает, что, помимо инерционного захвата дождевыми каплями, могут действовать и некоторые другие механизмы, такие, как взаимное притяжение (по закону Кулона) между противоположно заряженными спорами и дождевыми каплями или притяжение вследствие наведения заряда (так называемое индуктивное притяжение). Он подсчитал, что захват спор при грозовом ливне в результате кулонова притяжения может быть соизмеримым с захватом вследствие индуктивного притяжения и что суммарное осаждение благодаря действию обоих этих факторов может составлять около 20% от общего осаждения дождем. В то же время Мей утверждает, что во фронтальном дожде влияние кулонова притяжения может быть незначительным.

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ РАЗЛИЧНЫХ МЕХАНИЗМОВ ОСАЖДЕНИЯ

Если из некоторого источника введено в воздух Q_0 спор, то число спор, остающихся в аэрозоле при его движении по ветру, будет уменьшаться под действием различных факторов, и на расстоянии x от источника число оставшихся в воздухе спор будет равно Q_x (см. гл. XIII).

Очевидно, относительное значение различных процессов осаждения может быть различным на разных расстояниях от источника. Вблизи источника, выделяю-

щего споры неподалеку от поверхности земли, доминировать должны такие процессы, как инерционное осаждение и обмен в пограничном слое. Осаждение дождем вблизи источника не будет иметь большого значения, поскольку здесь ширина и высота спорового облака невелики. Однако когда облако вследствие диффузии увеличится до своих максимальных размеров, действие этого механизма начнет играть значительно большую роль. Для еще более мелких частиц (например, для радиоактивной пыли, выброшенной в стратосферу взрывами мегатонных бомб и падающей обратно в тропосферу) дождь служит главным фактором осаждения. В Антофагасте (Чили) уровень содержания Sr^{90} в почве пустыни, где не бывает дождей, составляет только 1% его содержания в местностях, расположенных на той же широте, но с нормальным количеством осадков [259].

Осаждение на листьях в полевых условиях мало изучено, однако Ришбет [397] исследовал поверхностную микрофлору на иглах хвойных пород, а также на листьях березы и т. п., чтобы получить представление о потенциальной опасности заражения деревьев спорами *Fomes annosus* и *Peniophora gigantea*. Изучение скорости накопления спор на листьях растений в Восточной Англии показало, что непрерывного накопления не происходит и что споры удаляются с листьев примерно с той же скоростью, с какой они на них осаждаются.

Дождь быстро прекращает процесс распространения спор и, по-видимому, эффективно осаждаёт мелкие споры, которые под действием других факторов осаждаются лишь медленно и в незначительном количестве.

МЕТОДЫ ЗАБОРА ПРОБ ВОЗДУХА

Расширение наших знаний о микрофлоре воздуха зависит в первую очередь от усовершенствования методов забора проб. Дым, а также многие виды индустриальной пыли могут быть удовлетворительно изучены с помощью ультрамикроскопа (см. [162] стр. 218), однако прямое микроскопирование взвешенных в воздухе спор вряд ли можно считать целесообразным. Все существующие методы изучения воздушных спор основаны на том, чтобы с помощью того или иного прибора перевести споры из воздуха на какую-либо поверхность и затем исследовать их либо непосредственно путем микроскопирования, либо после предварительного выращивания в культуре.

Первый обзор методов забора проб воздуха опубликовал Каннингхэм [88]. Работы, проведенные в течение последующих семидесяти лет, были обобщены Комитетом по аэриобиологическим приборам Национального научно-исследовательского совета [78], а затем Дюбюи и др. [105] (Служба здравоохранения США). Теперь, когда сущность процессов осаждения более понятна, можно еще раз вернуться к этому вопросу.

Различные применяющиеся в настоящее время методы забора проб воздуха имеют свои преимущества и недостатки. Прежде чем предпочесть тот или иной метод (или прибор), нужно решить следующие вопросы. Что именно требуется изучать — все споры, находящиеся

ся в воздухе, какие-либо определенные их группы или же отдельные виды? Требуется ли непрерывная круглосуточная регистрация или достаточно отбирать пробы через определенные промежутки времени, а может быть, нерегулярно? Если изучаются изменения в составе воздушных спор, — то какие интервалы времени выбрать: достаточны ли среднесуточные данные или учет необходимо вести с точностью до одного часа, до нескольких минут или даже секунд? Необходимо также решить вопрос об объеме пробы воздуха и только после этого делать выбор между волюмометрией и анализом отложений. Специалистов по аллергии обычно интересует количество частиц (живых или неживых), присутствующих в данном объеме воздуха, тогда как фитопатологи и селекционеры больше интересуются осаждением жизнеспособных спор и пыльцевых зерен.

Для улавливания спор требуются соответствующие приборы, и здесь также возникает много вопросов. Какова стоимость самой аппаратуры и стоимость ее эксплуатации? (Неэкономично тратить время опытного исследователя, вооруженного хорошим микроскопом, на анализы, сама методика которых явно недостаточно эффективна.) Потребуется ли питание электроэнергией? Какой будет установка — стационарной или переносной? Должны ли ее обслуживать высококвалифицированные специалисты или она должна быть простой и прочной, так, чтобы ее мог обслуживать любой сотрудник? Не будут ли сказываться на работе приборов колебания в скорости ветра?

Когда споры уловлены, как их идентифицировать — визуально или путем выращивания в культуре? Визуальные методы (обычно тот или иной вариант микроскопирования) дают возможность рассмотреть все споры, агрегаты спор и неорганические частицы, присутствующие в пробе воздуха, тогда как культуральный анализ обеспечивает точное таксономическое определение — но только для живых микроорганизмов, способных расти на данной селективной среде. Можно визуально определить до уровня вида пыльцу многих родов, можно уверенно идентифицировать споры некоторых патогенных грибов, но для идентификации спор бакте-

рий (а также самих бактерий), актиномицетов и большинства низших грибов визуальный метод очень ненадежен.

Ниже описаны различные типы приборов, используемых для забора проб воздуха. Для удобства все они сгруппированы в зависимости от физических процессов, лежащих в основе осаждения частиц из воздуха на те или иные поверхности. Многие из этих приборов устроены таким образом, что могут поставлять материал как для визуальных наблюдений, так и для выращивания культур на искусственных средах.

СЕДИМЕНТАЦИОННЫЕ МЕТОДЫ

Седиментация из неподвижного воздуха

Альварес и Кастро [3] для изучения находящихся в воздухе спор грибов использовали небольшой ящик; две стенки этого ящика были укреплены на петлях, а в дне имелось углубление для предметного стекла или чашки Петри. Для взятия пробы воздуха обе откидные стенки поднимали кверху, так что воздух мог свободно проходить сквозь ящик. После этого стенки вновь опускали, и некоторый объем воздуха вместе с находившимися в нем спорами оказывался заключенным в ящике. Из этого неподвижного воздуха споры выпадали на предметное стекло или на чашку Петри под действием силы тяжести.

Теоретически результат эксперимента не зависит от скорости ветра и размера частиц. Забор проб производится периодически, и проба берется из малого объема воздуха. Возможны также потери спор из-за оседания на крышке и стенках ящика вследствие конвекции и диффузии [162, стр. 229; 464].

Седиментация из воздушного потока

Метод исследования отложений, образующихся на открытых горизонтальных поверхностях (например, на предметных стеклах), использовал в свое время Пуше во время полемики с Пастером, но в сущности тем же методом пользовался еще и Левенгук.

Улавливание пылицы и спор на стеклянные пластинки широко применяется еще с тех времен, когда исследователи впервые занялись изучением причин сенной лихорадки. Шеппегрелл [419] пользовался обычными предметными стеклами 76×25 мм, не защищая их от дождя. Большинство исследователей [22, 110, 219, 220, 506] устанавливают стекла горизонтально (клеейкой стороной кверху) под каким-либо навесом, не загораживающим их от ветра, но защищающим от дождя. Для приготовления клейкого покрытия обычно применяют глицерин с желатиной или вазелин. Пластинки, как правило, экспонируют в течение 24 час и ежедневно (в продолжение всего сезона) заменяют новыми.

Этот метод дешев, прост и обеспечивает непрерывность работы, но как количественный метод забора проб в полевых условиях имеет серьезные недостатки, а именно — неизбежные значительные искажения в силу преимущественного осаждения более крупных частиц. Скорость оседания (в идеальных условиях) увеличивается пропорционально квадрату радиуса частицы (см. гл. II), а это означает, что пока на пластинку осядут, например, споры дождевика, находящиеся над ней в слое воздуха толщиной 0,5 мм, уредоспоры ржавчинных грибов осядут на нее из слоя в 10 мм, а пыльцевые зерна — из слоя в 50 мм. Объем воздуха, содержащий равные количества спор дождевика и пыльцевых зерен, оставит на стекле за данный период времени в 100 раз больше зерен пылицы. Для того чтобы компенсировать эту диспропорцию, Шеппегрелл [419] пытался вычислять объемные концентрации различных частиц по осадку на стеклах, используя формулу, в которую входил диаметр частиц. В дальнейшем Кок [74] видоизменил эту формулу, заменив диаметр на радиус.

Поскольку при большой скорости воздушного потока наблюдается краевой эффект и турбулентное осаждение (см. гл. VI), результаты улавливания спор на горизонтальные стекла с трудом поддаются расшифровке, и все же, несмотря на это, метод горизонтальных стекол применяется очень широко, и именно ему мы обязаны значительной частью наших пока еще довольно скудных знаний о микрофлоре воздуха.

Улавливание на чашки Петри. Некоторые авторы экспонировали чашки Петри на открытом воздухе, чтобы получить осадок пылицы для последующего визуального исследования [201, 267].

Чаще всего чашки Петри со стерильной средой экспонируют на открытом воздухе в течение 1—10 мин, чтобы уловить таким способом бактерии и плесени, которые потом образуют на этой среде колонии (иногда экспонируют пустые чашки, а затем в лаборатории заливают в них агаризованную питательную среду).

Внутри помещений этому методу присущи только те искажения, которые зависят от различий в скорости седиментации. На открытом воздухе вносятся еще и искажения, обусловленные аэродинамической «тенью» от краев чашки (такая «тень» отсутствует только в чашках, утопленных вровень с плоской поверхностью, см. стр. 124).

Для забора проб воздуха вне помещений этим методом пользовались в ряде исследований [144, 308, 389—391, 412—414, 489, 522]. Помимо удобства и экономичности, он представляет ценность и в том смысле, что организмы могут быть определены достаточно точно по полученным культурам. К числу недостатков метода относится то, что результаты анализа зависят от размеров частиц, от скорости ветра и от аэродинамических эффектов (см. стр. 124). Кроме того, забор проб производится не непрерывно, а периодически, и анализу подвергаются малые объемы воздуха. Непрерывный забор проб таким способом непрактичен; к тому же он не дает возможности обнаружить суточные колебания в составе спор. Метод пригоден лишь для идентификации жизнеспособных частиц, могущих развиваться в культуре, и, когда речь идет о совершенно определенной группе организмов, высокая избирательность, которую можно ему придать, несомненно, служит достоинством. Рост в культуре плеоморфных грибов еще не дает ответа на все интересующие нас вопросы; культура *Phoma* или *Fusarium* может, например, развиваться как из конидии, так и из аскоспоры, и иногда бывает важно установить, из чего именно она развилась.

Улавливание в конические воронки. Этот прием применил Савулеску [417] для улавливания конидий возбудителя ложной мучнистой росы винограда (*Plasmotopara viticola*) при прогнозировании распространения мильдью в Румынии.

СЕДИМЕНТАЦИЯ ИЗ ВОЗДУХА, ИСКУССТВЕННО ПРИВЕДЕННОГО В ДВИЖЕНИЕ

Метод Хессе, в котором для улавливания спор применяются длинные горизонтальные трубки, мы уже описывали в гл. I. Кок [74] использовал тот же принцип для визуального (микроскопического) исследования осевшей из воздуха пылицы. В небольшой камере дно и крышка были выстланы изнутри стеклянными пластинками, так что зазор между дном и крышкой составлял всего 1—2 мм. Воздух пропускали между пластинками со скоростью 1,4 м³ в сутки. Кок отметил хорошее согласие между данными этого опыта и осаждением на горизонтальные стекла, находившиеся в течение того же срока на открытом воздухе.

Аналогичны по принципу приборы Голлендера и Делла-Валле [208], где воздух входит в горловину перевернутой конической воронки, подвешенной (с зазором 3 мм) над средой, находящейся в чашке Петри, и склянка Шерфа (см. [105]), где воздух выходит из конца трубки над поверхностью питательной среды в плоской склянке, лежащей горизонтально. Ни один из этих приборов не получил широкого распространения, так как их трудно приспособить для количественных определений; к тому же объем воздуха, отбираемого при помощи этих приборов, обычно бывает слишком мал.

ИНЕРЦИОННЫЕ МЕТОДЫ

При заборе проб инерционными методами частицы задерживаются на фильтрах, на плоских поверхностях или в жидкости. Воздух прогоняется через сопло или трубку или же закручивается для получения центробежного эффекта; можно также применить и другой принцип — движение улавливающей поверхности через

воздух, как это делается в карусельных приборах или при заборе проб с самолета. Группировка описанных ниже методов не вполне обоснована, но зато, несомненно, удобна.

Осаждение при помощи ветра

Улавливание спор на вертикальные или наклонные предметные стекла. При изучении сенной лихорадки и ржавчины злаков для улавливания соответственно пыльцы и спор применялись клейкие предметные стекла, установленные вертикально или наклонно. Блэкли [22] экспонировал одновременно четыре стекла, обращенные на четыре стороны света; но обычно экспонируется в течение 24 час только одно стекло, установленное на флюгере таким образом, чтобы оно все время было обращено клейкой поверхностью к ветру [30, 72, 84].

При улавливании на Цейлоне [478] и в Индии [298] спор *Hemileia vastatrix* — ржавчинного гриба, поражающего кофейные деревья, — предметные стекла укрепляли на деревьях в положении, наиболее соответствующем положению листьев.

Для того чтобы определить продолжительность периода, на протяжении которого происходит отделение спор с зараженного растения или плодового тела гриба, применяют различные методы, но мы их здесь обсуждать не будем, так как они не имеют прямого отношения к проблеме забора проб воздуха [209, 327, 354].

Блэкли [22], очевидно, первым воспользовался воздушным змеем для подъема ловушек (предметных стекол) на достаточно большую высоту. Аналогичные устройства использовал также Мехта [299—301] при изучении распространения ржавчины в Индии. В 1930—1932 гг. здесь проводились запуски свободных шаропилотов, наполненных водородом и несущих на себе вертикальные пластинки, причем управление открыванием и последующим закрыванием контейнера с этими пластинками осуществлялось с помощью зажженного фитиля (после 5 мин пребывания на заданной высоте) [64]; однако этот метод был вытеснен применением воздушных змеев, которые могли находиться в воздухе в

течение 2—3 час. Теперь мы знаем, что когда пластинка прикреплена к свободно запущенному аэростату (в отличие от воздушного змея или привязного аэростата), то даже если она и обращена прямо к ветру, ее улавливающая способность невелика, поскольку эта пластинка обладает малой или нулевой скоростью относительно воздуха.

Забор проб воздуха с самолетов в первое время производился при помощи клейких предметных стекол или чашек Петри, установленных под прямым углом к направлению полета. Мехта [301] и другие исследователи использовали также деревянную лопасть со склянкой, предложенную Стэкменом и др. [447]; при скоростях, соответствующих скорости самолета, это приспособление должно было служить эффективной ловушкой для любых спор, за исключением самых мелких. Ньюмен [322] отметил увеличение эффективности, когда при заборе проб воздуха с самолета перед стеклянной пластинкой укреплялась проволока, (благодаря этому ликвидировалась застойная зона).

Улавливание спор на вертикальные цилиндры. Съемное клейкое покрытие для вертикального цилиндра впервые, насколько известно, применил Ремпе в Гёттингене [386] при исследовании находящейся в воздухе пылицы. Для этой цели целлулоидную пленку, покрытую вазелином, обвертывали вокруг небольшой латунной трубки диаметром 14 мм и длиной 45 мм. Такие трубки подвешивались в вертикальном положении на деревьях или же на шестах на требуемой высоте. Ремпе сравнивал осаждение пылицы ветром с ее седиментацией, т. е. с оседанием под действием силы тяжести (во втором случае измеряли осадок на горизонтальной пластинке, укрепленной на высоте 1 см), и обнаружил, что осаждение ветром, как правило, превышало седиментацию. На расстоянии 100 м от кустов *Corylus* количество пылицы, осажженной ветром на высоте 3 м, в 25 раз превышало количество частиц, осевших под действием силы тяжести на уровне земли. Такого рода измерения (в дневное и ночное время) велись на протяжении месяца на ровной крыше Гёттингенского ботанического института. Вертикальный клейкий цилиндр

диаметром 0,5 см использовал также Тернер [463] при изучении в полевых условиях мучнистой росы злаков (возбудитель — *Erysiphe graminis*).

Кордиум и Бобченко [245], очевидно, дошли до минимально возможной толщины цилиндра и одновременно до максимального коэффициента захвата, применив стеклянные нити; то же можно сказать и о флажке-заборнике Харрингтона и др. [190], представляющем собой миниатюрный флюгер из целлулоидной ленты, укрепленный на оси, вращающейся в подшипниках с малым моментом трения.

Ловушки с клейкой поверхностью обычно предназначаются для последующего визуального подсчета, однако они могут быть использованы и для получения культур. Так, например, Мартин [288] указывал, что, применяя «метод мокрой иглы», предложенный Ханна [187], можно снимать отдельные споры с экспонированной поверхности.

Клейкие предметные стекла, устанавливаемые горизонтально или вертикально, а также цилиндры представляют собой удобные и дешевые ловушки. Однако всем им присущи два недостатка: 1) теоретически обоснованная невозможность улавливания крупных частиц в неподвижном воздухе, а мелких спор грибов даже при средней скорости ветра и 2) очень большая зависимость эффективности улавливания от скорости ветра (см. фиг. 12).

Ландал и Германн [251] отмечали, что «количество аэрозоля, осажденного на вертикальной пластинке, мало изменяется, когда пластинку устанавливают под различными углами к направлению ветра в пределах 30°». Результаты наших опытов показали, что для спор *Lycosporidium* это справедливо только при скорости ветра порядка 5 м/сек. При скорости ветра 1,1—0,75 м/сек поворот пластинки от 90 до 60° увеличивает осаждение в 10 раз, а при 3,2 м/сек — в 5 раз; при скорости ветра 9,5 м/сек осаждение, напротив, уменьшается (примерно на 25%).

Установка предметных стекол ($7,6 \times 2,5$ см) под углом, промежуточным между 0 и 90° , должна приводить к увеличению коэффициента захвата при скорости ветра, обычной на открытом воздухе у поверхности земли. Хайр [220] нашел, что на стеклах, экспонированных в поле под углом 45° , при скорости ветра, не превышающей $2,4$ м/сек, осаждение спорангиев *Pseudoperonospora cubensis* происходило интенсивнее, чем на горизонтальных и вертикальных стеклах. Это явление легко объяснить, исходя из результатов опытов в аэродинамической трубе (ср. фиг. 16). По всей вероятности, установка пластинки под углом 5° к набегающему воздушному потоку должна обеспечить относительную стабильность коэффициента захвата (варьирование в пределах $0,6$ — $1,4\%$ в диапазоне скоростей от 1 до 10 м/сек); при 10° коэффициент захвата в том же диапазоне скоростей должен варьировать в пределах $1,5$ — $4,5\%$. Другой способ стабилизации коэффициента захвата — обеспечение поворота пластинки в пределах 10° — 30° при изменении скорости ветра от 10 до 1 м/сек; тогда в этом диапазоне коэффициент захвата для спор *Lycoperidium* должен быть приблизительно постоянным и близким к 4% .

Вертикальные предметные стекла размером $7,6 \times 2,5$ см, широко используемые при фитопатологических исследованиях, являются инерционными ловушками; их недостатки заключаются в том, что они неэффективны при малой скорости ветра и в то же время высокочувствительны к изменениям этой скорости. Чтобы избежать ошибочных заключений и на основании анализа осадка правильно определить среднюю (во времени) концентрацию спор, необходимо знать скорость ветра, при которой происходило осаждение, и внести соответствующие поправки. Это можно проиллюстрировать, рассмотрев осадки, образуемые аэрозолем, содержащим $10\,000$ спор *Lycoperidium* на 1 м³, в аэродинамической трубе при двух различных скоростях воздушного потока. При 1 м/сек и коэффициенте захвата 5% на 1 см² за 1 час должно осесть около 20 спор. При увеличении скорости воздушного потока до $9,4$ м/сек количество осадка, отлагающегося за 1 час, должно увеличиться до

9000 спор на 1 см², т. е. в 450 раз, хотя число спор на 1 м³ воздуха в обоих случаях одинаково. Источником ошибок служит еще и то, что при малых скоростях потока коэффициент захвата мал, а следовательно, невелико и количество осевших частиц. Поскольку при вычислении концентрации эту величину приходится умножать на довольно большое число, ошибка также получается весьма большой.

Улавливание спор при помощи аэроконископа. Аэроконископ, которым пользовались сначала медики, а затем и фитопатологи, представляет теперь в основном исторический интерес. Впервые аэроконископ, по-видимому, применил Сэйлсбери [416] в США, после чего его основательно усовершенствовали Мэддокс [283, 284] и Эйри [2] в Англии и одновременно Каннингхэм [88] в Индии (см. гл. I).

Аэроконископ конструкции Мэддокса и Каннингхэма (см. фиг. 2) использовали при фитопатологических исследованиях Христов [70] в Болгарии и Шитикова-Русаква (см. [448]) в СССР. Аэроконископы или аэроскопы¹, использующие аэродинамический напор ветра, дают, в сущности, только качественные показания; никаких данных об их коэффициенте захвата не имеется. Обнаружение какого-либо организма при помощи подобного прибора означает, что этот организм, несомненно, находился в воздухе, но не позволяет судить о его количестве; если же скорость ветра низка, то отрицательный результат не может быть гарантией того, что данный организм в воздухе действительно отсутствует.

Ловушки с принудительным движением воздуха

Ловушки, через которые воздух прогоняется насосом, вентилятором или аспиратором, могут действовать в какой-то степени независимо от скорости ветра и размера частиц, и, следовательно, такие ловушки пригодны

¹ Термин *аэроскоп* применялся в двойном смысле: применительно к данному типу прибора или применительно к барботёру, описанному Ретгером (см. стр. 164). — *Прим. ред.*

для анализа определенных объемов воздуха в полевых условиях.

Для забора проб аэрозоля из неорганических частиц, которые нередко достигают большой концентрации в закрытых помещениях, применялись различные типы кониметров (например, кониметр Котце, счетчик пыли Оуэна, счетчик ядер конденсации Айткена). Ни один из них в должной мере не отвечает требованиям аэриобиологии: они пригодны лишь для измерения высоких концентраций, так как объем просасываемого воздуха мал, и аэродинамические свойства исключают возможность изокинетического забора проб воздуха (к тому же, ввиду осаждения частиц с большой скоростью происходит разрушение агрегатов). Эффективность работы этих приборов проверяли Дэвис и др. [93], а их преимущества и недостатки подытожили Грин и Лейн [162]. Мей [295] подчеркнул, что неискаженные пробы движущегося воздуха «можно получать лишь при условии изокинетического забора проб, т. е. тогда, когда всасывающая трубка с острой кромкой направлена навстречу ветру, а расход всасываемого воздуха таков, что скорость воздуха в трубке равна скорости основного потока». Многие из приборов, широко применяемых при биологических работах, обеспечивают удовлетворительный забор проб аэрозолей, состоящих из отдельных бактериальных клеток или, например, спор плесневых грибов в *неподвижном* воздухе; однако все эти приборы дают большие отклонения от идеального изокинетического режима забора проб *движущегося* воздуха, содержащего бактерии, прилипшие к крупным частицам, сравнительно крупные споры грибов или пыльцевые зерна.

Основные погрешности при использовании инерционных ловушек с принудительным просасыванием воздуха таковы: 1) погрешность забора пробы, обусловленная тем, что не все споры попадают в щель (ее можно уменьшить установлением изокинетического режима и ориентацией щели навстречу воздушному потоку) (см. [480]); 2) погрешность удерживания, вызванная тем, что не все споры, попавшие в щель, оказываются на предназначенной для них поверхности ловушки:

часть из них теряется на стенках ловушки, а другая часть вообще не осаждается и проходит сквозь ловушку. Иногда требуется улавливать споры, заключенные внутри капелек жидкости диаметром 150—600 мк; удовлетворительного оборудования для сбора таких спор пока не существует.

Пористые фильтры. Просасывание воздуха через фильтр (с такими малыми отверстиями, чтобы интересные нас организмы не могли через них пройти) применяется сравнительно редко, так как затруднительно получить достаточно большой расход воздуха через мелкие поры. Фрей и Кейт [147] при исследовании спор *Venturia* применяли фильтровальную бумагу. Этот же метод использовал Чемберлен [62], ставивший опыты со спорами *Lycoperidium* в аэродинамической трубе, Гордон и Капп [159] — в опытах с *Histoplasma* и Эрдтман [120] — при сборе пыльцы на трансатлантических лайнерах. В настоящее время имеются в продаже мембранные фильтры «Мультипор» (из беззольной целлюлозы) с диаметром пор от 0,8 до 5,0 мк, что позволяет получить расходы, приемлемые для некоторых типов анализа [131, 157, 180]. После экспозиции эти мембраны можно помещать прямо на поверхность плотной среды в чашках Петри с тем, чтобы образующиеся колонии развивались на самих мембранах, или же споры можно стряхивать в воду и затем разливать полученную суспензию по чашкам с питательной средой, или, наконец, можно исследовать осевшие на мембране частицы прямым микроскопированием.

Инерционные фильтры отличаются от пористых наличием толстого слоя нитей или гранул, разделенных относительно широкими воздушными промежутками. Взвешенные в воздухе частицы испытывают повторные столкновения и осаждаются в наружных слоях фильтрующего вещества. Пастеровский воздушный фильтр (см. стр. 19) заполнялся набивкой из нитроцеллюлозной ваты; эту вату после просасывания воздуха растворяли в смеси спирта с эфиром, а затем находившиеся в ней частицы исследовали под микроскопом. Так как уловленные организмы в результате такой обработки неизбежно погибали, Фрэнкленд [145] предложил заме-

нить нитроцеллюлозную вату порошком из толченого стекла, который после экспозиции промывали, разбалтывали в воде и наносили на питательную среду. Ввиду того, что отмыть микроорганизмы от твердого фильтрующего вещества трудно, многие исследователи предпочитают фильтры из полностью растворимых веществ, например из сернокислого натрия [313]. Буллер и Лоу [49] применяли набивку из измельченного сахара, Ричардс [392] пользовался фильтром из альгината натрия, а некоторые другие исследователи — фильтрами из альгината аммония [186], растворимого в воде, а также альгината кальция, который растворим в рингеровском растворе или же в гексаметафосфате кальция.

В течение многих лет общепринятым методом улавливания взвешенных в воздухе микробов был метод, предложенный Петри [352], или различные его модификации (см., например, [485]). Воздух просасывали через стерильную трубку длиной 9 см и диаметром 1,6 см, содержащую два столбика песка, разделенных проволочной сеткой. Эти два фильтра извлекали отдельно друг от друга, причем содержимое заднего фильтра служило контролем. Приспособление для установки пяти таких трубок на самолете было описано в 1936 г. [329].

Упрощенный метод фильтрации при помощи ветра был разработан Ришбетом [396, 397] при исследовании патогенных грибов хвойных лесов. Квадрат промасленного муслина (20×20 см), подвергнутый сухой стерилизации в бумажном конверте при температуре 100°, натягивали на проволочную рамку; эту рамку либо устанавливали на шесте (обычно на высоте 2 м от земли) под прямым углом к ветру, либо прикрепляли к движущейся тележке. Длительность экспозиции варьировала от нескольких минут до нескольких часов; по окончании экспозиции из муслина вырезали квадрат размером 10×10 см, отмывали его в воде и затем полученную суспензию разливали по чашкам с питательной средой. Посев на свежие срезы сосновых стволов дает чувствительный и в высшей степени селективный метод определения для спор двух видов грибов — *Fomes annosus* и *Peniophora gigantea*.

Аппараты типа скрубберов задерживают частицы, взвешенные в воздухе, при прохождении воздуха в виде мелких пузырьков через жидкость; при этом имеют место различные сочетания инерционного, седиментационного и диффузионного осаждения. Простой аэроскопический барботёр, предложенный Ретгером [387] и состоящий из входной трубки, заканчивающейся погруженным в жидкость перфорированным расширением, представляется прототипом перспективного прибора. Другой простой прибор описан Джилбертом [153]. Улучшенные типы барботёра были описаны Уиллером и др. [491], Моултоном и др. [318] и Дюбюи и др. [105].

Капиллярный фильтр Розбери — Гендерсона (фиг. 18) принципиально несколько отличается от описанных выше барботёров. Небольшая склянка снабжена широкой входной трубкой, к внутреннему концу которой припаян короткий капилляр. Последний должен быть погружен в находящуюся в склянке жидкость не менее чем на 5 мм, и в то же время не должен быть удален от дна склянки больше чем на 4 мм. Капилляр действует как ограничитель расхода просасываемого воздуха (например, 2—3 л/мин, а иногда и до 20 л/мин [405]). Этот фильтр был опробован при некоторых бактериологических исследованиях и показал высокую эффективность. Однако при использовании его для анализа аэрозолей, содержащих крупные частицы, возможны потери за счет осаждения в колене входной трубки. Эти потери можно предотвратить, введя предварительный фильтр, предложенный Меем и Дрюэттом [297], для сбора частиц диаметром более 8 мк.

Центробежные заборники. На принципе центробежного осаждения основана воздушная центрифуга Уэллса [486], имеющая пропускную способность 30—50 л/мин. Воздух прогоняется через покрытый изнутри слоем агара стеклянный цилиндр, вращающийся со скоростью 3500—4000 об/мин. При этом воздух также приходит во вращение, и все взвешенные в нем частицы осаждаются на стенках цилиндра под действием центробежных сил. После экспонирования цилиндр помещают в термостат. Колонии, образовавшиеся на агаре, непосредственно характеризуют объемную концентрацию находившихся



Фиг. 18. Капиллярный фильтр Розбери — Гендерсона.

в воздухе организмов — разумеется в той мере, в какой последние способны к образованию колоний на данной среде. Этот прибор весьма широко используется при обычных бактериологических исследованиях (см., например, [357, 487]). К числу недостатков прибора относится

трудность исследования осадка на изогнутой внутренней поверхности цилиндра, а также и то обстоятельство, что коэффициент захвата снижается с уменьшением размера частиц (для частиц диаметром 2,3 мк он составляет 100%, а для частиц диаметром 0,77 мк — всего лишь 50% [356]). Уэллс [78] описал также модель воздушной центрифуги для сбора пыльцы, рассчитанную на прямое микрокопирование.

Более сложный прибор, так называемая *конифуга*, предназначается для микроскопического изучения спектра размеров частиц в аэрозолях [162, 418]. Она весьма удобна для сравнения скорости оседания частиц сферической и неправильной формы, но имеет существенный недостаток — малую пропускную способность — всего 25 см³/мин. Циклонные пылеулавливатели, отличающиеся от конифуги по конструкции, но сходные с ней по принципу действия, широко применяются в промышленности для осаждения пыли из воздуха; их преимуществом является высокая производительность при малых потерях напора. Малые циклоны применяли Терве [457], Терве и Черри [458] и Огава и Инглиш [325] для сбора больших количеств спор ржавчинных грибов в опытах по инокуляции; по нашим данным, циклоны вполне пригодны и для улавливания значительно более мелких спор *Ustilago* (описание конструкции циклонных пылеуловителей приведено у Дэвиса [92]).

Инерционные заборники. В инерционных заборниках применяется всасывание с помощью насоса, чтобы повысить скорость всасываемого через сопло воздуха до такой величины, при которой коэффициент захвата достаточно велик (80—100%). В этих заборниках взвешенные в воздухе частицы осаждаются на твердой поверхности. Прототипом таких приборов явилась серия устройств для исследования различных видов индустриальной пыли и атмосферных ядер конденсации, например счетчик пыли Оуэна, счетчик ядер конденсации Айткена и различные виды кониметров (см. стр. 161). Эти приборы мало пригодны для микробиологических работ, однако Дархэм [111] считает, что они вполне эффективны при локальном изучении аэрозолей с высокой концентрацией пыльцы. В числе ранее созданных при-

боров, предназначенных для аэриобиологических исследований и снабженных электроприводом, необходимо отметить импактор Хевеса и др. [194].

Щелевой заборник [34] первоначально предназначался для бактериологических исследований в закрытых помещениях. В этом приборе воздух просасывается через узкую щель непосредственно над поверхностью стерильного агара, находящегося в медленно вращающейся чашке Петри. По истечении нескольких минут (на протяжении которых всевозможные присутствующие в воздухе частицы, споры и т. п. осаждаются на агар) чашку Петри удаляют и ставят в термостат, чтобы обеспечить возможность развития колоний. Заборник Лакиша и др. [265] аналогичен по принципу, но допускает стерилизацию в автоклаве. Щелевой заборник обеспечивает хорошее удержание спор; идентификация производится в культуре; аппарат пригоден для разового или периодического, но не для непрерывного забора проб. Целесообразно применять его для забора проб в закрытых помещениях, поскольку он не приспособлен для изокинетического режима, и с крупными частицами при наличии ветра возможны большие погрешности забора (см. стр. 161).

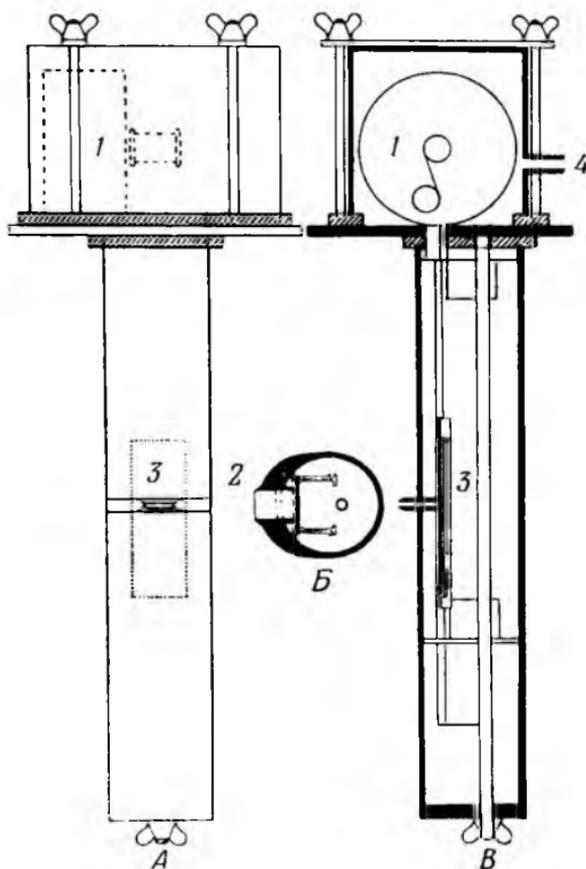
Каскадный импактор [295] представляет собой высокоэффективный всасывающий заборник. При изокинетическом режиме он служит эталоном для калибровки других приборов. Каскадный импактор состоит из разъемного фасонного канала, через который просасывается исследуемый воздух. При этом воздух проходит через ряд последовательно сужающихся щелей, скорость его все более увеличивается, и содержащиеся в нем частицы осаждаются на клейких стеклах, расположенных непосредственно за щелями; первая щель (входное отверстие) обращена навстречу ветру. В первоначальной модели прибора при просасывании 17,5 л воздуха в 1 мин скорость воздушного потока при его прохождении через четыре последовательно расположенные щели составляла 2,2; 10,2; 20,4 и 34 м/сек; при этом через каждую щель проходило 50% частиц, имевших диаметр соответственно 12, 4, 2 и 1,1 мк. Более поздние модели хорошо задерживают частицы диаметром до 0,5 мк.

Таким образом, каскадный импактор делит полученный осадок на четыре фракции (причем разрушения агрегатов не происходит). Каскадный импактор весьма удобен для кратковременного забора проб. Однако когда этот прибор применялся для анализа воздушных спор в летние месяцы (в условиях Англии), осадок на стеклянных пластинках уже через 1—2 час после начала просасывания становился слишком плотным. Поэтому Мей [296] сконструировал усовершенствованную модель каскадного импактора с движущимися пластинками, чтобы преодолеть это затруднение и получить картину распределения концентрации частиц во времени. Уилкоккс [496] описал пятиступенчатый каскадный фильтр.

Автоматическая ловушка Херста, предназначенная для осаждения спор с учетом объема очищенного воздуха [202], снабжена механическим приводом и рассчитана на работу в полевых условиях (фиг. 19). Она состоит в основном из одной ступени импактора (ее размеры соответствуют второму патрубку каскадного импактора). Позади щели находится клейкое предметное стекло, движущееся со скоростью 2 мм/час. За 24 час частицы осаждаются на стекле в виде полосы длиной 48 мм. Эту полосу можно подвергнуть микрокопированию в продольном направлении, если нужно получить среднесуточную величину, но можно также просматривать ее и в поперечном направлении через каждые 4 мм длины: в этом последнем случае мы получим картины осаждения частиц в определенные моменты времени (с интервалами в 2 час).

Ловушка Херста очень удобна для систематических наблюдений и представляет собой удачный компромисс, способный удовлетворить многим противоречивым требованиям. Она имеет механический привод; забор проб воздуха происходит более или менее изокинетически; идентификация спор производится визуально под микроскопом, а распределение во времени может быть установлено с точностью ± 1 час и даже с большей. Преимуществами ловушки Херста являются простота, прочность и непрерывный режим работы; для ее обслуживания достаточно нескольких минут в сутки. К ее недостаткам относятся значительная стоимость, потребность

в питании электроэнергией и непригодность для анализов с идентификацией спор в культуре, а также для улавливания спор, распространяющихся при разбрызгивании капелек жидкости. Пейди [333] описал модифицированную ловушку Херста, в которой подача стеклянной пластинки происходит не непрерывно, а периодически, с интервалами в 1 час. Панцер и др. [343]



Фиг. 19. Схема автоматической ловушки Херста.

А. Вид спереди (навстречная сторона). Б. Поперечное сечение через входную щель. В. Вид сбоку (продольный разрез). 1 — часовой механизм, передвигающий пластинку; 2 — входная щель, обращенная навстречу ветру, позади которой движется вверх держатель с пластинкой (3); 4 — к вакуум-наосу. (Флюгерное устройство и колпак для защиты входного отверстия от дождя не изображены.)

предложили непрерывно действующий заборник с батарейным питанием, но описание их прибора наводит на мысль, что коэффициенты захвата и удержания у этого прибора невелики.

При малой плотности осадка на предметных стеклах просмотр их под микроскопом утомителен. Херст [204] сравнивал среднюю плотность отложений спор на горизонтальных пластинках, вертикальных цилиндрах и на клейких стеклах своей автоматической ловушки, экспонированных в течение четырех летних месяцев на открытом воздухе (табл. 17). Мелкие споры, которые почти

Таблица 17

Средняя плотность отложений спор на ловушках трех типов на высоте 2 м над поверхностью земли [204]

	Количество спор на 1 см ²			Отношение	
	ловушка Херста (a)	вертикальный цилиндр диаметром 5 мм (b)	горизонтальная пластинка (c)	b/a	c/a
Головные грибы	621	15	3	0,024	0,005
<i>Alternaria</i>	156	58	3	0,372	0,016
<i>Cladosporium</i>	8930	376	59	0,042	0,007
<i>Erysiphe</i>	100	69	2	0,690	0,018
Пыльца, < 20 мк	206	377	8	1,830	0,038
Пыльца, > 20 мк	181	490	13	2,707	0,072

не осаждаются на вертикальных цилиндрах и горизонтальных пластинках, оседали в значительном количестве на стеклах ловушки Херста.

Вид осадков, полученных с ловушкой Херста, иллюстрирует фото 2, а некоторые результаты применения этого прибора описаны в следующей главе.

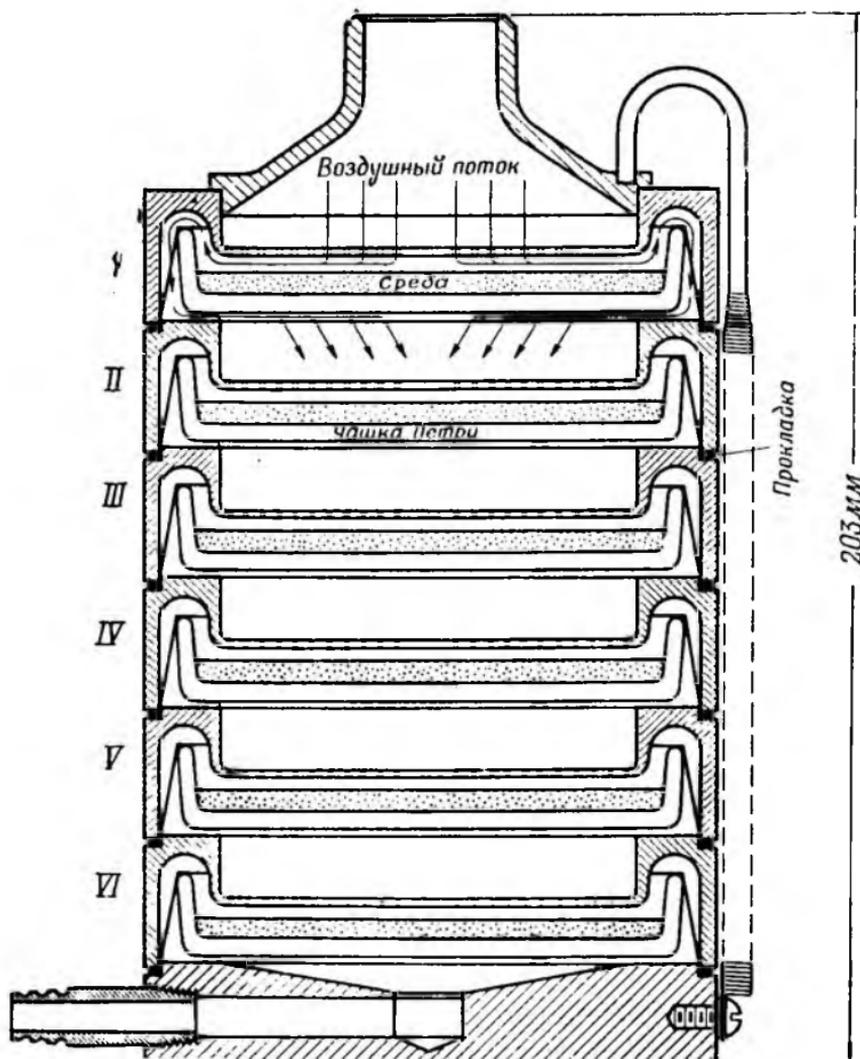
Портативная ловушка Грегори, предназначенная для осаждения спор с учетом объема очищенного воздуха [168], забирает 10 л воздуха в 1 мин, причем просасывание осуществляется вращением от руки небольшого насоса со скользящими лопастями. Вес аппарата около

4,5 — 5,5 кг. Его преимущества — дешевизна и портативность; длительность забора пробы может быть при необходимости определена с точностью до *секунд*; прибор пригоден для работы в труднодоступных местах и для кратковременного забора проб (в течение 5—10 *мин*). Однако работа с ним утомительна; прибор не приспособлен для продолжительной непрерывной работы и не может быть рекомендован для изучения изменений в составе и концентрации воздушных спор в зависимости от времени суток или под влиянием погодных условий. Брук [39] создал аналогичный прибор для изучения спор, присутствующих в воздухе над пастбищами Новой Зеландии.

Портативную ловушку Грегори, точно так же как и автоматическую ловушку Херста, желательно было бы модифицировать таким образом, чтобы идентификацию спор наряду с микроскопированием можно было проводить и культуральными методами.

Заборник Андерсена можно считать усовершенствованным вариантом так называемого «ситового аппарата» Дюбюи и Крипса [104]. По принципу действия эта ловушка [4] сходна с каскадным импактором. Воздух просасывается через круглое входное отверстие и затем последовательно проходит через шесть круглых пластинок, каждая из которых имеет по 400 отверстий (чем дальше от входа расположена пластинка, тем мельче отверстия). Споры, прошедшие через отверстия, осаждаются на стерильной среде, находящейся в чашках Петри (фиг. 20). При этом для каждой фракции частиц может быть использована своя особая среда. Расход воздуха в заборнике этого типа составляет 28,3 *л/мин*; по утверждению автора, потери на стенках незначительны, а удерживание составляет 100% даже для отдельных бактерий.

Наша работа с ловушкой Андерсена показала, что этот прибор очень удобен и дает хорошие результаты с бактериями, актиномицетами и плесенями, хотя для частиц, размеры которых превышают 8—10 *мк*, представляется полезным ввести предварительную ступень, чтобы устранить потери на передней стороне первой чашки.



Ф и г. 20. Схема шестиступенчатой ловушки Андерсена [4].

I — каскад № 1 (1, 16 мм; 1,08 м/сек); IV — каскад № 4 (0,53 мм; 5,26 м/сек);
 II — каскад № 2 (0,91 мм; 1,80 м/сек); V — каскад № 5 (0,34 мм; 12,42 м/сек);
 III — каскад № 3 (0,71 мм; 2,95 м/сек); VI — каскад № 6 (0,25 мм; 23,30 м/сек).

В заключение необходимо упомянуть о попытках использовать в качестве «ловушек» для спор органы дыхания (легкие) некоторых животных. Лури и Уэй [269] размельчали ткань легких различных животных и вводили ее внутривентриально мышам; впоследствии из печени и селезенки этих мышей были выделены в культуре два дерматофита (*Trichophyton mentagrophytes* и *Microsporon gypsum*).

Вращающаяся вилка. Принцип движения через воздух объекта, прикрепленного к концу вращающегося рычага, применяется в аэродинамических лабораториях в качестве варианта аэродинамической трубы. В США этот принцип был использован при постройке прибора для исследования воздуха. Сначала это был «воздушный хлыст» Дархэма [111] — алюминиевый прут длиной 900 мм, закрепленный радиально и несущий на себе стеклянную пластинку с клейкой наружной поверхностью. При помощи этого прибора Дархэм измерил концентрацию пыльцы в воздухе близ цветущей посадки амброзии (*Ambrosia* spp.) и установил, что максимальная концентрация пыльцы составляла 10 млн. на 1 м³ воздуха.

Позднее новую скоростную ловушку с вращающейся вилкой предложил Перкинс [348]. Эта ловушка, получившая название «Ротобар», применялась при фитопатологических исследованиях [8] и была несколько модифицирована Харрингтоном и др. [190]. Ротобар состоит из латунного прутка с квадратным поперечным сечением 1,56 × 1,56 мм, согнутого в форме U-образной вилки высотой 6 см и шириной 8 см; эта вилка крепится к валу миниатюрного электродвигателя, делающего 2520 об/мин при питании от сухих батарей напряжением 9—15 в. Покрытые клейким составом пальцы вилки эффективно прочесывают воздух с производительностью 120 л/мин. Окружная скорость вращения составляет около 10 м/сек. При этом для частиц размером свыше 12 мк коэффициент захвата должен иметь большие значения, для меньших же частиц он может оказаться ниже 50%. Прибор надежен в работе; он обладает малым весом, а батареи к нему недороги и обеспечивают работу в течение 2—3 суток.

Клейкие покрытия

Ассортимент клейких покрытий для ловушек ограничен. Вазелин или желатин-глицерин имеют много преимуществ. Желатин-глицерин благодаря своим оптическим свойствам более удобен для визуальной идентификации, но он гигроскопичен и в дождливую погоду легко может быть смыт.

Вазелин обеспечивает надежное покрытие для стекол ловушки Херста, однако к нему (для затвердения) обычно требуется добавлять парафин (12,5%). Между тем известно, что покрытие должно быть возможно более мягким, и для максимальных температур Пейди и Келли [337] предложили в качестве покрытия силиконовую смазку. Если споры после улавливания переносятся на среду для проращивания, Оорт (личное сообщение) рекомендует пектиновое желе.

ТЕРМОФОРЕТИЧЕСКОЕ ОСАЖДЕНИЕ

Если в воздух, содержащий большое количество пыли, поместить какое-либо нагретое тело, то вокруг этого тела образуется некоторое пространство, свободное от пыли [479]. Это хорошо известное явление было использовано для создания термопреципитатора, в котором поток запыленного воздуха медленно проходит мимо провода, нагреваемого электрическим током до температуры, на 100° превышающей наружную: частицы пыли осаждаются на узкие стеклянные пластинки, на которых их затем и просматривают под микроскопом. Этот метод мало применяется в аэриобиологических исследованиях, но дает хорошие результаты при улавливании субмикроскопических частиц, а также и некоторых более крупных частиц (до 5 мк в диаметре). Наилучшие результаты он дает при большой концентрации частиц, так как объем просасываемого воздуха составляет лишь $7 \text{ см}^3/\text{мин}$ [162].

ЭЛЕКТРОСТАТИЧЕСКОЕ ОСАЖДЕНИЕ

Движение заряженных частиц в электрическом поле широко применяется в технике для очистки воздуха от

пыли, поскольку в аппаратах этого типа потеря напора мала даже при больших расходах воздуха. Берри [18] отметил, что на указанном выше принципе возможна разработка эффективного метода забора проб воздуха, а Лакиш и др. [265] запатентовали электростатическую ловушку (ловушка фирмы «Дженерал Электрик»). Чашки Петри с культуральной средой устанавливаются на плоских металлических электродах, соединенных с однополупериодным выпрямителем и заряженных до 7000 в. Воздух входит через вершину полого конуса, почти касающегося своим основанием краев чашки Петри; заряд каждого конуса противоположен заряду того электрода, на котором стоит данная чашка. Небольшой насос просасывает 14 л воздуха в 1 мин над каждой чашкой; частицы движутся в электростатическом поле и осаждаются на поверхность агара.

При распылении в комнате водной суспензии *Escherichia coli* в чашке на положительном электроде было собрано приблизительно в 10 раз больше бактерий, чем на отрицательном. В опытах с бактериями, обычно присутствующими в воздухе, осаждение было, наоборот, большим (на 30%) на отрицательном электроде.

Очевидно, на каждой чашке, помимо электростатического осаждения заряженных частиц, происходит также гравитационное и инерционное осаждение незаряженных частиц. Положение и размеры верхнего электрода были установлены эмпирически, поэтому при исследовании пылицы или спор могут потребоваться некоторые изменения. При определении содержания бактерий в атмосферном воздухе, средняя концентрация, полученная в результате подсчета на двух чашках, оказалась на 2—3% выше величины, определенной при помощи заборника Лакиша с радиальной щелью. Степень зарядки частиц ионами после попадания в аппарат еще не установлена. Описанный аппарат применяли при аэриобиологических исследованиях Келли и др. [242], а позднее Пэйди и его коллеги в Канзасе.

Среди других методов электростатического осаждения заслуживают упоминания варианты, предложенные Рэком [381], а также О'Коннелом и др. [324].

СРАВНЕНИЕ РАЗЛИЧНЫХ МЕТОДОВ

В обычных условиях нетрудно установить какой-либо абсолютный стандарт для забора проб воздуха. Для неагрегированных спор одного вида, распыляемых в аэродинамической трубе, изокINETический забор воздуха через щель, обращенную навстречу воздушному потоку (с дальнейшим прохождением воздуха через подходящий мембранный фильтр, каскадный импактор или барботёр при условии принятия мер против возможной перегрузки), должен обеспечить надежность визуального подсчета количества частиц в исследуемом объеме воздуха. Каскадный импактор, как правило, не разрушает агрегатов спор; если это свойство оказывается нежелательным, то следует применить барботёр, который обеспечивает разрушение агрегатов. Чем больше варьируют видовой состав, размеры и степень агрегированности находящихся в воздухе спор, тем труднее подобрать аппарат для измерения их концентрации. Если размеры частиц превышают 10 мк, то путь воздуха внутри аппарата (до ловушки) должен быть прямым во избежание больших потерь на стенках.

Гигиенисты проводили свои бактериологические исследования главным образом с воздухом внутри помещений, поэтому соответствующая аппаратура разрабатывалась в расчете на неподвижный или малоподвижный воздух. Аэродинамические эффекты не учитывались (несмотря на то обстоятельство, что бактерии переносятся на твердых частицах или в каплях весьма различного размера), так что, хотя эффективность удерживания обычно обеспечивалась, эффективности захвата не уделялось должного внимания. У большинства приборов, например в щелевом заборнике или в электростатической ловушке, это затруднение удалось обойти благодаря тому, что входное отверстие прибора направлено вверх; однако это делает прибор непригодным для применения в полевых условиях.

При заборе проб атмосферного воздуха размеры пылевых зерен и грибных спор (см. Приложение), а также изменчивость скорости ветра заставляют уделять

особое внимание эффективности осаждения. По данным, полученным с помощью различных поверхностных ловушек (действие которых основано на естественных процессах осаждения), трудно определять объемные концентрации частиц в воздухе. В атмосфере в течение коротких периодов постоянства скорости ветра, а также в аэродинамических трубах можно использовать для определения концентрации осаждение на вертикальные полосы или цилиндры при условии, что скорость ветра и коэффициент захвата для интересующих нас частиц известны. Если известна скорость оседания частиц, то также возможны довольно точные вычисления при помощи теоретических формул [94]. Большинство данных, полученных при помощи поверхностных ловушек, например предметных стекол или чашек Петри, не могут быть переведены в объемную концентрацию и характеризуют только плотность отложений. Судить об изменениях концентрации по осаждению на ловушках мы можем только благодаря тому, что различия в концентрации, обычно наблюдаемые в природе, достаточно велики. Хайд [215], правда, на основе своих наблюдений показал, что в целом и особенно при длительных исследованиях метод горизонтальных стекол дает приблизительно те же данные о количественном составе и сезонных колебаниях концентрации облаков пылицы в Южном Уэльсе, что и ловушка Херста. Как исключение, описывается случай, когда ловушка Херста показала избытие пылицы крапивы (*Urtica*), которое не было обнаружено методом горизонтальных стекол.

Непрерывный режим забора проб, свойственный ловушке Херста, позволяет получать данные, очень ценные для микологов, фотопатологов и специалистов по аллергии несмотря на то, что при идентификации воздушных спор приходится пока ограничиваться визуальными методами. Бактериология атмосферы нуждается в разработке удобного оборудования для непрерывного забора проб с последующим выращиванием культур [313]; в том же заинтересованы и микологи, ибо появление такого оборудования, несомненно, обогатит нас новыми сведениями о распространяющихся по воздуху грибах,

Забор проб воздуха, как внутри помещений, так и снаружи, можно производить, имея в виду одну из следующих двух целей: 1) пополнение сведений о микрофлоре воздуха в целом — при этом методы забора проб должны возможно лучше обеспечивать получение адекватной выборки воздушных спор; 2) получение подробных сведений о каком-то отдельном виде или группе организмов — в этом случае методы исследования должны отличаться высокой селективностью.

Исследование воздуха путем забора проб привело к обнаружению разнообразия организмов, представленных воздушными спорами, способствовало выяснению условий распространения эпифитотий и помогло выяснить, как меняется концентрация воздушных спор по мере их удаления от источника. До сих пор, однако, оно не принесло большой пользы при прогнозировании вспышек заболеваний растений, так как существующие методы большей частью не чувствительны к малым концентрациям инокулюма в воздухе (табл. 18).

Таблица 18

Наименьшие концентрации спор (число спор в 1 м³ воздуха), которые могут быть обнаружены ловушкой Херста и клейкими предметными стеклами при разной скорости ветра [205]

Организм	0,5 м/сек	1,1 м/сек	1,75 м/сек	3,2 м/сек	5,5 м/сек	9,5 м/сек
Предметные стекла *						
<i>Lycopodium</i>	941	260	150	40	20	8
<i>Erysiphe</i>	2000	1500	860	340	70	10
<i>Ustilago</i>	28000	13000	20000	1400	640	490
Ловушка Херста						
<i>Lycopodium</i>	2	2	2	3	3	—
<i>Ustilago</i>	2	2	3	2	2	—

* Предметные стекла с клейкой поверхностью устанавливались под углом 45°; подсчет спор велся на площади стекла, равной 28 мм².

Херст [204] в своей статье, посвященной освобождению и распространению спор, писал следующее: «Вероятно, не существует ловушки, которая обнаруживала

бы споры с такой же чувствительностью, как один акр восприимчивых растений, когда погода благоприятствует заражению. Таким образом, эпифитотия может быть вызвана такой концентрацией спор, которую ловушки вообще не обнаружат. Поэтому необходимо определить предельную концентрацию, соответствующую «нулевому улавливанию». Для объемных ловушек это может быть сделано путем расчета «порога обнаружения», или, иначе говоря, концентрации, при которой в зоне учета каждая проба должна обнаружить одну спору. В наших обычных анализах методом одночасовых проб при работе с ловушкой Херста порог обнаружения составлял около 10 спор на 1 м³ воздуха. Такая значительная величина минимальной обнаруживаемой концентрации объясняет, почему ловушки для спор мало пригодны для практического прогноза эпифитотий фитотороза картофеля (которые возникают от небольшого локального источника спор) и в то же время вполне пригодны для прогноза эпифитотий парши яблони или стеблевой ржавчины злаков (когда начальная концентрация спор может быть высокой в результате внезапного освобождения накопившихся спор или прохождения воздушной массы, насыщенной спорами)».

Прежде чем применять ту или иную ловушку, необходимо экспериментально испытать ее действие. Повторяемость результатов сама по себе не есть достаточный критерий, ибо ловушка может давать систематически неверные показания.

МИКРОФЛОРА ВОЗДУХА У ПОВЕРХНОСТИ ЗЕМЛИ

Нашей конечной целью является установление истинного состава микрофлоры воздуха. Все методы забора проб воздуха более или менее избирательны. Эта глава посвящается микроорганизмам, взвешенным в воздухе над самой землей, т. е. в ламинарном и турбулентном пограничных слоях, в которых обитают человек, животные и растения. Приводимые ниже данные основаны на результатах немногочисленных анализов, проведенных волюметрическими методами с помощью соответствующей аппаратуры. Обширный материал, полученный при изучении микрофлоры воздуха методами осаждения на предметных стеклах или чашках Петри, не приводится, так как он уже обобщен в ряде превосходных обзоров (см., например, [126, 291, 489]). Однако там, где это потребуется, мы будем ссылаться также и на результаты длительных анализов, проведенных по этой методике.

СОСТАВ ВОЗДУШНЫХ СПОР

В приземных слоях воздуха обнаружено около 1200 видов бактерий и актиномицетов. Другие представленные здесь организмы, образующие споры или пыльцу, включают примерно 40 000 видов грибов, мхов, печеночников, папоротников и близких к ним форм и более

100 000 видов цветковых растений, из которых около 10% опыляется с помощью ветра. (В отношении простейших, присутствующих в воздухе, наши данные очень скудны и отрывочны.)

Систематик, привыкший иметь дело с двадцатью пятью томами *Sylloge Fungorum* Саккардо или же со множеством томов и приложений *Index Kewensis*, может усомниться в целесообразности изучения микробного населения воздуха, ибо у воздушных спор практически отсутствуют все те признаки, которые используются при определении видовой принадлежности организма. К счастью, как показывает даже беглое микроскопирование уловленных спор, организмы, потенциально способные распространяться по воздуху, представлены в воздухе далеко не одинаково. Как правило, в одной пробе доминируют один или два типа спор, несколько других встречаются в незначительном количестве и очень многие типы насчитываются единицами. Характер распределения представителей различных видов микрофлоры воздуха по частоте встречаемости приближается к логарифмическому и нормальному логарифмическому типам [134, 497, 498]. Дальнейшие исследования, без сомнения, покажут, что различные представители воздушных спор имеют разный характер распределения.

Практически проблема изучения микрофлоры воздуха сводится к идентификации отдельных категорий организмов, чаще всего присутствующих в пробе; при этом все неидентифицированные организмы объединяются в общую группу, на долю которой может приходиться до 10—15% общего числа организмов. Пыльца цветковых растений часто может быть идентифицирована до вида; то же самое относится и к спорам ряда грибов — особенно ржавчинных и некоторых других фитопатогенных грибов (см. Приложение). Бактерии вообще редко выявляются визуально в пробах наружного воздуха, не говоря уже об их идентификации, и единственным путем для их изучения является метод постановки культур. На практике устанавливаемые категории всегда более или менее условны, и присваиваемые им названия в основном служат лишь для того, чтобы их можно было как-то разграничить; однако

разница между этими категориями все же настолько велика, что работать без такого разграничения было бы просто невозможно.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ГРУППЫ МИКРОФЛОРЫ ВОЗДУХА, КОТОРЫЕ НУЖДАЮТСЯ В ИЗУЧЕНИИ

В настоящее время мы более или менее хорошо знакомы с такими компонентами микрофлоры воздуха, как бактерии, грибы и пыльца, однако существуют отдельные группы организмов, присутствие которых в воздухе вполне доказано, но о которых мы тем не менее не имеем почти никаких количественных данных. Так, например, мне неизвестны какие-либо систематизированные данные о содержании в воздухе актиномицетов, а также спор мхов или печеночников.

Простейшие. По этой группе организмов мы располагаем данными Микеля [312], согласно которым в 1 м^3 воздуха обсерватории Монсури (Париж) насчитывалось в среднем 0,1—0,2 «яиц» простейших. Пушкарев [380] анализировал воздух у поверхности земли на правом берегу Неккара ниже Гейдельберга. В 49 различных пробах, взятых в разное время дня, насчитывались в среднем 2,5 цисты простейших на 1 м^3 воздуха. Культуры, идентифицированные Пушкаревым, включали виды таких родов, как *Amoeba*, *Bodo*, *Monas*, *Calpoda* и т. п. Интересно его заключение, что установленное количество цист слишком незначительно, чтобы распространением простейших по воздуху можно было объяснять примерно одинаковый видовой состав пресноводных простейших во всем мире, и что должны, следовательно, существовать какие-то другие важные пути для их распространения. Для окончательного выяснения этого вопроса необходимо разработать соответствующие методики.

Водоросли. Микроскопические наземные и пресноводные водоросли, присутствующие в воздухе, изучены мало. Оверем [330] с помощью «стандартного аэроскопа» и барботёра Ретгера проанализировала несколько проб воздуха, взятых ею на крышах домов в Лейдене. Из 20 м^3 воздуха было выделено не менее сорока типов

водорослей, в том числе представители родов *Chlorococcum*, *Chlorella*, *Pleurococcus*, *Stichococcus* и *Navicula*.

Грегори и др. [172], пользуясь ловушкой Херста, проводили непрерывный забор проб воздуха на Торни-Айленд в Чичестер Харбор (Англия) с 30 июня по 13 июля 1954 г. Им удалось установить присутствие в воздухе сине-зеленых водорослей, близких к *Gloeocapsa* или другим представителям Chroococcales. В среднем было получено 110 колоний на 1 м³ воздуха (по 8 клеток в колонии). Авторы обнаружили суточную периодичность колебаний числа водорослей: максимальное их количество (210 колоний на 1 м³) было обнаружено близ полуночи и минимальное (30 колоний) — утром. Подобные же колонии, но в меньшем числе, регулярно находили в воздухе Лондона и Ротамстеда. Согласно Гамильтон [185], концентрация водорослей в воздухе не подвержена значительным сезонным колебаниям. Тот же автор отмечает, что в воздухе изредка встречаются диатомовые и десмидиевые водоросли. Очевидно, микроскопические водоросли широко представлены в атмосфере и в некоторых случаях обильно оседают на землю; их количество колеблется от нескольких штук до нескольких сотен на 1 м³ [102].

Папоротники. По папоротникам имеется мало данных. В Ротамстеде, где отсутствуют большие (разбросанные на несколько километров) массивы орляка и имеются лишь небольшие заросли в пределах километра, в воздухе находят споры *Pteridium*. Они часто встречаются в теплую сухую погоду с конца июля до середины сентября. В среднем насчитывают 4 споры на 1 м³ воздуха, при максимальной концентрации 36 спор на 1 м³ [174, 185].

РАБОТЫ МИКЕЛЯ ПО БАКТЕРИЯМ И ГРИБАМ

Отсутствие удовлетворительной информации о микроорганизмах, распространяющихся по воздуху, побудило Пьера Микеля заняться серьезным изучением этого вопроса. На протяжении последней четверти прошлого века он проводил в Париже ежедневные анализы микрофлоры воздуха (см. стр. 25). Это, по-видимому, наи-

более полная серия волюметрических анализов микрофлоры воздуха из всех проведенных до сих пор. Результаты ежедневных анализов воздуха в парке Монсури, примерно в 5 км к югу от центра Парижа, служили Микелю эталоном для сравнения с загрязненным воздухом в перенаселенном центре Парижа. По составу бактериальной флоры Микель приводит следующие данные: *Micrococcus* — 66%, *Bacillus* — 25%, *Bacterium* — 6% *Vibrio* — 1—2%.

Микель [311] обнаружил сезонные колебания общего содержания бактерий и плесневых грибов (табл. 19). При взятии проб воздуха он пользовался обычно прибором типа ловушки Пастера со стерильным фильтром

Таблица 19

Среднемесячное содержание бактерий и грибов в 1 м³ воздуха Парижа [311] *

Месяц	Парк Монсури (среднее за 16 и 9 лет соответственно)		Район Отель де Вилль, площадь Сен- Жерве (сред- нее за 1888— 1897 гг.)		Пассаж Сен- Пьер (среднее за 1897— 1898 гг.)		Главный кол- лектор Сева- стопольского бульвара (среднее за 1891— 1897 гг.)	
	бакте- рии	плесени	бакте- рии	плесени	бакте- рии	плесени	бакте- рии	плесени
Январь	198	160	3840	1555	6610	1665	2670	4535
Февраль	148	110	3475	1375	3265	1790	3095	1965
Март	209	155	4995	1290	2790	1630	2555	2485
Апрель	362	140	8260	2445	11710	1885	3875	6290
Май	295	230	8725	1560	4910	1650	3845	1865
Июнь	355	222	10830	1835	5015	2630	2705	2360
Июль	464	205	12040	2590	5930	4335	4460	3490
Август	450	270	10300	2450	4265	2770	4645	3195
Сентябрь	395	215	9920	2435	5545	1735	3630	1845
Октябрь	260	228	7160	2445	7900	2165	3965	4135
Ноябрь	195	240	5845	2175	4735	2270	3800	5210
Декабрь	167	166	4365	2005	4015	1390	6750	2560
Среднее	290	195	7480	2015	5555	2150	3835	3330

* Средние данные за ряд лет.

(см. стр. 18) из порошковидного безводного сульфата натрия.

Минеральный фильтр после экспозиции растворяли и этим раствором инокулировали колбы со стерильным мясным бульоном. Летом в воздухе парка Монсури бактерий обнаруживалось примерно втрое больше, чем зимой; колебания в количестве плесневых грибов оказались менее значительными. В центре Парижа (около Отель де Вилль) были обнаружены те же сезонные колебания в содержании бактерий, но в целом бактерий оказалось здесь в 2,5 раза больше, чем в воздухе парка Монсури. Грибов было больше в 10 раз, и сезонные колебания их концентрации были относительно невелики. Поскольку с окраин в центр города могло быть, очевидно, занесено не более 10% общего количества грибов, Микель вначале предполагал, что все остальное их количество попадает в воздух из жилых домов. Но после 1881 г. он стал отмечать устойчивое ежегодное снижение количества грибов в воздухе и приписал это возросшей чистоте улиц, в частности, смыванию поверхностной пыли, которая, по-видимому, состояла из почвы, смешанной с конским навозом. Микель приводит также данные анализа воздуха для одной из узких грязных улочек и одного из главных коллекторов сточных вод. Атмосфера коллекторов оказалась немногим более загрязненной, чем наружный воздух, а в ряде случаев даже поразила его своей чистотой (см. гл. XII).

Влияние дождя

Если число бактерий в обычный летний день составляло в среднем несколько сот на 1 м^3 , то после нескольких часов дождя оно сокращалось до 20—30 на 1 м^3 и вновь возрастало, когда земля просыхала. Как ни странно, но число бактерий часто возрастало после снегопада. С увеличением скорости ветра количество бактерий увеличивалось; оно оставалось высоким и во время засухи, если последняя не была затяжной. Для Микеля было ясно, что дождь оказывает сложное действие на бактериальную флору воздуха. Воздух, который в период хорошей сухой погоды содержал много бакте-

рий, быстро очищался дождем; однако дожди, прошедшие в пасмурные периоды, часто не только не очищали воздух, а, напротив, вносили в него еще больше бактерий. Возможно, это происходило благодаря тому, что капли дождя, захватывавшие бактерии из воздуха при своем падении, испарялись еще до удара о землю, так что бактерии из верхних слоев воздуха попадали в приземный слой. Можно также полагать, что бактерии попадали в воздух с дождевыми брызгами. Первый дождь после засухи содержал иногда в 1 л воды до 200 000 бактерий, тогда как в среднем в дождевой воде содержалось 3380 бактерий в 1 л (см. гл. XI).

Постепенно Микель пришел к убеждению, что источником большей части бактерий, присутствующих в атмосфере, служит почва, мелкие сухие частицы которой подхватываются ветром и поднимаются в воздух. С тех пор прошло 80 лет, но это заключение по-прежнему сохраняет силу.

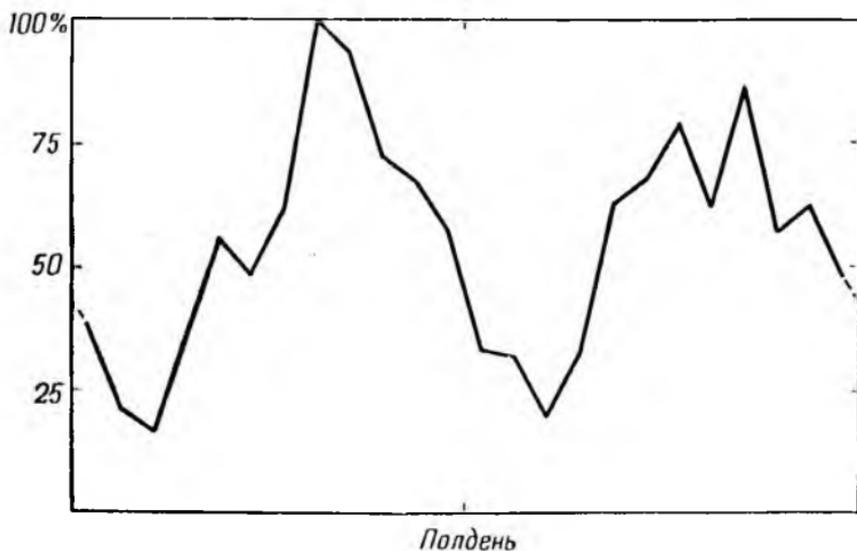
Грибы реагировали на дождь иначе. В начале дождя воздух очищался, но когда дождливый период затягивался на несколько дней, число грибных спор в воздухе парка Монсури часто заметно возрастало — до 95 000—120 000 на 1 м³. В сухую погоду в воздухе было много окрашенных спор. Обогащение воздуха спорами после дождя происходило в основном за счет бесцветных спор, которые Микель считал (возможно, ошибочно) незрелыми. Дождь и тепло увеличивали содержание грибных спор в атмосфере. При сильных ветрах оно могло падать, ибо хотя во время ветра в воздух поднималось больше спор, но зато при этом еще больше спор гибло от высыхания.

Суточные колебания концентрации

Динамику суточных колебаний концентрации бактерий в атмосферном воздухе удавалось проследживать далеко не каждый день. Причина этого заключалась в том, что по методу Микеля для проведения ежечасных анализов требовалось инокулировать не менее 600—700 колб в день. Самые полные данные, по-видимому, имеются за 1884 г. Анализы показали постепенное

изменение концентрации бактерий в течение суток; эти колебания соответствовали изменениям каких-то метеорологических факторов, которые до сих пор не выявлены.

Характер суточных колебаний в парке Монсури и центре Парижа оказался различным. В Монсури отмечалось два максимума — в 8 и 20 часов, и два минимума — в 2 и 14 часов (фиг. 21). В центре Парижа чаще



Фиг. 21. График суточных колебаний общего числа бактерий в воздухе обсерватории Монсури (Париж), построенный на основании часовых замеров, которые проводились с марта 1882 г. по сентябрь 1884 г. [311].

отмечались только один максимум — в 14 часов, и один минимум — в 2 часа; однако осенью график суточных колебаний концентрации бактерий для центра Парижа также имел вид двуворшинной кривой.

Суточные колебания концентрации бактерий в воздухе не зависели от направления ветра, что в какой-то мере можно было объяснить механическим перемешиванием частиц в воздухе при движении экипажей или при подметании улиц. Более того, эти колебания наблюдались и в дождливую погоду — если за 24 часа выпадало

не более 2—3 мм осадков. Микель показал также, что вслед за изменениями концентрации бактерий в атмосферном воздухе аналогичные изменения наступают и в воздухе закрытых помещений, если только эти помещения не очень тщательно закупорены.

Суточные колебания концентрации грибных спор напоминают колебания концентраций бактерий. Производя ежечасные анализы методом улавливания спор на предметных стеклах, Микель обнаружил, что колебания концентрации спор в воздухе имеют два максимума — в 8 и 20 часов; величины этих максимумов не зависели от скорости ветра и колебались в гораздо большей степени, чем соответствующие показатели для бактерий. Когда Микель стал проводить эти анализы еще чаще — через каждые 15 мин — он убедился, что показатели ежечасных анализов, на которых строились кривые изменения концентрации на протяжении суток, являются результирующими еще более частых колебаний, происходящих на протяжении одного часа. В связи с этим он писал: «Все, что я хочу доказать приведенными примерами — это непостоянство природы организмов, населяющих атмосферу».

Относительные количества бактерий и грибов в воздухе

Начиная свои исследования, Микель ставил себе целью изучить микрофлору тайнобрачных, присутствующую в атмосфере. В своих ранних работах он сообщал, что в воздухе грибы представлены в гораздо большем числе, чем бактерии.

На протяжении 1879 г. Микель визуально подсчитывал грибные споры, уловленные на высоте 2 м в центре лужайки в парке Монсури при помощи аспирационного аэроскопа непрерывного действия. Определенные таким путем величины концентрации превышали в 100 раз значения, полученные с помощью аэроскопов Мэддокса и Каннингхэма, из чего Микель заключил, что в культуре мы получаем менее 10% микробов, обнаруживаемых визуально. В 1878 г., проводя длительные анализы воздуха в парке Монсури, Микель установил, что число «зародышей» (в основном, как показывают его зарисов-

ки, спор плесневых грибов) составляло в среднем 28 500 на 1 м³. В дождливые дни июня оно возрастало до 100 000 и даже 200 000. Зимой их число составляло всего 1000 на 1 м³ во время снегопада, изредка возрастая (когда ветер дул со стороны центра Парижа) до 14 000. Весной концентрация «зародышей» в воздухе повышалась, летом она оставалась на высоком уровне, а осенью вновь снижалась.

В начале 90-х годов Микель утратил интерес к спорам грибов; с этого времени он начал применять для анализа микрофлоры воздуха культуральную среду, не содержащую сахара. На этой среде плохо развивались грибы, но хорошо росли бактерии, и в соответствии с этим изменились результаты анализов — определяемые концентрации спор грибов понизились до уровня концентраций бактерий. Таким образом, сознательно применив селективную среду, Микель перестал получать данные, подобные тем, которые привлекли его внимание в первые годы, а именно данные, свидетельствующие об обилии в воздухе спор грибов. Новые его результаты (см. табл. 19) основывались на применении среды, способствовавшей росту бактерий и угнетающей рост грибов, поэтому в отношении грибов эти результаты явно занижены.

Наши сведения о составе бактериальной флоры у поверхности земли и сегодня остаются примерно на том же уровне, на каком их оставил Микель в начале нынешнего столетия. Позднее некоторые другие исследователи [44, 76, 139, 488] провели сходные анализы, однако в целом этот вопрос был предан забвению, и не случайно, что сборник «Аэробология» [317], изданный Американской ассоциацией содействия развитию науки, не имеет специальной главы по бактериям приземных слоев воздуха.

СОВРЕМЕННЫЕ ДАННЫЕ ПО СПОРАМ ГРИБОВ И ПЫЛЬЦЕ

Проблема поведения в воздухе пыльцы цветковых растений и спор грибов привлекла большое внимание в нашем столетии. Создание специальной волюметриче-

ской аппаратуры и проведение с ее помощью многочисленных анализов в немалой мере способствовали выяснению этой проблемы.

Визуальный подсчет спор размером 3 мк и выше подтвердил сообщения Микеля о периодических колебаниях концентрации спор в воздухе. Как сейчас установлено, характер этих колебаний специфичен для разных групп организмов, причем и на концентрацию и на видовой состав воздушных спор очень сильно влияют условия данной местности, время года, погода и деятельность человека.

Состав воздушных спор на высоте 2 м над поверхностью земли

На протяжении 1952 г. Грегори и Херст [173] проводили длительные анализы воздуха в сельской местности при помощи автоматической ловушки Херста. За период с 1 июня по 25 октября средняя концентрация спор в 2 м от земли составила 12 500 на 1 м³. Эти споры на основе визуального наблюдения были разбиты на 25 групп. Чаще всего встречались споры, напоминающие споры *Cladosporium* (видимо, в основном *C. herbarum*), на долю которых приходилось до 47% общего числа спор. Вторым распространенным типом составляли бесцветные базидиоспоры (31% общего «улова» сезона); большинство из них принадлежало, по-видимому, к отдельным видам рода *Sporobolomyces*, а еще 0,56% спор были представлены видом *Tilletiopsis*. Приблизительно 3,3% общего числа спор, уловленных за сезон, составляли окрашенные базидиоспоры съедобных и несъедобных грибов (агариковые, болетусы, трутовые). Количество пыльцевых зерен достигало 1% общего числа спор. По 1—2% общего числа спор составили конидии мучнисторосяных грибов, головневые споры видов *Ustilago* и конидии *Alternaria*. Десять других идентифицированных типов спор присутствовали в небольшом количестве по 0,03—0,5%. Все прочие частицы, признанные спорами микроорганизмов, были отнесены к группе неидентифицированных, составившей в целом 8% общего числа спор, уловленных за сезон. Эта группа включала

много организмов, широко распространенных в почве, но в относительно малом количестве представленных среди спор, обычно содержащихся летом в атмосферном воздухе (например, *Penicillium*, *Aspergillus*, различные мукоровые). Бактерии и актиномицеты не улавливались этим способом, который подходит только для частиц диаметром свыше 3 мк.

Эксперименты британских исследователей, стремившихся получить относительно неискаженную картину состава спор в атмосферном воздухе, четко показали, что в нем доминируют споры *Cladosporium* и *Sporobolomyces*, за которыми следуют бесцветные и окрашенные базидиоспоры съедобных и несъедобных грибов. В меньшем числе (но не обязательно уступая им по объему) присутствовали пыльца, споры *Alternaria*, аскоспоры и крупные споры ряда фитопатогенных грибов. В обычных условиях споры, разносимые дождевыми брызгами, составляют, видимо, не более нескольких процентов от общего числа воздушных спор. Было обнаружено и много других типов спор, которые, не считая некоторых местностей или особых обстоятельств, встречались редко.

Лишь сравнительно недавно выяснилось [174], что базидиоспоры съедобных и несъедобных грибов, трутовиков и в особенности *Sporobolomyces* играют важную роль в микрофлоре воздуха. Любопытно, что даже присутствие в воздухе *Sporobolomyces* было обнаружено только в 1930 г. Поверхностные ловушки плохо улавливают базидиоспоры и поэтому первые полученные на этот счет сведения долго ожидали подтверждения. Хайд и Адамс [217] сообщили, однако, что в Кардиффе, где они на протяжении всего 1958 г. проводили забор проб воздуха, из общего числа грибных спор (2164 на 1 м³) около половины (1059) приходилось на базидиоспоры. Более того, если учитывалось не число, а объем, то базидиоспоры среди всех прочих компонентов микрофлоры воздуха уступали только пыльце. По данным ежедневных определений, проводившихся с помощью щелевого заборника в штате Канзас (США) [247], базидиоспоры составили 24,3% всех уловленных спор (на втором месте после *Cladosporium*).

Состав воздушных спор на других высотах вблизи поверхности земли

В целом на высотах, меньших, чем стандартная высота забора проб (2 м над уровнем земли), концентрация спор возрастает, а на больших высотах — падает. Анализы, проведенные с помощью ловушки Херста на высоте 24 м в решетчатой башне Ротамстеда, показали следующее. Средняя концентрация спор на этой высоте составила 81,5% общего числа спор на высоте 2 м, однако некоторые типы, характерные для спор ночного воздуха, встречались на большей высоте чаще [173].

Анализы воздуха на высотах менее 2 м, проведенные с помощью портативной всасывающей ловушки в Нью-Форесте (Англия), показали, что общее содержание спор падает с увеличением высоты (табл. 20). Наиболее резкое падение наблюдалось ночью, когда общая концентрация спор была наименьшей. Как исключение, для спор *Cladosporium* в 13 час. была зарегистрирована обратная зависимость. Это должно означать, что источники спор *Cladosporium* отсутствовали рядом с ловушкой, а ближайšie к земле слои воздуха в значительной степени освобождались от этих спор при движении над землей.

Таблица 20

Общее число пылевых зерен и спор на 1 м³ воздуха в смешанном лесу (береза и дуб) на разной высоте над уровнем земли [168]

Время суток (по Гринвичу)	7 см	30 см	120 см
5 час 00 мин	20 600	19 000	7 250
13 час 00 мин	31 300	24 200	20 300

Изучая «филлосферу» листьев злаков, Ласт [255] анализировал воздух вокруг листьев пшеницы на высоте 11, 46 и 80 см и насчитал соответственно 237 000, 170 000 и 41 000 спор *Sporobolomyces* на 1 м³.

Состав воздушных спор на высотах больших, чем взятые в этих примерах, разбирается в гл. X.

СУТОЧНЫЕ КОЛЕБАНИЯ КОНЦЕНТРАЦИИ ВОЗДУШНЫХ СПОР В ХОРОШУЮ ПОГОДУ

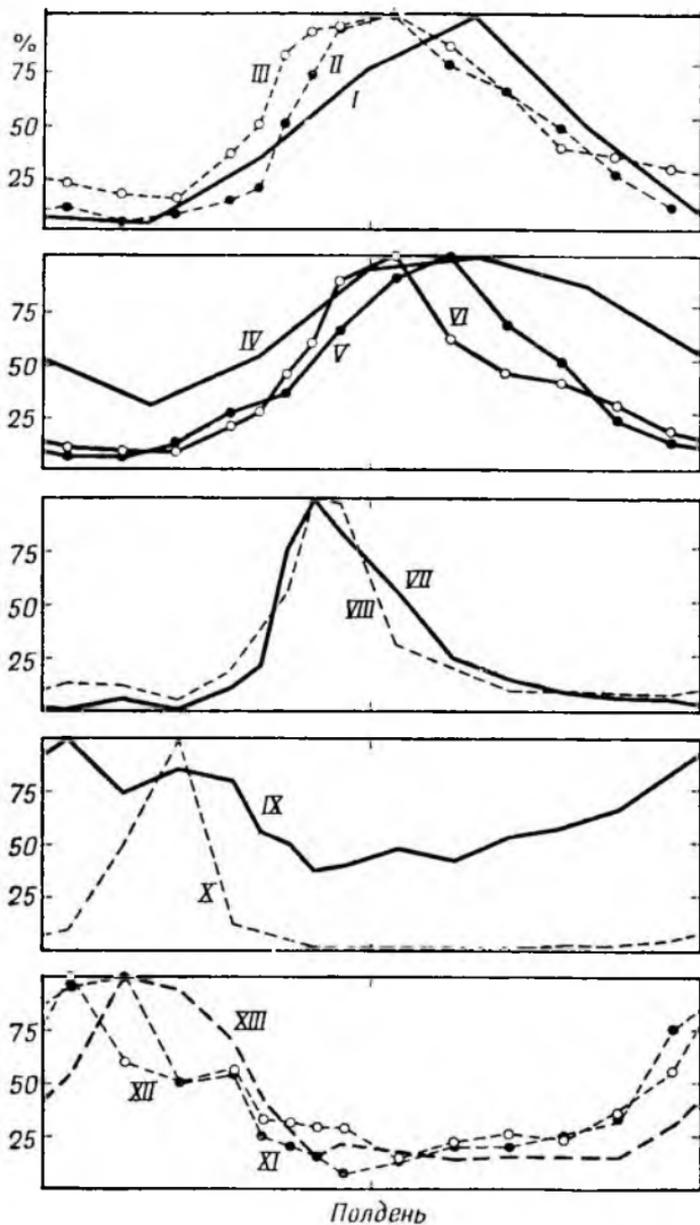
Суточные колебания концентрации спор отдельных видов или групп родственных видов часто бывают сходны с теми, которые наблюдал Микель (см. выше). Это явление детально изучал Херст [203]. Он же предложил и способ графической обработки результатов, которым в дальнейшем пользовался целый ряд исследователей.

Концентрацию спор измеряли каждый час или каждые два часа в течение возможно более длительного периода времени, а затем строили график изменения средней концентрации спор (выраженной в процентах от максимальной концентрации) в зависимости от времени суток. Геометрические средние оказались при этом удобнее арифметических. В различных погодных условиях кривые имели разный вид. (Соответствующие примеры приведены на фиг. 22.) Время суток, в которое концентрация различных организмов достигала максимума (судя по результатам измерений при помощи автоматической ловушки Херста или аналогичных волюметрических приборов), указано в табл. 21. Нечетко выраженные пики или наличие нескольких пиков на одной кривой, возможно, объясняются тем, что в этих случаях были объединены два морфологически неотличимых типа спор, которые в действительности принадлежали разным организмам.

Некоторые характерные типы суточной периодичности уже установлены.

Бактериальный тип, обнаруженный Микелем в Монсури, имеет два максимума и два минимума. Такой характер кривой до сих пор не получил объяснения и заслуживает повторного изучения.

Ночной тип объединяет группу организмов, характеризующихся наивысшей концентрацией в воздухе в промежуток времени между вечерней и утренней зарей. В эту группу входят все изученные формы баллистоспор (*Sporobolomyces*, *Tilletiopsis*, базидиоспоры гименомицетов), а также некоторые веретеновидные аскоспоры. Однако в прохладную погоду концентрация



Фиг. 22. Усредненные кривые суточных колебаний концентрации спор и пыльцы [202]. Величины концентрации выражены в процентах от среднего геометрического значения максимальной концентрации. I — пыльца; II — *Alternaria*; III — *Cladosporium*; IV — *Ustilago*; V — *Erysiphe*; VI — уредоспоры; VII — *Phytophthora infestans*; VIII — *Polythrincium trifolii*; IX — окрашенные базидиоспоры; X — бесцветные базидиоспоры; XI — группа А (нитевидные споры); XII — группа В (веретеновидные споры); XIII — группа С (неидентифицированные споры).

Суточные колебания состава воздушных спор по данным
волюметрических измерений

Организм	Время* (местное)	Источник данных
Бактерии	6 и 18	[311]
Грибы		
Фикомицеты		
<i>Peronospora tabacina</i>	6—10	[474]
<i>Phytophthora infestans</i>	11	[203]
Аскомицеты		
нитевидные аскоспоры	19—3	[177, 185, 203]
веретеновидные аско- споры	1	[177, 203]
<i>Erysiphe</i> (конидии)	10, 13—15	[177, 185, 203, 443]
Базидиомицеты		
<i>Sporobolomyces</i>	3—5	[177, 185, 203]
<i>Tilletiopsis</i>	3—6	[177, 185]
Ржавчинные		
Уредоспоры	12—16	[185, 203, 443]
<i>Puccinia polyspora</i>	9 (сухая погода) 13 (влажная погода)	[56]
Головневые		
<i>Tilletia</i>	14 и 20	[443]
<i>Ustilago</i>	10, 12—16	[177, 185, 203, 443]
Гименомицеты		
<i>Coniophora</i>	4	[443]
<i>Ganoderma</i>	22—3	[185, 443]
окрашенные базидио- споры	1—3,5	[177, 185, 203, 444]
бесцветные базидио- споры	23—3	[177, 185]
Несовершенные грибы		
<i>Alternaria</i> и <i>Stemphy- lium</i>	10—12—15	[177, 185, 203, 443]
<i>Botrytis</i>	12—15	[185, 443]

* Приблизительное время, в которое концентрация спор или пыли в самых нижних слоях атмосферы достигает максимальной величины.

Организм	Время (местное)	Источник данных
<i>Cladosporium</i>	10, 11—15, 17	[56, 177, 185, 203]
<i>Epicoccum</i>	10—18	[185, 443]
<i>Helminthosporium</i>	14 (19 в Лондоне)	[185, 443]
<i>Nigrospora spherica</i>	11 (сухая погода) } 13 (влажная погода) }	[56]
<i>Penicillium</i>	14	[185]
<i>Periconia</i>	14	[443]
<i>Piricularia oryzae</i>	1—3	[343]
<i>Polythrincium trifolii</i>	10—12 (16 в Лондоне)	[185, 203, 443]
<i>Pullularia</i>	13—17	[185]
<i>Torula herbarum</i>	11—13	[185]
Водоросли типа <i>Gloeocapsa</i>	22—23	[172, 177]
Высшие растения смешанная пыльца ди- корастущих трав и сорняков	15—16	[203, 443]
пыльца трав	19	[185]
<i>Betula</i>	9—15	[185]
<i>Corylus</i>	13	[185]
<i>Fraxinus</i>	11—13	[185]
<i>Pinus</i>	15—17	[185]
<i>Platanus</i>	13—15	[185]
<i>Quercus</i>	13, 15, 17	[185]
<i>Tilia</i>	11, 13, 17	[185]
<i>Artemisia</i>	9	[185]
другие сложноцветные	13	[185]
<i>Chenopodium</i>	11, 13, 19	[185]
<i>Plantago</i>	13, 17, 23	[185]
<i>Rumex</i>	11, 15	[185]
<i>Urtica</i>	15, 17	[185]

окрашенных базидиоспор может достигать максимума после полудня [179].

Утренний тип. После рассвета — от 6 до 10 часов — существенных изменений в содержании спор не наблюдается, но около 10 или 11 часов отмечены максимальные концентрации спор для ряда фитопатогенных грибов — таких, как *Polythrincium trifolii* и *Phytophthora infestans*.

Дневной тип (максимальная концентрация от полудня до 16 часов) включает большинство форм, рассеивающих свои споры днем. Сюда относятся споры *Cladosporium*, *Alternaria* и многих других несовершенных грибов, конидии *Erysiphe*, уредоспоры ржавчинных и головневые споры.

Вечерний тип. С 17 до 21 часа, как и в утренние часы, содержание спор в воздухе невелико, и лишь у немногих форм в это время можно отметить хорошо выраженные максимумы их концентрации. Примерно к 22 часам повышается содержание в воздухе спор ночных форм (переход к «ночному типу»).

Все эти типы суточных колебаний выделены на основе данных, представляющих собой средние для большого числа дней. Конкретные погодные условия любого дня могут исказить эту картину: например *Sporobolomyces* может обнаруживаться в воздухе до 10 часов утра и даже позднее; цветение трав может быть сильно подавлено в пасмурную погоду, и в этом случае концентрация пыльцы будет оставаться низкой. В Нигерии в период засухи некоторые типично дневные формы спор можно обнаружить в воздухе до полудня [56]. У многих видов переход от низких концентраций к максимуму выражен резко, а падение концентрации происходит сравнительно медленно. Ряд других форм, например *Sporobolomyces*, характеризуются противоположным типом динамики.

Панцер и др. [343] относят споры *Leptosphaeria*, *Epicoccum*, *Piricularia*, *Cladosporium*, *Diplodia* и *Ophiobolus* к «ночным» формам с максимумом концентрации от 18 до 9 часов, а споры *Nigrospora*, *Penicillium*, *Alternaria*, *Curvularia* и *Tricoconis* — к «дневным» формам с максимумом концентрации от 8 до 17 часов.

Некоторые расхождения с данными, полученными в Англии, такие, как обнаружение спор *Cladosporium* и *Epicoccium* в ночное время, свидетельствуют о том, что местные условия, благоприятствующие высокому содержанию спор в воздухе, в одном климате могут складываться днем, а в другом — ночью.

Причины суточных колебаний имеют сложный характер. По мнению Херста, утром чаще всего встречаются в воздухе те формы, у которых имеется гигроскопический механизм выбрасывания спор, срабатывающий в результате потери влаги при высушивании; днем преобладают виды спор (или пыльцы), рассеивающиеся пассивно, с помощью ветра (при встряхивании или сдувании с сухих поверхностей), ибо условия благоприятствуют их освобождению именно днем. Некоторые ночные формы, такие, как *Sporobolomyces*, *Tilletiopsis* и ряд аскомицетов, зависят в смысле рассеивания спор от наличия росы. Высокая концентрация каких-либо спор в ночное время не обязательно означает, что именно в это время выбрасывается в воздух наибольшее количество этих спор. Мы, например, пока еще не знаем причин суточных колебаний концентрации базидиоспор (см. фиг. 22). С одной стороны, их ритм может быть отражением суточной динамики спорообразования, но, с другой, — можно предположить, что освобождение спор на всем протяжении суток происходит с примерно одинаковой скоростью, а количество их, содержащееся в воздухе, находится в обратной зависимости от высоты турбулентного пограничного слоя, увеличивающегося днем и сокращающегося ночью, при уменьшении приземной турбулентности.

Сезонные колебания

Время года оказывает большое влияние на концентрацию воздушных спор. Хорошо выраженная сезонная динамика отличает, например, споры *Cladosporium* и *Alternaria*, не говоря уже о пыльце цветковых растений и спорах папоротников, мхов и фитопатогенных грибов. В то же время сезонные колебания концентрации спор *Penicillium* невелики, а в городском воздухе зимой

этих спор может быть даже больше, чем летом [185, 293]. Зима — это период, когда наружный воздух свободен от аллергенов. Весной появляется пыльца листопадных деревьев, ранним летом — пыльца хвойных, а затем, что особенно важно, пыльца трав (период «сенной лихорадки»). Позднее лето приносит споры плесеней и целый комплекс «пыльцы сорняков» (среди которых, например в Северной Америке, особой известностью пользуются некоторые виды амброзии). Примерно тот же состав воздушных спор сохраняется и ранней осенью. Поздней осенью воздух, как и зимой, относительно свободен от аллергенов.

Гамильтон [185] приводит данные о температуре, при которой различные типы спор присутствуют в воздухе в максимальной концентрации (табл. 22).

Таблица

Температура воздуха, соответствующая максимальным концентрациям различных спор [185]

°Ф	°Ц	Категория спор
40—44	4,4—6,7	<i>Leptosphaeria</i>
45—49	7,2—9,4	<i>Venturia</i>
50—54	10,0—12,2	<i>Nolanea</i> , « <i>Penicillium</i> »
55—59	12,8—15,0	Желтые базидиоспоры
60—64	15,6—17,8	Веретеновидные (тонкие) аскоспоры, <i>Sporobolomyces</i> , <i>Tilletiopsis</i>
65—69	18,3—20,6	<i>Coniophora</i> , <i>Entomophthora</i> , веретеновидные (утолщенные) аскоспоры, <i>Lactarius</i>
70—74	21,1—23,3	<i>Cladosporium</i> , <i>Dicoccum</i> , <i>Erysiphe</i> , <i>Helicotomyces</i> , <i>Periconia</i> , <i>Ustilago</i>
75—79	23,9—26,1	<i>Alternaria</i> , <i>Chaetomium</i> , нитевидные аскоспоры, <i>Ganoderma</i> , <i>Phytophthora</i> , <i>Polythrincium</i> , <i>Pullularia</i> , <i>Sordaria</i> , <i>Thelephora</i> , <i>Torula</i> , уредоспоры
80—84	26,7—28,9	Коричневые базидиоспоры, желтые базидиоспоры, <i>Botrytis</i> , <i>Epicoccum</i> , веретеновидные (тонкие) аскоспоры, <i>Helminthosporium</i> , <i>Macrosporium</i> , <i>Psilocybe</i>
85—89	29,4—31,7	Бесцветные базидиоспоры

Влияние местности

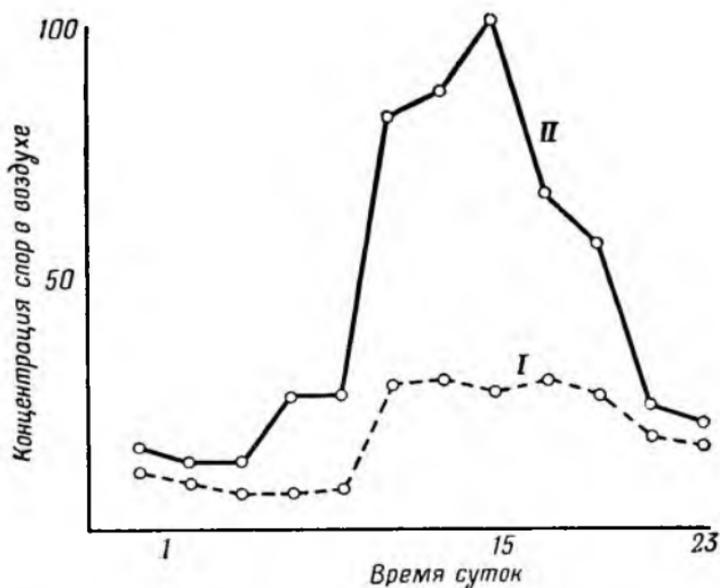
Состав микрофлоры воздуха у поверхности земли в большой степени определяется местными источниками спор, однако влияние множества отдаленных источников сказывается также очень заметно. Волюметрические анализы показывают, что некоторые виды практически вездесущи, в то время как другие в той или иной степени «привязаны» к определенным районам. Ценные обзорные данные по пылице можно найти в работах Хайда [212—214], а по грибным спорам — в статье Уэрфа [489].

Виды *Cladosporium* принадлежат к числу повсеместно распространенных организмов. В дневное время они преобладают среди воздушных спор как в умеренном поясе, так и во влажных тропиках [56, 174, 185, 203, 246, 332]. Об этом же свидетельствуют и анализы, проведенные методом улавливания на горизонтальные стекла в Англии и Новой Зеландии [114, 308, 391]. Преобладание в ночное время различных типов базидиоспор (баллостоспор) также, по-видимому, явление повсеместное, что сейчас становится очевидным. В Ротамстеде Грегори и Херст [173] обнаружили, что между началом августа и концом сентября концентрация окрашенных базидиоспор в воздухе резко падает (ниже 1000 на m^3). С июня по октябрь 1952 г. окрашенные базидиоспоры составляли 3,3%, а бесцветные базидиоспоры — 46,5% от общего числа спор размером свыше 4 мк. Аналогичные результаты получила в 1954 г. Гамильтон [185].

Источником бесцветных базидиоспор являются главным образом колонии *Sporobolomyces* на листьях растений, а их количество сильно варьирует в разных местах.

Ласт [255] на Ротамстедской опытной станции, анализируя состав воздушных спор в травостое пшеницы, нашел большие различия в концентрации *Sporobolomyces* между удобренными и неудобренными делянками в пределах одного поля. Наивысшее содержание спор *Sporobolomyces* в воздухе, из всех каких удалось обнаружить, а именно до 1 млн. на 1 m^3 , — было зарегистрировано в окрестностях Чичестер Харбор (Англия) [177].

В любом районе трудно разграничить относительное значение местных и отдаленных источников спор. Можно ожидать, что концентрация спор в городском воздухе будет ниже, чем в воздухе ближайшей сельской местности. Это было показано в опытах Гамильтон [185], которая проводила длительные анализы микрофлоры воздуха с помощью ловушек Херста в Ротамстеде (на высоте 2 м над землей) и Лондоне (16 м над землей). Общее количество пыльцы было выше в Лондоне за счет значительного преобладания пыльцы *Platanus*, однако пыльцы трав было на 50% больше в Ротамстеде. Грибных спор было значительно больше, чем пыльцевых зерен (отношение 75:1), и хотя количество спор в воздухе Лондона составляло менее половины от их количества в Ротамстеде, тем не менее в течение летнего сезона 1954 г. их насчитывалось здесь до 6500 на м³. Для некоторых видов суточные колебания концентрации в Лондоне были выражены не столь сильно,



Фиг. 23. Суточные колебания концентрации *Cladosporium* в воздухе Лондона и Ротамстеда по данным, полученным при помощи ловушек Херста с мая по сентябрь 1954 г. [185].

I — данные для Лондона; II — данные для Ротамстеда.

как в Ротамстеде (фиг. 23). Это, вероятно, может свидетельствовать о том, что споры видов, обнаруженных в воздухе Лондона, попали сюда в основном из отдаленных источников.

Целая серия анализов микрофлоры воздуха была проведена на крыше дома в Манхаттане (США, Канзас). Пробы брались ежедневно около 9 час. по местному времени. Для визуальной идентификации использовали щелевой заборник спор Пэйди-Ригтиса, а для анализа методом постановки культур (на питательном агаре с бенгальским розовым) — электростатическую ловушку фирмы «Дженерал электрик». По данным визуального подсчета максимальное число грибных спор в 1 м^3 воздуха составляло 100 000, а по данным культурального анализа — 20 000 [246, 332, 402]. В табл. 23 приведены основные результаты идентификации обнаруженных спор.

Таблица 23

Состав микрофлоры воздуха по данным анализов, выполненных в Манхаттане

	Количество, % от общего	
	визуальный подсчет	культуральный анализ
<i>Cladosporium</i>	40,9	44,5
Базидиоспоры	24,3	—
Неспорулирующие формы	—	17,6
<i>Alternaria</i>	3,4	12,6
Дрожжи	7,3	8,4
<i>Penicillium</i>	—	6,1
<i>Aspergillus</i>	—	5,4
Головневые споры	5,9	—
Двухклеточные бесцветные базидиоспоры	4,4	—
<i>Fusarium</i>	2,9	—
Одноклеточные бесцветные базидиоспоры	1,4	—
<i>Cercospora</i>	1,0	—

Влияние погоды

Концентрация спор в атмосфере меняется в зависимости от метеорологических условий. На нее также оказывают влияние и биологические факторы, такие, как рост и дифференциация спорулирующих организмов. Исследования Херста [203] показали, что пыльца цветковых растений и споры *Cladosporium*, *Erysiphe* и *Alternaria*, а также головневых и ржавчинных грибов (все это вместе взятое и составляет основную массу «дневных» воздушных спор в сухую погоду) почти целиком выносятся из воздуха при достаточно длительном дожде, который вместе с тем вызывает появление в атмосфере других спор, характерных для влажного воздуха.

Периодические колебания концентрации спор в воздухе отмечались в основном в хорошую погоду, однако известно, что споры некоторых видов в значительном количестве переходят в воздух только после дождя. Так, Кейтт и Джонс [238] показали, что выбрасывание в воздух аскоспор возбудителя парши яблони (*Venturia inaequalis*) связано с дождем. Херст и др. [206] сообщают, что в сухую погоду они не обнаружили аскоспор этого гриба в воздухе фруктового сада, однако через час после начала дождя в воздухе уже появились единичные споры, а через 2 и 3 часа их концентрация заметно увеличилась. В ночное время дождь оказывает меньший эффект, чем днем. В общем у большинства аскомицетов, имеющих перитеции, последние должны быть увлажнены для того, чтобы освободились аскоспоры. Споры *Ophiobolus graminis* — одного из возбудителей корневой гнили пшеницы — не обнаруживались над пшеничной стерней в сухую погоду, но после 2 час дождя (1,3 мм осадков) их концентрация достигала 3700 на 1 м³; единичные аскоспоры появлялись в воздухе после выпадения всего 0,25 мм осадков [179]. Установлено, что аскоспоры некоторых видов выбрасываются только тогда, когда земля увлажнена росой; эти виды входят в состав ночных воздушных спор.

В целом о составе спор, присутствующих во влажном воздухе, и спорах, попадающих в воздух с дождевыми брызгами, известно пока еще мало; для выяснения этих

вопросов необходимо разработать соответствующие методики.

Гамильтон [184] изучала в Лондоне и Ротамстеде влияние погодных условий на концентрацию воздушных спор (которые на основе визуальных наблюдений были разбиты на 28 групп). Вкратце полученные ею результаты сводятся к следующему. Выпадение дождя не сказывалось на концентрации бесцветных базидиоспор в атмосфере (в том числе таких, как споры *Nolanea*, *Lactarius*, *Tilletiopsis* и, возможно, *Sporobolomyces*). Содержание пыльцы и большинства грибных спор во время дождя падало, но концентрация аскоспор всех типов и спор *Helicomyces* возрастала. При повышении температуры, точки росы или относительной влажности воздуха было отмечено достоверное возрастание концентрации у половины изученных типов спор. Достоверное уменьшение концентрации было установлено для пыльцы трав (и, возможно, спор *Ustilago*) с повышением относительной влажности, а для *Nolanea* — с повышением точки росы. Солнечный свет не вызывал достоверного эффекта, за исключением положительного влияния на концентрацию спор *Ustilago* и некоторых типов водорослей («*Gloeocapsa*»). Повышение скорости ветра достоверно снижало содержание спор *Alternaria*, некоторых базидиоспор (в том числе *Ganoderma*, *Tilletiopsis* и *Sporobolomyces*), спор *Botrytis*, *Cladosporium*, *Entomophthora* и *Pullularia*, уредоспор, отдельных фрагментов насекомых и пыльцы *Urtica*. Концентрация растительных волосков и некоторых типов водорослей («*Gloeocapsa*»), наоборот, увеличивалась; возможно, это объясняется тем, что и те и другие отрываются (от растения или от субстрата) под действием сил турбулентного трения. При порывистых ветрах возрастало содержание спор *Alternaria*, нитевидных аскоспор и спор *Ustilago*.

Интересная аномалия зависимости от погодных условий установлена для конидий *Cladosporium* — одного из наиболее изученных типов спор. Гамильтон [185] отмечает явное падение их концентрации во время дождя, однако ряд работ [1, 203, 168] показывает, что в начале дождя содержание спор *Cladosporium* ненадолго возрастает. Это обстоятельство до сих пор не объяснено.

Биотические факторы

На концентрацию спор в атмосфере оказывает влияние и деятельность человека. Так, косьба и сгребание травы может немедленно вызвать увеличение содержания в воздухе спор *Cladosporium* и *Epicoccum*, а часа через два — и повышение содержания пыльцы [441]. Местный источник спор создается, например, при молотье зерна [146]. Дождевание тоже, очевидно, может влиять на состав присутствующих в воздухе спор. Есть данные о том, что опрыскивание растений инсектицидами и фунгицидами приводит иногда к распространению некоторых грибных инфекций.

МОРСКОЙ ВОЗДУХ

Океаны, занимающие $\frac{3}{4}$ поверхности Земли, служат важным источником микрофлоры воздуха, в особенности бактериальной. Концентрация микроорганизмов в поверхностных слоях воздуха над морем, как правило, очень мала по сравнению с концентрацией в воздухе над сушей. Морские микроорганизмы попадают в воздух различными путями: с брызгами, разлетающимися при ударах волн о берег или при столкновении волн в открытом море; с морской пеной, когда ветер сдувает ее с гребней волн; наконец, с выделяющимися из воды пузырьками воздуха (множество таких пузырьков образуется при появлении «барашков», а также во время дождя или снегопада) [24]. Вместе с тем, эти же процессы способствуют и удалению взвешенных частиц из морского воздуха, т. е. поглощению их той огромной водной поверхностью, относительно постоянная температура которой обуславливает наличие устойчивых вертикальных противоположно направленных токов воздуха в нижних слоях атмосферы.

Большинство старых работ на эту тему вместе с некоторыми новыми данными можно найти в обзоре Зобелла [523]; Джейкобс [228] (который дает критическую оценку предмета аэриобиологии в целом), исходя из концентрации соли в воздухе и содержания бактерий в

морской воде (редко превышающего 500 клеток на 1 см^3), подсчитал, что содержание морских бактерий в воздухе у поверхности моря должно составлять в среднем 5 клеток на 1 м^3 .

Изучение микрофлоры морского воздуха было начато Микелем [311], по просьбе которого капитан дальнего плавания Моро на протяжении семи рейсов проводил заборы проб воздуха. Для визуального изучения спор тайнобрачных был сконструирован аспиратор с производительностью 700 л в сутки. Бактерии учитывались при выращивании в жидкой культуре. Для этого через трубки с фильтрами из стеклянной ваты продувался воздух со скоростью 1000 л в сутки, после чего фильтры промывали и смывы использовали для засева колб с мясным бульоном. Всего за 7 рейсов было проанализировано 113 м^3 воздуха. По данным этого анализа Микель установил, что в среднем на 1 м^3 морского воздуха приходится 1 бактерия или 0,6 бактерии, если исключить пробы воздуха, взятые в пределах 100 км от берега.

Визуальные подсчеты спор показали, что в 1 м^3 морского воздуха обычно содержится несколько сотен спор тайнобрачных, а также много пыльцевых зерен (примерно в 30 раз меньше, чем их обычно бывает в воздухе над сушей). В одном случае, однако, в 30 км от берегов Сенегала, в то время как ветер дул с берега, в воздухе было обнаружено до 3700 спор на 1 м^3 ; эти споры по видовому составу резко отличались от тех, которые Микель находил в воздухе Парижа. Вблизи континентов береговые ветры всегда приносят загрязненный воздух, однако море быстро очищает его. Таким образом, обширные водные пространства служат эффективным препятствием для распространения инфекций. Когда море спокойно, бактерии не переходят из морской воды в воздух, но в бурную погоду, как показали анализы, выполненные капитаном Моро, в воздухе содержится небольшое количество морских бактерий.

Воздух внутри судна всегда содержал гораздо больше микроорганизмов, чем морской воздух, но в первые же дни путешествия он начинал быстро очищаться, и вскоре наступало равновесие, при котором

загрязнение воздуха в результате деятельности людей компенсировалось очисткой за счет вентиляции. При этих условиях содержание микробов в воздухе внутри судна было примерно в 100 раз меньше, чем их содержание в воздухе закрытых помещений Парижа. Тем не менее Микель пришел к выводу, что плывущее судно загрязняет окружающую его атмосферу бактериями, спорами плесневых грибов и зернами крахмала.

Фишер [132], проводя анализы на судне в Карибском море, обнаружил в морском воздухе очень мало микроорганизмов с суши; исключение составлял воздух вблизи больших массивов земли, где появлялось значительное число бактерий, явно принесенных с суши. Флемминг [135] анализировал морской воздух во время поездки из Гамбурга в Рио-де-Жанейро и Сантос. Из большого числа проб (содержавших по 20 л воздуха каждая), взятых на расстоянии свыше 200 км от берега, $\frac{2}{3}$ оказались стерильными; но даже на таком расстоянии в среднем на 1 м³ воздуха приходилось около 34 жизнеспособных спор. Микрофлора была представлена в основном плесневыми грибами и дрожжами, а по мере приближения к земле возрастало количество бактерий.

Хотя морской воздух по сравнению с воздухом над сушей очень чист, большинство исследователей, бравших пробы воздуха во время морских путешествий, находили в любых районах моря бактерии, дрожжи и споры плесневых грибов. Бисби [20], который выставлял открытые чашки Петри во время рейса из Монреаля в Англию, обнаружил в воздухе у берегов Ирландии бактерии, а также споры *Botrytis cinerea* и *Phoma hibernica*.

Зобелл и Мэтьюс [524] и Зобелл [522] изучали микрофлору морского воздуха в Скриппсовском институте океанографии (Калифорния). По их данным культуральная среда, приготовленная на пресной воде, обеспечивает рост только 5% морских бактерий; в свою очередь, среда на морской воде еще менее пригодна для пресноводных бактерий. Авторы выставляли открытые чашки Петри с культуральными средами, приготовленными на дистиллированной (ПВ) и морской (МВ) воде

на различных расстояниях от берега моря, вплоть до 1600 м; опыт проводился во время морского бриза, дувшего со скоростью 2,6 м/сек. По мере удаления от моря количество бактериальных колоний на МВ падало, а на ПВ — возрастало; отношение МВ/ПВ быстро падало — с 10—20 у берега до 1,0 в 400 м и 0,5 — в 1600 м от берега. Количество грибных спор с увеличением расстояния от моря обычно возрастало.

При береговом бризе морские бактерии, выносящиеся с брызгами прибоя в прибрежный воздух, можно обнаружить на расстоянии до 8 км от берега. На еще большем удалении отношение МВ/ПВ падает до 1,0, и в хорошую погоду на расстоянии до 160 км от берега в воздухе преобладают бактерии, характерные для надземной атмосферы. Исключение составил один опыт, проводившийся после дождя во время морского бриза; чашечный анализ, проведенный в 32 км от моря на горе Вудсон (на высоте 880 м), дал соотношение МВ/ПВ = 2,06. Это было истолковано как показатель преобладания морских бактерий в районе, где в норме преобладают бактерии почвенного происхождения. Подсчитано, что с брызгами морской воды в атмосферу ежегодно вносится около 53 км³ воды. При этом на каждый квадратный сантиметр земной поверхности приходится в год около 1 морской бактерии. Это небольшое количество по сравнению с эффективностью осаждения надземной микрофлоры воздуха [522].

Все исследователи согласны с тем, что морской воздух содержит очень мало воздушных спор сухопутного происхождения. Однако Зобелл указывает, что применение сред, приготовленных на морской воде, могло бы увеличить соответствующие величины, приводимые в более ранних работах, в 10—20 раз. На таких средах преобладают грамтрицательные палочки, бывает немного кокков, совсем нет вибрионов и спирилл, и только около половины общего числа составляют спорообразующие формы. Несколько исследователей сообщили о выделении из океанского воздуха розовых дрожжей. Описанная бактериальная флора резко отличается от той (грамположительные палочки, спорообразующие формы, кокки, бациллы и микрококки), которая вместе

со спорами плесеней обычно в избытке присутствует в воздухе над сушей [522].

Риттенберг [398] анализировал морской воздух при помощи чашек Петри, установленных (по-видимому, горизонтально) на высоте 21 м над палубой судна, шедшего от тихоокеанского берега Калифорнии. По его данным, разница между культуральными средами на пресной и морской воде не так значительна, как это следует из описанных выше опытов; количество бактерий сильно колебалось в разных местах, но количество спор плесневых грибов в среднем уменьшалось по мере удаления от земли (табл. 24).

Таблица 24

Содержание микробов в морском воздухе на разных расстояниях от берега [398]

Расстояние от берега, км	Среднее число колоний на 1 час экспозиции (по 4 чашки на каждый анализ)			
	среда на морской воде		среда на водопроводной воде	
	бактерии (и дрожжи)	плесневые грибы	бактерии (и дрожжи)	плесневые грибы
0—20	45	115	20	200
20—300	48	79	13	69
300—800	71	20	39	36

Детальное изучение 100 бактериальных и дрожжевых культур, выбранных Риттенбергом наугад, показало, что 32% из них составляют дрожжи, 30% — кокки, 15% — грамотрицательные палочки и 23% — грамположительные спорообразующие палочки. Среди них были идентифицированы: *Bacillus subtilis*, *B. flavus*, *B. megatherium*, *B. mycoides*, *B. tumescens*, *B. cohaerens*, *B. laterosporus*, *Flavobacterium aquatilis*, *Achromobacter liquifaciens*, *Staphylococcus aureus*, *S. albus*, *S. citreus*, *Micrococcus flavus*, *M. candidus* и *Sarcina flava*¹.

¹ В дополнительном сообщении Зобелла [522] указывается, что все эти виды были получены с культуральной среды, приготовленной на пресной воде.

Кроме того, было получено 100 культур плесневых грибов: *Cladosporium (Hormodendrum)* — 22%, *Penicillium* — 18%, *Alternaria* — *Macrosporium* — *Stemphylium* — 11% и *Cephalosporium* — 7%. Другие идентифицированные культуры включали: *Plenozythia*, *Catenularia*, *Spicaria* или *Paecilomyces* и *Trichoderma*. Для того чтобы избежать обычных для микробиолога трудностей, все анализы наружного воздуха проводили, по-видимому, на средах без сахара; в противном случае плесневых грибов могло бы быть во много раз больше. Риттенберг указывает, что эта микрофлора морского воздуха отлична от микрофлоры морской воды и сходна с микрофлорой воздуха над сушей.

Бесспорно, что воздушные споры, обнаруживаемые над морем, заносятся сюда в основном с суши. Однако результаты одних чашечных анализов интерпретировать довольно трудно, и для оценки роли самого моря как в береговой зоне, изученной Зобеллом, так и вдали от берега, необходимы культуральные и волюметрические анализы. Пути очистки воздуха, проходящего над океаном, и судьба спор, попадающих в океан из воздуха, все еще не выяснены.

Исследователи раннего периода, в том числе Микель и Б. Фишер, считали, что морской воздух почти не содержит пыльцы, однако мы теперь знаем, что это утверждение неверно.

Эрдтман [120] проводил анализы морского воздуха на пути из Готенбурга в Нью-Йорк (с 29 мая по 7 июня 1937 г.) при помощи вакуумного фильтра-ловушки, установленного на топе мачты моторной яхты. В 110 км к западу от Стокгольма было обнаружено 180 пыльцевых зерен на 1 м³ воздуха; в Северном море их насчитывалось только 0,18, а в открытом океане — 0,007. С приближением к берегам Северной Америки концентрация пыльцы вновь начала возрастать. На протяжении рейса трижды было отмечено необычно высокое содержание пыльцы («пыльцевые дожди»): *Pinus* (0,13/м³) — в Северном море, *Alnus viridis* (0,045/м³) и *Syringaceae* (0,006/м³) — на расстоянии 250—600 км от Ньюфаундленда и смесь пыльцы *Plantago* и *Rumex* (0,1/м³) — в 220—300 км от Новой Шотландии и Массачусетса.

чувствуется. В период сильных западных и северо-западных ветров, примерно на полпути между Исландией и Ирландией, Эрдтман обнаружил пыльцу древесных пород (*Alnus, Betula, Corylus, Juniperus, Myrica, Picea, Pinus, Populus, Quercus, Salix, Tilia, Ulmus*) и травянистых растений (маревые, крестоцветные, осоковые, вересковые, злаки, *Plantago*, зонтичные и *Urtica*), а также споры *Dryopteris* и *Lycopodium clavatum*.

Волюметрические анализы Эрдтмана со всей определенностью показали, что в малой, но вполне измеримой концентрации пыльца присутствует в воздухе у поверхности воды на всем протяжении Атлантического океана. Поэтому у нас нет оснований сомневаться в том, что микрофлора, обычно присутствующая в воздухе над сушей, распространяется во все части земного шара. Это подтверждается также и данными анализов, проведенных в Атлантическом океане Дьяковской [113] и Полуниным (ср. [368]).

Маяк Бишоп-Рок стоит на невысокой скале на юго-восточной оконечности о-ов Силли — группы мелких скалистых островов со скудной древесной растительностью (преимущественно *Ulmus* и *Pinus*). Анализы пыльцы, проведенные с помощью предметных стекол на площадке маяка (на высоте 38 м над уровнем моря), показали [213], что пыльца принадлежит в основном *Betula, Quercus* и *Fraxinus*, и, в несколько меньшем количестве, — *Pinus*. Общее количество осевшей пыльцы древесных пород было весьма велико: 2800 на 1 см² в год (для сравнения укажем, что соответствующая величина составляет 2000 в Абердине и Брекнок-Биконс и 10 000 в Кембридже). Доля пыльцы древесных пород составила на Бишоп-Рок 27%, что типично для сельских районов Англии (в городах она может достигать 50%). Примечательно, что наибольшее количество пыльцы трав, отмеченное Хайдом в Англии (при улавливании на предметные стекла), было зарегистрировано именно на Бишоп-Рок (29 июня 1953 г.) и составило 1679 зерен на 5 см². Осталось неясным, с чем это было связано, — с высокой концентрацией пыльцы в воздухе или с интенсивным турбулентным осаждением при сильном ветре.

В октябре и ноябре 1956 г. Шрирамулу [442] прово-

дил анализы воздуха в Средиземном море с помощью ловушки Херста, установленной на высоте 24,5 м. На расстоянии 13—130 км от берега он обнаружил в среднем 56,4 грибных спор и 1,6 пыльцевых зерен на 1 м³ воздуха. В гавани острова Мальта концентрация составляла соответственно 121 и 12 на 1 м³. В морском воздухе преобладали споры *Cladosporium* (16/м³), за ними следовали головневые споры (5/м³) и окрашенные базидиоспоры (7/м³). Кроме того, были обнаружены споры *Helminthosporium*, *Alternaria*, *Torula herbarum*, *Nigrospora*, *Curvularia* и *Epicoccum*, а также обрывки гиф.

Пыльца, встречающаяся в морском воздухе, безусловно, принадлежит сухопутным растениям. Споры грибов более характерны для поверхностной микрофлоры, нежели для почвенной; бактерии же, по-видимому, попадают в воздух как из морской воды, так и из почвы.

ВОЗДУХ ПОЛЯРНЫХ РАЙОНОВ

Воздух полярных районов еще беднее микроорганизмами, чем морской. Левин [258], который брал пробы воздуха в различных районах Шпицбергена при помощи фильтров из сахарного порошка, сообщил, что из 20 м³ воздуха им было получено три бактериальные колонии и несколько плесневых грибов.

На протяжении двух лет Екелёф [118] экспонировал через определенные промежутки времени чашки Петри на одном из островов вблизи Земли Грейема [Антарктика]. На 40% чашек были получены колонии бактерий, которые, по его мнению, происходили из почвы. В среднем на каждые 2 час экспозиции приходилась одна колония.

Летом 1903 г. Пири [358] на протяжении 20 час выдерживал открытые чашки Петри на марсе судна «Шотландия» в море Уэдделла (Антарктика). В зимнее время он экспонировал такие же чашки на леднике в Скоттия Бэй. Все чашки остались стерильными. Хессе [198], который экспонировал чашки Петри в море южнее Шпицбергена, также нашел, что воздух здесь почти стерилен.

Дарлинг и Сипл [89] экспонировали колбы и чашки Петри с питательной средой на Земле Мэри Бёрд (Антарктика). Среди обнаруженных микроорганизмов они идентифицировали *Achromobacter delicatulum*, *A. liquidum*, *Bacillus albolactis*, *B. fusiformis*, *B. mesentericus*, *B. subtilis* и *B. tumescens*. По их мнению, некоторые из этих бактерий могли быть занесены в Антарктику человеком и мигрирующими животными, но подавляющее большинство бактерий, несомненно, осело из атмосферы.

Исследования, проведенные недавно в различных районах Арктики, показали, что в летнее время воздух на уровне земли и моря содержит здесь разнообразные микроорганизмы, хотя и в очень небольшом количестве. В 1950 г. Полунин [367, 368] экспонировал клейкие предметные стекла в ряде мест, расположенных к востоку от мыса Барроу (Аляска), вплоть до Шпицбергена. Во всех этих местах он обнаружил пыльцу целого ряда растений и споры (по-видимому, мхов). Интересно, что пыльцевые зерна, которые чаще всего встречались на Шпицбергене в летнее время, принадлежали *Pinus*, хотя ближайший возможный источник этой пыльцы находился за несколько сот километров от острова. В 1954 г. тот же автор (ср. [369]) экспонировал клейкие предметные стекла к северу от о. Элсмira, а в 1955 г. он вел наблюдения со стеклами [9] и чашками Петри [374, 375] на льдине, дрейфовавшей в северном полярном бассейне, примерно у 83° северной широты. Здесь также, по сравнению со средними широтами, воздушных спор было очень немного. В их состав входила и пыльца, в некоторых случаях явно перенесенная по воздуху на большие расстояния (ср. 9, стр. 91). Из проб воздуха, взятых на льдине, было получено небольшое число медленно растущих культур грибов (все они были идентифицированы как *P. viridicatum*) и несколько большее число актиномицетов; бактерий обнаружено не было.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ВОЗДУШНЫХ СПОР

Нет никаких оснований сомневаться в справедливости заключений Микеля и Проктора [377], которые пришли к выводу, что большинство бактерий, присутствующи-

щих в воздухе, происходит из почвы или из вод океанов [523]. Однако выдвигаемое рядом авторов утверждение о том, что почву следует считать важным источником также и грибных спор, является спорным. Кажется более вероятным, что источником этих спор служит поверхностная микрофлора — плесени, паразиты растений и другие грибы, обитающие на растениях, или грибы, произрастающие на поверхности почвы и снабженные специальными механизмами, с помощью которых они могут активно выбрасывать свои споры в свободно движущийся турбулентный слой воздуха. Если в почве преобладают бактерии, а из грибов — пенициллы и аспергиллы, то в воздухе главную роль играют споры *Cladosporium* и во вторую очередь следуют базидиоспоры. Сходство между почвенной микрофлорой и микрофлорой воздуха возникает главным образом из того, что почва является окончательным «прибежищем», куда в конце концов попадает большинство воздушных спор.

Значительная часть воздушных спор попадает в воздух с дикорастущих растений. Промышленность загрязняет атмосферу в основном неорганическими частицами и газами. Однако не все понимают, что в процессе проведения тех или иных сельскохозяйственных работ воздух также может сильно загрязняться фитопатогенными микроорганизмами и дыхательными аллергенами. Недавно я установил, что даже такие операции, как косьба, могут приводить к местному увеличению содержания спор *Cladosporium* в воздухе примерно в 20 раз (ср. [441]).

Микроорганизмы, споры которых в определенное время года обнаруживаются в воздухе в большом количестве, должны обладать специальными механизмами для отделения спор. Однако время от времени в воздухе обнаруживаются формы, совершенно лишенные таких механизмов. Так, Сианг [437] из проб воздуха, взятых на крыше университета Мак-Гилла в Монреале (Канада), выделил одну колонию водного фикомицета *Hypochytrium catenoides*. По-видимому, если проводить анализы достаточно долго, то в воздухе можно найти почти любой тип микроорганизмов.

Последние работы по изучению микрофлоры воздуха у поверхности земли показывают, что ее состав и концентрация зачастую очень сильно колеблются, иногда на протяжении очень коротких интервалов времени. Значение этого явления для фитопатологии и селекции очевидно. Некоторые компоненты микрофлоры воздуха, такие, как, например, пыльца трав, играют серьезную роль в явлениях дыхательной аллергии (напомним, что за 1 час через легкие человека проходит около 1 м³ воздуха). В течение суток мы вдыхаем, очевидно, около 50 мкг микробной массы. Хотя некоторые компоненты этой смеси и вредны для людей, склонных к аллергическим реакциям, но вместе с ней в организм человека могут поступать в небольших количествах и некоторые физиологически активные органические вещества. Так, например, Шовен и Леви [65] нашли в пыльце *Salix* и кукурузы антибиотики; вполне можно также ожидать, что антибиотики присутствуют и в спорах грибов (см. [492]). Возможно, что общепризнанное положительное влияние, которое оказывает на здоровье человека загородный воздух, объясняется не только его чистотой, но и благоприятным воздействием вдыхаемых воздушных спор.

Наконец, чтобы окончательно сбалансировать отрицательный и положительный эффект от воздушных спор, можно подсчитать (учитывая, что почти все эти споры в конце концов попадают в почву), что почва получает благодаря им удобрение, эквивалентное приблизительно 5 кг азота на 1 га в год. Если это количество ничтожно для плодородной почвы, то для бесплодных участков оно очень существенно, ибо облегчает их заселение растительностью.

МИКРОФЛОРА ВЕРХНИХ СЛОЕВ АТМОСФЕРЫ

В воздушном слое у поверхности земли состав воздушных спор определяется непосредственно их поступлением из местных источников. В вышележащих слоях воздуха влияние этих местных источников выражено не столь сильно, и здесь большую роль играют организмы, которые могут переноситься на значительные расстояния. Количество микроорганизмов в верхних слоях атмосферы невелико, поэтому при анализах первостепенную важность приобретает предохранение проб воздуха от заражения извне. Вполне понятно, что при очень малой концентрации микроорганизмов необходимо строгое соблюдение стерильности во время их подсчета.

ВЕРТИКАЛЬНАЯ ДИФфуЗИЯ

Споры и пыльцевые зерна, будучи тяжелее воздуха, под действием силы тяжести стремятся упасть на землю. В то же время конвекция и турбулентность атмосферного воздуха заставляют их подниматься вверх. В результате атмосфера представляет собой как бы суспензию спор, концентрация которой падает по вертикали — от поверхности Земли до нижней границы стратосферы. Под действием конвективной диффузии споры перемещаются к верхней границе внешнего слоя турбулентности; выше него действуют силы конвекции, и в верхней части тропосферы можно надеяться обнару-

жить большую часть спор из числа тех, которые обычно присутствуют в воздухе днем. Первые результаты обследования верхних слоев атмосферы были несколько неожиданными, ибо раньше не представляли, что микроорганизмы могут подниматься в воздух так высоко. Теперь, по мере совершенствования методов анализа воздушных спор на все больших и больших высотах, постепенно появляется возможность составить общее представление об изменении концентрации микроорганизмов с увеличением высоты и о циркуляции воздушных спор над поверхностью земного шара.

Данные о падении концентрации воздушных спор с увеличением высоты можно получать из двух различных источников, которые часто смешивают: во-первых, из наблюдений, проводимых на одной определенной высоте над землей в ряде пунктов, значительно различающихся по высоте над уровнем моря, и, во-вторых, из наблюдений, проводимых на различных высотах над поверхностью земли в одном и том же пункте.

Наземные наблюдения на различной высоте над уровнем моря

Данные в этой области чрезвычайно отрывочны; по большей части это лишь случайные наблюдения, проводившиеся, как правило, только в погожие летние дни. Примером может служить серия анализов, проведенных Пастером на Мер-де-Глас. Эти анализы убедительно доказали, что горный воздух сравнительно чист (см. стр. 17). Позднее заключение Пастера подтвердил Микель с помощью волюметрических методов анализа [311, стр. 524]. По его данным, в воздухе Рю де Риволи (Париж) в июле и августе в среднем насчитывалось 55 000 бактерий на 1 м^3 , а в воздухе парка Монсури — 7600. В то же время в Швейцарии на высоте 1 м над полем в Лейк Тан (570 м над уровнем моря) он насчитал в 1 м^3 воздуха всего 8 бактерий (и много спор плесневых грибов), а в ряде пунктов Бернских Альп на высоте от 2000 м до вершины Эйгер (около 4000 м над уровнем моря) ему не удалось обнаружить

ни одной бактерии. Микель объяснял это низким атмосферным давлением (которое обуславливало «разведение» пылеобразных частиц в разреженном воздухе и более быстрое их осаждение), а также отсутствием местных источников загрязнения — особенно в районах вечных снегов. Данные Бонье и др. [28], полученные в Альпах Дофине при помощи тех же волюметрических методов, показали, что с увеличением высоты содержание бактерий падает быстрее, чем содержание спор грибов.

Отсутствуют сравнительные данные о концентрации воздушных спор на разных высотах над равнинами и горами, или над ровными и холмистыми местностями на одной и той же высоте над уровнем моря.

Чистота воздуха в районах вечных снегов вполне объяснима, но удивительно, что воздух горных долин на высоте 1—2 м над землей содержит также очень мало микроорганизмов. Гейгер [152] считает, что воздух над склонами гор имеет те же характеристики, что и воздух у их основания, но в отличие от последнего легко приходит в движение под влиянием ветров и конвекции (за исключением мест, покрытых растительностью). В целом ровные поверхности (и еще в большей степени вогнутые) характеризуются более равномерным «климатом», чем выпуклые.

Роль турбулентности

Роль турбулентности в вертикальной диффузии споровых облаков впервые подчеркнул Шмидт [422, 424], хотя теория этого вопроса в связи с конвекцией была еще ранее развита Тэйлором [456] на основе температурных данных, полученных при наблюдениях над Грейт-Бэнкс (Ньюфаундленд). По мнению Шмидта, при устойчивом состоянии конвективной диффузии число частиц, падающих под действием силы тяжести через какой-либо горизонтальный слой, компенсируется числом частиц, поднимающихся вверх (в результате диффузии). Таким образом, общая концентрация ча-

стиц в воздухе с увеличением высоты должна понижаться экспоненциально, согласно уравнению

$$\chi = \chi_0 \exp \left[-\frac{v_s z}{A} \right],$$

где χ_0 — концентрация частиц на высоте $z=0$; v_s — стационарная скорость оседания частиц; A — коэффициент турбулентного обмена («Austausch» Шмидта), который принимается постоянным и не зависящим от высоты.

Общее содержание спор в столбе воздуха над 1 см² поверхности равно $\lambda = \chi_0 A / v_s$. График зависимости концентрации частиц от логарифма высоты должен представлять собой прямую.

Такой подход к этой проблеме на практике обнаруживает два недостатка. В действительности, коэффициент диффузии (A — по Шмидту и K — по Тэйлору) с изменением высоты меняется, а устойчивое равновесие, по всей вероятности, вообще не достигается, когда речь идет о живых частицах, концентрация которых на протяжении суток очень сильно колеблется.

По мнению Джонсона и Пенмена [235], вертикальное распределение тлей в воздухе в любой данный момент определяется суммарным эффектом, с одной стороны, турбулентности (стремящейся поднять их вверх) и, с другой — комбинированного действия силы тяжести и биологического импульса. Этот суммарный эффект и есть то, что можно назвать «средней степенью рассеяния» (the mean clearance rate).

Джонсон и Пенмен указывают, что концентрация тлей в воздухе на некоторой высоте пропорциональна средней степени рассеяния на этой высоте.

Делались попытки эмпирически подобрать соответствующие кривые к опытным данным по вертикальным градиентам концентрации. Вольфенбаргер [508, 509] применял для этого уравнение регрессии типа $Y = a + b \lg x + c/x$. Джонсон [234] показал, что опытные данные, полученные при помощи ловушек для насекомых, хорошо описываются эмпирической формулой

$$f(z) = C(z + z_e)^{-\lambda},$$

где $f(z)$ — концентрация на высоте z ; C — коэффициент, зависящий от размера популяции; λ — показатель степени, характеризующий процесс диффузии; z_e — параметр, величина которого, по-видимому, зависит от интенсивности обмена насекомыми между воздухом и землей.

Частицы, попавшие в воздух над самой землей, при наличии ветра разносятся по всему слою турбулентности. Конвекция — локальный, ритмически действующий механизм, который обеспечивает вертикальное распределение спор по всей тропосфере. Иногда вертикальные градиенты концентрации, полученные опытным путем, полностью совпадают с теоретическими (очевидно, наилучшее представление о таких градиентах дают средние данные долгосрочных наблюдений). Однако теоретические прогнозы часто бывают неудовлетворительными, особенно в отношении высот примерно до 100—200 м над землей.

Окружающие условия изменяются слишком быстро для того, чтобы могло установиться какое-либо устойчивое состояние, поэтому идеальная ситуация реализуется редко. Ввиду того что скорость ветра с возрастанием высоты увеличивается, отдельные слои, которые мы можем вычлениить в любой данный момент в каком-либо столбе воздуха, до этого, очевидно, находились не над одной и той же точкой, а над разными точками поверхности. Толщина турбулентного слоя воздуха постоянно меняется. Биологические факторы обуславливают чрезвычайно резкие колебания концентрации микроорганизмов в воздухе на протяжении суток, вследствие чего и картина распределения их концентрации по вертикали также не остается неизменной. Инверсии температуры влияют на вертикальную диффузию. Согласно Джейкобсу [228] «наличие устойчивого слоя на поверхности будет предотвращать или задерживать внедрение организмов с этой поверхности в вышележащие слои атмосферы и в то же время будет поддерживать более высокие концентрации этих организмов в слоях, примыкающих к поверхности; наличие разрыва непрерывности в вышележащем воздухе будет ограничивать передвижение по вертикали в обоих

направлениях и приводить к накоплению организмов выше и ниже этого разрыва». Падение концентрации по вертикали часто начинается не с самого уровня земли, а с активной поверхности посева.

Работы раннего периода

Первые измерения концентрации воздушных спор на значительных высотах были проведены с башен и высоких зданий Микелем [312], а затем Карнелли и др. [59]. Позднее такие же анализы проводили Келли и др. (ср. стр. 235). Как показал Микель, концентрация бактерий в воздухе Пантеона в Париже (на уровне люстры) составляла всего $1/20$ от их концентрации в воздухе соседней улицы.

Изучение микрофлоры верхних слоев атмосферы началось с работ манчестерского врача Блэкли [22], который, запустив два воздушных змея с клейкими предметными стеклами на высоту 300 м, получил в 15—20 раз больше пылицы, чем на стеклах, аналогичным образом ориентированных в 1,4 м над землей. В Индии воздушные змеи с успехом использовал Мехта [301] для улавливания спор возбудителей ржавчины злаков — *Puccinia graminis*, *P. tritricina* и *P. glutarum*; для этой же цели Чаттерджи [64] использовал небольшие воздушные шары.

Анализ микрофлоры при помощи аэростатов

Кристиани [86] использовал аэростат для изучения волюметрическими методами состава микрофлоры воздуха на высоте до 1300 м над Женевой (до 1700 м над уровнем моря) и обнаружил в пробах воздуха ряд бактерий и немного плесневых грибов. Исследователь был явно озадачен этими результатами, посчитал их недоверенными и отнес большую часть выявленных микроорганизмов за счет загрязнений с поверхности шара и его оснастки, оставшись при убеждении, что верхние слои воздуха чрезвычайно чисты.

Одним из первых наличие микроорганизмов в верхних слоях атмосферы продемонстрировал миколог Харц

[132]. Солнечным мартовским утром он при помощи аэростата провел забор проб воздуха над южной Баварией на высотах от 1500 до 2300 м, просасывая воздух через фильтр из порошковидного сульфата натрия (сходный с фильтрами Микеля). Культивируя затем уловленные микроорганизмы на питательной среде с желатином, Харц обнаружил сравнительно немного плесневых грибов и от 179 000 до 2 870 000 бактерий в 1 м³ воздуха. На высоте 1800—2000 м анализы показали резко повышенное содержание микрофлоры, в 16 раз больше, чем на высоте 1500 м и в 5 раз больше, чем на высоте 2300 м. Это поразительное явление было отмечено на фоне резкого падения температуры с увеличением высоты и сильных конвекционных токов от сухой разогретой почвы. Среди выделенных плесневых грибов были обнаружены: *Penicillium glaucum*, *P. cinereum*, *P. atro-viride*, *Sporidesmium* sp., *Acremonium alternans*, *Mucor racemosus*, *M. mucedo*, *Oospora ochracea*, *O. ferruginea*, *Periconia arta*, *Hormodendrum (Cladosporium) penicillioides*, *Arthrococcus lactis*, *Aspergillus niger* и стерильный мицелий.

Флемминг [135] также использовал для забора проб воздуха аэростаты. В пробах, взятых над Берлином, жизнеспособные организмы были обнаружены на высотах до 4000 м; выше 500 м в среднем насчитывалось 370, а ниже — 12 900 микроорганизмов в 1 м³ воздуха. Стерильные пробы попадались редко. Отдельные пробы воздуха содержали самые различные количества микробов, но в целом концентрация микробов резко возрастала у нижней границы облаков. Идентифицированные виды включали: *Micrococcus radicans*, *M. albus*, *M. nubilus*, *M. aerogenes*, *Bacillus ubiquitus*, *B. aurescens*, *B. aureo-flavus*, *B. terrestris*, *B. aerophilus*, *B. submesenteroides*, *B. mycoides* и *Penicillium crustaceum* (все — спорообразующие формы¹). На высоте более 2500 м Флемминг нашел *Bacillus terrestris*, *B. aerophilus* и *Sarcina lutea*, а на высоте 4000 м — *Micrococcus citreus*, *M. luteus* и *Penicillium crustaceum*. В своем со-

¹ Бактерии из рода *Micrococcus* не образуют спор. — Прим. перев.

общении он отметил обилие пигментообразующих бактерий и дрожжей в верхних слоях воздуха.

По данным Хана [183], проводившего при помощи аэростата забор проб воздуха над южной Германией, концентрация бактерий и концентрация пыли в воздухе в целом изменяются параллельно и падают с увеличением высоты (что объясняется оседанием бактерий и частиц пыли). По мнению этого автора, воздух на определенной высоте уже не содержит живых организмов, и граница этой стерильной зоны зимой располагается ниже, чем летом.

Стратосфера

Поскольку механизмы, при помощи которых происходит поднятие органических частиц в воздухе, явно не в состоянии вывести их за верхнюю границу тропосферы, мы вправе ожидать, что стратосфера должна быть почти свободна от этих частиц. Интенсивная радиация на больших высотах тоже, казалось бы, должна служить преградой, ибо она затрудняет выживание организмов. Однако хорошо документированные факты, как известно, лучше всякой теории, а потому пока приходится признать, что, в сущности, мы еще ничего не знаем о возможностях жизни в стратосфере.

Единственная известная мне попытка взять пробы воздуха в стратосфере была проделана с применением аэростата. Роджерс и Мейер сконструировали аппарат для взятия проб воздуха, который автоматически открывался и закрывался при помощи барометра-анероида. Они использовали его во время спуска аэростата «Эксплорер II» для забора проб воздуха на высоте 21 000—11 000 м. В результате было получено пять бактериальных культур (разные виды *Bacillus*) и пять культур грибов (*Rhizopus* sp., *Aspergillus niger*, *A. fumigatus*, *Penicillium cyclopium* и *Macrosporium tenuis*); в целом это соответствовало приблизительно 0,14 организма на 1 м³.

Забор проб воздуха с самолетов

Впервые исследование микрофлоры воздуха с самолета было предпринято в 1921 г., когда Стэкмен и др. [447] при помощи предметных стекол, покрытых вазе-

лином, попытались уловить споры возбудителя ржавчины пшеницы над долиной реки Миссисипи. Полеты от Техаса до Миннесоты на высоте до 3300 м позволили обнаружить большое количество пыльцы и спор грибов, среди которых первое место занимали споры *Alternaria* (часто в цепочках); за ними следовали споры *Puccinia*, *Helminthosporium*, *Cladosporium*, *Cephalothecium*, *Ustilago*, *Tilletia* и *Scolecotrichum*. Среди спор ржавчинных грибов доминировали уредоформы, но попадались также телеитоспоры и эцидиоспоры. На высоте 5400 м (максимальная высота забора проб) были уловлены две уредоспоры *Puccinia triticina*. Споры *Alternaria*, добытые с высоты 1000—3000 м, и уредоспоры, полученные с высоты 2300 м, хорошо прорастали в культуре.

Летом и осенью 1923 г. Мишустин [314] с целью изучения микрофлоры воздуха совершал полеты над Москвой, улавливая воздушные споры на чашки Петри с питательным агаром. На основе опытов в аэродинамической трубе он считает, что при таком способе анализа над ловушками проходило 20 л воздуха в 1 мин, но эта величина, возможно, сильно занижена. Сначала самолет поднимался выше того слоя воздуха, который предполагалось исследовать, с тем чтобы очиститься от загрязнений, захваченных еще с земли, а затем снижался до требуемой высоты. Согласно полученным данным, концентрация бактерий на высоте 500 м составляла 2000—3000 на 1 м³, при сильном же ветре она возрастала до 7000—8000. В безветренную погоду содержание *Micrococcus* и *Sarcina* заметно падало, зато увеличивалось число палочковидных бактерий и плесневых грибов. Количество микроорганизмов на высоте 1000—2000 м было невелико, причем относительное содержание спорообразующих форм бактерий, а также плесневых грибов и актиномицетов с увеличением высоты возрастало. На высоте 2000 м над центром Москвы концентрация бактерий составляла в среднем 650 на 1 м³ воздуха — в 4—5 раз больше, чем над окружающей загородной зоной.

Над Миссисипи на высоте до 5800 м была обнаружена пыльца, в наибольшей концентрации — на высоте

300—1100 м [420, 421]. По данным Крейджи и Поппа [85], в прериях Канады споры возбудителя ржавчины пшеницы были обнаружены на высоте до 3000 м.

Согласно Уэстону [490], который совершал полеты в районе Кембриджа (Англия), грибы и бактерии изобиловали в воздухе на высоте до 3000 м, но выше этого уровня встречались сравнительно редко. Внутри облаков в воздухе часто содержалось больше бактерий и грибов, чем над облаками или под ними. Этот факт отметили и некоторые другие исследователи, в том числе Хайзе и Хайзе [197].

Браун [41] экспонировал клейкие предметные стекла на высоте до 2200 м над засушливыми районами южной Аризоны и выделил «белые и серые» бактериальные колонии, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Alternaria* и дрожжи; не было обнаружено спор возбудителя ржавчины пшеницы. Коттер [80] изучал распространение спор возбудителя ржавчины пшеницы во время полетов в районе озера Мичиган, используя для этой цели предметные стекла, смазанные маслом. Во время дождя уредоспор было не больше, чем в ясную погоду; в воздухе над самым озером спор было меньше, чем над побережьем, и количество их возрастало над районами, где в изобилии рос барбарис (промежуточный хозяин этого паразита). Мак-Куидди [281] экспонировал чашки Петри и предметные стекла на высоте до 2100 м во время полетов над Омахой (штат Небраска). Высокое содержание пыльцы было отмечено до высоты 900 м, а концентрация бактерий и спор грибов начала падать, начиная с высоты 1200—1500 м. Маклахлан [280] совершил ряд полетов в начале мая над Массачусетсом, чтобы проследить за распространением спор возбудителя ржавчины можжевельника (*Gymnosporangium bisepatum*). При помощи чашек Петри, которые экспонировались в воздухе в течение 1 мин, ему удалось показать наличие жизнеспособных спор на высоте до 600 м (выше анализы не проводились); количество спор и их жизнеспособность с увеличением высоты быстро падали.

Аэробιологические исследования Ф. Мейера. Широкие исследования микрофлоры верхних слоев атмосферы

ры были запланированы Фредом Мейером — сотрудником Министерства земледелия США. К несчастью, он погиб во время одного из полетов над Тихим океаном, в то время когда были опубликованы лишь предварительные выводы из его работы [193].

Во время перелета из штата Мэн в Данию полковник Чарльз Линдберг экспонировал на высоте около 1000 м клейкие предметные стекла, установленные в специальных контейнерах. Материал, собранный им над проливом Дейвиса и восточной Гренландией, состоял из водорослей, обрывков крыльев насекомых, спикул губок, вулканического пепла и стеклянной пыли. Выделенные споры грибов были ориентировочно отнесены к родам *Macrosporium*, *Cladosporium*, *Leptosphaeria*, *Mycosphaerella*, *Trichothecium*, *Helicosporium*, *Uromyces*, *Camarosporium* и *Venturia*. Некоторые из них в большом количестве встречались над штатом Мэн и над полуостровом Лабрадор и очень редко — над проливом Дейвиса, льдами Гренландии и Датским проливом [302, 303].

Полеты над территорией США, проводившиеся Мейером на высоте от 150 до 5500 м, обнаружили богатую микрофлору воздуха, которая сильно варьирует на этих высотах и обычно сокращается как количественно, так и по составу на высоте выше 2400 м. 22 марта 1932 г. на высоте 5500 м над Вашингтоном были обнаружены жизнеспособные споры *Pestalozzia*. Другие идентифицированные споры принадлежали к родам *Acremonia*, *Alternaria* (*Macrosporium*), *Aspergillus*, *Chaetomium*, *Cladosporium*, *Coniothyrium*, *Dematium*, *Epicoccum*, *Fumago*, *Fusarium*, *Helminthosporium*, *Penicillium*, *Sclerotinia*, *Stachybotrys*, *Stemphylium* и *Trichoderma* [307].

После полетов над Карибским морем Мейер [304] пришел к заключению, что важную роль в распространении микроорганизмов могут играть пассаты. Жизнеспособные споры были обнаружены над открытым морем в 800—1200 км от берега. Однако после бурных ливней чашки Петри, экспонированные на высоте 60—240 м, иногда оставались стерильными даже в нескольких километрах от берега (с подветренной стороны).

Эти опыты показали, что ливни выносят споры из нижних слоев атмосферы.

Во время полетов в Нью-Мексико над плантациями семенников сахарной свеклы площадью около 360 га на чашки Петри с питательным агаром была уловлена пыльца этой культуры. Жизнеспособная пыльца сахарной свеклы, смешанная с пылью сосны и грибными спорами, обнаруживалась вплоть до высоты 1500 м — максимальной высоты, на которой экспонировались ловушки [306].

Вертикальные градиенты концентрации. В период эпифитотии ржавчины пшеницы в Манитобе (в июле—августе 1930 г.) Петерсон [355] улавливал споры с самолета во время восьми полетов, проводившихся на различных высотах. Среднее количество спор на 1 см² поверхности ловушки (по-видимому, при сопоставимой экспозиции) составило: на высоте 305 м — 1600, 1520 м — 190, 3050 м — 4 и 4260 м — 2. С помощью уравнения Шмидта (см. стр. 219) находим: $A = 5,8 \cdot 10^4$ (если $v_s = 1$ см/сек).

В период эпифитотии желтой ржавчины пшеницы в Галле (Германия) Губерт [211] совершил два полета с целью определить содержание спор в воздухе. По данным второго полета (во время которого экспонировалось больше ловушек), количество спор, осевших на 1 см² в 1 мин, составило: на высоте 30 м и ниже — 1418, на высоте 400 м — 683, 600 м — 336 и 800 м — 82. С помощью уравнения Шмидта находим: $A = 1,5 \cdot 10^4$.

Аналогичные значения для A были получены во время дневных и ночных полетов, проводившихся в весеннее время над лесами Германии с целью определить содержание древесной пыли в воздухе [386]. В целом при слабом или умеренном ветре и кучевой облачности на высоте 2000 м концентрация пыли с увеличением высоты до 1000 м падала незначительно, и максимальное число пылевых зерен обнаруживалось иногда на высоте 200 и даже 500 м. Автор расценил это как показатель полного перемешивания воздушных масс. Такое же явление наблюдалось и при отсутствии облаков в условиях высокого атмосферного давления и интенсивной конвекционной турбулентности. В то же

время при слоистой облачности и высоких скоростях ветра концентрация пыльцы с увеличением высоты заметно падала.

Во время ночных полетов максимальное количество пыльцы часто обнаруживалось на высоте около 200 м, т. е. выше зоны инверсии температуры, часто возникающей в ночное время. Ночью концентрация пыльцы обычно падала с увеличением высоты гораздо быстрее, чем днем; общее количество ее (на всех высотах) также бывало меньше, чем днем. По данным Ремпе [386] среднее (по данным всех анализов) количество пыльцы, уловленной на $1,275 \text{ см}^2$ поверхности ловушки за 20 мин, на разных высотах составило:

	10—40 м	200 м	500 м	1000 м	1500 м
Дневные полеты	904	849	852	581	267
Ночные полеты	577	560	283	85	45

Эти данные относятся к пыльцевым зернам различных видов. Однако если принять, что средняя скорость оседания пыльцевых зерен v_s равна 3 см/сек, то можно рассчитать, что для высот, лежащих выше зоны, в которой сказывается влияние сильной конвекционной турбулентности и инверсий температуры, коэффициент Шмидта A равен $2,6 \cdot 10^5$ для дневных полетов и $1,6 \cdot 10^5$ — для ночных. Это еще один аргумент в пользу того, что споровые или пыльцевые облака нужно рассматривать как суспензию в воздушной среде. На высотах порядка 1000 м и выше среднее распределение хорошо согласуется с расчетными величинами, исходящими из стационарной скорости оседания, сбалансированной конвективной диффузией. Однако ближе к поверхности земли суспензия оказывается более однородной, чем следовало бы ожидать, и это можно объяснить периодическим перемешиванием нижних воздушных слоев благодаря интенсивной приземной турбулентности, усиленной суточными колебаниями температуры.

Изучение верхних слоев воздуха над США. Уокер [476] экспонировал чашки Петри с кровавым агаром в верхнем конвекционном слое атмосферы. Проанализировав в общей сложности 2400 м³ воздуха, он пришел к заключению, что атмосфера в этом слое стерильна (две полученные культуры *Staphylococcus aureus* были приписаны загрязнению и потому не приняты в расчет). Однако исследования Проктора и Паркера [379], проведенные в Массачусетском технологическом институте, показали, что верхние слои атмосферы над территорией США далеко не стерильны. По мнению этих авторов, противоположные результаты, полученные Уокером, объясняются тем, что агаризованная среда, находившаяся в чашках Петри, на большой высоте могла замерзнуть и утратить клейкость.

При заборе проб воздуха с самолета Проктор и Паркер употребляли фильтры, сделанные из стеклотычи. Эти фильтры были укреплены на проволочных сетках в латунных трубках, имевших выход наружу и пропускавших около 28 л воздуха в 1 мин. Выделенная микрофлора была изучена микроскопически и культурально. По средним данным из всех анализов в 1 м³ воздуха содержалось 12 бактерий, а на высоте 6100 м и выше — 9. Иногда на высоте нескольких тысяч метров содержание микроорганизмов оказывалось повышенным. Обычно плесневых грибов насчитывалось меньше, чем бактерий; нужно, однако, иметь в виду, что агаризованная среда, на которую высевались смывы с фильтров, была малоподходящей для роста грибов. В основном бактерии были представлены спорообразующими формами, и идентифицированные культуры принадлежали к родам *Bacillus*, *Achromobacter* и *Micrococcus*. Среди грибов преобладали *Aspergillus* и *Penicillium*; встречались и несовершенные грибы — в том числе *Cladosporium* (*Hormodendrum*) и *Fusarium*, а также мукоровые, актиномицеты и изредка дрожжи. Пыльца была обнаружена только в трех случаях [376, 377].

Максимальное количество плесневых грибов (260 на 1 м³) было уловлено на высоте 200—300 м над лесистым районом (число бактерий в тех же пробах составило 22 на 1 м³). Очень большое количество бактерий и плес-

невых грибов было обнаружено в воздухе во время пылевой бури, пришедшей, по-видимому, из Небраски и Южной Дакоты. Это была та самая пылевая буря, во время которой Саул [439] отметил массовую инвазию *Bacillus megatherium* в своей лаборатории в Мичигане. В этот период в районе Бостона на высоте 1500—3300 м было обнаружено в 1 м³ воздуха 140 бактерий, 44 плесневых гриба и 280 пылеобразных частиц, хотя обычно пылеобразных частиц бывало в 100 раз больше, чем жизнеспособных микробов. Это, по-видимому, показывает, что большая часть пыли попадает в воздух не из почвы, а с промышленных предприятий и из всех тех мест, где производится сжигание топлива [378].

Вольф [507] экспонировал чашки Петри с питательным агаром в зимнее время во время полетов над Нашвиллом (штат Теннесси) на высоте 300—3250 м. На той среде, которой он при этом пользовался, грибов выросло меньше, чем бактерий; среди последних 37,7% составляли бациллы, 24,6% — неспорообразующие палочки и 37,7% — кокки. Данные по составу бактерий были очень сходны с результатами Проктора (хотя спорообразующих форм было меньше). Дальнейшие исследования подтвердили общее заключение о том, что бактерии воздуха относятся к группам, обычно населяющим почву и водоемы, и что, как правило, они неспособны сбраживать сахара с выделением газа и образовывать индол.

Во время этих полетов Вольфу дважды удалось выделить *Actinomyces griseolus* (с высоты 700 и 1400 м) и один раз — *A. phaeochromogenus* (с высоты 620 м). На высотах 1750 и 3050 м были обнаружены розовые дрожжи. Выделенные грибы относились к родам: *Fusarium* (29)¹, *Alternaria* (22), *Cladosporium* (*Hormodendrum*) (20), *Verticillium* (5), *Aspergillus* (3), *Penicillium* (1,6), *Acladium*, *Brachysporium*, *Cephalothecium*, *Chaetomium*, *Helminthosporium*, *Macrosporium*, *Mucor*, *Oospora*, *Plenozythia* и *Scopulariopsis*. Было отмечено большое количество спор *Fusarium* и незначительное — *Aspergillus* и *Penicillium*. В среднем концентрация микроорга-

¹ В скобках указано их содержание в % от общего количества.

низмов, способных развиваться на культуральных средах, составила 7,5 на 1 м³. Концентрация колебалась от 0 на высоте 850 м в декабре до 42 на 1 м³ на высоте 460 м в октябре. Как правило, концентрация микроорганизмов с увеличением высоты снижалась, однако при заборе проб 25 января была отмечена зона повышенной концентрации на высоте 900—1200 м.

Споры зеленых растений в нижней зоне тропосферы

Оверем [329, 330] в Голландии брала пробы воздуха с самолета при помощи фильтра из стеклянной ваты. С июня по октябрь забор проб проводился шесть раз на высотах 100, 500, 1000 и 2000 м. Смывы с фильтров высевали в сосуды с раствором Прингсгейма и сосуды выдерживали на свету. Из 28 м³ воздуха, пропущенных через фильтр, Оверем получила культуры следующих растений. Водоросли: *Chlorococcum* sp. — 9; *Phormidium luridum* var. *nigrescens*, *Chlorella vulgaris*, *Pleurococcus vulgaris* и *Stichococcus bacillaris* — по 3; *Aphanocapsa* sp. — 2; *Actinastrum* sp., *Stichococcus minor* и *Hormidium flaccidum* — по 1. Мхи: *Funaria hygrometrica* — 2 (с высоты 500 и 1000 м). Папоротники: один неидентифицированный вид (с высоты 500 м). Общие количества всех этих организмов на высотах 100, 500, 1000 и 2000 м находились в отношении 5 : 10 : 3 : 3 соответственно. Исследования Оверем представляют особый интерес, поскольку это одна из немногих работ, показывающих, что в тропосфере имеется немалое количество самых разнообразных спор зеленых растений.

РАБОТЫ, ПРОВЕДЕННЫЕ СОТРУДНИКАМИ УНИВЕРСИТЕТА МАК-ГИЛЛА

Полеты над Арктикой

Широкие исследования верхних слоев атмосферы с самолетов были проведены Полуниным из университета Мак-Гилла с 1947 по 1951 г. В 1947—1949 гг. эти исследования велись главным образом в районе Арктики.

Летом 1947 г. полеты проводились над Северо-западными территориями в следующих направлениях: на север — в направлении мыса Батерст; на северо-восток — от Кембридж-Бей в направлении о. Виктории, далее, за северный магнитный полюс и обратно; и, наконец, на юго-запад — от Кембридж-Бей к Йеллоунайфу и Эдмонтону (Альберта). Чашки Петри с питательной средой и клейкие предметные стекла выставляли из самолета (держа их просто в руке) главным образом на высоте около 1500 м [372, 373]. В пробах удалось обнаружить небольшие, но вполне измеримые количества грибных спор.

Состав микрофлоры воздуха зависел, по-видимому, не столько от места взятия пробы, сколько от происхождения и, в некоторых случаях, — от направления движения воздушных масс [365, 366, ср. 367]. Среди идентифицированных бактериальных культур около 40% составляли грамположительные палочки ($\frac{2}{3}$ из них морфологически напоминали *Corynebacterium*), 23% — *Micrococcus*, 17% — *Achromobacter* или *Flavobacterium*, 4% — спорообразующие формы и 3% — *Sarcina*. Среди грибов, выделенных в культуре, были идентифицированы: *Cladosporium* (свыше 40% от общего количества), *Sporormia*, *Pullularia*, *Verticillium*, *Penicillium*, дрожжи, *Phyllosticta*, *Leptosphaeria*, *Alternaria*, *Stemphylium*, *Chaetomium*, *Pestalozzia* и *Streptomyces* [331, 340, 365, 366].

По данным анализов, проводившихся с помощью клейких предметных стекол, в воздухе над Северо-западными территориями имелось небольшое количество пыльцы голосеменных и покрытосеменных, споры папоротников, мхов, *Alternaria* и *Helminthosporium sativum* (в целом — около 1 споры на 1 м³).

В небольших количествах были обнаружены уредоспоры возбудителей ржавчины злаков — *Puccinia graminis* и *P. glumarum*; отсутствовали они только в самых северных районах (впрочем, несколько было найдено и за Полярным кругом). Над северной частью Альберты концентрация уредоспор повысилась примерно до 12 на 1 м³; здесь же были обнаружены и споры головневых — около 6 на 1 м³ [341, 366].

В ходе дальнейших полетов над Арктикой сотрудники университета Мак-Гилла испытали более тщательно разработанные методы забора проб, с тем чтобы исключить возможность загрязнений в самолете, которые вполне могли сказаться на результатах первых двух-трех анализов. Осенью 1948 г. Полунин совершал полеты над Северным полюсом на самолете В-29, в оружейном стволе которого, выдвинутом на 30 см вперед, устанавливалась раскрытая чашка Петри. Внутренняя поверхность чашки была покрыта силиконовой смазкой; по окончании полета в чашку заливали расплавленный агар и помещали ее в термостат.

Над самым Северным полюсом в конце лета на высоте 920 м не было обнаружено ни грибов, ни бактерий; однако при полетах на больших высотах над полюсом и в других высоких широтах на некоторых чашках, экспонированных на высоте до 6770 м, развилось немного бактерий или плесневых грибов (актиномицетов найдено не было [365, 371]). Таким образом, микроорганизмы, по-видимому, присутствуют даже над полюсами, хотя распространение их очень неравномерно.

В период зимних полетов над Северным полюсом в марте 1949 г. сотрудники университета Мак-Гилла применяли три вида ловушек для спор: 1) покрытые силиконом стекла, которые устанавливали в трубе, закрепленной на носу самолета; 2) электростатическую ловушку, смонтированную в особой камере, через которую медленно проходил воздух, и 3) трубку с фильтром из стеклянной ваты и стеклобумаги. По данным, полученным с помощью электростатических ловушек и фильтров, в некоторых очень высоких широтах насчитывалось до 26 жизнеспособных бактерий и дрожжей и 1,6 грибов на 1 м³ воздуха. Авторы пришли к заключению, что воздух над Северным полюсом и близлежащими районами почти стерилен и имеет весьма смешанное происхождение. Это опять-таки подтверждало, что происхождение воздушных масс имеет более важное значение, чем место взятия пробы [365—367, 371].

Результаты дальнейших арктических и субарктических полетов детально изложены в работах Пейди и Келли [338] и Пейди и Капицы [334]. Во время одного из

полетов над Северо-западными территориями, проходившего на высоте 1000 м по трассе Виннипег—Чёрчилль—Бейкер-Лейк, анализы микрофлоры проводились с помощью электростатической ловушки спор фирмы «Дженерал Электрик». В среднем было обнаружено 10 бактерий и 25 грибов на 1 м³ воздуха. Бактерии в основном были представлены кокками и спорообразующими формами, однако в одном случае (в пробах, взятых над Чёрчиллем) преобладали плеоморфные грамположительные палочки. Большинство грибов принадлежало к родам *Cladosporium* и *Alternaria*; кроме того, попадались *Penicillium*, *Papularia* и *Stemphylium*.

Летом 1950 г. сотрудники университета Мак-Гилла в течение 21 дня ежедневно брали пробы воздуха с крыши одного из зданий в Чёрчилле (на высоте 17 м). Для забора проб пользовались электростатической ловушкой спор фирмы «Дженерал Электрик» и щелевым заборником. Полученные данные послужили эталоном для сравнения с результатами анализов, проведенных 1—3 августа 1950 г. во время двух полетов в северном направлении. Эти полеты проводились на расстояние примерно 1600 км до бухты Резольют-Бей (о. Корнуоллис), на высоте около 3000 м. Анализ проб воздуха, взятых над Чёрчиллем, обнаружил присутствие грамположительных плеоморфных палочек (46%), грамотрицательных палочек (20%), спорообразующих палочек (18%) и кокков (15%). Двукратный забор проб над Резольют-Бей показал, что 51% обнаруженных бактерий составляют спорообразующие палочки [338]. Грибы учитывались как культуральным методом, так и визуально — на предметных стеклах, покрытых силиконом. При культуральном методе учета были получены следующие данные по содержанию в 1 м³ воздуха (в скобках приведены данные визуальных подсчетов): *Cladosporium* — 17 (132); максимальное количество спор этого гриба обнаружено в воздушных массах, переместившихся из тропиков; *Alternaria* — 0,7 (2,1); *Stemphylium* — 1,1 (1,8); ржавчинные грибы — (9,2); головневые грибы (*Ustilago*) — (8,6); дрожжи — 3,5 (304) и *Penicillium* — 2,1. 57% грибных культур не образовывали спор. *Fusarium* был обычным объектом на стеклах, но редко вырастал

в культуре; в некоторых случаях на стеклах было много *Septoria*. Представляет интерес перечень грибов, которые встречались только в редких случаях: *Pullularia*, актиномицеты, *Botrytis*, *Aspergillus*, *Verticillium*, несколько аскомицетов и в единственном случае *Cunninghamella* — редкий пример выделения мукорового гриба из верхних слоев атмосферы. Кроме того, было обнаружено большое количество спор мхов и пыльцевых зерен, общим числом до 20 на 1 м³ [334].

При полетах к Резольют-Бей на высоте 3000 м были обнаружены в основном те же грибы, что и на уровне земли в Чёрчилле, однако количество их было намного меньше — в среднем 12 (по визуальным определениям — 125) на 1 м³. В основном это были дрожжи, *Cladosporium* и *Ustilago*. Пыльцевых зерен насчитывалось в среднем 16 на 1 м³, а в теплом воздухе южной части трассы полетов было обнаружено в среднем на 1 м³ 47 спор мхов. Можно предполагать, что южная часть трассы проходила в массах воздуха континентального тропического происхождения, которые переместились в сторону Арктики, где большинство спор погибло. Северная часть трассы проходила в холодном полярном воздухе, содержащем очень мало спор. Авторы пришли к заключению, что споры, находимые в воздухе Арктики, заносятся в него в основном из южных сельскохозяйственных районов [334, 338]. Однако значительное количество грибных спор, обнаруженное на уровне земли в Чёрчилле, а также присутствие в воздухе многочисленных спор мхов, заставляет думать, что тундра также является важным источником воздушных спор.

Микрофлора воздуха над северной Канадой

Работы раннего периода, проведенные в университете Мак-Гилла, наводят на мысль, что в верхних слоях атмосферного воздуха — выше уровня отчетливо выраженного градиента концентрации — содержание микроорганизмов определяется главным образом происхождением воздушных масс. Это ясно показали результаты десяти полетов над северной Канадой [239, 334], проведенных с сентября 1948 г. по август 1949 г. Данные анализов явно

коррелировали с происхождением изученных воздушных масс и направлением воздушных фронтов. Наиболее надежные результаты были получены с помощью электростатической ловушки, которая загружалась попеременно то чашками Петри, то предметными стеклами, покрытыми силиконом (следует, впрочем, отметить, что режим не был изокинетическим, а это значит, что пыльца и крупные споры могли быть недоучтены).

По данным этих исследований, содержание в воздухе бактерий колебалось меньше, чем содержание грибов. В конце декабря воздух был почти стерильным и многие пробы совершенно не содержали микроорганизмов. В июне, июле и августе грибов было гораздо больше, чем в остальное время года, бактерии же в наибольшем количестве были представлены весной и осенью. Келли и Пейди довольно обоснованно считают, что бактерии попадают в воздух главным образом из почвы, чему способствует ветровая эрозия при весенней и осенней вспашке. Однако они полагают, что грибы также переходят в воздух из почвы, а этому явно противоречит тот факт, что грибы преобладают в воздухе летом. Все данные говорят о том, что грибы попадают в воздух главным образом с растений или растительных остатков, находящихся не в почве, а над нею.

Все бактерии, которые были выделены и детально изучены, относились к типичным почвенным формам. Среди них были обнаружены спорообразующие аэробы (37,9% от общего количества), грамположительные плеоморфные палочки (23,8%), *Micrococcus* (18,8%), грамотрицательные палочки (*Flavobacterium*, *Achromobacter* или *Pseudomonas* — 4,8%) и *Sarcina* (4,6%).

Грибы, полученные в культуре, включали *Cladosporium* (73%), *Alternaria* (7%), *Penicillium* (2,9%), *Streptomyces* (2,9%), *Stemphylium* (1,5%), *Aspergillus* (0,7%), дрожжи (0,7%) и другие формы (11%). Визуальный подсчет на предметных стеклах, покрытых силиконом, дал гораздо более высокие цифры, чем культуральный анализ. В значительной мере эта разница обусловливалась наличием множества головневых спор, полученных в одном из полетов над прериями в октябре 1948 г. В пробах воздуха, взятых во время этого полета,

было обнаружено 52,4% головневых спор, 32,4% *Cladosporium*, 3,3% *Alternaria*, 0,3% *Helminthosporium* и 0,1% ржавчинных грибов.

Микрофлора воздуха над Монреалем

Дальнейшее изучение микроорганизмов в различных воздушных массах сотрудники университета Мак-Гилла проводили с помощью электростатической ловушки и щелевого заборника. С сентября 1950 г. по декабрь 1951 г. на протяжении 113 дней пробы воздуха брали с 10 до 13 часов с крыши здания в Монреале, расположенного на возвышенности [240, 336]. По признаку прохождения над возделываемыми почвами различного характера было установлено десять типов воздушных масс. Однако различия в составе микрофлоры различных воздушных масс можно было объяснить и сезонными эффектами, так как большинство проб каждого типа получали лишь в какое-то одно время года. Кроме того, пробы, взятые на высоте 130 м в полдень, брались, по-видимому, из слоя турбулентности трения, и состав микрофлоры определялся здесь в основном местными источниками, на которые в свою очередь оказывали влияние температура и влажность воздуха. Поэтому результаты анализов, проведенных в Монреале, видимо, лучше рассматривать как ценный вклад в изучение состава локальной микрофлоры воздуха у поверхности земли; судя по имеющимся сведениям о верхних слоях воздуха, количество микроорганизмов, поступивших оттуда, было очень невелико.

Главными компонентами микрофлоры всех типов воздушных масс (даже свежего полярного воздуха) были *Cladosporium* и дрожжи. По нашему мнению, обилие *Penicillium* в пробах воздуха, взятых над большим городом, вполне закономерно. *Alternaria* и *Fusarium* чаще встречались в воздухе тропического происхождения. Споры головневых грибов обнаруживались в воздушных массах всех типов на протяжении всего года. Возможно (но вполне точно не установлено), что среди грибных спор были базидиоспоры пластинчатых грибов. Больше всего грибных спор было обнаружено в июне и августе — 625

на 1 м^3 , по данным культурального анализа, и 8610 — по данным визуального подсчета; меньше всего спор было с декабря по февраль — 36 (28) на 1 м^3 . Бактерий было больше всего в полярном воздухе весной и осенью; концентрация их повышалась от менее чем 70 на 1 м^3 в марте до 710 — в июне, затем падала в конце августа и вновь поднималась до второго максимума в ноябре. В воздухе морского происхождения какой-либо определенной тенденции отмечено не было.

Воздушные массы над северной Атлантикой

Во время двух полетов из Монреаля в Лондон (Англия) на высоте 2700—3000 м сотрудники университета Мак-Гилла изучали вопрос о том, как зависит концентрация микроорганизмов в воздухе от типа воздушной массы [335, 339]. Над океаном воздух полярного происхождения содержал в общем меньше грибов и бактерий, чем воздух из тропиков (табл. 25). Над провинцией Квебек в одной из воздушных масс полярного происхождения (по утверждению метеорологов) культуральный анализ обнаружил мало бактерий и грибов; однако здесь же на покрытых силиконом предметные стекла, установленные в щелевом заборнике, было уловлено очень много спор грибов. Авторы объяснили это наличием большого числа нежизнеспособных организмов, которые могли быть занесены только из тропических районов; по их мнению, эта воздушная масса первоначально достигла Арктики, а оттуда стала перемещаться на восток и затем на юг, причем во время этого передвижения воздуха большинство взвешенных в нем микробов погибло. Однако при внимательном рассмотрении этих данных представляется возможным и другое объяснение.

Микроорганизмы, осевшие на покрытых силиконом предметных стеклах в количестве до 18 700 на 1 м^3 , были представлены в основном дрожжами ($9900/\text{м}^3$) и желтокоричневыми спорами ($7500/\text{м}^3$). Как указывают авторы, «около 50% последних имели апикулус¹ и были отнесены

¹ Апикулус — кончик базидиоспоры, которым она прикрепляется к стеригме. — *Прим. перев.*

Содержание бактерий и грибов в 1 м³ воздуха над сушей и над океаном по данным двух полетов над северной Атлантикой [339]

Воздушная масса	Время взятия проб	Место взятия проб	Бактерии*			Грибы	
			Э	Щ	Э	в культуре	визуально
Полярная	Июнь	Над провинцией Квебек	—	—	—	—	240
Полярная	Август	То же	14,0	7,0	53,0	92,0	—
Тропическая	»	» »	28,0	11,0	57,0	160,0	940
Полярная	»	» »	6,4	3,9	18,0	32,0	12 700
Полярная	»	Над Лабрадором	3,5	7,0	21,0	70,0	—
Полярная	Июнь	Над океаном	5,9	7,5	3,9	19,0	26,0
Полярная	Август	То же	8,2	4,6	2,8	16,0	56,0
Тропическая	Июнь	» »	6,8	6,9	35,0	140,0	208,0
Тропическая	Август	» »	5,2	15,0	23,0	194,0	67,0
Тропическая	Июнь	Над Англией	1,3	2,0	170,0	317,0	—
Тропическая	Август	То же	13,7	53,0	52,0	215,0	580,0

* Э — электростатическая ловушка; Щ — щелевой заборник.

к базидиоспорам»; остальные 50% тоже, по-видимому, следует считать базидиоспорами; можно думать, что они просто легли на стекло другой стороной, так что апикулюс не был виден. Вполне возможно, что самолет проходил через термалии, поднимающиеся из хвойных лесов Лабрадора и провинции Квебек, и именно там в полярный воздух попали из приземного слоя воздушные споры.

Бактерии, выделенные во время этих полетов, были отнесены к следующим группам:

	Июнь (%)	Август (%)
<i>Micrococcus</i> и <i>Sarcina</i>	41,4	13,2
Грамотрицательные палочки	4,3	20,7
Грамположительные плеоморфные палочки	20,4	37,0
Спорообразующие аэробы	33,2	29,0

Состав идентифицированных грибов (в %) был следующим (среднее по данным двух полетов): *Cladosporium* — 82,3; *Alternaria* — 2,6; *Pullularia* — 2,3; дрожжи — 2,1; *Penicillium* — 1,6; *Botrytis* — 1,5; *Stemphylium* — 1,1; неспорулирующие колонии — 3,2. *Alternaria*, дрожжи, *Botrytis* и *Penicillium* чаще встречались в воздухе тропического происхождения, а *Stemphylium*, *Pullularia*, *Fusarium* и *Papularia* — в воздухе полярного происхождения. Несколько раз из воздуха полярного происхождения выделяли *Sporormia*. Целый ряд других грибов был обнаружен в незначительных количествах.

Среди множества интересных результатов, полученных во время этих полетов, следует отметить тот факт, что жизнеспособные бактерии и грибы на высоте 3000 м были обнаружены на всем протяжении северной Атлантики; правда, бактерий иногда бывало настолько мало, что некоторые пробы воздуха по 2 м³ оказывались совершенно стерильными. Однако постепенного уменьшения концентрации микроорганизмов с увеличением расстоя-

ния от суши отмечено не было. Среди грибной флоры как над сушей, так и над океаном преобладал *Cladosporium*, но он, по-видимому, теряет жизнеспособность по мере длительного передвижения с воздушными массами.

Вертикальное распределение воздушных спор над океаном

Сотрудники университета Мак-Гилла показали, что верхние слои воздуха во всех изученных ими районах несут значительное количество спор. Даже в зимнее время в самых северных районах Арктики пробы воздуха объемом в несколько кубических метров не всегда были стерильными. По-видимому, среди микрофлоры верхних слоев воздуха преобладает *Cladosporium*, часто вместе с целым рядом дрожжей и бактерий. Возможно, что самый чистый воздух следует искать у поверхности воды в центре океана. Ряд наблюдений показывает, что пробы воздуха, отбираемые на борту корабля, берутся в относительно чистом слое атмосферы и что выше над океаном концентрация спор больше, чем у самой поверхности воды. Тропосфера всегда в большей или меньшей степени населена микроорганизмами. По данным Эрдтмана [120], весной в северной Атлантике на уровне нескольких метров над водой на 100 м^3 приходится около одного пыльцевого зерна; между тем, Пейди и Капица [335] в той же части океана на высоте 3000 м обнаружили до 25 пыльцевых зерен (и спор мхов) на 1 м^3 .

Ньюмен [322] проводил анализы микрофлоры воздуха над Тасмановым морем во время перелета из Новой Зеландии в Австралию на высоте около 1000 м. Клейкие предметные стекла он располагал позади особой направляющей проволоки, рассчитывая таким путем ликвидировать «застойную зону» и уловить больше микроорганизмов. В 1100 км от Австралии он обнаружил в среднем 0,73 пыльцевых зерен и 0,70 грибных спор в 1 м^3 воздуха. В 340 км от побережья Австралии он насчитал 8,75 пыльцевых зерен и 16,8 грибных спор в 1 м^3 ; это примерно в 100 раз больше соответствующих показателей по пыльцевым зернам и спорам папоротников, которые приводит Эрдтман, бравший пробы воздуха в северной Атлантике

на высоте корабельной мачты. Данные Ньюмена по концентрации грибных спор довольно близки к тем, которые приводят сотрудники университета Мак-Гилла для верхних слоев воздуха над Атлантическим океаном. По всей вероятности, результаты Эрдмана объясняются тем, что пробы воздуха брались с борта корабля, т. е. из зоны, непосредственно примыкающей к поверхности океана. Микроорганизмы из этого слоя воздуха непрерывно выносятся как во время дождей, так и в результате осаждения и непосредственного контакта с морской водой; эта убыль лишь частично восполняется поступлением из вышележащих слоев воздуха, откуда и брались пробы воздуха с самолетов.

РЕЗЮМЕ

Наши знания о микрофлоре верхних слоев воздуха основаны на анализе случайных выборок из популяции. Совершенно ясно, что состав этой микрофлоры определяется местностью, временем года, погодой, типом воздушной массы и т. д. Длительные анализы микрофлоры этих слоев воздуха не проводились, однако есть некоторые основания считать, что «биологическая зона» расположена на средней высоте. Это, по-видимому, можно связать с такими факторами, как осаждение, инверсия температуры и характер воздушных масс.

Для обозначения микробного комплекса, именуемого в этой книге *воздушными спорами*, Молиш [315] ввел понятие *аэропланктона*. Против этого в свое время возражали, что термин *планктон* подразумевает организмы, обитающие в воздухе по меньшей мере на протяжении периода активного роста, тогда как под термином *воздушные споры* понимаются лишь те организмы, которые только временно пребывают в воздухе, даже если они и приспособились к распространению при помощи ветра. Бесспорно, этот довод справедлив, когда речь идет о пыльце и спорах. Но, быть может, помимо них существует еще и обитающий в воздухе вегетативный планктон? Нужно сказать, что мы все еще не можем решительно отвергнуть эту, по-видимому маловероятную, гипотезу. В поддержку ее выступал Мак-Лин [278, 279], который

писал: «„От пыли к пыли“ — вот, в сущности, единственный цикл, который принято рассматривать. Между тем, опыты Триллата и других показали по меньшей мере возможность того, что воздух может служить средой обитания для некоторых вегетативных форм; обычные объяснения, к которым прибегают, когда речь идет о присутствии в воздухе большого числа неспорообразующих форм, явно неудовлетворительны». Проктор и Паркер [379] отмечают, что около трети бактерий, выделенных из верхних слоев воздуха, может расти при 0° и переносить 48-часовое охлаждение до температуры —26°.

Если и существует истинный аэропланктон, то среда его обитания в высшей степени неблагоприятна и подходит только для специализированных форм бактерий, дрожжей и актиномицетов. Часто повторяющееся высушивание должно приводить к инактивации организмов, хотя обмен веществ с поглощением и усвоением газообразного азота и углеродистых соединений и может возобновляться при попадании этих организмов в скопления водяных капель. Постоянная угроза вынесения из воздуха дождем, снегом или при непосредственном контакте с землей должна только увеличиваться при любой попытке прикрепиться к органическим частицам, вынесенным в верхние слои воздуха конвекционными токами. Правда, мы знаем, что радиоактивная пыль может удерживаться в тропосфере в течение нескольких недель, а для микроорганизмов это весьма немалый срок. Условия, существующие в воздушной среде, не исключают полностью возможности обитания в ней микроорганизмов, ибо убыль микробов в этой среде вследствие гибели (или осаждения), возможно, не превышает убыли бактерий в море; к тому же, в воздушной среде, как известно, отсутствуют хищники. Аэропланктон, если только он действительно существует, очевидно следует искать в первую очередь в облаках на поднимающейся части тропической конвективной ячейки над экватором.

Большинство исследователей предполагают, что источником воздушных спор служит почва, однако отдельные факты свидетельствуют о том, что существуют и многочисленные другие их источники. Что касается

бактерий, то они, по-видимому, действительно представлены главным образом почвенными формами, а также небольшими количествами морских организмов. Но обрывки гиф, и, в особенности, конидиеносцы *Alternaria* и *Cladosporium*, которые постоянно обнаруживаются в верхних слоях воздуха [334], явно попадают туда с растений, а не из почвы. Дрожжи, окрашенные базидиоспоры несъедобных грибов и головневые споры, несомненно, попадают в воздух с поверхности земли. Трудно предположить, чтобы ветер мог проникнуть в почву и вырвать оттуда немного спор *Cladosporium* и *Alternaria*, не тронув при этом гораздо более многочисленные споры *Penicillium*, *Trichoderma*, *Aspergillus* и *Mucoraceae*, не говоря уже о глинистых частицах.

ОСАЖДЕНИЕ МИКРООРГАНИЗМОВ С ДОЖДЕМ, СНЕГОМ И ГРАДОМ

Микроорганизмы могут осаждаться из воздуха непосредственно или выноситься из него с атмосферными осадками — дождем, градом и снегом. Триллат и Фоссье [462] на основании лабораторных опытов по конденсации искусственных туманов на взвеси патогенных бактерий предположили, что микроорганизмы воздуха служат ядрами конденсации. В настоящее время считают, что роль ядер конденсации играют мелкие гигроскопические частицы; воздушные же споры, по-видимому, внедряются в уже сформировавшиеся капли влаги при столкновении с ними (см. гл. VII). По подсчетам Мак-Калли и др. [276], 35—50% пылеобразных частиц, находящихся в атмосфере над сушей, ежедневно вымывается из воздуха. В этой главе говорится об очищении воздуха атмосферными осадками и о содержании микроорганизмов в выпадающей воде.

На протяжении последних 300 лет поиски микробов в атмосферных осадках проводились множеством людей. Следует отметить, что взятие проб атмосферных осадков сопряжено с известными трудностями: сосуд, безусловно, должен быть чистым, однако исследователи не всегда отдавали себе отчет в том, что инфекция из почвы может заноситься в него брызгами дождя. Теперь, когда мы уже знаем достаточно много о разбрызгивании дождевой воды и о роли данного явления в эрозии почвы, эту опасность стали учитывать [256]. Однако,

несмотря на эту оговорку, все же можно считать, что большинство работ раннего периода, цитируемых ниже, вполне заслуживает доверия.

Левенгук обнаружил в дождевой воде множество мельчайших живых существ. Дождевую воду он собирал в чистую фарфоровую чашку, которую помещал на деревянную кадку, чтобы в нее не попали частички почвы, разлетающиеся вместе с дождевыми брызгами. Однако живые существа появлялись в дождевой воде не сразу; предварительно она должна была постоять в течение нескольких дней. За это время в воду вполне могли попасть микроорганизмы, осевшие из воздуха, поэтому трудно сказать, что именно наблюдал Левенгук — микробов, осевших на воду из воздуха, или микробов, которые были вынесены из воздуха дождевой водой.

ДОЖДЬ

Единственным примером систематического изучения микрофлоры атмосферных осадков являются исследования Микеля, проводившиеся им неподалеку от Парижа, в парке обсерватории Монсури. Микель собирал дождевую воду в металлическую воронку, закрепленную на высоте 1,7 м над землей в месте, достаточно удаленном от домов и деревьев. Из воронки вода попадала в платиновый тигель с крышкой (перед употреблением и тигель, и воронка прокаливались до красного каления).

Полученную пробу дождевой воды по каплям рассевали в 50—100-миллилитровые колбы с мясным бульоном. Микель сконструировал также специальный аппарат, в котором дождевые капли попадали на движущуюся полоску бумаги, пропитанную питательным раствором. После 6-дневного выдерживания в термостате бумагу высушивали вместе с развившимися на ней колониями грибов и бактерий и сохраняли в качестве наглядной иллюстрации к опытам. Наибольшие количества бактерий обнаруживались в теплые месяцы, когда их число колебалось от 0,0008 до 8,3 на 1 мл дождевой воды (в среднем — 4,3). Эти результаты не включают данных по

первому дождю, проходившему после нескольких ясных дней, когда концентрация бактерий доходила до 200 на 1 мл.

В период длительных дождей не отмечалось постепенного падения концентрации микроорганизмов в дождевой воде; содержание их колебалось. Согласно Микелю, это объясняется тем, что сами дождевые облака несут характерную бактериальную флору: *Micrococcus* (60%), *Bacillus* (25%) и *Bacterium* (15%). Концентрация плесневых грибов также колебалась, составляя в среднем 4 на 1 мл. По подсчетам Микеля, в Монсури ежегодно осаждалось с дождями свыше 4 миллионов микроорганизмов на 1 м². Это число явно занижено, так как сюда не вошли данные по первым дождям после ясной погоды. Фармацевтическое применение дождевой воды побудило Линднера [262] в Германии поставить соответствующие опыты. Он собирал пробы этой воды в чистую фарфоровую чашку на открытом месте возле своего дома. Затем эти пробы вносились в определенные стерильные субстраты: сенной настой, яичный белок, молоко и сыворотку крови. Всего таким образом было исследовано 28 проб. В полученных жидких культурах Линднер регулярно отмечал периодическую смену различных представителей микрофлоры: в первые 1—2 дня появлялись бактерии, жгутиковые и монады, затем ресничные инфузории, сидячие и свободноживущие формы (*Vorticella*, *Paramecium*, *Stylonychia*) и, наконец, одноклеточные водоросли (*Volvox*). Однажды Линднер обнаружил две амeboидные формы, но ни разу ему не удалось наблюдать грегариин или кокцидий. Линднер не принимал никаких специальных мер предосторожности против загрязнения дождевыми брызгами, и это затрудняет интерпретацию его данных.

С начала нашего столетия целый ряд авторов занимался культивированием микроорганизмов, выделенных из дождевой воды. Минервини [310] брал пробы дождевой воды на борту корабля в северной Атлантике. Во всех пробах присутствовало большое количество бактерий, половина проб содержала розовые дрожжи и четверть — *Penicillium*. Кроме того, были обнаружены *Aspergillus glaucus*, *A. niger*, *Monilia candida* и много

других плесневых грибов. Буссе [52] нашел в дождевой воде пыльцу сосны.

Зобелл ([523], стр. 179), собиравший дождевую воду в океане на значительном расстоянии от берега, обнаружил в среднем 1—10 бактерий на 1 мл; грибов было очень мало или не попадалось совсем. В пробах дождевой воды, собранных над сушей в Скриппсовском институте океанографии (Калифорния), содержалось на 1 мл от 10 до 150 микроорганизмов. Как и всегда, самые высокие показатели получались во время первого дождя, сменившего ясную погоду, и совпадали с преобладанием спор плесневых грибов.

Пушкарев [380] в Гейдельберге изучал простейших в дождевой воде. С помощью стерильной воронки он собрал 10 проб дождевой воды и добавил к ним питательные растворы. В начале дождя ему удалось обнаружить большое количество грибов и бактерий и много простейших, в том числе новый вид *Amoeba polyphagus*, а также виды *Bodo*, *Monas*, *Calpoda* и ряда других родов.

Оверем [330] изучала в Лейдене возможность присутствия в дождевой воде зеленых растений. С этой целью она дважды собирала в ноябре на крыше дома дождевую воду в стерильные колбы. Пробы воды были внесены в колбы с соответствующими культуральными средами, благоприятными для роста зеленых растений на свету. Из 221 мл дождевой воды были выделены следующие культуры: водоросли *Stichococcus minor* (8), *S. bacillaris* (5), *Chlorococcum* sp. (7), *Pleurococcus vulgaris* (4), *Chlorella vulgaris* (2), *Hormidium flaccidum* (2) и *Navicula minuscula* (1); миксомицеты — *Physarum nutans* (1); мхи — *Brachythecium rutabulum* (1).

Другая удачная работа по автотрофным растениям, присутствующим в дождевой воде, была проведена летом 1936 г. Петтерсоном [354] на зоологической станции в Тверминне (Финляндия). Стеклообразные воронки площадью 176 см² выстилали фильтровальной бумагой и стерилизовали. После экспозиции фильтровальную бумагу смачивали питательным раствором, воронку покрывали стеклянной крышкой и оставляли в освещенном месте на несколько дней. Затем переносили появившиеся

организмы в новые культуральные сосуды со свежей средой.

Оригинальность этого метода состоит в применении минеральной питательной среды, неблагоприятной для бактерий и грибов, так как единственным источником связанного углерода служила здесь клетчатка (фильтровальная бумага). Благодаря этому Петтерсон, как и Оверем, смог исследовать малоизученную часть микрофлоры воздуха. Он брал также пробы снега с помощью плоских стеклянных чашек диаметром 15—20 см, снабженных толстой подстилкой из промокательной бумаги, накрытой слоем фильтровальной бумаги. Эти два метода дали неожиданно обильный материал. В пробе снега, взятой в Пикисе (Пиикио) 1 марта 1936 г. в начале снегопада, было обнаружено 36 обрывков талломов лишайников и выводковые почки мхов. Из пробы, взятой на следующий день через 2 час после начала (нового) снегопада и соответствовавшей 625 мл воды, было выделено 19 лишайников и 2 колонии *Chlorococcum*. Третья проба (805 мл воды), взятая на 4½ час позже, дала 6 лишайников и 3 мха, которые после 6 месяцев роста удалось идентифицировать как *Brachythecium velutinum*, *Hypnum cupressiforme* и *Pylaisia polyantha* (см. также [353]).

Исследование 14 проб дождевой воды, проведенное Петтерсоном, дало очень обильный материал, для детального изучения которого необходимо ознакомиться с первоисточником. Эти данные интересны скорее в таксономическом, т. е. качественном, а не количественном отношении. На первых порах воронку для сбора дождевой воды помещали на камень (2,5 м над уровнем моря) на открытой лужайке. При такой методике часть организмов могла попасть в воронку с земли, с брызгами дождя. Правда, таких случаев было, по-видимому, немного, так как большая часть обнаруженных мхов принадлежала к роду, который до этого в Финляндии никогда не находили (см. гл. XIV). Тем не менее для предосторожности в дальнейших опытах воронку подняли на деревянной подставке еще на 1 м.

В целом из 1373 мл дождевой воды Петтерсон выделил 1200 пыльцевых зерен хвойных пород, 300 спор

печеночников (сплошь *Manchandia polymorpha*, за исключением одного представителя *Metzgeria*), споры миксомицетов (три раза — *Stemonitis fusca* и один — *Arcyria denudata*) и многочисленные микроскопические водоросли. Сине-зеленые водоросли встречались редко и были представлены в отдельных пробах только *Nostoc commune* и *Gloeocapsa*. Зеленые водоросли присутствовали в большом количестве почти в каждой пробе дождевой воды; среди них были идентифицированы *Chlamydomonas nivalis*, *Chlorella vulgaris*, *Chlorococcum humicolum*, *Cystococcus pseudostichococcus*, *Prasiola stipitata*, *Roya* sp. и *Tetraedron punctulatum*. По мнению автора, некоторые из них могли происходить из соредий лишайников. Однако в основном лишайники были представлены не соредиями или спорами, а обрывками талломов, и бесспорно были местного происхождения.

Культуры мхов, полученные Петтерсоном из дождевой воды, включали виды: *Aloina brevirostris*, *A. rigida*, *Amblystegium serpens*, *Brachythecium velutinum*, *Bryum* spp., *B. argenteum*, *B. pallens*, *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica*, *Leptobryum carneum*, *Pohlia cruda*, *P. nutans* и *Pylaisia polyantha*.

В 1951 г. Грегори, Херст и Ласт (см. [204]) на Ротамстедской опытной станции проводили сравнительное изучение различных методов улавливания воздушных спор. В процессе этой работы они провели также ряд наблюдений над микрофлорой дождевой воды. Две конические стеклянные воронки (20 см в диаметре) устанавливались в деревянной раме на высоте 2 м над землей. Одна воронка была полностью открыта («дождевая» ловушка), а над другой («сухая» ловушка) на высоте 25 см был закреплен асбоцементный диск, чтобы не пропускать дождя, но вместе с тем и не препятствовать свободному оседанию из воздуха. Смывы из обеих воронок собирались ежедневно, и споры отделялись осаждением на покровные стекла. В ясные дни полностью открытая «дождевая» ловушка постоянно собирала меньше микробов, чем «сухая» ловушка, но, как и следовало ожидать, во время дождя получалось наоборот; эта разница была особенно отчетливой во время дождя после ясной сухой погоды (табл. 26).

Таблица 26

Сопоставление уловов спор, собранных «дождевой» и «сухой» ловушками [204]

	N/N ₁ * (средние геометрические значения)		Отношение среднего показателя по дождливым дням к показателю для первого дождливого дня
	ясные дни	все дождливые дни	
Головневые грибы, главным образом <i>Ustilago</i>	0,6	3,8	6,0
<i>Cladosporium</i>	0,8	1,3	1,8
<i>Alternaria</i>	0,8	3,7	6,9
Пыльца, < 20 мк	0,8	1,4	2,3
Пыльца, > 20 мк	0,8	1,5	2,4

* N — число спор, уловленных «дождевой» ловушкой;
N₁ — число спор, уловленных «сухой» ловушкой.

Состав микрофлоры дождевой воды был также подробно исследован во время одной из гроз [167, 204]; изменения в составе воздушных спор в этот период были прослежены с помощью автоматической ловушки Херста; соответствующие данные опубликованы в работе Херста ([203], стр. 382—385). 22 июля 1951 г. после семи дней теплой ясной погоды прошел грозовой дождь. «Дождевая» ловушка была промыта перед самым дождем. Всего было собрано две пробы — в первые полчаса, когда выпал 1 мм осадков, и в остальное время (3,75 мм). Во второй пробе содержалось намного меньше спор (табл. 27).

При обсуждении этой серии опытов Херст [204] отмечает, что «споры, освобождающиеся во время дождя, по-видимому, удаляются из воздуха так же легко, как и споры, уже имевшиеся там к началу дождя. Поэтому концентрация воздушных спор, измеренная во время дождя, характеризует не общее количество освобожденных спор, а разность между количеством освобожденных и удаленных спор. Вынесение с дождем — идеаль-

Таблица 27

Споры, вынесенные из воздуха грозовым дождем, прошедшим
после 7 дней ясной погоды

(Грегори, Херст и Ласт, неопубликованные данные)

	Число спор в 1 мл дождевой воды	
	первая проба	вторая проба
Головневые грибы (в основном <i>Ustilago</i>)	455	55
<i>Cladosporium</i>	1770	205
<i>Alternaria</i>	370	20
<i>Erysiphe</i>	280	10
Мелкие пыльцевые зерна	270	10
Крупные пыльцевые зерна ($> 20 \text{ мк}$)	120	5

ный способ осаждения для взвешенных в воздухе почвенных грибов. Однако для патогенных грибов, поражающих листья растений, биологическое значение этого явления далеко не ясно. Большое количество спор может быть потеряно, прежде чем они закрепятся на поверхности листьев или проникнут в щели, в которые они вряд ли попали бы при оседании из сухого воздуха».

Асаи [8], разработавший удобный метод вакуумной фильтрации дождевой воды через мембранный фильтр, не смог выделить из этой воды уредоспоры *Puccinia graminis*, хотя было известно, что во время взятия проб они в воздухе были.

Споры, находящиеся в дождевых каплях, по-видимому, участвуют в некоторых процессах заражения растений. Сухие споры пыльной головки ячменя (*Ustilago nuda*), рассеиваемые ветром, редко заражают колоски восприимчивых сортов, но, попадая на цветки с каплями дождя, они вступают в непосредственный контакт с пестиком и заражение осуществляется [285].

СНЕГ

Яновский [230], Петтерсон [354] и другие указывают, что в падающем снеге обычно содержится небольшое количество микроорганизмов. Единственное сообщение об отсутствии микроорганизмов в свежесвыпавшем снеге принадлежит Газерту [151], который проводил исследования на Земле Вильгельма II (Антарктида). В то же время, Мак-Лин [277], например, обнаружил в снегу и во льду на Земле Адели весьма большое количество организмов; не ясно, однако, были ли они вынесены из воздуха со снегом или свободно осели в ясную погоду из атмосферной пыли. Правда, в трех случаях Мак-Лин собирал в стерильные сосуды непосредственно падающий снег. По его словам, «были приняты тщательные меры для предохранения проб от заражения. При микроскопировании талой воды были обнаружены кокки, подвижные бациллы и во всех опытах умеренное количество зооглейных бактериальных масс. Диплококки, а иногда и кокки были окружены бесцветной капсулой... Высевы талой воды на скошенный агар с глюкозой дали небольшое количество мелких сероватых колоний».

Аткинсон (см. [430]) выделил из снега подвижную бактерию, которая, по его мнению, была занесена в Антарктиду с потоками воздуха в верхних слоях атмосферы и вынесена оттуда снегом. Следует отметить, что в Арктике и Антарктиде большинство проб бралось из выпавшего снега, в который организмы могли попасть в результате свободного оседания из воздуха (см., например, [89, 415]). Об этом мы говорили подробнее в гл. IX.

ГРАД

Бактериологический анализ града проводил в Варшаве Буйвид [46]. Он собирал градины во время майского дождя, промывал их стерильной водой и, анализируя талую воду чашечным методом, получил 21 000 бактерий на 1 мл. Среди выделенных бактерий были идентифицированы: *Bacillus fluorescens liquefaciens*, *B. f. putridus* и *B. janthinus*. Буйвид пришел к

заклучению, что эти бактерии попали с поверхности земли в воздух вместе с поднимающимися парами воды.

Однажды в Петербурге выпал град, настолько крупный, что градины разбивали оконные стекла. Футин [140] отмыл несколько таких градин и, засеяв чашки Петри (с агаризованной средой) талой водой, получил на 1 мл 628—729 бактерий; грибов и дрожжей обнаружено не было.

Во время июльских бурь в Гельфе (Онтарио) Харрисон [191] собирал град, промывал его в растворе хлористой ртути (1 : 500) и затем после споласкивания рассевал талую воду в чашки. Во время одной из гроз было получено 955 грибных и бактериальных колоний на одну градину, в том числе: *Penicillium glaucum*, *Mucor* sp., *Aspergillus* sp., *Bacillus fluorescens liquefaciens*, *B. f. non-liquefaciens* и *Proteus vulgaris*. Во время другой грозы было получено в среднем 1125 колоний на 1 мл, однако плесневых грибов было на этот раз меньше. Харрисон заключил, что бактерии, находившиеся в градинах, попали в них, поднявшись вместе с водяными парами с поверхности земли, грибы же были захвачены градом из воздуха. По данным Белли [16], в 1 мл такой воды, полученной из града, содержалось 140 организмов; 8 из них принадлежали к роду *Aspergillus* или *Penicillium*, а остальные были бактериями. Образцы града анализировал также Дюбуа [103].

Микроорганизмы, содержащиеся в атмосферных осадках, в сущности еще почти не изучены, однако то немногое, что мы о них знаем, сулит в дальнейшем интересные результаты. Выпадающая вода — будь то над сушей, океанами или в районе полюсов — нестерильна. Из такой воды удавалось выделить самые разнообразные организмы — бактерии, грибы (плесени, дрожжи и фитопатогенные грибы), водоросли, печеночники, мхи, простейших и пыльцу цветковых растений. Микробы были найдены в дождевой воде, граде и снеге в момент выпадения осадков, что исключало возможность загрязнения с земли.

Наибольшие количества микроорганизмов были получены из града (кстати к настоящему времени это, по-видимому, и наиболее надежные данные, так как градины можно стерилизовать с поверхности). Первый дождь после достаточно долгого периода ясной погоды содержит особенно много микроорганизмов. При затяжных дождях концентрация спор в дождевой воде никогда не падает до нуля.

Споры, освобождающиеся у поверхности земли, имеют всего больше шансов свободно осесть на землю, до того как они будут захвачены атмосферными осадками. Что же касается спор, поднимающихся почти до самой верхней границы распространения живых микроорганизмов, то их путешествие чаще всего заканчивается тем, что они выносятся из воздуха дождем, снегом или градом. Изучение микрофлоры, присутствующей в атмосферных осадках, находится еще в зачаточной стадии. Отсутствуют проверенные методы, и мы еще не научились брать пробы атмосферных осадков с полной гарантией от заражения из почвы или с растений.

Возможно, воздушные споры могут вторично концентрироваться внутри облаков. Восходящие конвекционные пузыри могут доставлять новые партии спор к верхней границе облака, где они будут накапливаться, с тем чтобы вновь вместе с водяными каплями спуститься к основанию облака. Отсюда споры могут снова подниматься вверх — при испарении водяных капель, и так не один раз, до тех пор пока, например, град не вынесет их из воздуха на землю. Обилие микробов в граде и сообщения о существовании «биологической зоны» на высоте нескольких тысяч метров подтверждают гипотезу о том, что споры концентрируются в конвективных облаках.

Для дальнейшего изучения микрофлоры атмосферных осадков необходима экспериментальная разработка методов отбора проб с земли, кораблей и самолетов. После этого можно было бы организовать систематический отбор проб с конечной целью — определить роль осаждения микрофлоры с атмосферными осадками в общем процессе циркуляции микроорганизмов на земном шаре.

МИКРОФЛОРА ВОЗДУХА В ЗАКРЫТЫХ ПОМЕЩЕНИЯХ

Небольшая, но важная для нас часть атмосферы заключена в закрытых помещениях, где складываются условия, отличные от тех, которые имеются в наружном воздухе. Гигиена жилищ, которая занимается также и изучением воздуха закрытых помещений, является одним из разделов медицины. По этому вопросу имеется обширная литература, с которой можно познакомиться в таких работах, как «Аэробиология» [317], «Исследования по гигиене воздуха» [32], «Воздушная инфекция и гигиена воздуха» [487] и «Плесневые грибы и бронхиальная астма» [489]. Краткий обзор «аэробиологии закрытых помещений», который мы помещаем ниже, составлен с позиций экологии, а не медицины.

Наружный воздух непрерывно перемещается над поверхностью земли, и любая точка близ этой поверхности как бы погружена в постоянно движущийся поток свежего воздуха. Помещения же вентилируются, а это означает, что наружный (свежий) воздух *перемешивается* с внутренним, а не замещает его полностью. Под единственным «вентиляционным циклом» понимают поступление внутрь помещения такого количества свежего воздуха, которое равно количеству воздуха, содержавшегося в этом помещении. При этом из помещения вытесняется смесь свежего и комнатного воздуха, и такая же смесь остается в помещении. В отсутствие источников, за счет которых могло бы идти пополнение, концентрация

микроорганизмов в комнатном воздухе постепенно снижается в результате вентиляции и осаждения. Понижается со временем и концентрация жизнеспособных организмов в результате естественного отмирания (или дезинфекции, если приходится к ней прибегать).

ПАДЕНИЕ КОНЦЕНТРАЦИИ МИКРООРГАНИЗМОВ

Падение концентрации микроорганизмов в воздухе легче всего наблюдать в закрытых помещениях, так как снаружи на их концентрацию влияет ветер. До сих пор не удавалось точно проследить в наружном воздухе изменения концентрации микроорганизмов в какой-либо одной воздушной массе во время ее перемещения.

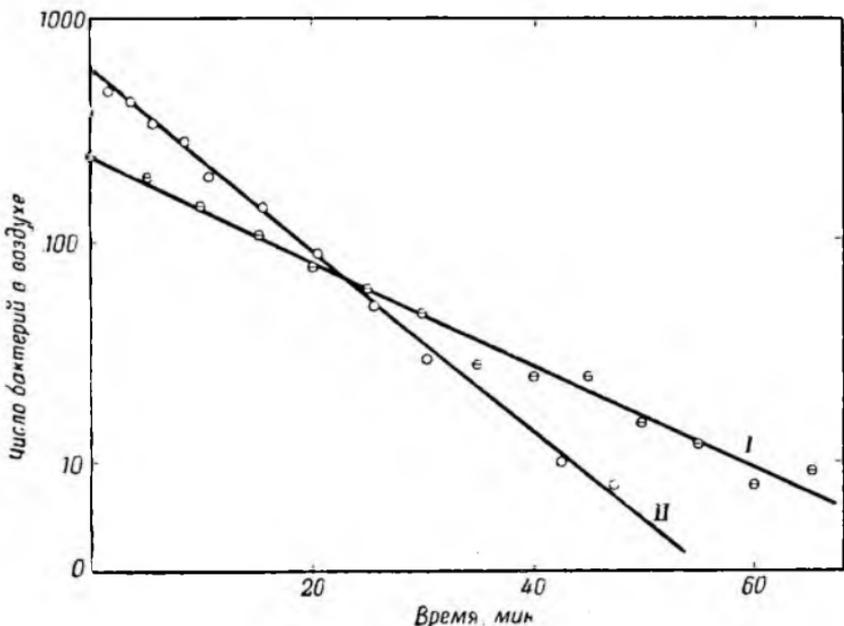
Постепенное снижение концентрации микроорганизмов в воздухе закрытых помещений происходит в результате: 1) обмена с наружным воздухом (вентиляция); 2) оседания на потолке, стенах и на полу вследствие различных процессов, в том числе и седиментации; 3) гибели живых организмов. Вентиляция не ведет к немедленному удалению из воздуха всей присутствующей в нем микрофлоры, но постепенно (по экспоненциальному закону) снижает ее концентрацию. В результате обновления воздуха при n вентиляционных циклах концентрация сокращается в e^n раз. Уменьшение концентрации микрофлоры в результате оседания, отмирания или дезинфекции также может происходить по логарифмическому закону, причем это уменьшение для облегчения сравнения можно выражать через эквивалентное число вентиляционных циклов.

Скорость удаления или гибели бактерий, согласно Бурдиллону и др. [32], определяется выражением $N = N_0 e^{-Kt}$, где N_0 — количество микроорганизмов в момент $t=0$; K — скорость удаления бактерий из воздуха под действием совокупности всех причин, действующих на протяжении изучаемого периода. Величина K может приобретать различные конкретные значения. Так, K_D есть скорость гибели живых микробов, K_R — скорость их удаления в результате вентиляции

(эта величина идентична скорости вентиляции, т. е. числу вентиляционных циклов за 1 час); K_S — скорость удаления посредством оседания.

Лидуэлл ([260], стр. 23) приводит пример расчета, из которого видно, как изменяется концентрация бактерий в воздухе спальни в зависимости от ряда причин.

Анализы проводились в середине лета в хорошую погоду, причем окна спальни все время оставались открытыми. В 23 час. 00 мин., после того как обитатели комнаты легли спать, K было эквивалентно 6,1 вентиляционного цикла в час; после того как они в 7 час. 55 мин. спустились к завтраку, K было эквивалентно 4,9 вентиляционного цикла; наконец, после уборки постелей в 8 час. 50 мин. K было эквивалентно 6,8 вентиляционного цикла в 1 час. Другой пример приведен на фиг. 24. Случай падения концентрации в условиях усиленного перемешивания воздуха рассмотрен Дэвисом [91].



Фиг. 24. Экспоненциальный характер падения концентрации частиц, несущих бактерии, в комнатном воздухе [260].

I — в помещении войсковой лавки после ухода всех посетителей; II — в небольшой комнате, после того как один из присутствующих несколько раз чихнул.

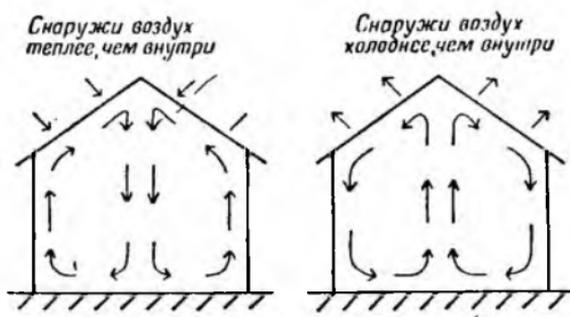
ДВИЖЕНИЕ СПОР В КОНВЕКЦИОННЫХ ТОКАХ

Одних конвекционных токов в закрытом помещении, куда не поступает наружный воздух, часто бывает достаточно, чтобы равномерно рассеять споры по всему объему воздуха. Изучая рассеивание спор из плодовых тел базидиомицетов, находящихся в особых камерах, Фалк [124] обнаружил, что горизонтальные полочки, расположенные одна над другой, покрываются слоем спор совершенно одинаково. С другой стороны, подвешивание шляпки пластинчатого гриба в маленьком стеклянном сосуде часто приводило к «странному и фантастичному» распределению осадка спор на подстеленном снизу листе бумаги. По мнению Буллера [47], это объясняется тем, что конвекционные токи в сосуде имеют скорость, сравнимую со стационарной скоростью оседания спор. Для того чтобы изменить первоначально установившуюся конвекционную систему, достаточно было нагрева от лампы.

Даже при отсутствии какой бы то ни было вентиляции, воздух *циркулирует* в комнате благодаря температурной конвекции. Нагревание воздуха от поверхности породы в шахте может приводить к установлению конвекционных токов вдоль штольни и вверх по стволу шахты. Нагревание теплиц на солнце также ведет к образованию интенсивных конвекционных токов.

Температура воздуха внутри здания может колебаться меньше, чем снаружи, и это приводит к характерным перемещениям воздуха. Около теплых стен создается восходящий поток воздуха, а около холодных — нисходящий. Каждому из них соответствует противоположно направленный поток воздуха в центре комнаты (фиг. 25), который часто движется достаточно быстро для того, чтобы воспрепятствовать оседанию частиц под действием силы тяжести. Циркуляция воздуха внутри дома имеет сложный характер, и есть факты, свидетельствующие о чрезвычайно быстром распространении по всему помещению воздуха и взвешенных в нем спор. Кристенсен [68] проводил опыты со спорами *Hormodendrum resinae*. Этот гриб отличается способностью расти на средах с каменноугольным дегтем и крео-

зотом, и поэтому его можно использовать в качестве «меченого» организма при изучении распространения спор. Споры распылялись в одной из комнат первого этажа, причем все двери, ведущие в холл, были в этот момент открыты. Через несколько минут споры появились на чашках Петри во всех комнатах, сообщавшихся с холлом, в том числе и в комнатах, расположенных на втором, третьем и четвертом этажах.



Ф и г. 25. Схема, иллюстрирующая характер циркуляции комнатного воздуха в зависимости от соотношения температуры воздуха и стен.

ИСТОЧНИКИ МИКРОФЛОРЫ КОМНАТНОГО ВОЗДУХА

Микроорганизмы могут попадать в комнатный воздух или снаружи, при проветривании, или из каких-либо внутренних источников. В последнем случае микрофлора бывает сравнительно однообразной, но может быть весьма многочисленной.

Важным источником спор в жилых домах часто служат грибы-разрушители древесины. Как показали Фрэнкленд и Хей [143], вдыхание спор домового гриба (*Merulius lacrymans*) вызывает у некоторых людей приступы астмы. В зданиях, где развивается этот гриб, концентрация его спор в воздухе может достигать 1630—360 000 на 1 м³ [175]. Особенно подвержены разрушению под действием грибов деревянные крепления в шахтах, на которых могут также превосходно развиваться плесени. Браун и др. [40] отметили интенсивный рост гриба

Sporotrichum beurmanni (возбудитель споротрихоза человека) на новых креплениях в шахтах Трансвааля. Споры этого гриба были обнаружены в воздухе. Оказалось, что они отрываются от дерева вентиляционными потоками воздуха, движущимися со скоростью 1 м/сек, если содержание влаги в древесине достаточно низко — не свыше 80%.

Процессы, с которыми связана передача инфекционных болезней через воздух, нередко служат предметом ожесточенной дискуссии в медицине. Решение затронутых вопросов в немалой степени влияет на организацию труда и быта, а также на разработку различных профилактических мероприятий. Так, например, по вопросу о путях передачи через воздух туберкулезной инфекции существовали две точки зрения. Корнет [79] утверждал, что туберкулезом легких обычно заражаются при вдыхании мельчайших частичек высохшей мокроты, а Флюгге [137] считал, что инфекцию вызывают микробы, выделяющиеся изо рта и носа больного при кашле. В последнее время Уилсон и Майлс [503] пришли к выводу, что в природе существуют оба эти механизма переноса, причем сухая (пылевая) инфекция чаще встречается в странах с сухим климатом, а капельная — при более влажном климате и в густо населенных местах.

Воздух, который выдыхается из легких при нормальном дыхании, оптически чист и почти стерилен. Однако при кашле и чихании в атмосферу энергично выбрасывается масса мельчайших капелек слизи и слюны. Дженнисон [231] с помощью фотосъемки показал, что при однократном чихании в воздух выбрасывается в среднем до 20 000 таких капелек. Наибольшее зарегистрированное число капелек составило 40 000, а при слабом приглушенном чихании их было только 4600. Несколько сот капелек обычно выбрасывается при кашле; при разговоре в воздух также иногда попадают капельки слизи. Выделяющиеся при чихании капельки диаметром не менее 5—10 мк, среди которых имеется 20—40% капелек < 50 мк, могут тотчас же испаряться, превращаясь в «капельные ядрышки».

Концепция капельных ядрышек, развитая Уэллсом (см., например, [487]), оказалась весьма плодотворной.

Капельными ядрышками называют взвешенные в воздухе частицы, образовавшиеся из мельчайших капель, которые испарились до выпадения на землю. Они состоят из твердого остатка испарившейся капельки, содержащего бактерии или вирусные частицы и часто окруженного не вполне высохшей слизью, которая помогает микроорганизмам сохранять активность и жизнеспособность. Обычно сама капелька редко пролетает более 0,5—1 м, но если она успеет испариться, то образовавшееся капельное ядрышко, содержащее бактерии или вирусные частицы, может оставаться в воздухе почти неограниченное время. Капельные ядрышки накапливаются в воздухе в больших количествах, и, не имея собственной траектории, легко переносятся даже самыми слабыми воздушными токами. Большинство бактерий, присутствующих в воздухе, переносится на частицах пыли, в изобилии имеющихся в воздухе и быстро осаждающихся, но эти бактерии, по-видимому, принадлежат к числу безвредных сапрофитов. Патогенные бактерии сохраняются и разносятся в особой среде, в гораздо более мелких и потому особенно «коварных» капельных ядрышках, размеры которых позволяют им проникать в альвеолы легких и удерживаться там.

МИКРОФЛОРА ВОЗДУХА В ПОМЕЩЕНИЯХ РАЗЛИЧНОГО ТИПА

Жилые дома

Несмотря на вентиляцию, во внутреннем воздухе большинства домов преобладает *Penicillium*, тогда как в наружном воздухе первое место принадлежит *Cladosporium*. В отношении бактерий намечается тенденция к повышению их числа в помещении зимой и сокращению — летом. Содержание микрофлоры в комнатном воздухе сильно колеблется в силу различных причин, в том числе и деятельности человека. Применяя трубки Хессе для анализа микрофлоры воздуха в школах и на мельницах города Данди (Шотландия), Карнелли и др. [60] отметили, что в помещениях, куда приходит много народу и где вследствие этого в воздух одновременно подни-

мается много пыли, возрастает как общее содержание микроорганизмов, так и отношение бактерий к плесеням. И наоборот, когда воздух в помещении остается неподвижным, бактерии (или частицы, на которых они находятся) оседают гораздо быстрее плесневых грибов.

Монселл [291, 292], анализируя (с помощью щелевого заборника) микрофлору воздуха в спальнях, установил, что уборка постелей, чистка ковров и т. п. приводят к резкому повышению концентрации спор плесневых грибов в воздухе (зарегистрирован, например, случай повышения концентрации в 17 раз); когда же все эти процедуры заканчиваются, содержание спор в воздухе вновь быстро падает до обычного уровня.

Дополнительные данные по микрофлоре воздуха жилых домов можно найти в целом ряде работ [136, 311, 312, 323, 408, 454, 477, 505].

Анализы комнатного воздуха, проведенные с помощью портативной ловушки Грегори (неопубликованные данные), показали, что в составе воздушной пыли встречаются чешуйки рогового слоя эпидермиса, которые в большом количестве слущиваются с кожи человека. В 1 м^3 воздуха содержится несколько тысяч этих потенциальных носителей бактерий, а после уборки постелей, например, число их может возрасть до 390 000. На этих чешуйках, по-видимому, и фиксируется большая часть бактерий, присутствующих в комнатном воздухе.

Больницы

По данным Микеля [312], собранным за 15 месяцев, в воздухе переполненных палат одной из больниц Парижа содержание бактерий колебалось от 5100 в июне до 23 100 в декабре на 1 м^3 (в среднем — 11 000 на 1 м^3). Общие успехи в постановке больничного дела, достигнутые за истекший с тех пор период, наглядно иллюстрируются данными Коулбрука и Кестона [76], которые нашли в 1 м^3 воздуха Бирмингемской больницы 210 бактерий и плесневых грибов в обычное время и 2800 — во время уборки постелей (один из анализов, проведенный в палате с закрытыми окнами, дал очень высокие показатели — 22 000 бактерий на 1 м^3). В воздухе опера-

ционных максимально допустимое число частиц, способных служить носителями бактерий, составляет 700 на 1 м³ при легких операциях и 70 или даже 15 — при обработке ожогов и операциях на центральной нервной системе [31, 35].

Предприятия, мастерские, школы, общественные здания

Сибирская язва — одна из немногих бактериальных болезней, в отношении которых твердо установлена передача инфекции с пылью по воздуху. Таким путем заражаются рабочие при обработке шерсти, полученной от больных животных. Вдыхание спор *Bacillus anthracis* может привести к смертельной пневмонии. Данные по содержанию бактерий в воздухе ряда английских предприятий и учреждений можно найти в работе Бурдиллона и др. [33].

Метрополитен, рудники и пещеры

Микрофлору воздуха лондонского метрополитена изучали Эндрыус [5] и Форбс [139], а нью-йоркского — Соупер [438].

Несколько работ имеется по изучению микрофлоры воздуха пещер [269, 290].

Канализационная сеть

Микель [311] в Париже тщательно изучил микрофлору воздуха канализационной трубы улицы Рю де Риволи неподалеку от места ее соединения с большим коллектором Севастопольского бульвара. Он обнаружил устойчивую концентрацию бактерий в пределах от 800 до 900 на 1 м³. Пыльца отсутствовала, а содержание спор тайнобрачных было в 3—4 раза ниже их содержания в наружном воздухе. Анализы показали, что в воздухе Рю де Риволи летом было больше микроорганизмов, чем в воздухе сточных труб, а зимой — меньше.

Сходные результаты были получены в Лондоне при обследовании коллекторов под Вестминстерским дворцом [59].

Сельскохозяйственные постройки

В воздухе некоторых сельскохозяйственных помещений, например скотных дворов (где животных кормят сеном) или амбаров (во время молотбы или сортировки зерна) часто присутствует очень много микроорганизмов. При вдыхании такого воздуха у людей развиваются иногда симптомы еще мало изученного заболевания легких, которым нередко страдают сельскохозяйственные рабочие; могут заболеть и домашние животные. От контакта с воздухом амбаров необходимо предохранять молоко (см. [410, 411]).

Теплицы

Воздух теплиц изучен сравнительно слабо, хотя очевидно, что в нем может присутствовать очень много микроорганизмов, а это, разумеется, не безразлично как для работающих здесь людей, так и для вегетационных культур. Вследствие конвекции (через вентиляционные устройства) теплицы могут служить важным источником воздушных спор [204].

Корабли

По микрофлоре воздуха в трюмах и каютах кораблей имеются старые данные Микеля [311]. Новые сведения по этому вопросу, в том числе по микрофлоре воздуха подводных лодок, который оказался сравнительно чистым, представили Эллис и Раймонд [119].

ГРАДИЕНТЫ ОСАЖДЕНИЯ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ИЗОЛЯЦИЯ

В гл. V описаны попытки математически сформулировать изменения в концентрации спорового облака за время его распространения и движения по ветру. В этой главе мы рассмотрим более сложное явление — уменьшение количества осевших спор по мере увеличения расстояния от источника.

Заражение растений находящимися в воздухе спорами само по себе является сложным процессом, в котором значительную роль играет физический перенос. Процесс этот может быть прерван на любой из стадий, поэтому чтобы понять его сущность достаточно хорошо, необходимо изучить эти отдельные стадии. В данной главе предметом обсуждения будут две стадии: диффузия спор и их осаждение.

Зная одни только градиенты осаждения спор, невозможно предсказать, какое число растений будет заражено на данном расстоянии от источника, обладающего известной производительностью, так как условия могут быть неблагоприятными для заражения; однако можно предсказать, каков будет верхний предел, и, исходя из этого, выбрать безопасное расстояние для изоляции. В этой главе рассматриваются градиенты, измеренные на расстояниях от нескольких метров до нескольких километров от источника; распространение на большие расстояния обсуждается в гл. XIV. При рассмотрении мы исходим из упрощенных условий, описанных на

стр. 85; но даже в этом случае вопрос о градиентах осадения и заражения оказывается весьма сложным.

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ГРАДИЕНТ ЗАРАЖЕНИЯ

Коэффициент осадения. Если источник находится близко от уровня земли, то концентрация возникающего облака спор, в отличие от концентрации дыма или газа, значительно уменьшается в результате интенсивного осадения непосредственно около источника. Вследствие этого как концентрация, так и удельный расход спор в точке, расположенной дальше по ветру, зависят от двух факторов — предшествующей диффузии и предшествующего осадения для данной части исследуемого облака.

Как было доказано в гл. VII, условно можно принять, что скорость осадения пропорциональна стационарной скорости оседания частиц; соответственно при увеличении размера спор увеличивается и роль осадения.

Жизнеспособность. Предполагаем ввиду отсутствия экспериментальных доказательств обратного, что на коротких расстояниях, рассматриваемых здесь, жизнеспособность спор не изменяется; не исключено, однако, что такое допущение является чрезмерным упрощением (см. стр. 309).

Доступность субстрата. Градиенту осадения не обязательно соответствует определенный градиент состоявшихся заражений («градиент заражения»). Плодовое тело *Ganoderma applanatum* может, например, выделять споры непрерывно на протяжении ряда месяцев. Эти споры распространяются по воздуху и в конце концов оседают. Тем не менее плодовые тела *Ganoderma* встречаются в лесу не часто. Распространенность этого гриба ограничивается тем, что можно назвать «доступностью субстрата» (к сожалению, этим определением мы только маскируем свое невежество).

Градиент заражения может возникнуть только тогда, когда споры попадают на такие, вполне пригодные для них субстраты, как, например, поверхность ловушек (искусственная питательная среда) восприимчивые растения-хозяева, созревшие рыльца цветков или почва после

лесного пожара. Градиент осаднения — явление регулярное; градиент заражения возникает тогда, когда осаднение происходит на незанятый субстрат. С экологической точки зрения определенный градиент заражения характеризует лишь одну из стадий некоего непрерывного процесса, а не какое-то установившееся состояние.

Множественное заражение. Пока количество подходящего субстрата велико, градиент заражения равен градиенту осаднения, но как только его количество начинает уменьшаться, градиент заражения выравнивается, причем это выравнивание начинается сразу же возле источника; при определении соотношения между двумя градиентами в упрощенных условиях требуется учитывать множественное заражение [169].

Если пораженность на данном участке выражается числом или процентом зараженных растений, без учета того, имеет ли растение одно или несколько повреждений, уколов тлей и т. д., то прежде чем применять формулу, которой пользуются для определения осаднения, необходимо ввести поправку на множественное заражение.

Необходимость введения этой поправки можно проиллюстрировать, рассмотрев гипотетический пример: 100 растений картофеля, обладающих одинаковой восприимчивостью к заражению *Phytophthora infestans*, источник спор которой находится от них достаточно далеко. Первая спора, вызвавшая заражение, заразит очевидно 1% растений. Поскольку попадание спор на растения происходит *по закону случая*, вторая спора имеет 1 шанс из 100 попасть на уже зараженное растение, вместо соседнего здорового. По мере увеличения процента зараженных растений увеличивается и вероятность повторного заражения уже зараженного растения (т. е. заражения, не влекущего за собой увеличения процента зараженных растений). Когда будет заражено 99% растений, очередная спора будет иметь только один шанс из ста попасть на единственное оставшееся здоровым растение. Различные величины пораженности связаны, таким образом, с различной плотностью спор на единицу поверхности, и введением поправки на мно-

гократное заражение можно пренебречь только при малых плотностях.

Томпсон [459] применил формулу пуассоновского распределения к рассмотрению проблемы многократного заражения и показал, что если обозначить через N число восприимчивых растений-хозяев, а через y — среднее количество растений, зараженных в результате беспорядочного осаднения x спор, то

$$y = N(1 - e^{-x/N}).$$

В табл. 28 приведены значения x , вычисленные для случаев, когда величина y варьирует в пределах от 1 до 99,9%. Из таблицы видно, что для увеличения количества зараженных растений от 1 до 2% необходимо всего одно заражение, тогда как для того, чтобы вместо 98% получилось 99%, потребуется 69 заражений (т. е. 460 микроспор).

Если распределение заражений среди растений-хозяев происходит по закону случая, то между логарифмом процента еще незараженных растений и числом состоявшихся заражений должна существовать линейная зависимость с коэффициентом пропорциональности $b = -0,00434$. Блэкман [23] в результате экологического изучения сообществ цветковых растений пришел к выводу, что расположение растений на квадратах может отличаться от ожидаемого случайного распределения, но тем не менее соответствующий график близок к прямой. Блэкмановский *поправочный коэффициент* (т. е. отношение наклона графика ожидаемого распределения к наклону графика фактического распределения)

$$K = b_{\text{ожид.}}/b_{\text{факт.}}$$

характеризует отклонение от случайного распределения. Фрэйкер и Бришль [141] в своей статье рассматривают ряд других попыток дать математическое выражение этому отклонению. Неслучайное распределение может быть результатом воздействия различных факторов, например отталкивания, существующего между отдельными индивидуумами (явление, которое экологи называют *субдисперсией*), при котором K оказывается меньше единицы. В то же время в результате агреги-

Данные по пораженности с учетом поправки на многократное заражение (вычислено при помощи пятизначной таблицы логарифмов)

у. %	х										
1	1,00	24	27,44	47	63,49	70	120,4	87,5	207,9	99,2	482,8
2	2,02	25	28,77	48	65,39	71	123,8	88	212,0	99,3	496,2
3	3,05	26	30,11	49	67,33	72	127,3	88,5	216,3	99,4	511,6
4	4,08	27	31,47	50	69,31	73	130,9	89	220,7	99,5	529,8
5	5,13	28	32,85	51	71,33	74	134,7	89,5	225,4	99,6	552,1
6	6,19	29	34,25	52	73,40	75	138,6	90	230,3	99,7	580,9
7	7,26	30	35,67	53	75,50	76	142,7	90,5	235,4	99,8	621,5
8	8,34	31	37,11	54	77,65	77	147,0	91	240,8	99,9	690,8
9	9,43	32	38,57	55	79,85	78	151,4	91,5	246,5		
10	10,54	33	40,05	56	82,10	79	156,1	92	252,6		
11	11,65	34	41,55	57	84,40	80	160,9	92,5	259,0		
12	12,78	35	43,08	58	86,75	80,5	163,5	93	265,9		
13	13,93	36	44,63	59	89,16	81	166,1	93,5	273,3		
14	15,08	37	46,20	60	91,63	81,5	168,7	94	281,3		
15	16,25	38	47,80	61	94,16	82	171,5	94,5	290,0		
16	17,44	39	49,43	62	96,76	82,5	174,3	95	299,6		
17	18,63	40	51,08	63	99,43	83	177,2	95,5	310,1		
18	19,85	41	52,76	64	102,2	83,5	180,2	96	321,9		
19	21,07	42	54,47	65	105,0	84	183,3	96,5	335,2		
20	22,31	43	56,21	66	107,9	84,5	186,4	97	350,7		
21	23,57	44	57,98	67	110,9	85	189,7	97,5	368,9		
22	24,85	45	59,78	68	113,9	85,5	193,1	98	391,2		
23	26,14	46	61,62	69	117,1	86	196,6	98,5	420,0		
						86,5	200,2	99	460,5		
						87	204,0	99,1	471,0		

рования (*сверхдисперсия*) K становится больше единицы. Агрегирование может быть вызвано такими причинами, как местное распространение инфекции (когда потомство возбудителя остается на месте образования) или местные различия в восприимчивости. Планк [359] предложил эффективный метод определения агрегирования в поле.

Коэффициент заражения. Градиенты могут изучаться либо прямым определением количества спор, осевших на равные по величине поверхности, расположенные на различных расстояниях от источника спор, либо путем учета некоторого последующего эффекта, например такого, как образование колоний, появление пятен на листьях или появление больных растений. При любом способе выражения эти градиенты обычно оказываются одинаковыми, но кривая заражения, как правило, идет значительно ниже кривой осадения. В опытах по инокуляции растений патогенными организмами даже при почти стопроцентной жизнеспособности спор лишь небольшая часть спор, попавших на растения, вызывает заражение, а в неблагоприятных условиях заражение может и вообще не произойти. Относительное количество спор, вызвавших заражение, Гойман [150] обозначает термином *коэффициент заражения*. При весьма благоприятных для заражения экспериментальных условиях некоторые исследователи получили для разных возбудителей следующие величины этого коэффициента: *Phytophthora infestans* — 6,5%; *Alternaria solani* — 1,7% и *Septoria lycopersici* — 0,2% (все на листьях томатов, ср. [271]); *Botrytis* sp. на *Vicia faba* — 5% (Ласт, неопубликованные данные); *Peronospora tabacina* — 1% [475].

У ржавчинных грибов коэффициент заражения относительно высок. Так, Петерсен [350] отметил внедрение 30% уредоспор *Puccinia graminis* в листьях пшеницы; однако при высокой концентрации спор в условиях опыта требовалось свыше 100 уредоспор, чтобы образовалась одна спорулирующая уредопустула (см. [112]). Роуэлл и Олиен [409] для того же гриба приводят другие данные: на каждую сотню уредоспор у них образовывалось 11 уредопустул. В опытах Каммака (личное сообщение) по инокуляции восприимчивых сортов куку-

рузы спорами *Puccinia polysora* коэффициент заражения оказался равным 15—23%.

Учитывая ту важную роль, которую коэффициент заражения должен играть в фитопатологии, приходится удивляться тому, что этому показателю уделяется столь мало внимания. В зависимости от условий распространения инфекции величина коэффициента заражения может варьировать, но обычно, хотя градиент заражения примерно равен градиенту осадения, кривая заражения проходит значительно ниже кривой осадения (приблизительно одно состоявшееся заражение на каждые сто осевших спор).

Вторичное распространение. Исходя из турбулентной теории можно предсказывать только градиенты первичного осадения. Между тем Уоггонер [474] отмечает, что, «поскольку близость источника имеет относительно большее значение, чем его производительность, пространственное распределение больных растений должно выравниваться при появлении вторичной инфекции». Градиент заражения, возникший после первичного осадения, выравнивается по мере того, как вокруг зараженных растений происходит вторичное распространение инфекции. Это явление наблюдали Папе и Радемахер [344], Цогг ([525], фиг. 10 и 11), Уоггонер ([474], фиг. 2) и Каммак [57].

Забор проб воздуха. При малых уровнях инфекции приходится брать большие пробы воздуха во избежание значительных ошибок [130].

ЭМПИРИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ

Как отмечено в гл. V, градиенты могут быть определены как теоретически, так и эмпирически. При эмпирическом подходе мы пытаемся построить кривую, удовлетворительно описывающую экспериментальные данные, а при теоретическом — проверяем соответствие опытных данных теоретической кривой.

Фрэмpton и др. [142] заключили, что частоты некоторых вирусных заболеваний, переносимых насекомыми, с увеличением расстояния уменьшаются по логарифмическому закону. Центмейер и др. [521] изучали распро-

странение заболевания ильма (возбудитель — *Ceratostomella ulmi*), которое переносится ильмовым короедом *Scolytus multistriatus*. Их данные (для расстояний в пределах 84 м) показывают, что вероятность заражения уменьшается пропорционально логарифму расстояния. Большинство последующих исследований подтверждает существование такой зависимости.

Вольфенбаргер [508, 509] (см. также [473]) на основе тщательного изучения литературы по распространению бактерий, спор, семян, пыльцы и насекомых пришел к выводу, что имеющиеся данные могут быть описаны одним из следующих уравнений:

$$E = a + b(\lg x)$$

или

$$E = a + b(\lg x) + c(1/x),$$

где E — ожидаемая величина; x — расстояние от источника; a , b и c — параметры, значения которых определяются из опытных данных. Вольфенбаргер определял значения параметров a , b и c применительно к различным опубликованным данным и обнаружил огромные колебания; поэтому этот метод нельзя использовать для каких-либо обобщений, точно так же, как нельзя использовать и полученные значения параметров для предсказания градиентов.

Вильсон и Бейкер [501, 502] провели в Калифорнии полевые наблюдения над распространением плодовой гнили абрикосов *Sclerotinia laxa* на *Prunus armeniaca*; они же ставили опыты по распылению спор *Lycopodium*. Для полученных данных они вывели следующие уравнения:

$$y = 100/x^2$$

для градиента концентрации присутствующих в воздухе спор (концентрация на расстояниях x_2 , x_3 и т. д. выражается в % от концентрации на расстоянии x_1) и

$$y = \frac{100(1+a)^2}{(x+a)^2}$$

для градиента заражения этими спорами (где a — постоянная для данного эксперимента величина).

Бейтмен [12] нашел, что величина (F) загрязнения семеноводческих посевов в результате перекрестного

опыления насекомыми на расстоянии D может быть определена при помощи эмпирических формул

$$F = ye^{-kD^{1/2}}$$

или

$$F = \frac{ye^{-kD}}{D},$$

где y — загрязнение на расстоянии, равном нулю; k — коэффициент, характеризующий скорость уменьшения загрязнения с увеличением расстояния.

Грегори и Рид [176] считают, что результаты опытов по заражению вирусами при помощи насекомых-переносчиков хорошо описываются эмпирической формулой

$$\lg I = a + bx,$$

где I — число инфекционных уколов на расстоянии x от источника после некоторого заданного времени; a и b — постоянные для данного комплекса полевых условий.

При эмпирическом методе обычно удается получить уравнение, содержащее не более трех параметров и хорошо удовлетворяющее любому конкретному ряду данных. Однако сравнить данные, полученные различными исследователями, нелегко. Эмпирический метод страдает рядом недостатков: не подразделяются точечные, линейные и плоские источники; не вводится, даже если это необходимо, поправка на многократное заражение; параметры, вычисленные из опытных данных, не отражают каких-либо определенных природных явлений (за ними может, например, скрываться различие в единицах измерения от сантиметра до морской мили!). Чтобы усовершенствовать эмпирический метод, необходимо учесть все эти моменты; в особенности же необходимо принять какую-либо стандартную единицу для измерения расстояния.

ТЕОРИЯ ДИФФУЗИИ И ОСАЖДЕНИЯ

Теоретический подход к явлениям диффузии, описанный в гл. V, более труден, но потенциально более плодотворен.

Теория Шмидта

Шмидт [422, 423] пользовался своей теорией диффузии при вычислении отношения Q_x/Q_0 , определяющего ту часть спорового облака, рассеивающегося в результате конвективной диффузии, которая остается в воздухе на расстоянии x от источника. При этом он исходил из допущения, что любая часть облака, приближающаяся при диффузии к земной поверхности, обязательно осаждается. Он учитывал влияние вектора скорости оседания частицы способом, эквивалентным наклону поверхности земли, и дал таблицу для определения «предела распространения» (при средних значениях скорости и турбулентности ветра) для частиц, имеющих различную скорость оседания. Предел распространения (V) он определяет как расстояние, дальше которого проникает менее 1% всех выделенных данным источником частиц.

Теория Шмидта была развита Ромбакисом [403], который ввел в дифференциальное уравнение скорость оседания частиц и заменил шмидтовские произвольные 99%, характеризующие предел распространения, понятием *вероятной линии полета*. Ромбакис постулировал, что точка P , находящаяся на высоте z в момент времени t , должна находиться на вероятной линии полета, если для летящей частицы вероятность оказаться выше или ниже этой точки статистически одинакова. В *круге вероятного разлета* (радиусом около 0,1 шмидтовского V) должно осесть 50% распыленных частиц; понятия *вероятная высота полета* и *продолжительность полета* определяются аналогично. Ромбакис пришел также к интересному заключению, что *вероятная конечная скорость оседания* частицы равна половине ее стационарной скорости оседания в неподвижном воздухе. Шрёдтер [427] применил эти понятия к распространению спор грибов, используя при этом расчеты скорости оседания частиц, произведенные Фальком [125]. Он сделал попытку предсказать вероятные значения дальности разлета, а также максимальной высоты и продолжительности полета при различных размерах спор и скоростях ветра, а также при различных значениях коэффициента тур-

булентного обмена. Примеры вычислений Шрёдтера приведены в табл. 29. В позднейшем обстоятельном обзоре этой темы Шрёдтер [428] использовал метод Ромбакиса для вычисления расстояния распространения, а также сеттоновские формулы для определения концентрации споровых облаков.

Таблица 29

Вероятная дальность разлета, вычисленная на основе теории Шмидта, модифицированной Ромбакисом (см. [427])

	Коэффициент обмена (A), г/см·сек	Вероятная максимальная высота полета, м	Вероятная продолжительность полета	Вероятная дальность разлета при различной скорости ветра, км		
				2 м/сек	6 м/сек	10 м/сек
<i>Мелкие споры</i> (5 × 3 мк; скорость оседания 0,035 см/сек)	0,1	5,41	17 часов	124	371	618
	10,0	541	72 дня	12 400	37 100	61 800
	50,0	2705	1 год	62 000	185 500	309 000
<i>Крупные споры</i> (22 × 16 мк; скорость оседания 0,975 см/сек)	0,1	0,19	1 минута	0,2	0,5	0,8
	10,0	19	2,2 часа	16	48	80
	50,0	95	11 часов	80	240	400

Развитие теории Сеттона

Сеттоновские формулы позволяют предсказать величину концентрации без учета потерь в результате осаждения. Для того чтобы учесть потери частиц в результате осаждения во время распространения, необходимо вычислить количество спор Q_x , остающихся взвешенными, после того как облако пройдет расстояние x ; эту величину находят по формуле (см. стр. 131):

$$Q_x = Q_0 \exp \left[\frac{-2\rho x (1 - \frac{1}{2}m)}{\sqrt{\pi} C \left(1 - \frac{1}{2}m\right)} \right].$$

Затем может быть определено ожидаемое осаждение на различных расстояниях от точечного, линейного, полосового или поверхностного источника [163, а также неопубликованные данные Грегори].

Точечный источник. *Общее* количество спор, осевших на кольце шириной 1 см на расстоянии x от точечного источника, определяется по формуле

$$D = \frac{p 2 Q_x}{\sqrt{\pi} C x^{\frac{1}{2}m}} .$$

Среднее количество спор, осевших на 1 см² этого кольца,

$$d = \frac{p 2 Q_x}{2\pi^{\frac{3}{2}} C x^{\frac{1}{2}(m+2)}} .$$

Количество спор, осевших на 1 см² на расстоянии x от точечного источника по направлению ветра,

$$d_w = \frac{p 2 Q_x}{\pi C^2 x^m} .$$

Линейный источник. Количество спор, осевших на 1 см² на расстоянии x от линейного источника по направлению ветра,

$$d_{lw} = \frac{p 2 Q_x}{\sqrt{\pi} C x^{\frac{1}{2}m}}$$

(таким образом, d_{lw} численно равно D).

Полосовой источник. d_{aw} — количество спор, осевших на 1 см² на расстоянии x по направлению ветра от полосового источника шириной w , найденное интегрированием, равно

$$d_{aw} = \frac{p 4 Q_x}{\sqrt{\pi} C (2-m)} x^{(1-\frac{m}{2})} \left[\left(1 + \frac{w}{x} \right)^{-\frac{m}{2}} - 1 \right] .$$

Грегори ([163], стр. 69) приводит ряд вычисленных значений D , d , d_w и d_{lw} при следующих допущениях: $Q_0 = 10^{10}$, $p = 0,05$, $C = 0,6 \text{ см}^{\frac{1}{2}}$ и $m = 1,75$ и $1,24$. В результате уточнения этих параметров получены исправленные величины (см. стр. 279—286).

Бейтмен в серии работ [11—13] приводит примеры градиентов рассеяния. При этом он уточняет и упрощает формулы Грегори и использует метод регрессии для выяснения адекватности теории Шмидта и теории Бозанке — Пирсона [30]. Метод Бейтмена дает возможность определять значения p/C и Q_0 при условии, что результаты всех измерений представлены в одинаковых единицах. Изучение регрессии показало, что распространение пылицы лучше всего описывается формулами Грегори [163], но имеющиеся данные оказались недостаточными для определения значения параметра m в уравнении Сеттона (напомним, что этот параметр может иметь два значения — 1,75 и 1,24).

Сочетая полевые опыты по инокуляции с моделированием конвективной диффузии, Уогонер [474] внес существенные поправки в формулы; эти поправки учитывают неізотропную турбулентность и зависимость между количеством осажденных спор и процентом пораженных листьев. Уогонер использовал выводы Вильсона и Бейкера [501], а также Скрейса [431] и принял, что дисперсия вертикального распределения концентрации (σ_x^2) равна $4/9$ от дисперсии в направлениях x и y . В результате он получил формулу (при наших обозначениях)

$$\chi = \frac{3Q_x}{2\pi^{1/2} x^{3m/2}} \exp \left[-x^{-m} (r^2 + 9z^2/4) \right],$$

где $r^2 = x^2 + y^2$.

Из наблюдаемых градиентов пораженности картофеля фитофторозом вокруг искусственно зараженных в поле растений Уогонер определил коэффициент k как отношение количества спор, осевших на 1 см^2 , к количеству пораженных листочков, а параметры p (скорость осаждения) и Q_0/k он определял из уравнения

$$D = \frac{0,135p (Q_0/k)}{x^{15/8}} \exp(-6,78p x^{1/8}),$$

где D — относительное количество пораженных заболеванием листочков (в экспериментах Уогонера величина D была относительно мала и введения поправки на многократное заражение не требовалось).

В опытах, поставленных на делянках картофеля в Айове в 1949 и 1950 гг., Уогонер получил значения p , равные соответственно 0,12 и 0,15, и значения $Q_0/k = 18 \cdot 10^4$ и $7,8 \cdot 10^4$. Позднее он же определил величину Q_0 для *Peronospora tabacina*; она оказалась приблизительно равной 10^3 спор на 1 см^2 инфицируемой поверхности в день [475].

Для определения концентрации в облаках радиоактивной пыли Чемберлен ([62], стр. 20—27) в Харуэлле вывел выражения, в которых сочетаются уравнения конвективной диффузии (по Сеттону; см. [457]) и поправки на потери в результате осаднения (по Грегори, см. [163]). Кроме того, Чемберлен модифицировал уравнения применительно к случаю, когда источник поднят над поверхностью земли, и показал, что поднятие источника на некоторую высоту значительно уменьшает потери в результате осаднения.

ПЕРЕСЧЕТ ГРАДИЕНТА ОСАЖДЕНИЯ

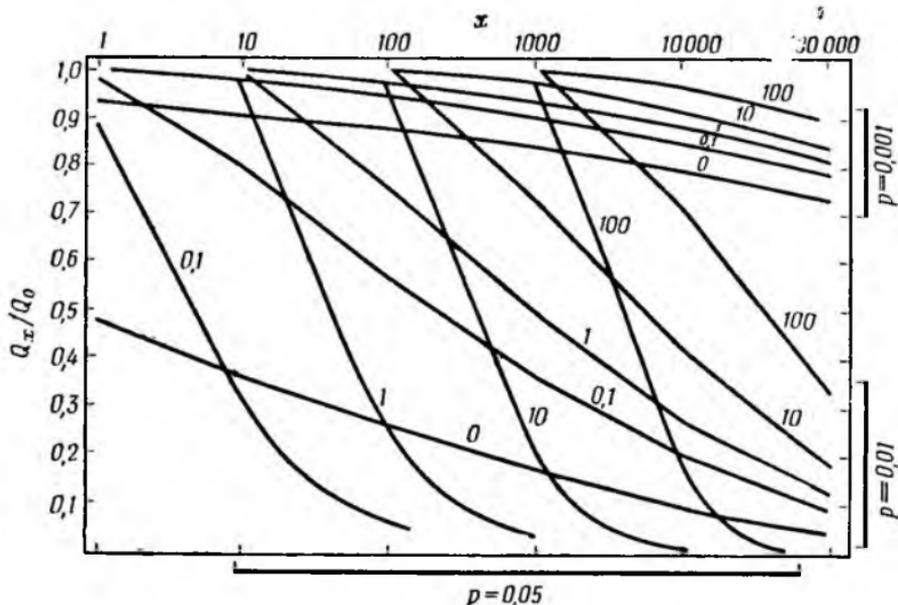
Благодаря наличию новой информации и дальнейшему усовершенствованию статистических методов градиент осаднения можно теперь определить для более широкого круга условий, чем это было возможно раньше. Мы приводим здесь некоторые из полученных величин, чтобы показать основную тенденцию; однако в этой области, несомненно, предстоит еще многое сделать.

Модификациям Чемберлена было отдано предпочтение перед формулой Уогонера, поскольку последний пользуется параметром k , который может варьировать в широком диапазоне значений (вплоть до нуля) в зависимости от размера листьев растений, о которых идет речь, и от условий, благоприятных или неблагоприятных для заражения.

Для расчетов можно использовать две серии графиков. На фиг. 26 приведены графики функций Q_x при $m = 1,75$, $C = 0,6 \text{ м}^{\frac{1}{8}}$ и различной высоте источника над уровнем земли¹.

¹ Параметр C дается здесь в единицах $\text{м}^{\frac{1}{8}}$, а не в единицах $\text{см}^{\frac{1}{8}}$, как у Грегори [163].

Другая серия графиков (фиг. 27—29) дает значения D , d , d_w , d_{lw} и d_{aw} в логарифмическом масштабе для источников различной геометрической формы при допущении, что потери в результате осаждения отсутствуют.



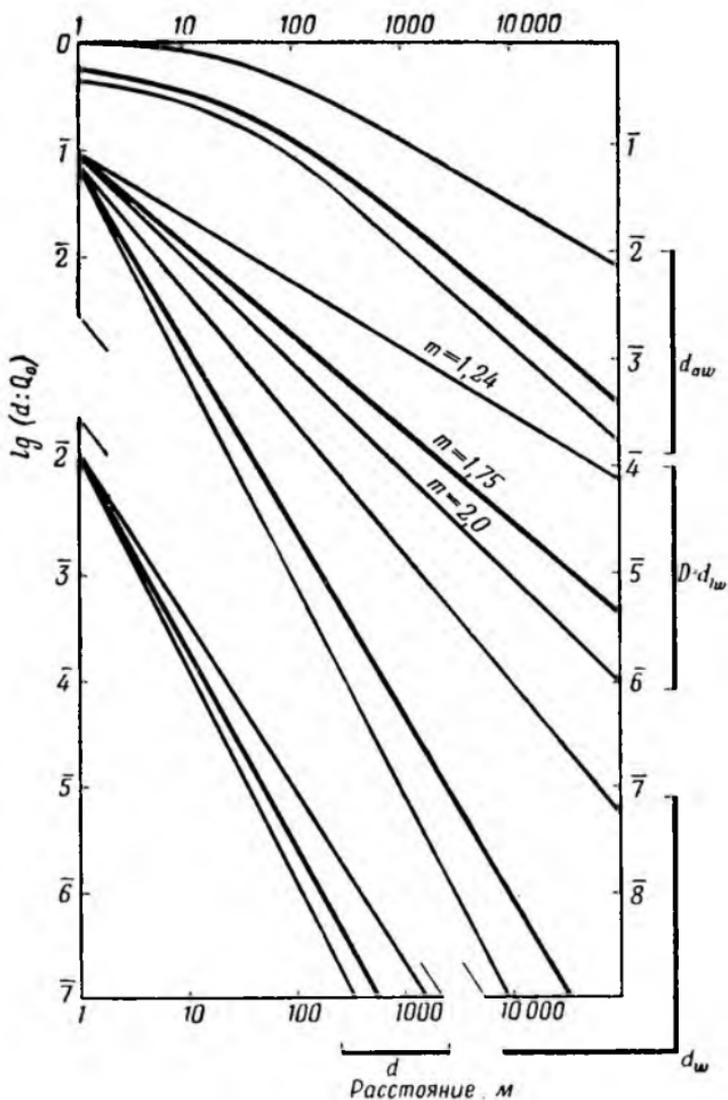
Фиг. 26. Часть спорового облака, остающаяся в воздухе (учитываются потери спор из облака, обусловленные осаждением их на землю), выраженная в виде отношения Q_x/Q_0 [62].

Вычислено при $m = 1,75$; $C = 0,21 \text{ м}^{\frac{1}{8}}$. Числа на кривых показывают высоту источника над землей (в м).

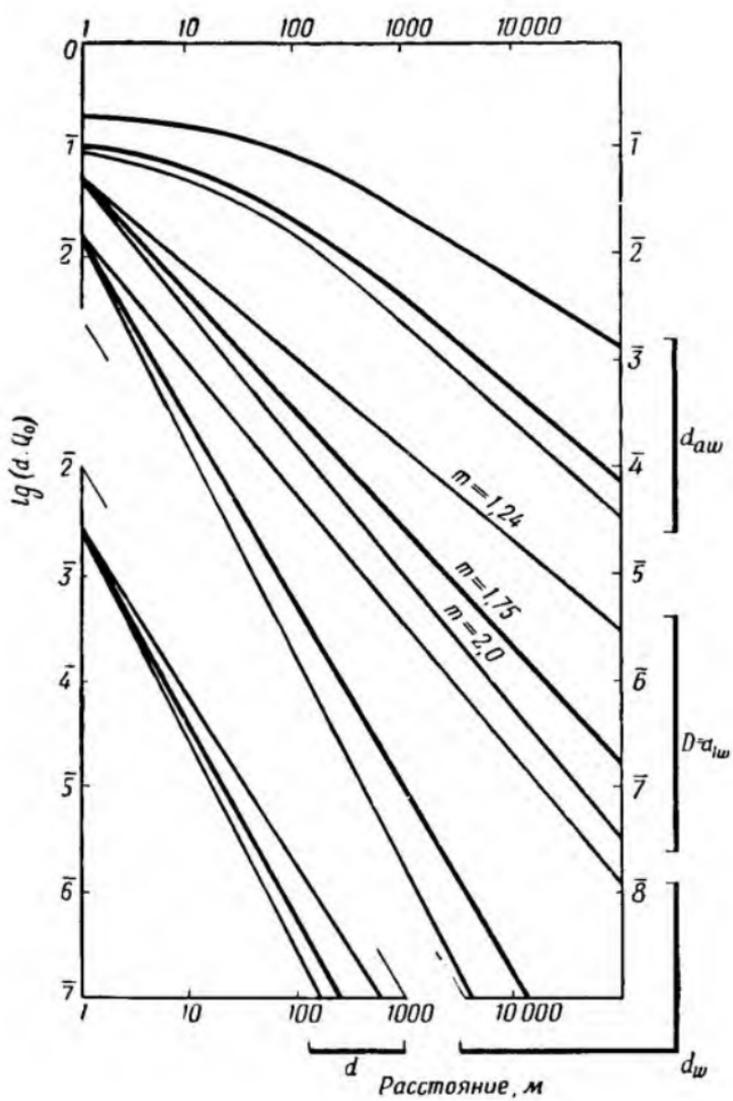
Чтобы рассчитать градиент, нужно сначала найти величины осаждения на различных расстояниях из соответственной кривой на фиг. 27—29, а затем сделать поправку на потери из облака на каждом расстоянии, найдя Q_x из отношения Q_x/Q_0 на фиг. 26.

Вычисление Q_x

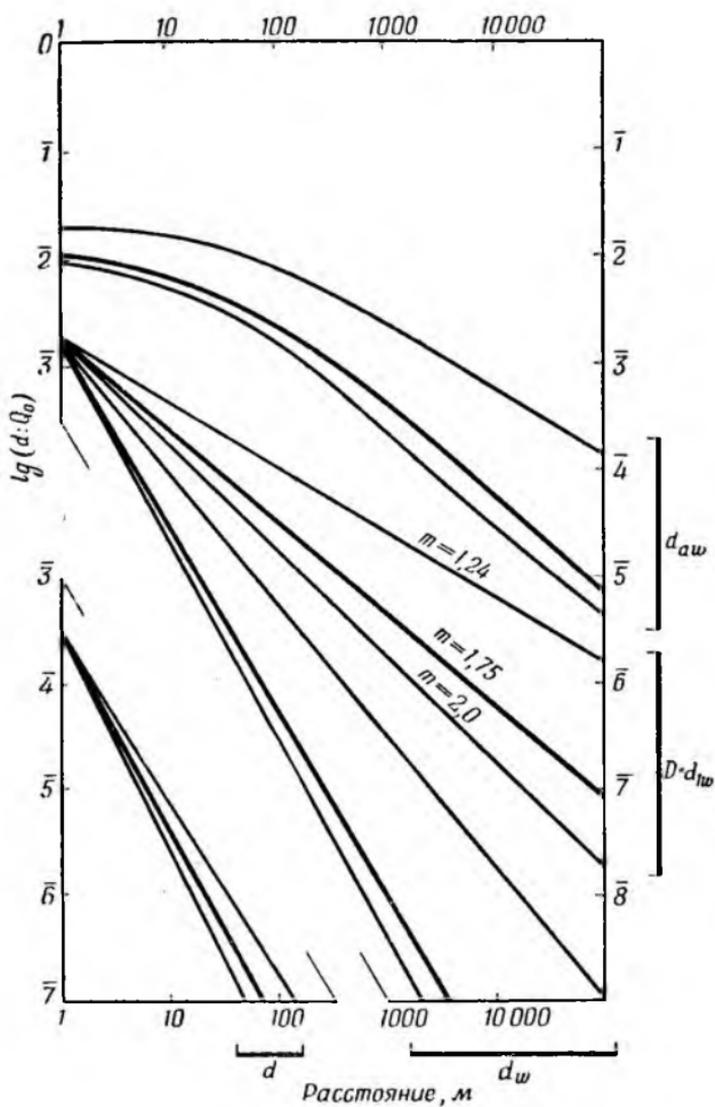
Количество распыляемых спор обычно неизвестно (исключение составляют опыты с искусственным распылением). Однако концентрации облака и плотности отложений пропорциональны Q_0 ; поэтому, хотя высота



Фиг. 27. Разбавление спорного облака в результате конвективной диффузии. Для каждого d кривые рассчитаны при разных значениях m (1,24; 1,75 и 2,0). Все они рассчитаны при $p = 0,05$.



Ф и г. 28. То же, что и на фиг. 27, для $p = 0,01$.



Фиг. 29. То же, что на фиг. 27, для $p = 0,001$.

кривой, описывающей уменьшение осаждения по мере удаления от источника, и будет зависеть от производительности источника, *наклон* ее не зависит от величины Q_0 .

Высота источника над землей учитывается уравнением Чемберлена ([62], уравнение 52); это уравнение используется для вычисления значений Q_x на высотах $h = 0; 0,1; 1,0; 10$ и 100 м.

На фиг. 26 видно, что поднятие источника над землей уменьшает осаждение на поверхность земли около источника; поэтому при использовании графиков фиг. 27—29 для приподнятых источников следует пренебречь той частью кривых, где осаждение только начинается. Уменьшение осаждения возле приподнятого источника экспериментально подтвердил Колуэлл [77], который распылял пыльцу *Pinus*, меченную P^{32} , на высоте 3,5 м над поверхностью земли при средней скорости ветра 8,1 м/сек. Колуэлл отбирал пробы при помощи пылесосов и одновременно чашек Петри на грунте и подсчитывал количество меченых пыльцевых зерен с помощью счетчика Гейгера — Мюллера. Максимальное осаждение в этом эксперименте наблюдалось на расстоянии 5,8 м от источника (по горизонтали).

Для параметров Сеттона были приняты следующие значения:

$$C_x = C_y = 0,21 \text{ м}^{1/3}, C_z = 0,12 \text{ м}^{1/3} \text{ и } t = 1,75.$$

При выборе меры осаждения предпочтение было отдано показателю p , а не чемберленовскому v_g/u , поскольку скорость ветра, при которой происходит осаждение, на открытом воздухе, как правило, неизвестна. Однако если скорость ветра известна, то кривыми, рассчитанными при $p=0,05$, $p=0,01$ и $p=0,001$ (фиг. 27, 28 и 29 соответственно), можно пользоваться и с чемберленовской «скоростью осаждения», так как условно можно считать, что $p = v_g/u$.

Необходимо провести еще ряд полевых опытов, для того чтобы определить, от чего зависит осаждение на неровной почве — от времени осаждения или от расстояния, т. е. решить, какая из двух соперничающих теорий верна — теория Шмидта или теория Сеттона. Согласно

данным, изложенным в гл. VII, p , по-видимому, зависит от скорости оседания частиц, причем численно оно в 50—100 раз меньше скорости оседания (выраженной в *см/сек*). При этих вычислениях не делается никаких допущений, за счет которых можно было бы отнести до сих пор необъясненное повышение значений p , которое наблюдалось в пределах нескольких метров от источника, расположенного почти над самой землей.

Некоторые фитопатогенные организмы имеют крупные споры, легко осаждающиеся под действием сил инерции. При распылении на уровне земли или невысоко над землей лишь небольшая часть таких спор может улететь достаточно далеко, большинство же их осаждается поблизости от источника. Фиг. 26 наводит на мысль, что при коэффициенте осадения $p = 0,05$ и при распылении на высоте 10 *см* над землей 94% таких спор должны осесть не далее чем за 100 *м* от источника¹. Однако в аналогичных условиях для спор, осаждающихся под действием сил инерции с коэффициентом осадения $p = 0,001$, картина будет совсем иной. Из этих спор в радиусе 100 *м* осядет всего 6%.

Несмотря на пренебрежение скоростью оседания частиц в процессе диффузии (упущение, которое подверг критике Шрёдтер [428]), этот метод предсказывает значительно более быстрые потери спорового материала из облака, чем метод Ромбакиса; причина, возможно, заключается в том, что концентрация спорового облака на уровне земли восстанавливается за счет нисходящей диффузии быстрее, чем за счет седиментации. Согласно нашей теории, 50% крупных спор, распыленных на высоте 10 *см* над землей, должны осесть в радиусе 10 *м* (однако, по вычислениям Шрёдтера, они могут пройти расстояние в 200 *м*; см. табл. 29). Такое быстрое уменьшение величины Q^x возле находящегося на земле источника крупных спор подтверждено эксперименталь-

¹ Приведенное в моей работе [167] ошибочное утверждение (см. поправку [170]), что 99,9% спор, распыленных на уровне земли, должны осесть в пределах 100 *м*, объясняется тем, что значение $Q_0 = 10^{12}$, указанное в моей собственной таблице ([163], табл. 21), было неправильно воспроизведено как 10^{10} , а не тем недоразумением, о котором пишет Шрёдтер ([428], стр. 178).

ными наблюдениями, которые уже были подытожены в табл. 15 (см. гл. VII). Некоторые авторы, впрочем, склонны считать, что такие большие величины осаждения возле источника несовместимы с присутствием спор в верхних слоях воздуха и с их распространением на большие расстояния (явления, о которых мы говорили в гл. X и XIV). Эту дилемму мы обсудим ниже (см. стр. 293 и 320).

При $m < 1,75$ осаждение вблизи источника увеличивается, а на более дальних расстояниях уменьшается. Для случая распыления на уровне земли расстояние, на котором осаждение спор на единицу площади одинаково при значениях $m = 1,75$ и $m = 1,24$, лежит между $x = 10$ м и $x = 100$ м. Для случаев распыления на некоторой высоте над землей подобные расчеты пока не выполнены.

ПРИМЕНЕНИЕ ГРАДИЕНТОВ

Теоретические кривые, приведенные на фиг. 26—29, можно использовать различными путями. Ниже приводятся некоторые примеры.

Определение осаждения по направлению ветра. Предположим, что 1 млн. уредоспор при обычных атмосферных условиях распылен в точке, находящейся на высоте 1 м над землей. Сколько спор осядет на 1 см² земной поверхности на расстоянии 100 м от источника по направлению ветра? Для определения выбираем фиг. 27, поскольку для уредоспор больше всего подходит значение коэффициента $p = 0,05$ (фиг. 28 и 29 составлены для спор меньшего размера). Выбираем группу из трех графиков, обозначенных d_w (осаждение на 1 см² по направлению ветра от точечного источника). Выбираем средний из этих графиков, так как для обычных условий $m = 1,75$. Находим значение $\lg(d : Q_0)$ для расстояния 100 м. Оно равно приблизительно 5,4. Так как в этом примере $Q_0 = 10^6$, то $\lg Q_0 = 6,0$, и, следовательно, $\lg d_w = 6,0 + 5,4 = 1,4$ и $d_w = 25$ спор на 1 см².

Однако при этом подсчете предполагалось, что количество спор в споровом облаке не уменьшается; поэтому необходимо внести поправку, учитывающую осаждение,

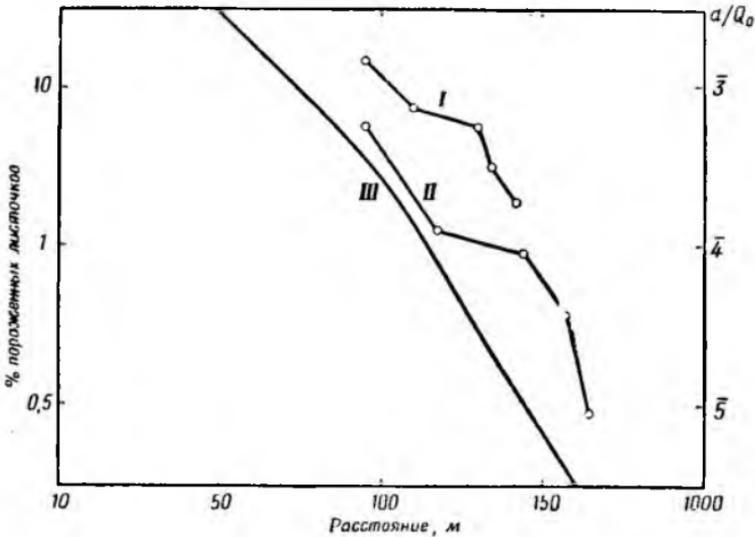
и заменить Q_0 на Q_x . На фиг. 26 выбираем группу графиков для $p = 0,05$; далее, поскольку высота источника над землей в нашем примере равна 1 м, выбираем линию, соответствующую $h = 1$, и находим отношение Q_x/Q_0 для расстояния 100 м. Это отношение приблизительно равно 0,25; иными словами, на расстоянии 100 м от источника в воздухе остается не более $1/4$ от общего количества распыленных спор. Следовательно величина d_w после внесения поправки составит $0,25 \times 25 = 6$. Таким образом, при заданных условиях на 1 см² осядет 6 спороспор.

Отыскание теоретической кривой, удовлетворительно описывающей экспериментальные данные, лучше всего проиллюстрировать на уже опубликованном примере, где даются фактические расстояния и соответствующий каждому из них процент пораженных листьев. Пользоваться относительными расстояниями бесполезно, так как градиенты характеризуют абсолютные расстояния; кроме того, в относительную величину, характеризующую пораженность, нельзя ввести поправку на многократное заражение, даже если такая поправка и требуется.

Уоггонер [474] приводит две серии данных по распространению фитофтороза картофеля (возбудитель — *Phytophthora infestans*) в Клир-Лейк (Айова). Для искусственного заражения в центре полевых делянок были установлены «точечные источники». По результатам наблюдений были затем построены кривые, характеризующие пораженность (относительное количество пораженных листочков) на различных расстояниях от источника на 9-й день (в 1949 г.) и на 18-й день (в 1950 г.). Сопоставление двух кривых Уоггонера с теоретической кривой, описывающей осадение спор по направлению ветра от точечного источника, показывает, что наклоны всех этих трех кривых приблизительно совпадают (фиг. 30). Наивысшая полученная величина лежит в пределах 7 и 8%, поэтому введение поправки на многократное заражение не обязательно.

Определение предельных расстояний для изоляции. Для того чтобы предсказать распространение того или иного заболевания (т. е. распространение его возбудителя) в пределах какого-либо поля, следует воспользо-

ваться формулой, определяющей d (среднее осаждение на расстоянии x в любом направлении от точечного источника). При решении вопроса об изоляции здоровой посадки от зараженной, рекомендуем пользоваться величиной d_w , поскольку это дает возможность предсказать максимальную концентрацию по направлению ветра.



Фиг. 30. Градиенты заражения фитофторозом, отмеченные Уоггонером [474] в Клир-Лейк (Айова) в 1949 г. (кривая I) и в 1950 г. (кривая II), в сравнении с теоретической кривой (кривая III) осаждения по направлению ветра от точечного источника при $m = 1,75$, $C_y = 0,6 \text{ м}^{\frac{1}{8}}$, $p = 0,05$ (с учетом Q_x).

Предположим, что мы хотим определить возможный верхний предел пораженности пшеницы пыльной головней (возбудитель — *Ustilago tritici*) на расстоянии 50 м от источника инфекции, представляющего собой квадратный участок со стороной в 10 м, засеянный пшеницей, которая, как нам известно, на 5% поражена головней. Выбираем кривую осаждения от поверхностного источника, расположенного на высоте $h = 1 \text{ м}$, при стандартных условиях ($m = 1,75$) и коэффициенте $p = 0,1$. Предположим, что пораженность на расстоянии 1 м от источника также равна 5%. Из фиг. 26 находим, что

$Q_x = 0,88 Q_0$ на расстоянии 50 м и что, согласно фиг. 28, d_w на расстоянии 50 м равно только 28% от соответствующей величины на расстоянии 1 м. Таким образом, ожидаемый максимум пораженности на расстоянии 50 м от источника составит $28/100 \cdot 0,88 \cdot 5\% = 0,12\%$. Оорт [326] получил вдвое меньшую величину для падения пораженности на расстоянии 50 м. Для предсказания пораженности на расстоянии 1 км по направлению ветра от участка размером 10×10 м целесообразно выбрать кривую, рассчитанную для точечного источника; тогда получим уровень пораженности $1,5 \cdot 10^{-5}\%$.

Сравнение роли ближних и дальних источников. На восприимчивое растение, находящееся в поле, инфекция нередко попадает как из ближних, так и из дальних источников. Интересно поэтому сопоставить значение, например, нескольких пораженных растений внутри данного участка с мощным источником инфекции, расположенным на соседнем поле. Такого рода количественные данные могут быть использованы для того, чтобы увеличить надежность оценки зараженности семян при выдаче сертификатов.

Рассмотрим относительно простой случай, а именно попытаемся определить, сколько больных растений обеспечат на расстоянии в 1 000 м такое же осаждение спор, какое даст одно пораженное растение на участке радиусом в 100 м (при условии, что распространение спор во всех направлениях одинаково). Из фиг. 27 видно, что на расстоянии $x = 100$ м (при $m = 1,75$, $p = 0,05$ и $h = 0,1$ м) общее осаждение будет $Q_0 - Q_x = 1,0 Q_0 - 0,06 Q_0 = 0,94 Q_0$. Согласно фиг. 29, средняя величина осаждения от одного растения на расстоянии $x = 1 000$ м составит $4 \cdot 10^{-13} Q_0$ спор на 1 см^2 . Площадь круга радиусом 100 м вокруг одиночного растения равна $3,14 \cdot 10^8 \text{ см}^2$, и, следовательно, одно растение на расстоянии 1000 м даст $(4 \cdot 10^{-13} Q_0) \cdot (3,14 \cdot 10^8) = 12,5 \cdot 10^{-5} Q_0$ спор. Число растений на расстоянии 1000 м, равноценное в смысле количества доставляемой инфекции одному растению в центре круглого участка радиусом 100 м, приблизительно равно

$$0,94 Q_0 / (12,5 \cdot 10^{-5} Q_0) = 7500.$$

Характеристики градиентов ¹

Встречаются градиенты, описываемые кривыми со значительно большим наклоном, чем у кривой, рассчитанной для $m = 1,75$. Так, например, для градиентов, полученных при наблюдении за распространением эцидиоспор *Puccinia graminis* [233, 249], единственной подходящей теоретической кривой оказалась кривая, построенная для полосового источника при $m = 1,24$, а это заставляет предположить, что распространение спор происходило при малой турбулентности. Данные по фитофторозу [27, 261] и результаты наблюдений над *Peronospora destructor* на луке [321] тоже наводят на мысль, что распространение спор происходило в условиях малой турбулентности.

Возможно, что некоторые группы грибов распространяют свои споры в основном именно при малой турбулентности. Если это подтвердится дальнейшими исследованиями, то для пространственной изоляции не нужно будет устанавливать такие большие расстояния, какие считаются необходимыми при обычных значениях турбулентности, ибо при малой турбулентности опасная зона меньше по размеру, хотя и более насыщена инфекцией. В настоящее время, однако, целесообразнее для обеспечения надежной изоляции пользоваться при расчетах графиком, построенным для среднего значения турбулентности, т. е. для $m = 1,75$.

Быстрое уменьшение осаждения с увеличением расстояния от источника инфекции помогает объяснить наблюдения Шмидта и др. [425], которые показали, что множество мелких очагов ржавчины, разбросанных по пшеничному полю, более опасно для посева, чем то же количество больных растений, собранных вместе в один очаг.

Для обнаружения в поле неизвестного источника можно иногда воспользоваться тем обстоятельством, что для данного расстояния от источника характерен определенный наклон кривой. Если очаги поражения (или споры) беспорядочно распределены по исследуемой пло-

¹ Другие характеристики градиентов рассмотрены Планком [363].

шади, то, очевидно, источник инфекции находится очень далеко и потому в месте наблюдения градиент равен нулю. Если число спор, оседающих на обследуемом участке, быстро растет, то можно предположить, что источник инфекции приближается. Когда Стэкмен и Гамильтон [445] в Миннесоте впервые идентифицировали необычную расу ржавчинного гриба, прослеживание телейтостадии этого гриба на злаках привело их к обширным зарослям пораженного ржавчиной барбариса.

ВЛИЯНИЕ МЕСТНОСТИ НА ГРАДИЕНТЫ

До сих пор мы рассматривали диффузию в условиях, близких к идеальным; однако в литературе встречаются сведения о влиянии на градиент рельефа местности.

Распространение пыльцы ветроопыляемых растений характеризуется типичными градиентами (см. например, [10, 232, 237, 349]). Йенсен и Бох [232] во время сильного ветра в открытом поле улавливали пыльцу ржи, райграса, ежи сборной, сахарной свеклы, тимофеевки и кормовой свеклы на клейкие предметные стекла и обнаружили последовательное уменьшение сбора на расстоянии до 1200 м от поля, служившего источником. При этом, однако, они заметили, что живые изгороди и посадки препятствовали распространению пыльцы райграса, ежи сборной и кормовой свеклы, притом в тем большей мере, чем выше было препятствие. Поблизости от источника живая изгородь оказывала такое же защитное действие, как пространственная изоляция в 200 м, в отношении зоны, ширина которой в 5—10 раз превышала высоту изгороди (даже в том случае, когда ветер дул в сторону этой зоны) [54, 394, 426, 466].

Распространение генов

Физические механизмы, лежащие в основе распространения спор и пыльцы по воздуху, в известной мере влияют на генетический состав популяций. Ранние теории распространения генов в популяциях исходили из беспорядочного, случайного их распределения вокруг источника. При таком распределении градиент в любом

направлении описывается одной ветвью кривой нормального распределения. С. Райт [514, 515] изучал генетические последствия пространственной изоляции; позднее его метод использовал Дж. Райт [513], сравнивавший расстояния, на которые распространяется пыльца различных древесных пород, с целью определить влияние «соседства» на формирование рас. Клейкие предметные стекла экспонировали на различных расстояниях от одиночно стоящих деревьев и уловленную на них пыльцу подсчитывали, чтобы определить стандартное отклонение рассеивания. В результате этого опыта были получены следующие величины стандартного отклонения: ясень 17—46 м; дугласова пихта 18 м; тополь и ильм 300 м или более; ель 40 м; атласный кедр 73 м; ливанский кедр 43 м; сосна 17 м. Данные по распространению хорошо соответствовали формулам Грегори, но не теориям, которые исходят из допущения, что траектория каждого пыльцевого зерна может быть рассчитана исходя из скорости и дальности полета и из скорости ветра.

Бейтмен [14] поднял вопрос о том, действительно ли распространение генов подчиняется закону нормального распределения, и показал при помощи метода регрессии, что во многих наблюдавшихся случаях распределение грибных спор, пассивно переносимых ветром насекомых и распространяемых ветром семян носило лептокуртозисный характер, т. е. пик и «хвосты» кривой распределения были увеличены за счет «плечей». При таком характере пассивного распространения по воздуху должно наблюдаться больше скрещиваний как между генетически близкими, так и между генетически далекими формами, чем в том случае, если бы распределение описывалось нормальной (гаусовой) кривой с тем же стандартным отклонением (с той же «максимальной степенью имбридинга») (см. также [345]).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ МИКРООРГАНИЗМОВ НА БОЛЬШИЕ РАССТОЯНИЯ

С фактом распространения микроорганизмов на большие расстояния приходится сталкиваться постоянно и повсеместно. Тем не менее это явление почти не подвергалось экспериментальному изучению. Имеются лишь несистематические или косвенные наблюдения, свидетельствующие о масштабах этого процесса. Некоторые из этих данных обобщены в обзоре Кристенсена [69].

ДИСКУССИЯ О ЗНАЧЕНИИ МИКРОФЛОРЫ ВОЗДУХА

Каждый раз когда у представителей какой-либо группы растений открывали способность к распространению по воздуху, разгорался ожесточенный спор о значении этого явления. Одни исследователи переоценивали его, другие, наоборот, — недооценивали. Крайности всегда опасны, поэтому одна из целей этой книги — дать реальную оценку той роли, которую играет распространение микробов воздушным путем.

С ростом наших знаний по гигиене воздуха совершенствовалось проектирование больничных помещений. Значение распространения патогенных для человека микробов по воздуху было должным образом оценено еще в золотой век бактериологии, но в дальнейшем интерес к этому вопросу постепенно угас. Важную роль сыграли здесь опыты Флюгге, показавшие, что капельки слизи, выделяющиеся из дыхательных путей, рассеиваются на

сравнительно небольшие расстояния (см. гл. XII). В настоящее время равновесие между двумя крайними точками зрения восстановлено благодаря работам Уэллса [487], показавшим, что «капельные ядрышки» обладают способностью длительное время находиться во взвешенном состоянии.

В фитопатологии два указанных направления определились одновременно. Батлер [53] признавал, что споры возбудителей болезней растений могут переноситься по воздуху или с дождевыми брызгами, но считал, что «расстояния, на которые споры могут распространяться воздушным путем, в прошлом часто преувеличивались, и в действительности они намного меньше, чем этого можно было бы ожидать». По его мнению, прерывистость распространения фитопатогенных микроорганизмов можно объяснить переносом на семенах, вегетирующих растениях и плодах, возможность же заражения путем непосредственного переноса спор по воздуху «не следует принимать всерьез». Наумов [320] полагал, что большая часть случаев переноса фитопатогенных грибов на значительные расстояния связана с деятельностью человека, и в отсутствие растения-хозяина грибы распространяются чрезвычайно медленно. В Северной Америке гриб *Endothia parasitica* — возбудитель рака каштанов — за 10 лет не смог пересечь свободную от каштанов полосу шириной всего в 45—60 км; одно из грибных заболеваний пальмовых деревьев, по подсчетам, распространялось всего на 4—5 км в год.

В литературе содержится много примеров, свидетельствующих о неспособности фитопатогенных грибов заражать растения или заселять новую, явно благоприятную для них среду обитания на расстоянии всего в каких-нибудь несколько метров от источника инфекции, (см., например, [263]). Однако не все эти случаи обязательно связаны с трудностями распространения: следует учитывать и такие возможности, как генетическая неоднородность популяции растений-хозяев или предшествующее заселение их конкурирующими микроорганизмами.

Различные взгляды высказывались также в отношении мхов и папоротников. В данном случае большинство

авторов допускает возможность распространения на большие расстояния, хотя иногда встречается и недооценка этого явления (см. [354], стр. 22).

По-видимому, указанные противоречия будут разрешены после проведения количественных исследований. Чрезмерное преувеличение роли распространения микроорганизмов по воздуху может привести к фатализму и отрицанию эффективности фитосанитарных мероприятий, а также разумных мер предосторожности при транспортировке растений. Между тем данные, представленные в предшествующих главах, подчеркивают преимущественное значение местных источников инфекции. С другой стороны, недооценка распространения микроорганизмов воздушным путем также может иметь нежелательные последствия, а именно — увлечение местными фитосанитарными мероприятиями и забвение химических и генетических средств защиты, с одновременным пренебрежением карантинными мерами, что в свою очередь может увеличить опасность проникновения вредоносных паразитов в районы, в которых их ранее не было.

Распространение микроорганизмов на большие расстояния будет рассмотрено в двух аспектах: 1) экстраполяция теорий диффузии, построенных на основе экспериментов по распространению на малые расстояния, и 2) наблюдения над распространением на большие расстояния неорганических и радиоактивных частиц, а также ржавчинных грибов и других микроорганизмов. Изучение этой проблемы усложняется целым рядом обстоятельств: искривлением траекторий воздушных масс, возможностью вторичной концентрации спор внутри кучевых и других облаков, случайным осаждением спор и утратой жизнеспособности.

ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ ОБСУЖДЕНИЕ

По-видимому, тропопауза ограничивает вертикальное распространение спорового облака, причем аналогичный эффект может давать и выраженная инверсия температуры в нижележащих слоях. После того как споровое облако пройдет около 20 км (а иногда и менее), диффузия принимает двухмерный характер. В этом случае с

дальнейшим увеличением расстояния можно ожидать уменьшения градиента концентрации по сравнению с тем, что наблюдалось на меньшем расстоянии от источника, где диффузия была трехмерной. В частном случае поверхностного источника спор, имеющего вид вытянутой полосы, каковым является берег моря, падение концентрации на расстоянии 20 или более километров от берега будет зависеть только от величины Q_x (часть спорового облака, остающаяся во взвешенном состоянии).

В пределах, изученных экспериментально, теория Сеттона, по-видимому, удовлетворительно описывает распространение микробов по воздуху, однако есть сомнение относительно ее применимости для расстояний, превышающих 1 км, или высот свыше 30 м. На это указал Пасквилл [346] на основании своих опытов, в которых на земле и с самолетов изучалось распространение распыленных в воздухе флуоресцирующих частиц на расстояниях до 64 км и высотах до 1220 м. В этих опытах ширина облака намного превышала его высоту. Ширина облака не увеличивалась равномерно по мере удаления от источника, и угол, образованный источником спор и краями облака при наибольшем удалении последнего, был приблизительно вдвое меньше угла, образованного источником спор и краями облака на расстоянии 1—2 км [63]. На расстояниях, превышающих рассмотренные в гл. XIII, различие между турбулентностью в вертикальном и горизонтальном направлениях становится существенным. Дальнейшая диффузия ограничивается тропопаузой или же верхней границей турбулентных слоев атмосферы.

10 октября 1957 г. во время аварии на атомном реакторе в Виндскейле из трубы высотой 122 м были выброшены продукты радиоактивного распада (радиация 20 000 с). Изучение образцов, взятых с поверхности земли, дало детальные данные по распространению радиоактивной пыли на расстояниях до 290 км [29]. Полученные результаты представляют определенный интерес, так как экспериментальные данные по распространению микроорганизмов на такие большие расстояния отсутствуют. Для выяснения характера распространения бы-

ли построены (в логарифмическом масштабе) графики зависимости количества выпавших радиоактивных осадков от расстояния (радиоактивность измеряли на пастбищах и в молоке). Кривые, полученные для расстояний до 15 км, были относительно плоскими, что согласуется с высотой источника. Для больших расстояний, начиная примерно с 28 км, наклон кривой оказался близок к кривой для d_w при $m=1,75$. Отсюда видно, что наши формулы можно использовать и для расстояний в несколько сот километров, с учетом того, что, как в случае аварии в Виндскейле, траектория облака, движущегося над поверхностью земли, обычно не представляет собой прямую.

Другой точки зрения по поводу распространения «локальных болезней» (crowd diseases) сельскохозяйственных культур на большие расстояния придерживается Планк [360, 363]. Этот исследователь применил метод градиентов для обоснования новой концепции *горизонта инфекции* (вокруг пораженного поля), за пределами которого количество инфекционного начала ничтожно мало. Локальные болезни определяют как «заболевания, которые не могут ни распространяться в значительных масштабах на большие расстояния, ни сохраняться в почве длительное время». Меры борьбы с ними сводятся к внедрению севооборотов и изоляции зараженных участков. Планк выдвинул следующую общую гипотезу: «если с проникающей на поля болезнью можно легко бороться путем их изоляции, то с ней можно также бороться путем увеличения размеров полей и соответственно уменьшения их числа». Такой вывод можно считать обоснованным как для инфекции, распространяющейся от дикорастущих растений за пределами поля, так и для инфекции, переходящей с одного поля на другое.

В отношении спор, перелетающих по воздуху с поля на поле, Планк предложил для определения вероятности оседания споры на расстоянии x от источника эмпирическую формулу $p = k/x^n$, где k и n — константы. Из опубликованных данных следует, что для расстояний свыше 30 м, $n \geq 2$, а при дальнейшем увеличении расстояния n приближается к 4. Для ряда одинаковых

полей, равномерно распределенных по большому району, Планк показал, что если Q — число спор, попавших на одно поле от непосредственно примыкающих полей, то общее число спор, попавших со всех других полей, находящихся на любом расстоянии от данного, будет

$$Q \left(1 + \frac{1}{2^{n-1}} + \frac{1}{3^{n-1}} + \dots \right).$$

При $n \leq 2$ приведенный ряд расходится и «горизонта» не существует, при $n > 2$ ряд сходится, а при $n \geq 3$ понятие «горизонта» становится реальным (табл. 30). Экспериментальные данные показывают, что для фитофтороза картофеля (*Phytophthora infestans*) и ложной мучнистой росы лука (*Peronospora destructor*) n приближается к 4.

Таблица 30

Влияние градиента на удаленность «горизонта» инфекции [361]

	% поступающей инфекции			Удаленность «горизонта» (число полей)
	со смежных полей	более чем через 3 поля	более чем через 5 полей	
$n = 2,5$	38	40	32	>50
$n = 3$	61	17	11	5
$n = 4$	83	3	1	2

При малом n местные гигиенические мероприятия будут быстро сведены на нет потоком инфекции извне, но при $n \geq 3$ эффективная борьба с инфекцией становится возможной.

НАБЛЮДЕНИЯ

Вторичное заселение Кракатау

Вулканический остров Кракатау лежит в узком проливе между Явой и Суматрой. В августе 1883 г. на острове произошло извержение вулкана, которое уничто-

жило гористую часть, составлявшую $\frac{2}{3}$ территории острова, и оставило в морском дне впадину глубиной 300 м. Уцелевшая часть острова была залита лавой и засыпана пеплом. На высоту 27 км поднялся столб тончайшей пыли, который был унесен господствующими в этом районе ветрами на запад. Эта пыль затем на протяжении ряда лет циркулировала в атмосфере над тропическими и умеренными зонами [455]. Подобная циркуляция пыли над земным шаром, безусловно, имеет отношение к распространению микроорганизмов на большие расстояния, однако история повторного заселения острова Кракатау, на котором, как полагают, погибли все живые существа, представляет еще больший интерес.

Через три года после извержения единственными цветковыми растениями, которые Трэйб [461] нашел на Кракатау, были два вида сложноцветных и два вида злаков. Кроме того, было найдено 11 видов папоротников, а на вулканическом осадке — налет сине-зеленых водорослей (*Suaephuceae*). Ближайшая земля находится в 40 км от острова, и надо полагать, что все эти растения были принесены ветром.

Результаты последующих наблюдений подытожены Ридли [395], который пришел к заключению, что из 144 видов цветковых растений, обнаруженных к 1930 г. на острове, 24% были принесены ветром, 42% — морского происхождения (с прибитых к берегу деревьев), а большинство остальных, видимо, были занесены птицами. Кроме того, было обнаружено 48 видов папоротникообразных и 19 видов мохообразных; все эти растения могут переноситься ветром. Бедийн [26] (см. также [257]) считал, что большинство найденных на Кракатау грибов также были принесены ветром. Он был поражен малочисленностью лишайников, которых он в 1940 г. насчитал всего 13 видов (0,1% от общего числа видов, обитающих на земном шаре), в то время как папоротникообразные были представлены к этому времени 61 видом, а цветковые — 263. Кроме того, ни один из этих лишайников не рос на скалах, все они были эпифитами и, по-видимому, попали на остров с плавником. Приведенные данные убедительно показывают, что по сравнению с миксомицетами, которые были представ-

лены 28 видами (7% от общего числа видов), лишайники очень плохо приспособлены к переносу ветром. Ржавчинные грибы были представлены всего двумя видами (0,02% от общего числа видов); следует, однако, иметь в виду, что эти облигатные паразиты не могут расселяться, опережая те из цветковых растений, которые служат их хозяевами.

Количественные данные

Как видно из приведенных данных, фактического материала, свидетельствующего о массовом переносе микроорганизмов по воздуху на большие расстояния, вполне достаточно; однако количественных данных по этому вопросу мало. Исключительный интерес представляют работы Цогга [525], проведенные в верховьях Рейна с одним из видов ржавчины кукурузы. Эти работы привлекают внимание как сложностью топографии данного района, так и величиной расстояний, на которые было прослежено распространение гриба. В той части Швейцарии, где проводились эти исследования, *Puccinia sorghi* зимует в эцидиальной стадии на кислице (*Oxalis stricta*), которая растет в равнинном районе, там, где Рейн впадает в Боденское озеро. В начале лета происходит заражение соседних посевов кукурузы и образуется источник уредоспор, из которого гриб переносится ветром вверх по узкой долине Рейна. В различные сроки вегетационных периодов 1945 и 1947 гг. Цогг определял пораженность на расстоянии до 66 км от источника. В отношении градиента распространения инфекции Цогг установил три важных факта: 1) общее падение числа уредопустул, приходящихся на одно растение, с увеличением расстояния от источника; 2) выравнивание кривой, т. е. уменьшение градиента в результате вторичного распространения в более поздние сроки; 3) значительные колебания градиента в связи с тем, что пораженность падает там, где долина расширяется, и вновь возрастает при ее сужении. Цогг, без сомнения, правильно объяснял это явление тем, что сужение долины влечет за собой увеличение концентрации спор, хотя здесь могут играть роль и другие эколого-климати-

ческие факторы. По терминологии, принятой в данной книге, при сужении долины должны увеличиваться как удельный расход (UP), так и коэффициент захвата (E).

Теория диффузии, развитая в гл. XIII, касается распространения частиц над плоской поверхностью, поэтому выявленные особенности распространения спорового облака вверх по альпийской долине представляют значительный интерес. По сравнению с расстоянием, на которое распространяется споровое облако, источник инфекции у Боденского озера должен выглядеть точечным, хотя вблизи источника следует ожидать некоторого уменьшения градиента. Учитывая, что направление ветров является вполне определенным (вверх или вниз по долине), представляется целесообразным рассмотреть d_w (плотность отложения по мере удаления от источника в направлении ветра). Откладывая данные Цогга в логарифмическом масштабе, находим, что линейная регрессия (принятая равной $\lg y = 5,356 - 1,818 \lg x$) хорошо совпадает с наклоном функции d_w , что и следует из нашей теории (см. гл. XIII). Мы рассматриваем это как свидетельство того, что *диффузия* вследствие атмосферной турбулентности развивается в долине примерно так же, как в любом другом месте, но *осаждение* подвержено сильным колебаниям, поскольку на него влияет ширина долины.

Результаты наблюдений, проведенных в таких же масштабах над морем, приводит Хессельман [201], который проследил перенос пыльцы деревьев из скандинавских лесов через Ботнический залив. Анализы проводились с 16 мая по 25 июня 1918 г. на двух плавучих маяках, находившихся в 30 и 55 км от берега; пыльцу собирали в открытые чашки Петри (табл. 31).

Пыльца может быть перенесена ветром и на гораздо большие расстояния, чем те, которые приведены выше. Дьяковская [113] обнаружила пыльцу сосны и ели на берегах Гренландии, в 600—1000 км от ближайших сосновых или еловых лесов. Полунин [368] отметил осаждение пыльцы сосны и ели еще севернее, на Шпицбергене; в июле и августе количество осаждающейся пыльцы составляло примерно 200 зерен на 1 м^2 в день (см. гл. IX). Рекордное расстояние в этом отношении указывает,

по-видимому, Хафстен [182], который нашел пыльцу *Nothofagus* на торфяных болотах острова Тристан-да-Кунья, в 4500 км от возможного ближайшего источника этой пыльцы в Южной Америке.

Таблица 31

Состав пыльцы, собранной на плавучих маяках в Ботническом заливе 16 мая — 25 июня 1918 г. [201]

Древесная порода	Скорость оседания, см/сек	Число пыльцевых зерен на 1 см ³		(a/b) × 100%
		30 км от берега (a)	55 км от берега (b)	
Ель	8,7	696 100	408 900	58,6
Сосна	2,5	239 000	106 900	44,4
Береза	2,4	681 000	364 900	53,5
Другие	—	4 300	1 200	27,9

Пример большого расстояния, на которое могут переноситься споры мхов, приводит Петтерсон [354]. В Тверминне (Финляндия) 22—23 июля 1936 г. во время непрерывных дождей и слабых, преимущественно восточных ветров он собрал за 15 час 104 мл дождевой воды. В этой пробе оказалось очень много спор мохообразных, давших 300 растений *Marchantia polymorpha* и *Metzgeria* sp. Еще больший интерес вызвало обнаружение спор, из которых было получено 278 растений *Aloina brevirostris* и 2 растения *A. rigida*. Это мелкие одно- или двухлетние мхи, обитающие на сухих известковых почвах и до этого в Финляндии никогда не встречавшиеся. *A. brevirostris* отмечался несколько раз в Восточной Европе; однако присутствие такого большого количества спор этого вида в осадках, выпавших над Финляндией, свидетельствует о том, что эти споры должны были быть занесены из района, в котором численность данного вида очень велика. Этот район, по мнению Петтерсона, расположен в Сибири, в бассейне Енисея, на расстоянии не менее 2000 км от Тверминна. Персон [349] не разделял мнения Петтерсона. Он считал, что

споры *A. brevirostris* попали в Финляндию из более близкого источника, а именно из европейской части России или из Швеции. К тому же выводу пришел и Бергерон [17] на основании изучения траектории движения воздушных масс в тот день, когда проводился анализ. Однако, по данным Петтерсона, споры *Aloina* осаждались с дождевой водой в количестве 10 000 на 1 м², и, хотя их происхождение не установлено, они бесспорно должны были проделать до этого значительный путь.

В качестве примера распространения на большие расстояния представляют интерес количественные данные по осаждению уредоспор стеблевой ржавчины пшеницы (возбудитель — *Puccinia graminis tritici*), приводимые Стэкменом и Гамильтон [445]. В конце мая 1938 г. они изучали осаждение уредоспор этого гриба в ряде районов севернее массивов созревшей озимой пшеницы, расположенных в южной части США и являющихся обширным источником уредоспор. В массивах яровой пшеницы северных районов США уредоспоры в это время года еще не образуются, и источником инфекции служат споры, приносимые южными ветрами. В табл. 32, составленной по данным Стэкмена и Гамильтон, показано количество спор, осевших в районе, служащем источником инфекции, и в ряде пунктов к северу от него.

Другие наблюдения, проведенные 13—14 июня, дали следующие результаты (количество осевших уредоспор

Таблица 32

Распространение спор *Puccinia graminis* на большие расстояния [445]

Место взятия пробы	Приблизительное расстояние от источника, км	Количество уредоспор, осевших на 1 м ² за 48 ч
Даллас (Техас)	Район, служащий источником инфекции	1 392 000
Оклахома	300	67 500
Фолс-Сити (Небраска)	560	82 600
Биатрис (Небраска)	840	21 200
Мадисон (Висконсин)	970	2 065

на 1 м² за 48 час): Канзас — 3 620 000, Небраска — 584 000, Айова — 230 000, Южная Дакота — 136 000, Миннесота — 347 000, Северная Дакота — 14 500.

Описанные факты переноса по воздуху на большие расстояния возбудителя ржавчины злаков не являются случайными или нетипичными. Напротив, работы, проведенные на обширной территории, показали, что ежегодная трансконтинентальная миграция спор по воздуху в обоих направлениях совершенно необходима для возникновения тех эпифитотий ржавчины, которые регулярно поражают зерновые культуры в Северной Америке. Более того, учитывая, что распространение при помощи ветра относительно неспецифично, следует думать, что описанные закономерности, присущие ржавчинным грибам, без сомнения, свойственны и множеству других организмов, споры которых разносятся по всему земному шару.

По ряду причин данное явление оказалось возможным продемонстрировать в первую очередь на ржавчине злаков. Это произошло, во-первых, благодаря комплексному изучению определенной болезни ведущей пищевой культуры (пшеницы) одновременно многими исследователями в целом ряде фитопатологических лабораторий, разбросанных по всей Северной Америке, и, во-вторых, благодаря своеобразному жизненному циклу возбудителя, облегчающему изучение его распространения. Соответствующие материалы, полученные на основе анализа содержания уредоспор, учета полевых данных по пораженности посевов, изучения географического распространения физиологических рас гриба и метеорологических сводок, были недавно обобщены в монографии Стэкмена и Харрара ([446], стр. 221—232). Сущность этого вопроса вкратце сводится к следующему. *Puccinia graminis* и *P. rubigo-vera* (= *P. triticea*) по ряду причин не переносят суровой зимы северной части континента, а также жаркого и сухого лета южных районов. Яровая пшеница, посеянная весной в северной части США и Канаде, ежегодно получает огромные количества спор (настоящие «споровые ливни») от пораженных этой болезнью массивов озимой пшеницы в Мексике и Техасе. В одни годы распространение инфекции носит характер после-

довательных коротких скачков с перерывами для локального размножения, в другие, когда характер атмосферного давления благоприятствует установлению постоянных ветров, инфекция внезапно распространяется с юга на расстояние в тысячу и более километров. Точно таким же образом осенью озимая пшеница на юге заражается спорами, приносимыми с севера. Массовый перенос спор через североамериканский континент в восточном или западном направлениях — явление сравнительно редкое. *P. glutarum* (возбудитель желтой ржавчины) распространяется на гораздо меньшие расстояния, чем *Puccinia graminis* или *P. rubigo-vera*. Это, по-видимому, связано с тем, что в воздухе ее уредоспоры значительно быстрее погибают.

Подобное же ежегодное распространение по воздуху спор возбудителей ржавчины злаков отмечалось и в других частях света. Так, например, в Индии большое количество уредоспор ежегодно выносится с гор на равнины. Как показал Мехта [300, 301], в течение длительного и жаркого лета на Индийских равнинах не остается ни одного местного очага ржавчинной инфекции и тем не менее в этих районах ржавчина пшеницы и ячменя ежегодно приносит большой ущерб. Объясняется это тем, что летом ржавчинные грибы сохраняются в горах (на высоте не менее 2000 м), на посевах зерновых культур и на дикорастущих растениях. Инокулюм, разносимый отсюда ветром, создает на своем пути очаги инфекции, так что к началу зимы инфекция попадает и на равнины. В этом процессе участвуют как восходящие, так и нисходящие ветры. Раннее распространение ржавчинной инфекции, проникшей в междуречье Инда и Ганга из центрального Непала и гор Нилгирис и Пални, является причиной ежегодных опустошительных эпифитий ржавчины.

Согласно данным русских исследователей, в основном Л. Ф. Русакова и А. А. Шитиковой-Русаковой (цит. по Честеру [67]), уредоспоры ржавчинных грибов переносятся на сотни километров с запада на восток через Азовское море, а также из Манчжурии вверх по долине Амура. В то же время, массивы пшеницы, расположенные западнее озера Байкал в Иркутской области, по-

видимому, хорошо изолированы окружающими степями, горами и тундрой. В этих местах *Puccinia graminis* отсутствует, но встречается *Puccinia rubigo-vera*, образующая эцидии на *Isopyrum fumarioides*, обычном сорняке пахотных земель, который служит промежуточным хозяином для этого вида. Вероятно, достаточно обособлены и районы возделывания пшеницы в Австралии и Аргентине. Во всяком случае, попадание спор извне не влияет здесь на ежегодные циклы ржавчинных заболеваний и расовый состав ржавчинных грибов. По заключению Честера ([67], стр. 146), «в Австралии, Аргентине и западнее озера Байкал, бесспорно, расположены районы, которые настолько отделены природными барьерами (горами, океанами, пустынями и громадными расстояниями) от других районов возделывания пшеницы, что с практической точки зрения — имея в виду возможность заноса ржавчины пшеницы по воздуху — их можно считать полностью изолированными от внешнего мира».

Таким образом, в отношении ржавчинных грибов, паразитирующих на зерновых культурах, наблюдается свободное передвижение уредоспор на большие расстояния. Иногда это явление отмечается ежегодно, а в некоторых случаях регулярно происходит и обратное перемещение инфекционного начала. Однако на расстояния порядка нескольких тысяч километров уредоспоры воздушным путем не переносятся. В отношении распространения по воздуху ржавчинные грибы, паразитирующие на злаковых, изучены гораздо лучше любой другой группы микроорганизмов. Исходя из того что уредоспоры ржавчинных сравнительно велики, следует ожидать, что и некоторые другие организмы, образующие споры меньших размеров, должны переноситься на дальние расстояния по крайней мере не хуже, чем споры ржавчинных. Сюда относятся, в частности, окрашенные споры пластинчатых грибов и миксомицетов.

В Америке на кукурузе паразитирует ржавчинный гриб *Puccinia polysora*. Природным барьером для его распространения на восток служит Атлантический океан; кроме того, распространению в этом направлении препятствуют также и господствующие ветры тропических широт. С 1879 г. этот гриб находили [87] на *Zea*

mays и *Tripsacum* в восточных и южных районах США, в Центральной Америке и на Антильских о-вах, а в 1940 г. Стэкмен нашел его на кукурузе в Перу. В 1949 г. *Puccinia polysora* внезапно появилась в Африке, в Сьерра-Леоне, где она вызвала тяжелое заболевание кукурузы. Отсюда гриб стал быстро распространяться по всему континенту. В 1951 г. он был обнаружен в большинстве районов Западной Африки, в 1952 г. — в Конго и Восточной Африке (от Судана до Танганьики), в 1953 г. — в Южной Родезии, Португальской Восточной Африке, на Мадагаскаре, Реюньоне и о-ве Маврикия, а в 1955 г. — на о-вах Агалега и Родригес. Одновременно другой очаг инфекции, возникший в 1950 г. в Малайе, распространившись, достиг Таиланда, Филиппин и о-ва Рождества в Индийском океане в 1956 г. [57, 511]. Очевидно, примерно до 1949 г. гриб *Puccinia polysora* существовал лишь на выносливых американских сортах кукурузы; обширные районы Африки, где возделываются высоковосприимчивые сорта, были для него недоступны из-за такого непреодолимого барьера, как Атлантический океан (5600 км) с его пассатными ветрами.

Вопрос о возможных путях проникновения *Puccinia polysora* из Америки в Африку обсуждался Каммаком [58]. По его мнению, перенос по воздуху в данном случае исключен, а инфекция была занесена человеком с зерном и початками кукурузы, которые в большом количестве ввозились на самолетах в Западную Африку из Америки во время второй мировой войны и в послевоенные годы. В Африке природных барьеров для распространения гриба ветром, по-видимому, оказалось недостаточно, поэтому он быстро распространился по всему континенту и достиг Мадагаскара всего за четыре года.

Фитопатогенные микроорганизмы, распространяющиеся воздушным путем, представляют серьезную проблему для специалистов по защите растений, совершенно отличную от проблемы борьбы с такими почвенными болезнями, как, например, рак картофеля. Имеется и целый ряд других примеров быстрого распространения фитопатогенного микроба после занесения его человеком в изолированный район. Сюда относятся: фитофтороз картофеля (*Phytophthora infestans*), который был зане-

сен в Европу в 40-х годах прошлого века, а в Австралию и Южную Африку — в 1909 г., ржавчина мальвы (*Puccinia malvacearum*), которая распространилась по западной и центральной Европе между 1869 и 1874 гг. ([150], стр. 141), и ржавчина львиного зева (*P. antirrhini*), которая недавно распространилась по Новой Зеландии [73].

Мы не располагаем пока прямыми количественными данными, которые могли бы охарактеризовать абсолютные пределы для распространения микроорганизмов. Однако проводимые в последние годы испытания ядерного оружия проливают свет на эту проблему [259, 449]. Облака радиоактивной пыли, возникающие при взрыве бомбы мощностью менее одной мегатонны, поднимаются на высоту 10—12 км и обычно остаются в тропосфере, не проникая в стратосферу. Такое пылевое облако, в основном состоящее из частиц диаметром менее 1 мк, диффундирует в тропосфере в горизонтальном и вертикальном направлениях, по мере перемещения с господствующими восточными ветрами умеренных широт. Оно обходит земной шар в 4—5 недель, причем большинство частиц выпадает из атмосферы за 1—2 месяца. Зона неподвижного воздуха над тропиками служит барьером, препятствующим распространению радиоактивного облака между Северным и Южным полушариями.

При взрыве на небольшом расстоянии от поверхности земли термоядерной бомбы мощностью свыше мегатонны большая часть образующейся субмикроскопической пыли попадает в стратосферу, где ее распространение очень резко отличается от передвижения радиоактивной пыли в тропосфере. В стратосфере радиоактивное облако распространяется одинаково над всеми широтами, а составляющие его частицы выпадают гораздо медленнее. По различным подсчетам, их число сокращается на 50% лишь за 5—10 лет. Таким образом, при последовательном проведении испытаний радиоактивная пыль накапливается в стратосфере. Ввиду того, что никакого природного механизма для перенесения микроорганизмов в стратосферу в подобных масштабах не существует, термоядерные испытания не представляют такого непосредственного интереса для аэробиологии, как

испытания менее мощных, так называемых «нормальных» бомб.

Возможно, что некоторые данные, характеризующие предельные возможности для горизонтального распространения микроорганизмов, можно получить путем изучения географического распределения видов. При изучении распространения по земному шару гриба *Schizophyllum commune* [385] никакой определенной закономерности выявить не удалось, но вполне возможно, что, например у *Coprinus*, дело обстоит иначе. В целом принято считать, что в природе грибы распространены шире цветковых растений. В Европе и Северной Америке общих видов гименомицетов имеется больше, чем общих видов цветковых растений. Виды грибов, обитающие в тропиках и южной части умеренного пояса, значительно отличаются от видов, обитающих в северной части умеренного пояса [21]. Многие сапрофитные грибы, в первую очередь почвенные плесени, принадлежат к космополитическим формам. Неизвестно, в какой степени участвует в их распространении по всему земному шару ветер, и в какой — другие факторы, в том числе и деятельность человека; однако изучение распространения ржавчинных грибов дает нам некоторый материал на этот счет.

ВЫЖИВАЕМОСТЬ МИКРООРГАНИЗМОВ

Хотя теоретически распространение микроорганизмов по воздуху можно рассматривать как неограниченный процесс, характер явлений, которые мы обсуждали в этой главе, показывает, что практически пределы для такого распространения существуют. Под воздействием того или иного фактора количество инфекционного начала, переносимого на большое расстояние, может сократиться почти до нуля. Источник инфекции может оказаться недостаточно мощным или споровое облако благодаря разведению и осаждению может достигнуть данной точки в концентрации, не поддающейся обнаружению. Наконец, может оказаться, что за время перемещения спорового облака большинство спор или все они погибли.

Уравнения, приведенные в гл. XIII, не учитывают гибели спор при переносе и характеризуют их рассеивание просто как диффузию материальных частиц, независимо от того, живы они или мертвы. Такой подход отчасти оправдывается тем, что физические процессы, обуславливающие распространение спор, также действуют одинаково на живые и мертвые споры. Кроме того, если фитопатолога или селекционера интересуют только живые клетки, то для специалиста по аллергии одинаково важны как живая, так и мертвая спора или пыльцевое зерно. Ни один из измеренных градиентов не дает даже намека на то, что потеря жизнеспособности отражается на процессе распространения. Вполне возможно, что такое влияние имеет место, но, к сожалению, расстояния, о которых может идти речь в любом количественном эксперименте, все еще слишком незначительны, а наши методы слишком грубы для того, чтобы определить потерю жизнеспособности в пределах градиента. Тем не менее на значительных расстояниях потеря жизнеспособности может заметно влиять на градиент. Некоторые организмы могут терять жизнеспособность при переносе в воздухе на весьма малые расстояния, однако последствия этого явления до сих пор еще не удавалось отделить от последствий простого снижения концентрации вследствие диффузии и осаждения.

Уредоспоры ряда ржавчинных грибов, паразитирующих на злаках, например *Puccinia graminis* или *P. rubigo-vera*, бесспорно, могут оставаться жизнеспособными после переноса по воздуху на много сотен километров, даже если их путь проходит через верхние слои тропосферы, однако некоторые другие виды, такие, как *P. glutarum* и *P. polysora*, по-видимому, менее выносливы. Принято считать, что эцидиоспоры ржавчинных менее устойчивы при переносе на значительные расстояния, а базидиоспоры (споридии) *Cronartium ribicola* — возбудителя пузырчатой ржавчины веймутовой сосны — выдерживают перенос не далее чем на несколько сотен метров. Для того чтобы количественно охарактеризовать влияние гибели спор на градиент рассеивания, необходимы серьезные исследования по переносу спор на разные расстояния.

Физиологическое изучение выживаемости микроорганизмов

Колоссальная литература по выживаемости и скорости гибели микроорганизмов хорошо освещает вопрос о факторах, влияющих на эти процессы при самых разнообразных условиях внешней среды, но почти не содержит сведений о выживаемости микроорганизмов, присутствующих во взвешенном состоянии в воздухе. По вопросу об изменении жизнеспособности организмов, взвешенных в воздухе, имеются лишь косвенные данные; прямые эксперименты проводились только с бактериями, малые размеры которых позволяют изучать продолжительность их жизни в аэрозолях во вращающемся стальном барабане, сконструированном Голдбергом и др. [158]. С помощью этого метода Уэбб [481, 482] получил данные, свидетельствующие о том, что непосредственной причиной гибели взвешенных в воздухе бактериальных клеток является потеря связанной воды белком. В отмирании популяций можно различить две стадии: 1) быструю гибель клеток в первый момент после попадания в воздух и 2) медленное отмирание, которое наблюдается позднее и которое можно заметно задержать с помощью некоторых бактериостатических веществ.

Динамика постепенного отмирания клеток в чистой микробной культуре в норме имеет экспоненциальный характер: через одинаковые последовательные промежутки времени гибнет одна и та же часть популяции. Аналогичный характер имеет процесс радиоактивного распада. Однако процесс отмирания природных популяций, которые часто бывают смешанными и состоят из разнокачественных особей или видов, не всегда подчиняется этой закономерности. Отмирание популяции часто характеризуют временем, на протяжении которого (при определенной совокупности условий) гибнет вся популяция или большинство составляющих ее особей. Ярвуд и Сильвестер [518] справедливо указывают, что этот показатель трудно измерить точно, и рекомендуют пользоваться понятием «периода полужизни» популяции (понятие, аналогичное «периоду полураспада» радиоактивных элементов). Не говоря уже о том, что измерить

«период полужизни» гораздо легче, чем определить время гибели всех клеток, показатель этот и более логичен, чем какая-либо произвольно взятая величина (например, гибель 90 или 99% популяции), ибо это время, к которому все особи, первоначально присутствовавшие в популяции, имеют одинаковый шанс выжить или погибнуть. В качестве примера Ярвуд и Сильвестер указывают, что «период полужизни» базидиоспор *Cronartium ribicola* равен 5 час. Не всегда бывает легко определить физиологическое состояние данной споры или клетки. При наличии роста ее наверняка можно считать живой, однако отсутствие роста иногда свидетельствует просто о том, что для этого роста не хватает каких-то необходимых условий. Физиологам очень часто приходится ставить опыты по выяснению влияния тех или иных внешних условий на продолжительность жизни микроорганизмов. Большинство таких работ проводится в лабораториях, в условиях, где микроорганизмы находятся на поверхности раздела фаз жидкость/газ или плотная среда/газ. Очевидно, что главными факторами воздушной среды, влияющими на выживаемость (не всегда, впрочем, так, как можно было бы ожидать), являются влажность, температура и излучение (видимая или ультрафиолетовая часть спектра). Так, Вислер [493] в условиях лабораторного опыта определил, что обычно находимая в воздухе *Sarcina lutea* примерно в 100 раз более устойчива к облучению ультрафиолетом, чем кишечная палочка *Escherichia coli*.

На первый взгляд условия, складывающиеся в атмосфере, могут показаться крайне неблагоприятными для выживания изолированных микробных клеток (или даже покоящихся спор). Ввиду ничтожных размеров отношение поверхность/объем у микробных клеток очень велико, а это означает, что они легко доступны всем внешним воздействиям. Высокоустойчивы к неблагоприятным внешним условиям эндоспоры бактерий, но споры многих растений представляют собой образования, менее устойчивые, чем материнские организмы.

Выше уже упоминалось о высушивании как одном из факторов гибели микроорганизмов. Высушивание происходит наиболее интенсивно в дневное время и в слоях

воздуха, примыкающих к земле. На больших высотах, а ночью во всей атмосфере складываются менее благоприятные условия для испарения, и споры могут даже прорасти в облаках (в литературе описаны подобные случаи для уредоспор ржавчинных грибов). Пока еще не ясно, как увязывать метеорологические наблюдения с оценкой условий, влияющих на выживаемость организмов. В неподвижном воздухе испарение является функцией абсолютной сухости воздуха, но в движущемся воздухе оно может зависеть от относительной влажности. Возможно, что воздушную спору следует считать «неподвижной» относительно того воздуха, в котором она взвешена. Осложняющим моментом служит здесь то, что из-за теплового излучения спора редко имеет ту же температуру, что и окружающий воздух. Однако ввиду малой теплоемкости споры соответствующая разница вряд ли может быть значительной. С усовершенствованием методов высушивания из замороженного состояния выяснилось, что потеря жизнеспособности сильно зависит от температуры, при которой происходит высушивание, и от скорости высушивания. Повторное увлажнение и высушивание часто ведут к потере жизнеспособности.

Как показали физиологические эксперименты, многие организмы, являющиеся обычными компонентами микрофлоры воздуха, устойчивы к высушиванию. Менее устойчивые организмы, вероятно, лучше выживают, если они находятся высоко над землей. Большинство микроорганизмов дольше сохраняет жизнеспособность в покоящемся состоянии при температурах, свойственных большим высотам, а не поверхностным слоям воздуха. На большую часть воздушных спор температуры, отмечаемые в атмосфере, оказывают не летальное, а напротив, защитное действие (см. [305]).

Гораздо более серьезную опасность представляет радиация; в последнее время количество литературы по этому вопросу непрерывно растет. В атмосфере наиболее быстрым летальным действием обладает ультрафиолетовое излучение. Основная часть этого излучения не достигает поверхности Земли, так как оно поглощается воздухом. Поэтому вынос микроорганизмов на большую

высоту таит опасность сильного увеличения дозы ультрафиолетовых лучей, если только данный участок земной поверхности не находится под прикрытием облаков. Хорошо защищенными от облучения можно также считать окрашенные споры и бактерии, переносимые на крупных частицах. Взаимосвязи между воздействием влажности, температуры и радиации изучены еще недостаточно. Вполне возможно, что низкая температура и высушивание частично предохраняют споры от лучевого поражения. Кроме того, при возвращении споры в нижние слои воздуха поражение, полученное при ультрафиолетовом облучении на больших высотах, может частично компенсироваться эффектом фотореактивации под действием видимого света. Джаггер [229] определяет фотореактивацию как «восстановление нормальной биологической структуры, поврежденной ультрафиолетовым излучением, под действием ближнего ультрафиолета или видимой части спектра». Видимый свет компенсирует повреждающее действие ультрафиолетового излучения у многих микроорганизмов: у бактерий, актиномицетов, грибов и дрожжей, а также у простейших. Можно, однако, ожидать, что у микроорганизмов, выдержавших пребывание на больших высотах, частота мутаций при их возвращении на землю окажется увеличенной.

Подытоживая вопрос о возможности выживания в атмосфере «воздушного планктона», Гислен [154] отмечает: «Если нижние слои воздуха, в которых находятся и облака (т. е. ниже 3000—4000 м), служат подходящей средой для распространения микроорганизмов, то вышележащие слои атмосферы крайне неблагоприятны для их существования,— и не столько из-за низкой температуры, недостатка влаги и пониженного атмосферного давления, сколько из-за разрушающей радиации».

АЭРОБИОЛОГИЯ

Литература по аэробиологии не систематизирована, однако в целом ряде работ [82, 88, 105, 113, 149, 195, 204, 228, 291, 317, 354, 386, 433, 444, 448, 487, 489, 508, 509] можно найти обширные библиографические списки по этому вопросу.

Нам осталось рассмотреть выводы из каждой главы с позиций целого, т. е. сформулировать, обсудить и попытаться обобщить их.

ХАРАКТЕРИСТИКА ЯВЛЕНИЙ

Микроорганизмы, переносимые по воздуху в одиночку, группами или на частицах пыли, тяжелее воздуха. В неподвижном воздухе они падают под действием силы тяжести с постоянной скоростью, колеблющейся в зависимости от их размера и удельного веса от 0,05 до 150 см/сек. Это падение приводит к осаждению их из воздуха при условии, что другие силы не препятствуют проявлению гравитации.

Можно отметить два атмосферных процесса, препятствующих оседанию частиц через неподвижный пограничный слой. Это, во-первых, турбулентная диффузия в ветре, которая несет споровое облако в горизонтальной плоскости и в то же время рассеивает его как по горизонтали, так и по вертикали, и, во-вторых, тепловая конвекция, которая может уносить споровое облако на большие высоты, в верхние слои тропосферы. Естествен-

но поэтому, что первостепенную важность в распространении микробов приобретают те механизмы, с помощью которых воздушные споры пересекают пограничный слой воздуха у поверхности земли и достигают турбулентного ветрового слоя. Энергия, необходимая для «выбрасывания» спор в воздух, может вырабатываться самими организмами или поступать извне при участии самых разнообразных факторов, например ветра или дождевых брызг. Факторы, контролирующие механизм «выбрасывания», контролируют и наличие спор в воздухе. Чем более приспособлен организм к одному определенному способу распространения, тем труднее ему распространяться другими путями. Вскрытие механизма «выбрасывания» важно по целому ряду причин.

Рассеивание с брызгами дождя носит локальный характер. Это объясняется тем, что крупные капли, несущие большое количество спор, разносятся ветром не так далеко, как мелкие.

Благодаря приземной турбулентности спорное облако достигает вершины пылевого горизонта, а конвекция поднимает его еще выше. Характер падения концентрации спорных облаков с увеличением высоты приближается к логарифмическому, но равновесие в атмосфере никогда не достигается. Часто на высоте 2000—3000 м имеется зона повышенной концентрации.

Разбавление спорного облака при горизонтальном перемещении по направлению ветра является результатом конвективной диффузии. Из формул конвективной диффузии, предложенных целым рядом метеорологов и физиков, наиболее пригодными следует считать формулы Сеттона¹. Полученные в микробиологических исследованиях значения параметров сеттоновских уравнений диффузии помогают рассчитать концентрации спор на различных расстояниях от источника. Мы ждем новых методов, однако они могут появиться не скоро, так как эта проблема, по-видимому, особенно сложна.

Концентрация спорного облака падает не только в связи с диффузией, но и в результате разнообразных

¹ С этим выводом автора трудно согласиться; см. примечание на стр. 91. — *Прим. ред.*

процессов осаждения, из которых главную роль играют инерционное осаждение, турбулентное осаждение и оседание под действием силы тяжести. Скорость ветра, размеры и ориентация поверхности, размер самих частиц — все это оказывает большое влияние на эффективность инерционного осаждения как в аэродинамической трубе, так и на открытом воздухе.

Осаждение из атмосферы под воздействием природных факторов изучалось экспериментально. При прочих равных условиях размер частиц оказывает серьезное влияние на количество частиц, оседающих из спорового облака данной концентрации на уровне земли. Когда осаждение происходит близ уровня земли, падение концентрации спорового облака за счет осаждения бывает весьма значительным. Мы не можем в настоящее время отдать предпочтение какой-либо одной из двух теорий осаждения на землю, ни той, которая придает основное значение скорости ветра, ни той, которая исходит из расстояния, пройденного споровым облаком. Необъяснимо высокие величины осаждения отмечались вблизи источника. Осаждение вблизи источника уменьшается, если поднять источник на большую высоту. Рельеф местности, влияя на скорость ветра, тем самым влияет и на количество оседающих спор, что может иметь значение для развития эпифитотии. Это обстоятельство осложняется еще и тем, что одновременно рельеф влияет и на эоклимат, который может как способствовать, так и препятствовать развитию инфекции.

Подсчет содержания микробов в воздухе весьма затруднителен. Это объясняется тем, что размеры микроскопических частиц нередко все же достаточно велики и результаты анализа зависят от аэродинамических характеристик той аппаратуры, которая применяется для забора проб. Таким образом, выбор подходящей аппаратуры должен определяться размерами микроорганизмов, подлежащих сбору. Через всю эту книгу красной нитью проходит обсуждение различных методов, так как выбор метода обычно предопределяет результаты. Одиночные бактериальные клетки в аэрозолях достаточно малы для того, чтобы их можно было рассматривать как частицы газа — без учета инерции; но более

крупные организмы (в том числе бактерии, прикрепившиеся к частицам пыли) ударяются о плоскости и углы, соскальзывают с воздушного потока и оседают под действием силы тяжести. Эти аэродинамические эффекты должны учитываться при выборе аппаратуры, ибо без этого невозможно обеспечить получение адекватных проб.

Главный метод изучения воздушных спор — это визуальное исследование их под микроскопом. Сколь ни груб этот метод, но только он один базируется на единственном свойстве, которое можно считать общим для всех компонентов воздушной микрофлоры, а именно на видимости; никакой другой метод не дает нам возможности охватить всю совокупность воздушных спор, установить, сколько микробов и какие типы их находятся в анализируемом воздухе. После предварительного визуального исследования для изучения более мелких групп микроорганизмов можно воспользоваться и более тонкими методами.

Несмотря на то что микрофлора воздуха изучена еще совершенно недостаточно, анализы уже показали, что бактерии, водоросли и дрожжи, споры грибов, мхов и папоротников, пыльца и простейшие обычно присутствуют в воздухе. Микрофлора воздуха у поверхности земли чрезвычайно изменчива в зависимости от места и времени. Она подвержена сезонным колебаниям и на нее влияет также погода, причем концентрация отдельных компонентов часто меняется в тысячи раз на протяжении 1—2 час. Состав и концентрация микрофлоры воздуха регулярно изменяются на протяжении дня и ночи. Визуальные методы показывают, что в норме в воздухе преобладают споры грибов, по всей вероятности их в нем даже больше, чем бактерий. Однако пока мы еще не располагаем достаточно надежным методом для учета числа бактерий в атмосферном воздухе; поэтому со временем, после усовершенствования применяемых методик, может оказаться, что бактерий в воздухе гораздо больше, чем это принято считать.

В настоящее время нам известно, что базидиоспоры (баллистоспоры), нередко несущие электрический заряд, являются важной составной частью воздушных

спор и, возможно, превосходят по количеству даже *Cladospodium* (почти повсеместно доминирующий в воздухе плесневый гриб). Обилие базидиоспор в воздухе было установлено с запозданием. Отчасти это объясняется несовершенством общепринятых методов анализа, которые малопригодны для улавливания именно базидиоспор, отчасти же тем, что многие микробиологи недостаточно хорошо знакомы со спорами высших грибов (ср. фото 4). Во влажном ночном воздухе присутствует характерная микрофлора, которая на рассвете внезапно исчезает; куда она девается — мы еще не знаем. Дождь выносит из атмосферы споры, типичные для сухого воздуха, и замещает их другими спорами.

Основным источником воздушных спор служат растения, однако большинство бактерий попадает в воздух вместе с частицами сдуваемой ветром почвы или же с капельками разбрызгиваемой воды. Все еще не установлены (если не считать *Sporobolomyces*) источники дрожжей, которые временами могут присутствовать в воздухе в большом количестве. Около земли воздух иногда содержит десятки и сотни тысяч микроорганизмов на 1 м^3 . У поверхности земли состав микрофлоры воздуха обычно определяется местными и вспомогательными источниками, но на больших высотах, над океанами и в полярных районах влияние местных источников нивелируется.

Концентрация спор над сушей с увеличением высоты обычно падает, однако этот процесс не всегда имеет равномерный характер. Часто приходится наблюдать, что большая часть воздушных спор сосредоточена на высоте более 10 м. В открытом море на высоте нескольких метров над водой содержание микробов в воздухе обычно невелико; в то же время, на высоте в несколько тысяч метров воздух над океаном часто содержит немного бактерий и десятки, а иногда даже сотни грибных спор на 1 м^3 . Судя по последним работам, концентрация микроорганизмов над океаном в более высоких слоях воздуха выше, чем на уровне воды. Очищение самой нижней зоны атмосферы от микроорганизмов наиболее явно выражено над океаном. Что же касается воздуха над сушей, то микрофлора прилегающих к земле слоев

пополняется здесь не только сверху — в результате диффузии и в какой-то степени седиментации,— но и снизу — из почвы и с растений. Даже зимой над Арктикой воздух стерилен лишь относительно: пробы воздуха объемом в несколько кубических метров могут не содержать, но могут и содержать жизнеспособные споры. Перенос микробов ветром, бесспорно, нужно рассматривать как процесс, непрерывно происходящий на всем земном шаре.

Остается еще много нерешенных проблем. Существует ли зона жизни на высоте в несколько тысяч метров? Очищаются ли нижние слои воздуха дождем с последующей временной реконцентрацией микробов в основании дождевого облака? Существует ли настоящий аэропланктон, постоянно обитающий и размножающийся на больших высотах — как это утверждает Мак-Лин [278, 279]? Такое предположение кажется неправдоподобным, но можно, например, допустить, что над тропическими районами состав микробного населения воздуха сбалансирован поступлением с восходящими потоками воздуха и убылью с осаждающимися капельками влаги. Сохраняют ли воздушные массы микрофлору, характерную для мест их формирования (например, полярных или тропических районов), или они быстро захватывают микроорганизмы с суши, над которой перемещаются, и столь же быстро их теряют?

Рано или поздно микробы, взвешенные в воздухе, выносятся из атмосферы с дождем, снегом или градом (если до того они не успели каким-либо путем осесть). Если капли, несущие микроорганизмы, испаряются, не достигнув земли, где-нибудь под основанием облака, то таким путем создается реальная возможность для локального увеличения концентрации микроорганизмов высоко над землей. Дождь, град и снег выносят из воздуха большое количество микроорганизмов и, следовательно, обуславливают неравномерное осаждение, в противоположность более равномерному осаждению под действием турбулентности.

Осаждение спор на землю или растение вблизи источника спор характеризуется выраженным градиентом (который связан с градиентом концентрации спо-

рового облака, перемещаемого ветром). Его можно рассчитать, исходя из данных наблюдения, и полученные результаты могут быть использованы для предсказания возможности заноса посторонней пыльцы, фитопатогенных микробов и т. д. Действительный градиент часто отличается от идеального из-за влияния рельефа местности; иногда осаждение спор уменьшается из-за снижения скорости ветра.

В прошлом принимали, по-видимому без достаточных оснований, что рассеивание организмов вокруг источника подчиняется закону нормального распределения. Это может соответствовать действительности, если распространение микроорганизмов происходит при участии наземных животных или летающих насекомых и, возможно, даже при распространении с дождевыми брызгами. Однако распространение при помощи ветра не подчиняется закону нормального распределения; графически оно изображается вогнутой кривой. Это помогает понять следующее парадоксальное явление. При рассеивании с помощью ветра микробов, попавших в воздух почти у самой поверхности земли, градиент вблизи источника выражен очень резко и сравнительно небольшая пространственная изоляция обеспечивает надежную защиту. Пыльца и крупные сухие споры фитопатогенных грибов, распыляемые на уровне земли, в радиусе 100 м от источника оседают на 90% (а, может быть, и больше, если ввести поправку на необъяснимо большие значения p в пределах 1—2 м от источника на уровне земли). Тем не менее споры могут переноситься на громадные расстояния; совершенно ясно, например, что споры, обнаруживаемые над океаном, представляют собой «хвосты» распределений от всех источников на континенте, с которого дует ветер. Уравнение для Q_x имеет одну любопытную особенность: оно показывает, что чем дальше перенесена по воздуху спора и чем дольше она находилась в воздухе, тем больше вероятность перенесения ее на далекие расстояния.

Хотя большинство спор осаждается вблизи источника, некоторые из них легко переносятся на большие расстояния. Перенос на большие расстояния регулярно оказывает влияние на течение эпифитотий некоторых

болезней сельскохозяйственных культур. Горные цепи, океаны и пустыни могут служить надежными барьерами для распространения инфекции. Несмотря на то что условия, складывающиеся в верхних слоях воздуха, особенно в облаках, могут быть достаточно благоприятными для выживания микроорганизмов, возможности освоения пространства лимитируются у многих организмов не столько несовершенством механизмов переноса, сколько потерей жизнеспособности. У микробов, подвергшихся ультрафиолетовому облучению, можно ожидать повышенной изменчивости. Нередко трудно бывает решить вопрос о том, действительно ли данный организм попал сюда издалека, потому что местные источники инфекции (о которых исследователь иногда и не подозревает) могут совершенно исказить картину.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ПРИМЕНЕНИЕ АЭРОБИОЛОГИИ

Изоляция, карантин и географическое распространение

Поразительная энергия размножения микробов, особенно заметная на таком примере, как споры грибов, неоднократно служила предметом обсуждения. Потери спор должны быть колоссальными. Грибы распространены по всему земному шару, поэтому в подходящих климатических и географических условиях любой свежий субстрат быстро заселяется соответствующими видами, «отбирая» их из большого числа приносимых спор. В сельскохозяйственной фитопатологии мы имеем дело с системой, которая вследствие деятельности человека временно не сбалансирована; большие, практически однородные по составу массивы восприимчивых к паразитам «искусственных» культурных растений, к тому же регулярно возобновляемые, особенно подвержены нападению патогенных микробов. В таких условиях градиенты рассеивания отчетливо выражены, и наши мероприятия по пространственной изоляции и карантину могут играть серьезную роль в ограничении распространения грибной инфекции.

По мнению Уиллиса [500], «ничто в распределении растений не позволяет утверждать, что наличие «меха

низмов для распространения» обеспечивает тем растениям, которые таким механизмом обладают, какие-либо преимущества в смысле распространения». Для несбалансированных условий, характеризующих посевы сельскохозяйственных культур, это утверждение явно ошибочно. Сравнительно легко ограничить распространение *Sclerotium cepivorum* и *Synchytrium endobioticum* с их довольно несовершенным механизмом распространения, трудно воспрепятствовать распространению *Phytophthora infestans* и невозможно удержать в каких-то границах *Puccinia triticina*, обладающую высокоэффективным механизмом для рассеивания спор. Утверждение Уиллиса касается тех растений, на которых деятельность человека почти никак не сказывается, и к тому же, очевидно, в основном только высших растений.

Правило Бейеринка и Басс Беккинга (см. [330]) гласит, что если речь идет о микробах, то «повсюду есть все», и из этого «всего» происходит отбор под действием факторов окружающей среды. Это преувеличение, своего рода полуправда, которая, несомненно, полезна микробиологам в качестве противопоставления другой, «узко местнической» точке зрения. Если бы это правило носило универсальный характер, то аэробиология была бы вообще не нужна. В качестве примера можно привести болезни каучукового дерева, вызываемые двумя основными возбудителями — *Oidium heveae* и *Dothidella ulei*, которые, к счастью, ограничены в своем распространении: первый — Азией, а второй — Америкой.

Многие сапрофитные микроорганизмы распространены повсеместно; в частности, почвенные бактерии и плесени проявляют значительное сходство на всех континентах. Флоры различных областей удивительно сходны в части копрофильных грибов, а также зеленых и сине-зеленых водорослей. Это свидетельствует об эффективности разнообразных процессов распространения в тех случаях, когда сходные условия существования сохраняются на протяжении времени, достаточно длительного, чтобы могло установиться равновесие. При различных локальных нарушениях этого установившегося равновесия открываются «уязвимые места». Наиболее активным нарушителем оказывается обычно человек,

которому нередко приходится действовать, так сказать, в «пограничной зоне», при пороговой концентрации микробов. Именно в этой пограничной зоне и можем мы пытаться так или иначе повлиять на процесс распространения микробов.

В полевых условиях размножение и гибель организмов в популяции происходят обычно одновременно. Нарушение равновесия между этими двумя процессами может иногда привести к исчезновению того или иного патогенного организма и к ликвидации заболевания.

Одним из способов достижения такого эффекта является пространственная изоляция. Лиц, подверженных аллергическим состояниям, приходится иногда удалять на очень большие расстояния от источника аллергенов, так как порог чувствительности (т. е. минимальная концентрация раздражителя) может быть столь низким, что одного пыльцевого зерна будет достаточно, чтобы вызвать приступ. Рассмотрение вопросов изоляции и карантина с точки зрения медицины не входит в задачу этой книги; аэриобиологией закрытых помещений должны заниматься в основном гигиенисты и работники службы здравоохранения. Нас здесь интересует пространственная изоляция как средство борьбы с перекрестным опылением и болезнями растений.

Там, где географическое распространение патогенного микроорганизма более ограничено, чем распространение его хозяина, наличие природных барьеров, практически непреодолимых для фитопатогенных микробов, которые переносятся по воздуху, создает реальные возможности для проведения эффективных мероприятий по борьбе с данной болезнью сельскохозяйственной культуры.

При отсутствии естественного переноса ветром распространение может осуществляться другими способами. Для микрофлоры почвы и пресной воды важное значение может иметь перенос птицами. Но наибольшую опасность в этом отношении представляет сам человек, обладающий чрезвычайно большими возможностями для заноса иноземной микрофлоры. Основную массу груза, провозимого через международные границы, составляет

растительный материал, и тут существуют две опасности, которые следует иметь в виду.

Серьезная болезнь сельскохозяйственной культуры может развиться в стране, где ранее возбудитель этой болезни отсутствовал. Избежать этого можно с помощью таких мер, как 1) запрещение ввоза возможных растений-хозяев; 2) проверка растительного материала на месте его отправления или по мере поступления; 3) дезинфекция (дополняемая местными мероприятиями по искоренению паразита, если ему удалось где-нибудь временно закрепиться). Более коварную опасность, однако, представляет микроорганизм, являющийся у себя на родине второстепенным паразитом растения-хозяина, с которым он находится в сбалансированных взаимоотношениях; такой организм, попав внезапно в другую страну, где он находит крайне восприимчивые сорта сельскохозяйственной культуры-хозяина, может вызвать опустошительные потери. Прекрасный пример этого *Puccinia polysora* на кукурузе в Африке и *Endothia parasitica* — тривиальный паразит каштана в Азии, который, будучи занесен в США, совершенно опустошил там каштановые леса [274, 275].

Медицинская микология и проблема аллергии

Сохранившееся с древних времен представление о том, что эпидемические заболевания разносятся ветром, постепенно было признано несостоятельным, во всяком случае в отношении основных инфекционных болезней человека и животных. Малярия и желтая лихорадка действительно передаются по воздуху, но только при участии насекомых-переносчиков. Что касается эпидемий, свирепствовавших в старину в городах, то сейчас установлено, что причиной их возникновения были отнюдь не ветры, а переносчики, зараженная вода, молоко или непосредственный контакт с больными. Тем не менее воздух не вполне безопасен. На небольшие расстояния инфекция может распространяться вместе с капельками, выделяющимися при кашле и чихании; пыльца и другие аллергены переносятся ветром; к инфекциям, явно распространяющимся по воздуху, относятся и

некоторые малоизученные грибковые заболевания человека, такие, как кокцидиоидомикоз и гистоплазмоз [129, 148, 207, 404].

Аллергены наружного воздуха попадают в воздух главным образом с надземных частей растений и лишь в незначительной степени из почвы (хотя соответствующие возможности различных почв стоило бы хорошо изучить). Поэтому проблема аллергенов — это в значительной мере сельскохозяйственная проблема, усугубляемая необходимостью чистых посевов. К счастью, интересы фермеров и больных, страдающих аллергией, до некоторой степени совпадают. Фермер (если только он не занимается производством семян) не заинтересован в том, чтобы выращиваемые им злаки бесполезно теряли богатую белком пыльцу. В настоящее время внедрение нецветущих злаков, выращиваемых из привозных семян (которые производятся там, где цветению благоприятствует, например, длина дня), начинает привлекать внимание как фермеров, так и фирм, торгующих семенами [351]. Не заинтересован фермер и в том, чтобы качество пшеничной соломы оказалось пониженным как это бывает при поражении грибом *Alternaria* или *Cladosporium*.

Улучшение методов измерения концентрации спор в воздухе позволило выявить много микроорганизмов, которые следует испытать в качестве потенциальных аллергенов; быть может, это прольет свет на причины возникновения некоторых сезонных астматических состояний — особенно позднелетних, этиология которых до сих пор не известна [293]. Наиболее чистым, по-видимому, должен быть воздух над самой поверхностью океана, хотя на борту судна могут иметь место специфические аллергические явления.

Палинология

Пыльцевая статистика, пыльцевой анализ, сравнительно недавно предложенное название *палинология* — все это разные обозначения для того направления работ, которое изучает экологию, растительность и предысторию четвертичного периода путем исследования

пыльцы, сохранившейся в торфах и других отложениях. Палинологи внесли большой вклад в развитие аэробиологии и им хорошо знакомы все трудности, с которыми связано изучение пыльцы, занесенной ветром из дальних источников (см., например, [45]). Проблема состоит в том, чтобы взять в данной местности адекватную пробу, т. е. пробу, на которой не сказалась бы неравномерность распределения под влиянием ближних источников.

Пока еще не выяснено, каким образом суммарное осаждение в данной точке складывается из ряда локальных распределений плюс «хвосты» распространения множества отдаленных источников. Кроме того, следует ожидать, что в некоторых случаях интенсивная реконцентрация спор в облаке может «пересилить» диффузию и привести к таким явлениям, как обильный ливень спор *Aloina*, описанный Петтерсоном. Предстоит еще изучить, в какой степени необходимо принимать во внимание возможность реконцентрации частиц в воздухе и насколько велика роль различных имеющихся на поверхности земли препятствий, которые могут вызвать местное осаждение.

Почти совсем не изучены споры и пыльца, сохраняющиеся во льдах горных ледников полярных районов (ср. [471]).

Эволюция

По-видимому, в любой местности и среде обитания мутации и рекомбинации с последующим отбором способствуют становлению специфических местных дивергентных популяций. В то же время механизмы, служащие для распространения, стремятся нейтрализовать этот процесс, стимулируя перекрестное оплодотворение и повышая, таким образом, однородность популяции. Вопрос о сбалансировании этих двух процессов, который зависит как от внешних факторов, так и от природы скрещивающихся особей, относится к области генетики. Аэробиология поставляет информацию о количественных характеристиках скрещивающихся групп; эти характеристики могут быть частично определены по градиентам рассеивания. При переносе по воздуху

распределение генов вокруг точки их происхождения не бывает «нормальным» (в статистическом смысле слова). Такое распределение отличается от нормального наличием двух максимумов: вблизи источника и на значительном удалении от него.

На большей части суши господствуют цветковые растения, принадлежащие к ветроопыляемым (анемофильным) видам. В степях умеренного и тропического пояса, хвойных и лиственных лесах и некоторых полупустынях доминируют виды, пыльца которых достигает турбулентного пограничного слоя. Во влажных тропических лесах преобладают, напротив, насекомоопыляемые (энтомофильные) растения. Возможно, что число анемофильных *особей* во всем мире во много раз превышает число энтомофильных *особей*, хотя анемофильные *виды* составляют всего $1/10$ от общего числа видов цветковых растений. Влажный тропический лес отличается исключительным разнообразием видов цветковых растений. То, что эти растения принадлежат в основном к энтомофильным формам, объясняется, вероятно, метеорологическими факторами — частыми дождями и отсутствием ветра; во всяком случае, то и другое каким-то образом связано. Более широкие возможности в смысле распространения генов привели к относительной однородности анемофильных растений на весьма обширных пространствах, тогда как статистически более «нормальный» и локализованный характер опыления насекомыми благоприятствовал специализации и видообразованию.

Распространение воздушным путем играет, очевидно, двоякую роль. Его значение для освоения новых территорий и субстратов у семенных растений и микроорганизмов достаточно ясно (частным примером этого явления у патогенных микроорганизмов служит распространение по воздуху инфекции).

Но, кроме этого, распространение по воздуху имеет и еще одну функцию — оно способствует передаче генов. В отношении анемофильных цветковых растений это не вызывает никаких сомнений, что же касается микробов, то у них, как это ни странно, до сих пор на эту сторону дела не обращали внимания. Возможно, что у грибов

одна из главных функций распространения спор заключается именно в этом [167]. У хорошо установившихся видов грибов колоссальная продукция спор вряд ли способствует расширению ареала. Но если какой-либо случайный или регулярно действующий фактор создает подходящие для данного гриба условия в пределах ареала, то соответствующий участок быстро заселяется, так что среднее число мицелиев данного вида по крайней мере поддерживается на определенном уровне. Из этого совершенно не обязательно заключать, как это обычно до сих пор делалось, что весь остаток спор бесполезен. Высшие грибы обладают одной совершенно исключительной особенностью — ни у каких других организмов ничего соответствующего ей не наблюдается. Речь идет о слиянии вегетативных гиф, которое приводит к смешению цитоплазмы и ядер из спор различного происхождения. Заманчиво предположить, как это делает Трансо [460] в отношении *Coprinus variegatus*, что многие из спор, которые сами так и не образуют нового мицелия, все же успевают прорасти и слиться с каким-нибудь старым, уже развившимся мицелием.

Исследования Гансена и Смита [189] по гетерокариозу показали, что дикий мицелий может содержать генетически различные ядра. Такие ядра могут образоваться в результате мутаций в мицелии, происшедшем из одного ядра; однако опыт показывает, что гетерокарионы образуются и в искусственной смеси подходящих, генетически разнородных мицелиев. Естественно предположить, что аналогичные процессы происходят и в природе. Создание адекватного запаса мутантных генов, которые в будущем могут оказаться полезными, обеспечивает пластичность вида в меняющихся условиях среды; важное значение этого процесса подчеркивали специалисты по генетике грибов, в том числе Крейджи [83] и Вайтхауз [494].

Согласно нашему предположению, распространение спор высших грибов выполняет не только функцию расширения ареала или освоения новых субстратов в пределах этого ареала, но и функцию распространения генов и передачи новых признаков (порождаемых мутациями и рекомбинациями) от одного развившегося

мицелия другому. Переход от половой репродукции посредством неподвижных половых спор, характерной для фикомицетов, у которых не наблюдается слияния гиф, к рассеиванию спор у аскомицетов и базидиомицетов, может рассматриваться как этап эволюции этой функции. Согласно этой гипотезе, многолетний мицелий есть то место, где функционируют и размножаются индивидуальные ядра, происходящие частично от исходной споры-«колонизатора» и частично — от спор, поступивших из внешнего источника. В то время как этот мицелий длительно сохраняется, ядра постоянно обновляются. Такой мицелий скорее напоминает культуру, нежели отдельную особь. Итак, споры оказываются, по видимому, не только «колонизаторами». Они еще и нечто вроде не очень надежной почты, обеспечивающей передачу генетической информации от одного установившегося мицелия к другому.

У ряда грибов, например, таких, как гастеромицеты, рассеиваемые споры с трудом прорастают. Если мы отвергнем в качестве первой альтернативы предположение о том, что они бесполезны, то мы должны будем признать, что в природе существуют особые условия, при которых они, очевидно, должны прорасти. В этом смысле весьма любопытны опыты Фергюсона [127], который показал, что споры шляпочных грибов легко прорастают при контакте с живыми гифами тех же видов. Известны и другие случаи, когда прорастание спор стимулировалось гифами тех же видов. Именно это наблюдалось, например, со спермациями (пикноспорами) *Russinia helianthi* [81]. Эксперименты, быть может, покажут, что это явление генного обмена играет большую роль, чем мы привыкли думать. Если наше предположение подтвердится, то, возможно, придется признать, что одна из главных функций у этих грибов состоит в образовании и распространении новых форм.

Аскоспоры и базидиспоры — это именно те споры, которые чаще всего содержат новые гены, и в то же время именно они чаще всего распространяются ветром в новые сферы обитания. Конидии, которые обычно распространяются ветром, брызгами или насекомыми, в старой литературе носят удачное название «воспроиз-

водящие (repeating) споры», так как их функция состоит в освоении той же среды, в которой развивались породившие их организмы. Однако открытое Понтекорво явление парасексуальной рекомбинации свидетельствует о том, что новые генетические признаки могут возникать различными путями и из конидиальных форм.

Жизнь за пределами атмосферы

Некоторые из методов, которыми пользуется аэробология, можно использовать и в исследованиях за пределами атмосферы Земли.

Аррениус [7], выступавший против теории происхождения живых организмов на нашей планете из неживого вещества, выдвинул гипотезу о том, что споры способны проникать сквозь космическое пространство. Согласно этой гипотезе, споры могут выноситься на большие высоты — например, в стратосферу при извержении вулканов, — а оттуда под действием сил электрического отталкивания попадать и в космическое пространство. Если бы это было так, то планета оставляла бы за собой в пространстве пылевой шлейф; при этом крупные частицы двигались бы в гравитационном поле Солнца, мельчайшие же бактериальные споры (0,2 мк) удалялись бы от Солнца под давлением света с большими скоростями, пересекая даже межзвездное пространство и внедряясь в атмосферы других планет. В настоящее время гипотеза Аррениуса представляется нам неправдоподобной. Условия космического пространства неблагоприятны для выживания спор [328]; непрерывно возрастающая информация о физических явлениях за пределами нашей атмосферы свидетельствует о наличии интенсивной радиации, которой должен подвергаться в этих условиях нуклеопротеид. Все это ставит под сомнение правдоподобность гипотезы Аррениуса. Однако такое негативное заключение не должно приводить к отказу от попыток исследовать космическое пространство «в кильватере» нашей планеты и выяснить, присутствуют ли в нем микроорганизмы. По-видимому, подобный анализ уже и сейчас можно провести с помощью искусственных спутников Земли. Добытые таким путем

сведения можно было бы использовать для изучения космического пространства вокруг других планет, а это позволило бы нам ответить и на вопрос о том, имеет ли вообще право на существование такая наука, как микро-биология космоса.

Вряд ли методами аэробиологии можно надеяться решить новые проблемы, которые, очевидно, возникнут при изучении космического пространства; однако когда мы начнем исследовать *атмосферы* других планет, все ныне известные методы будут, видимо, пущены в ход. Придется решать множество вопросов, связанных с изучением микрофлоры атмосферы чужой планеты, с нашей моральной обязанностью избежать заражения этой атмосферы, и, наконец, с чисто практической необходимостью предотвратить заражение нашей собственной планеты совершенно неизученными организмами, которые могут быть занесены на Землю возвращающимся космическим кораблем. Мы обязаны исследовать микрофлору атмосферы других планет более результативно, чем свою собственную, а для этого потребуются проделать очень много работы.

Будущие исследования нашей атмосферы

Наши сведения о микрофлоре атмосферы Земли все еще чрезвычайно отрывочны. Воздух никогда систематически не исследовался сопоставимыми методами одновременно в разных частях планеты. Уже и сейчас накоплено множество различных данных, на основе которых (в гл. IX—XII) мы пытались сформулировать некоторые общие принципы. Высказывались и весьма любопытные объяснения отдельных явлений. Однако значительная часть накопленных данных не поддается интерпретации; поэтому совершенно необходимы новые аэробиологические исследования в системе общего изучения нашей планеты.

Прежде чем приступить к такой работе, нужно четко сформулировать ее цели и уяснить, что для их достижения необходимы три самостоятельных типа анализа: определение концентрации микрофлоры в воздухе, определение ее концентрации в атмосферных осадках и изу-

чение поверхностных отложений. Затем должны быть разработаны методы визуального изучения всей совокупности воздушных спор, а также культуральные и иные методики для выявления таксономически различных компонентов микрофлоры. Соответствующую аппаратуру необходимо испытать и откалибровать в аэродинамических трубах и на открытом воздухе, в том числе и при полетах на больших высотах.

После того как будут разработаны необходимые методы, потребуется международное сотрудничество для организации целой системы наблюдательных пунктов или станций и для координации программ наблюдений. При размещении этих станций необходимо будет учитывать самые разнообразные климатические, топографические и прочие экологические условия, а также специфические интересы городов, сельского хозяйства и медицины. Необходим международный аэробиологический научно-исследовательский институт с лабораториями, размещенными в умеренных и арктических широтах, но прежде всего в тропиках и на отдельных океанических островах, о которых мы почти ничего не знаем.

После изучения стратосферы будет легче перейти к исследованию космического пространства. Время летит быстро; очень скоро Луна будет у нашего порога, а Марс и Венера — в наших руках.

ВИЗУАЛЬНАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ

Описание признаков и идентификацию пыльцы можно проводить с довольно большой степенью точности. Начинаящий исследователь, сталкивающийся с проблемой визуальной идентификации пыльцы на предметных стеклах, может обратиться к ряду пособий, в том числе к двухтомному труду Эрдтмана [122, 123], к книге Хайда и Адамса [216], а также к журналу «Пыльца и споры», который издавался в Париже. Со многими другими группами организмов дело обстоит сложнее, ибо соответствующих данных опубликовано мало; поэтому в каждой лаборатории, где проводится визуальное изучение воздушных спор на предметных стеклах, важно иметь соответствующие эталоны, приготовленные из точно идентифицированных образцов, собранных в поле и сверенных со стандартными коллекциями. (Грибные споры из чистых культур часто бывают не похожи на соответствующие формы из споровых ловушек.)

На фото 3—5 показаны некоторые типичные споры растений и прочие объекты. Увеличение везде одинаковое — в 1000 раз, что облегчит работу начинающим в этой области, которые могут запутаться во множестве опубликованных иллюстраций, изображающих споры при самых различных увеличениях. Автор этих рисунков, художница М. Банс, стремилась с возможно большей точностью воспроизвести вид объектов под микроско-

пом. При этом везде, где только было возможно, она пользовалась коллекционными образцами, которые сохранялись без окрашивания в желатин-глицерине. Иллюстрации простейших не приводятся.

Условные обозначения к подписям под фигурами

<i>к</i> — из культуры	<i>л</i> — со стекол из ловушки
<i>п</i> — из полевых образцов	Херста
<i>с</i> — из сена	

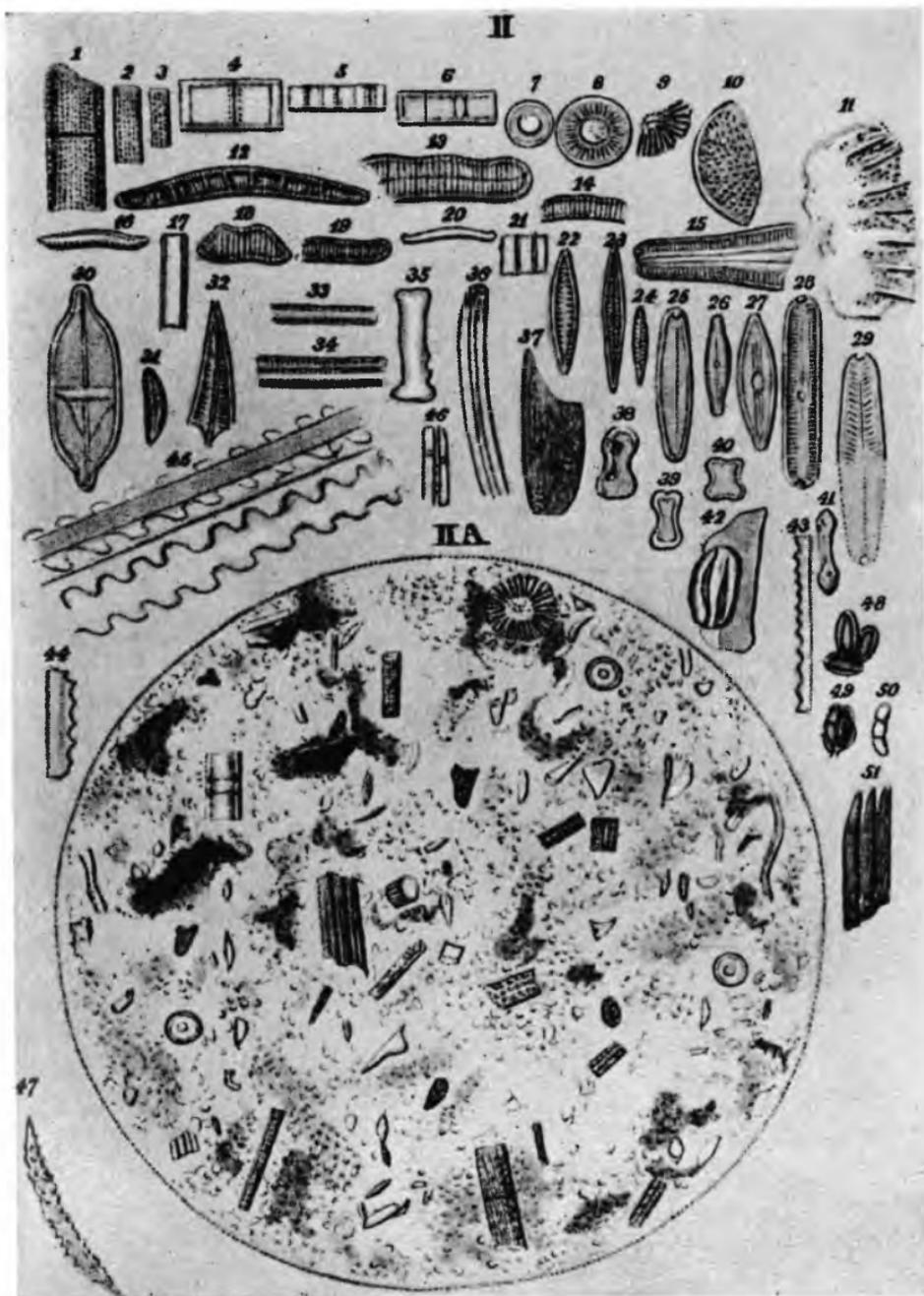


Фото 1. Образцы пыли, обнаруженные Дарвином в пробах атмосферного воздуха.

Фото 2. Характерные картины на предметных стеклах из ловушки Херста, иллюстрирующие разнообразие воздушных спор. (Увеличение всех объектов $\times 1000$. При этом увеличении 1 см^2 изображения соответствует $2,1 \text{ см}^3$ воздуха.)

А. Воздушные споры в хорошую погоду (Эскот, Беркшир, 2 час. 00 мин., 17 июня 1958 г.). Видны пыльцевые зерна злаков и крапивы, *Cladosporium*, *Epicoccum* и т. д.

Б. Воздушные споры в пасмурную погоду (Эскот, Беркшир, 2 час. 00 мин., 17 июня 1958 г.). Видны споры *Ganoderma*, *Sporobolomyces*, *Tilletiopsis* и другие бесцветные базидиоспоры.

В. Воздушные споры во время дождя (Эскот, Беркшир, 4 час. 30 мин., 13 июня 1958 г.). Видны различные типы аскоспор, *Sporobolomyces*, частицы сажи и т. д.

Г. Воздушные споры над полем пшеницы во время ночной грозы (Харпенден, Хертфордшир, 21 час. 30 мин., 10 августа 1959 г.). Видны уредоспоры *Puccinia graminis*, *Cladosporium* и неидентифицированная аскоспора.

Д. Споры *Merulius lacrymans* из воздуха деревянного дома, пораженного сухой гнилью.

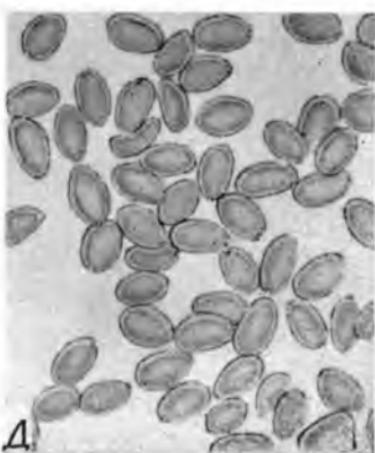
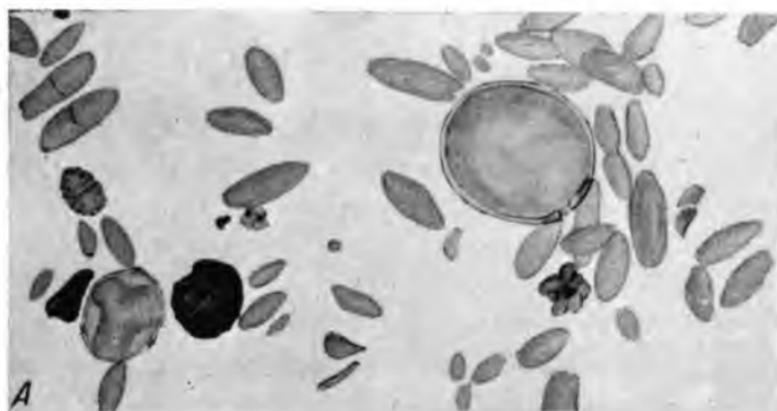


Фото 3. Споры фикомицетов, аскомицетов и несовершенных грибов.

1. *Entomophthora muscae* (конидия, п).
2. *Peronospora parasitica* (спорангий, п).
3. *Mucor spinosus* (спорангиоспоры, к).
4. *Absidia corymbifera* (спорангиоспоры, к).
5. *Absidia ramosa* (спорангиоспоры, к).
6. Неидентифицированная аскоспора (л).
7. *Tubercularia vulgaris* (= конидия *Nectria cinnabarina*, п).
8. *Nectria cinnabarina* (аскоспора, п).
9. Неидентифицированная аскоспора (л).
10. Неидентифицированная аскоспора (л).
11. *Claviceps purpurea* (аскоспора, л).
12. *Ophiobolus graminis* (аскоспора, л).
13. *Helvella crispa* (аскоспора, л).
14. *Humaria granulata* (аскоспора, л).
15. *Pyroneta confluens* (аскоспора, л).
16. *Vulgaria inquinans* (аскоспора, л).
17. *Xylaria polymorpha* (аскоспора, л).
18. *Hypoxylon coccineum* (аскоспора, л).
19. *Hypoxylon multiforme* (аскоспора, л).
20. *Chaetomium indicum* (аскоспора, к).
21. *Chaetomium globosum* (аскоспора, к).
22. *Venturia inaequalis* [а] конидия, п; б) аскоспора, п].
23. *Rosellinia aquila* (аскоспора, п).
24. *Sordaria fimicola* (аскоспора, к).
25. *Daldinia concentrica* (аскоспора, п).
26. *Pleospora herbarum* (аскоспора, п).
27. *Melanospora zamiae* (аскоспора, п).
28. «Бесцветные палочки» (л).
29. *Polythrincium trifolii* [конидии: а) л; б) п].
30. *Botrytis* sp. (конидия, к).
31. *Trochothecium roseum* (конидия, к).
32. *Aspergillus fumigatus* (конидия, к).
33. *Aspergillus glaucus* (конидия, к).
34. *Aspergillus niger* (конидия, к).
35. *Aspergillus nidulans* [а] аскоспора, к; б) клетка «Hulle», к].
36. *Penicillium chrysogenum* (конидия, к).
37. *Penicillium digitatum* (конидия, к).
38. *Penicillium cyclopium* (конидия, к).
39. *Erysiphe (graminis?)* (конидия, л).
40. *Helicomyces* sp. (конидия, л).
41. *Diatrype stigma* (конидия, п).
42. *Epicoccum* sp. (конидия, л).
43. *Papularia arundinis* [конидии: а) вид спереди, к; б) вид сбоку, к].
44. *Monotospora lanuginosa* (конидия, с).
45. *Torula herbarum* (конидия, л).
46. *Bispora monilioides* (конидия, п).
47. *Stemphylium* sp. (конидия, к).
48. *Alternaria* sp. (конидия, л).
49. *Sporidesmium bakeri* (конидия, к).
50. *Helminthosporium* sp. (конидия, л).
51. *Cladosporium* sp. (конидия, л).
52. *Streptomyces* sp. (споры, с).
53. *Tetraploa aristata* (конидия, п).

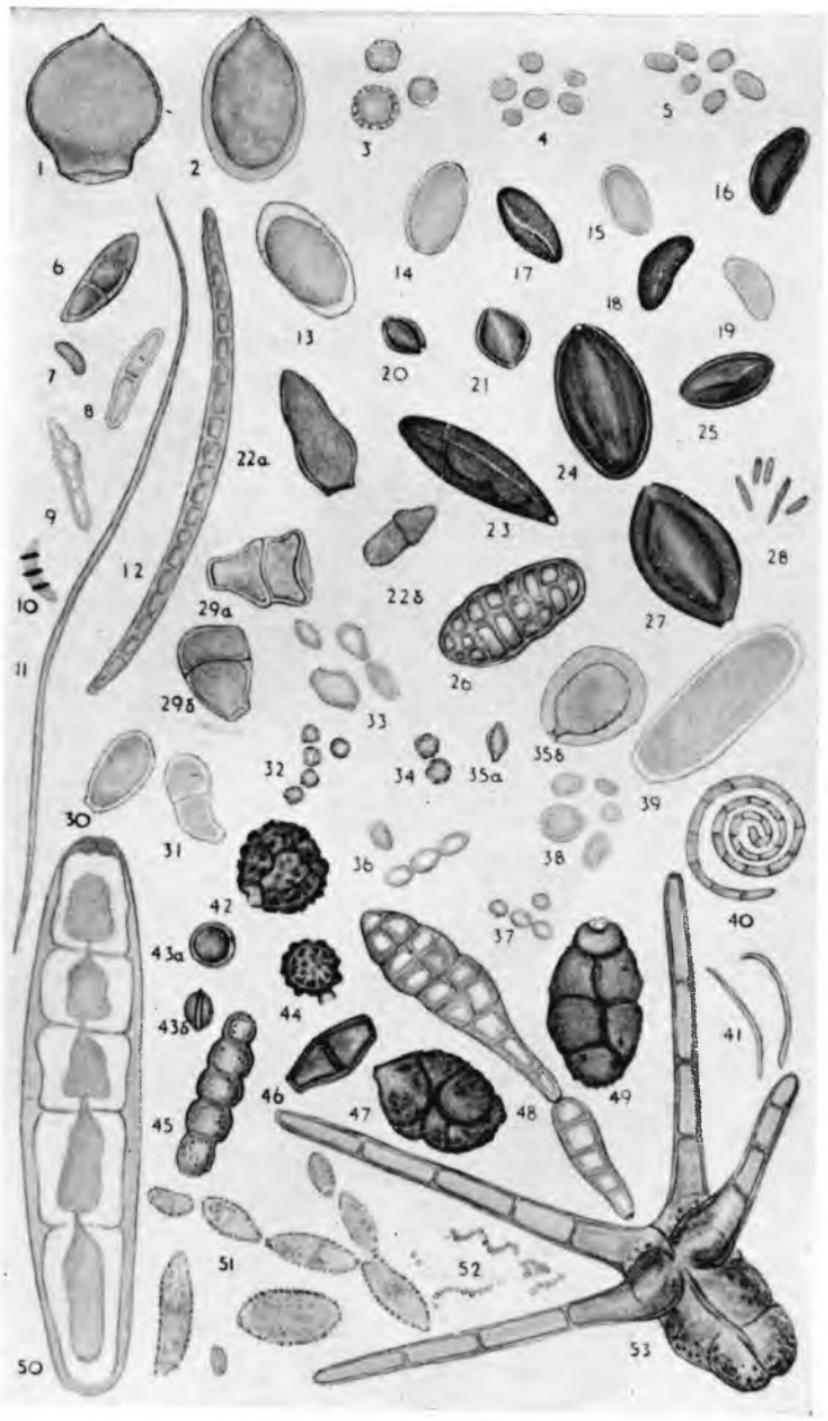


Фото 4. Споры базидиомицетов, миксомицетов, папоротникообразных, мохообразных и т. д.

1. *Panus torulosus* (базидиоспора, n).
2. *Collybia maculata* (базидиоспора, n).
3. *Tricholomopsis (Tricholoma) rutilans* (базидиоспора, n).
4. *Russula nigricans* (базидиоспора, n).
5. *Russula vesca* (базидиоспора, n).
6. *Lactarius blennius* (базидиоспора, n).
7. *Lactarius rufus* (базидиоспора, n).
8. *Amanita (Amanitopsis) fulva* (базидиоспора, n).
9. *Pholiota (Naucoria) myosotis* (базидиоспора, n).
10. *Bolbitus vitellinus* (базидиоспора, n).
11. *Hygrophorus niveus* (базидиоспора, n).
12. *Armillaria mellea* (базидиоспора, n).
13. *Amanita rubescens* (базидиоспора, n).
14. *Inocybe geophylla* (базидиоспора, n).
15. *Nolanea staurospora* (базидиоспора, n).
16. *Cortinarius elatior* (базидиоспора, n).
17. *Lacrymaria (Hypholoma) velutina* (базидиоспора, n).
18. *Coprinus atramentarius* (базидиоспоры: а) вид с боку; б) вид спереди.
19. *Hypholoma fasciculare* (базидиоспора, n).
20. *Psathyrella (Hypholoma) hydrophila* (базидиоспора, n).
21. *Entoloma rhodopodium* (базидиоспора, n).
22. *Fistulina hepatica* (базидиоспора, n).
23. *Tilletiopsis* sp. (базидиоспоры, л).
24. *Sporobolomyces* sp. (базидиоспоры, к).
25. *Panaeolina (Psilocybe) foenicicii* (базидиоспора, n).
26. *Panaeolus sphinctrinus* (базидиоспора, n).
27. *Phaeolepiota (Pholiota) spectabilis* (базидиоспора, n).
28. *Pholiota squarrosa* (базидиоспора, n).
29. *Merulius lacrymans* (базидиоспора, n).
30. *Stropharia aeruginosa* (базидиоспора, n).
31. *Crepidotus mollis* (базидиоспора, n).
32. *Fomes annosus* (базидиоспора, n).
33. *Stereum purpureum* (базидиоспоры, n).
34. *Thelephora terrestris* (базидиоспора, n).
35. *Ganoderma applanatum* (базидиоспора, n).
36. *Boletus chrysenteron* (базидиоспора, n).
37. *Boletus elegans* (базидиоспора, n).
38. *Boletus scaber* (базидиоспора, n).
39. *Ustilago avenae* (головневая спора, n).
40. *Triphragmium ulmariae* (уредоспора, n).
41. *Melampsorium betulinum* (уредоспора, n).
42. *Tilletia caries* (головневая спора, n).
43. *Tilletia holci* (головневая спора, n).
44. *Puccinia graminis*: (а) телейтиоспора, n; б) уредоспора, n.
45. *Badhamia utricularis* (спора, n).
46. *Fuligo septica* (спора, n).
47. *Leocarpus fragilis* (спора, n).
48. *Reticularia lycoperdon* (спора, n).
49. *Urocystis agropyri* (головневая спора, n).
50. *Dryopteris filix-mas* (спора, n).
51. *Pteridium aquilinum* (спора, n).
52. *Phyllitis scolopendrium* (спора, n).
53. *Selaginella pulcherrima* (спора, n).
54. *Funaria hygrometrica* (спора, n).
55. *Barbula fallax* (спора, n).
56. *Lycopodium* (спора, n).
57. *Gloeocapsa* sp. (клетки, л).
58. *Cladonia* sp. (соредии, n).

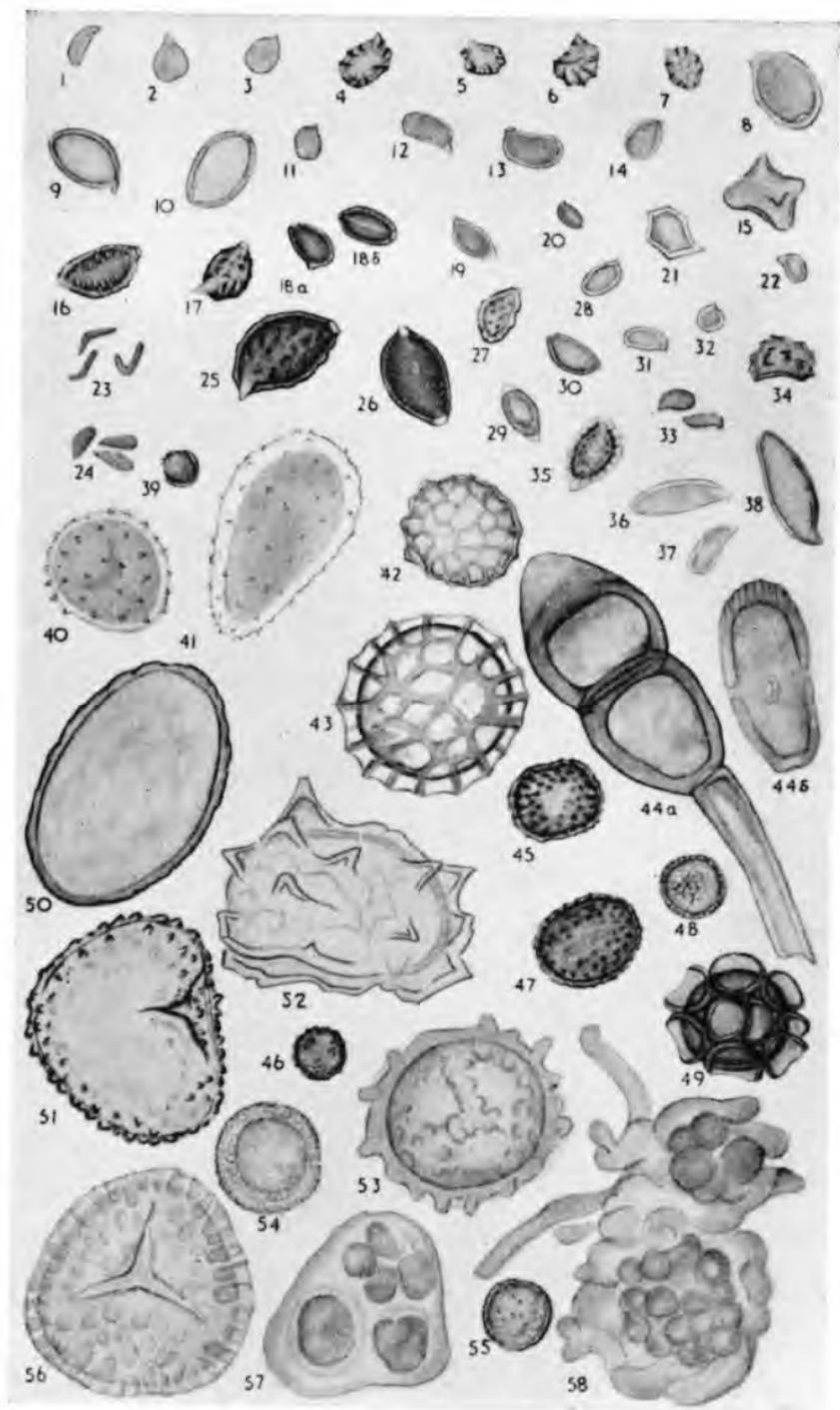
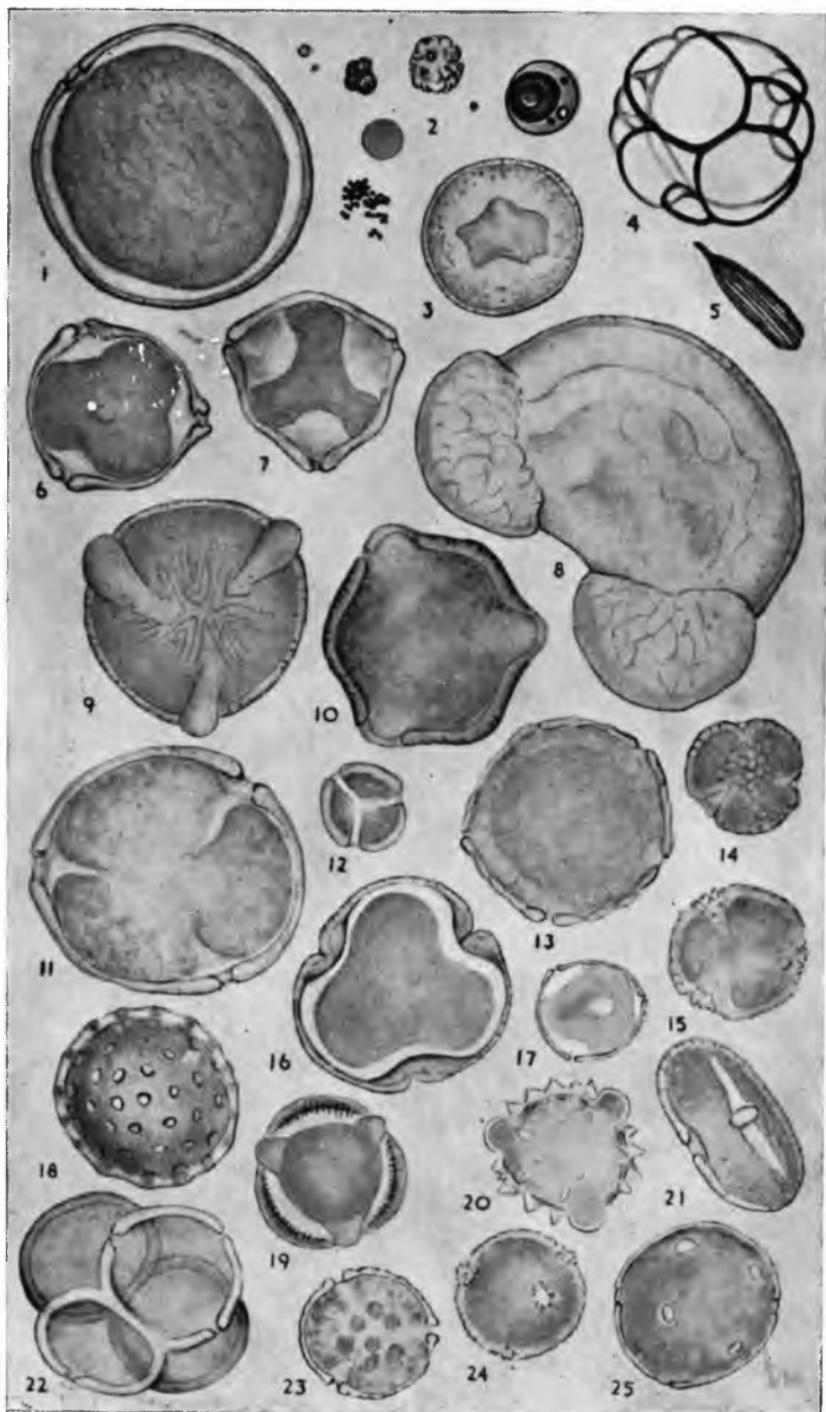


Фото 5. Пыльцевые зерна и некоторые другие частицы, встречающиеся в пробах воздуха.

1. Тимофеевка *Phleum pratense* (пыльца, *n*).
2. Шаровидные частицы золы (*л*).
3. Тисс *Taxus baccata* (пыльца, *n*).
4. «Ценосфера» (*л*).
5. Чешуйка от насекомого, *т*.
6. Береза *Betula verrucosa* (пыльца, *n*).
7. Лещина *Corylus avellana* (пыльца, *n*).
8. Сосна *Pinus sylvestris* (пыльца, *n*).
9. Явор *Acer pseudoplatanus* (пыльца, *n*).
10. Дуб *Quercus robur* (пыльца, *n*).
11. Бук *Fagus sylvatica* (пыльца, *n*).
12. Каштан благородный *Castanea sativa* (пыльца, *n*).
13. Вяз *Ulmus* sp. (пыльца, *n*).
14. Ива *Salix caprea* (пыльца, *n*).
15. Платан *Platanus* sp. (пыльца, *n*).
16. Липа *Tilia* sp. (пыльца, *n*).
17. Крапива *Urtica dioica* (пыльца, *n*).
18. Лебеда *Chenopodium album* (пыльца, *n*).
19. Чернобыльник *Artemisia vulgaris* (пыльца, *n*).
20. Золотарник *Solidago* sp. (пыльца, *n*).
21. Петрушка *Anthriscus sylvestris* (пыльца, *n*).
22. Вереск *Calluna vulgaris* (пыльца, *n*).
23. Щавель *Rumex acetosa* (пыльца, *n*).
24. Рут *Thalictrum* sp. (пыльца, *n*).
25. Подорожник *Plantago* sp. (пыльца, *n*).



ЛИТЕРАТУРА

1. Ainsworth G. C., The incidence of air-borne *Cladosporium* spores in the London region, *J. Gen. Microbiol.*, 7, 358—361 (1952).
2. Airy H., Microscopic examination of air, *Nature, Lond.*, 9, 439—440 (1874).
3. Alvarez J. C., Castro J. F., Quantitative studies of air-borne fungi of Havana in each of the twenty-four hours of the day, *J. Allergy*, 23, 259—264 (1952).
4. Andersen A. A., New sampler for the collection, sizing, and enumeration of viable airborne particles, *J. Bact.*, 76, 471—484 (1958).
5. Andrewes F. W., Examination of the atmosphere of the Central London Railway, in London County Council, Report to the Parliamentary Committee, No. 615, 21 pp., 1902.
6. Appert N., L'art de conserver pendant plusieurs années toutes les substances animales et végétales, Paris, 116 pp., 1810.
7. Arrhenius S., Worlds in the Making: the Evolution of the Universe. (Trans. H. Borns.) Harper, London, 230 pp., 1908.
8. Asai G. N., Intra- and inter-regional movement of uredospores of black stem rust in the upper Mississippi Valley, *Phytopathology*, 50, 535—541 (1960).
9. Barghoorn E. S., Palynological studies of organic sediments and of coated slides. Scientific Studies on Fletcher's Ice Island, T-3, 1952-1955, Vol. 111 (Geophysics Research Papers No. 63, Geophysics Research Directorate, Air Force Cambridge Research Center, Air Research and Development Command, United States Air Force, Bedford, Massachusetts), pp. 86—91 (1960).
10. Bassi A., Del mal del segno. (Trans. P. J. Yarrow, *Phytopath. Class. No. 10*, American Phytopathological Society), 49 pp. (1835 [1958]).
11. Bateman A. J., Contamination of seed crops. I: Insect pollination, *J. Genet.*, 48, 257—275 (1947).
12. Bateman A. J., Contamination of seed crops. II: Wind pollination, *Heredity*, 1, 235—246 (1947).
13. Bateman A. J., Contamination of seed crops. III: Relation with isolation distance, *Heredity*, 1, 303—336 (1947).
14. Bateman A. J., Is gene dispersal normal? *Heredity*, 4, 353—363 (1950).

15. Belasco J. E., Characteristics of air masses over the British Isles, Geophys. Mem., Lond., Vol. 11, No. 87, 34 pp. (1952).
16. Belli C. M., Chemische, mikroskopische und bakteriologische Untersuchungen über den Hagel. Hyg. Rdsch., 11, 1181—1187 (1901).
17. Bergeron T., On some meteorological conditions for the dissemination of spores, pollen, etc., and a supposed wind transport of *Aloina* spores from the region of Lower Yenisey to southwestern Finland in July 1936, Svensk. Bot. Tidskr., 38, 269—292 (1944).
18. Berry C. M., An electrostatic method for collecting bacteria from air, Publ. Hlth. Rep., Wash., 56 (Pt. 2), 2044—2051 (1941).
19. Best A. C., The size distribution of raindrops, Quart. J. R. Met. Soc., 76, 16—36 (1950).
20. Bisby G. R., Are living spores to be found over the ocean? Mycologia, 27, 84—85 (1935).
21. Bisby G. R., Geographical distribution of fungi, Bot. Rev., 9, 466—482 (1943).
22. Blackley C. H., Experimental researches on the causes and nature of Catarrhus Aestivus (Hay fever or hay asthma). Ballière, Tindall and Cox, London, 202 pp. (Reprinted: Dawson, London, 1959.) 1873.
23. Blackman G. E., Statistical and ecological studies in the distribution of species in plant communities. I: Dispersion as a factor in the study of changes of plant populations, Ann. Bot., Lond., 6, 351—370 (1942).
24. Blanchard D. C., Woodcock A. H., Bubble formation in the sea and its meteorological significance, Tellus, 9, 145—158 (1957).
25. Bodmer H., Über den Windpollen, Natur und Tech. Zürich., 3, 66 (1922).
26. Boedijn K. B., The mycetozoa, fungi and lichens of the Krakatau group, Bull. Jard. Bot. Buitenz., III, 16, 358—429 (1940).
27. Bonde R., Schultz E. S., Potato refuse piles as a factor in the dissemination of late blight, Bull. Me. Agric. Exp. Sta., No. 416 (Amer. Potato J., 20, 112—118) (1943).
28. Bonnier G., Matruchot L., Combs R., Recherches sur la dissémination des germes microscopiques dans l'atmosphère. C. R. Acad. Sci., Paris, 152, 652—659 (1911).
29. Booker D. V., Physical measurements of activity in samples from Windscale. Atomic Energy Research Establishment Rept. HP/R 2607, H.M.S.O., London, 16 pp., 1958.
30. Bosanquet C. H., Pearson J. L., The spread of smoke and gases from chimneys, Trans. Faraday Soc., 32, 1249—1263 (1936).

31. Bourdillon R. B., Colebrook L., Air hygiene in dressing-rooms for burns or major wounds, *Lancet*, **1946** (1), 561—565, 601—605 (1946).
32. Bourdillon R. B., Lidwell O. M., Lovelock J. E., Studies in air hygiene, Med. Res. Council Special Rept. Series, No. 262, H.M.S.O., London, 356 pp. (1948).
33. Bourdillon R. B., Lidwell O. M., Lovelock J. E., Raymond W. F., Airborne bacteria found in factories and other places: suggested limits of bacterial contamination. In: Bourdillon, Lidwell and Lovelock, **1948**, 257—263 (1948).
34. Bourdillon R. B., Lidwell O. M., Thomas J. C., A slit sampler for collecting and counting air-borne bacteria, *J. Hyg. Camb.*, **41**, 197—224 (1941).
35. Bourdillon R. B., McFarlan A. M., Thomas J. C., Airborne bacteria in operating theatres. In: Bourdillon, Lidwell and Lovelock, **1948**, 241—253 (1948).
36. Brodie H. J., The splash-cup dispersal mechanism in plants, *Canad. J. Bot.*, **29**, 224—234 (1951).
37. Brodie H. J., Raindrops as plant dispersal agents, *Indiana Acad. Sci.*, **66**, 65—73 (1957).
38. Brodie H. J., Gregory P. H., The action of wind in the dispersal of spores from cupshaped plant structures, *Canad. J. Bot.*, **31**, 402—410 (1953).
39. Brook P. J., A volumetric spore trap for sampling pastures, *N. Z. J. Agric. Res.*, **2**, 690—693 (1959).
40. Brown M., Weintraub D., Simpson M. W., Timber as a source of sporotrichosis infection. In: Sporotrichosis infection on mines of the Witwatersrand, Transvaal Chamber of Mines, Johannesburg, pp. 5—33, 1947.
41. Browne J. G., Living micro-organisms in the air of the arid southwest, *Science*, **72**, 322—323 (1930).
42. Brun R. J., Lewis W., Perkins P. J., Serafini J. S., Impingement of cloud droplets on a cylinder and procedure for measuring liquid-water content and droplet sizes in super-cooled clouds by multirotating cylinder method, U.S. Nat. Adv. Comm. Aeronautics, Report 1215 (1), pp. 1—43 (1955).
43. Brunt D., *Physical and Dynamical Meteorology*, Cambridge, England, 411 pp., 1934.
44. Buchbinder L., Solowey M., Solotorovsky M., Comparative quantitative studies of bacteria in air of enclosed places. Air pollution survey of New York City. Part I. Report of New York City Air Pollution Survey, Heat, Pip. Air Condit. (ASHVE Journal Section), **1945**, 389—397 (1945).
45. Buell M. F., Mass dissemination of pine pollen, *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, **63**, 163—167 (1947).
46. Bujwid O., Die Bakterien in Hagelkörnern, *Zbl. Bakt.*, **3**, 1—2 (1888).

47. Buller A. H. R., *Researches on Fungi*, Longmans, London, England, Vol. I, 1909; Vol. II, 1922; Vol. III, 1924; Vol. IV, 1931; Vol. V, 1933; Vol. VI, 1934; University of Toronto Press, Toronto, Vol. VII, 150 (1909—1950).
48. Buller A. H. R., Micheli and the discovery of reproduction in fungi, *Trans. Roy. Soc. Can.* (Ser. 3), 9, Sect. IV, 1—25 (1915).
49. Buller A. H. R., Lowe C. W., Upon the number of micro-organisms in the air of Winnipeg, *Trans. Roy. Soc. Can.* (Ser. 3), 4, Sect. IV, 41—58 (1911).
50. Bulloch W., *The History of Bacteriology*, Clarendon Press, Oxford, 422 pp., 1938.
51. Burgess A., The downward movement of fungal spores in sandy soil, *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 33, 142—147 (1950).
52. Busse J., Kiefernpollenflug und Fortsliche Saatgutenerkennung, *Tharandt. Forstl. Jb.*, 77, 225—231 (1926).
53. Butler E. J., The dissemination of parasitic fungi and international legislation, *Mem. Dept. Agric. India, Bot.*, 9, 1—73 (1917).
54. Caborn J. M., Shelterbelts and Microclimates, *Forestry Comm. Bull.*, No. 29, Edinburgh, H.M.S.O., 135 pp. (1957).
55. Calder K. L., Some recent British work on the problem of diffusion in the lower atmosphere. Chapter 91 in *Air Pollution* (Edited by L. C. McCabe), *Proc. U.S. Tech. Conf. on Air Pollution*, pp. 787—793, New York (1952).
56. Cammack R. H., Seasonal changes in three common constituents of the air spora of southern Nigeria, *Nature, Lond.*, 176, 1270—1272 (1955).
57. Cammack R. H., Factors affecting infection gradients from a point source of *Puccinia polysora* in a plot of *Zea mays*, *Ann. Appl. Biol.*, 46, 186—197 (1958).
58. Cammack R. H., Studies on *Puccinia polysora* Underw. II: A consideration of the method of introduction of *P. polysora* into Africa, *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 42, 27—32 (1959).
59. Carnelley T., Haldane J. S., The air of sewers, *Proc. Roy. Soc.*, 42, 501—522 (1887).
60. Carnelley T., Haldane J. S., Anderson A. M., The carbonic acid, organic matter and micro-organisms in air, more especially in dwellings and schools, *Phil. Trans.*, B, 178, 61—111. (1887).
61. Cawood W., The movement of dust or smoke particles in a temperature gradient, *Trans. Faraday Soc.*, 32, 1068—1073 (1936).
62. Chamberlain A. C., Aspects of travel and deposition of aerosol and vapour clouds, *Atomic Energy Research Establishment Report, HP/R 1261*, H.M.S.O., London, 35 pp. (1956).
63. Charnock H., Turbulence in the atmosphere and in the ocean, *Nature, Lond.*, 177, 13—15 (1956).

64. Chatterjee G., A note on an apparatus for catching spores from the upper air, *Indian J. Agric. Sci.*, **1**, 306—308 (1931).
65. Chauvin R., Lavie P., Recherches sur la substance antibiotique du pollen, *Ann. Inst. Pasteur*, **90**, 523—527 (1956).
66. Chen C. Y., Filtration of aerosols by fibrous media, *Chem. Rev.*, **55**, 595—623 (1955).
67. Chester K. S., The nature and prevention of the cereal rusts as exemplified in the leaf rust of wheat, *Chronica Botanica*, Waltham, Mass, 269 pp. (1946).
68. Christensen C. M., Intramural dissemination of spores of *Hormodendrum resinae*, *J. Allergy*, **21**, 409—413 (1950).
69. Christensen J. J., Long distance dissemination of plant pathogens. In: Moulton, 1942, pp. 78—87 (1942).
70. Christoff A., Sposobu za khvashchane na raznasyanité chrezú vétura spori, *Rev. Inst. Rech. Agron. Bulg.*, **6**, 41—48 (1934).
71. Clarenburg L. A., A study of air pollution: diffusion and sampling. Proefschrift. Schotanus and Jens, Utrecht, 89 pp., 1960.
72. Clark H. E., An atmospheric pollen survey of four centres in the North Island, New Zealand, 1949—1950, *N.Z.J. Sci. Tech. (B)*, **33**, 73—91 (1951).
73. Close R., Antirrhinum rusts in New Zealand, *N.Z.J. Agric.*, **97**, 551—552 (1958).
74. Cocke E. C., Calculating pollen concentration of the air, *J. Allergy*, **8**, 601—606 (1937).
75. Cocke E. C., Method for determining pollen concentration of air, *J. Allergy*, **9**, 458—463 (1938).
76. Colebrook L., Cawston W. C., Microbial content of the air on the roof of a city hospital, at street level, and in the wards. In: Bourdillon, Lidwell and Lovelock, 1948, pp. 233—241 (1948).
77. Colwell R. N., The use of radioactive isotopes in determining spore distribution patterns, *Amer. J. Bot.*, **38**, 511—523 (1951).
78. Committee on Apparatus in Aerobiology. Techniques for appraising air-borne populations of micro-organisms, pollen and insects, *Phytopathology*, **31**, 201—225 (1941).
79. Cornet G., Die Verbreitung der Tuberkelbacillen ausserhalb des Körpers, *Z. Hyg. Infect. Kr.*, **5**, 191—331 (1889).
80. Cotter R. U., Black stem rust spores combed from the air by filters, *Yearb. Agric. U.S. Dep. Agric.*, **1931**, 116—118 (1931).
81. Craigie J. H., Union of pycniospores and haploid hyphae in *Puccinia helianthi* Schw., *Nature, Lond.*, **131**, 25 (1933).
82. Craigie J. H., Aerial dissemination of plant pathogens, *Proc. VI, Pacif. Sci. Congr.*, 1939, **4**, 753—767 (1941).
83. Craigie J. H., Heterothallism in the rust fungi and its significance, *Trans. Roy. Soc. Can. (Ser. 3), Sect. V*, **36**, 19—40 (1942).

84. Craigie J. H., Epidemiology of stem rust in Western Canada, *Sci. Agric.*, **25**, 285—401 (1945).
85. Craigie J. H., Popp W., Rust epidemiology, *Canad. Dept. Agric. Expt. Farms, Rept. of Dominion Botanist* (1927), pp. 47—54 (1928).
86. Cristiani H., Analyse bactériologique de l'air des hauteurs, puisé pendant un voyage en ballon, *Ann. Inst. Pasteur*, **7**, 665—671 (1893).
87. Cummins G. B., Identity and distribution of the three rusts of corn, *Phytopathology*, **31**, 856—857 (1941).
88. Cunningham D. D., Microscopic examinations of air, Government Printer, Calcutta, 58 pp., 1873.
89. Darling C. A., Siple P. A., Bacteria of Antarctica, *J. Bact.*, **42**, 83—98 (1941).
90. Darwin C., An account of the fine dust which often falls on vessels in the Atlantic Ocean, *Quart. J. Geol. Soc. Lond.*, **2**, 26—30. (Reprinted in various editions of Findlay's *Memoir Descriptive of the North Atlantic Ocean*; and *Directory for the North Atlantic Ocean.*) (1846).
91. Davies C. N., The sedimentation of small suspended particles, *Trans. Instn. Chem. Engrs. Lond.*, **25** (Suppl. Symposium on Particle Size Analysis, p. 25 (1947).
92. Davies C. N., The separation of airborne dust and particles, *Proc. Inst. Mech. Engrs. Lond. B*, **1**, 185—199 (1952).
93. Davies C. N., Aylward M., Leacey D., Impingement of dust from air jets, *A.M.A., Arch. Industr. Hyg.*, **4**, 354—397 (1951).
94. Davies C. N., Peetz C. V., Impingement of particles on a transverse cylinder, *Proc. Roy. Soc., A*, **234**, 269—295 (1956).
95. Davies R. R., Detachment of conidia by cloud droplets, *Nature, Lond.*, **183**, 1695 (1959).
96. Dillon Weston W. A. R., See Weston, W.A.R. Dillon.
97. Di Menna M. E., See Menna, M. E. Di.
98. Dobbs C. G., Spore dispersal in the Mucorales, *Nature, Lond.*, **149**, 583 (1942).
99. Dobbs C. G., On the primary dispersal and isolation of fungal spores, *New Phytol.*, **41**, 63—69 (1942).
100. Dobell C., Antony van Leeuwenhoek and his «Little Animals», Bale and Danielsson, London, 435 pp., 1932.
101. Docters van Leeuwen W. M., See Leeuwen W. M. Docters van.
102. D. S. I. R., The investigation of atmospheric pollution, 16th Report, 1930, p. 11, 1931.
103. Dubois R., Sur la présence d'organismes vivants dans les grêlons, *Ann. Soc. Linn. Lyon (n. s.)*, **64**, 45—51 (1918).

104. Du Buy H. G., Crisp L. R., A sieve device for sampling air-borne microorganisms, Publ. Hlth. Rep., Wash., 59 (Pt. 1) 829—832 (1944).
105. Du Buy H. G., Hollaender A., Lackey M. D., A comparative study of sampling devices for air-borne micro-organisms, Publ. Hlth. Rep., Wash., Supp., 184, 40 pp. (1945).
106. Duchaine J., Allergy of the upper respiratory tract. In: International Textbook of Allergy (edited by J. M. Jamer), Blackwell's, Oxford, pp. 154—195, 1959.
107. Durham O. C., Air-borne fungus spores as allergens. In: Moulton, 1942, pp. 32—47, 1942.
108. Durham O. C., The volumetric incidence of atmospheric allergens. I: Specific gravity of pollen grains, J. Allergy, 14, 455—461 (1943).
109. Durham O. C., The volumetric incidence of atmospheric allergens. II: Simultaneous measurements by volumetric and gravity slide methods. Results with ragweed pollen and *Alternaria* spores, J. Allergy, 15, No. 3, 226—235 (1944).
110. Durham O. C., The volumetric incidence of atmospheric allergens. IV: A proposed standard method of gravity sampling, counting and volumetric interpolation of results, J. Allergy, 17, 79—86 (1946).
111. Durham O. C., The volumetric incidence of atmospheric allergens. V: Spot testing in the evaluation of species, J. Allergy, 18, 231—238 (1947).
112. Durrell L. W., Parker J. H., The comparative resistance of varieties of oats to crown and stem rusts, Res. Bull. Ia. Agric. Exp. Sta., 62, 1—56 (1920).
113. Dyakowska J., The pollen rain on the sea and on the coasts of Greenland, Bull. Int. Acad. Cracovie (Acad. Pol. Sci.), Ser. B. Sci. Nat., (1), 1947, pp. 25—33 (1948).
114. Dye M. H., Vernon T. R., Air-borne mould spores. N.Z.J. Sci. Tech., B, 34, 118—127 (1952).
115. Ehrenberg C. G., Passatstaub und Blutregen. Kg. Akad. Wiss. Berlin, 192 pp. (1849).
116. Ehrenberg C. G., Übersicht der seit 1847 fortgesetzten Untersuchungen über das von der Atmosphäre unsichtbar getragene reiche organische Leben, Abhandl. Kg., Akad. Wiss. Berlin, Phys. Kl., 1871, pp. 1—150 (1872).
117. Ehrenberg C. G., Nachtrag zur Übersicht der organischen Atmosphärien, Abhandl. Kg. Akad. Wiss. Berlin, Phys. Kl., 1871, pp. 233—275 (1872).
118. Ekelöf E., Studien über den Bakteriengehalt der Luft und des Erdbodens der antarktischen Gegenden. ausgeführt während der schwedischen Südpolar-Expedition, 1901—1904, Z. Hyg. Infekt Kr., 56, 344—370 (1907).

119. Ellis F. P., Raymond W. F., Air hygiene in H. M. ships under wartime conditions. In: Bourdillon, Lidwell and Lovelock, 1948, pp. 264—290 (1948).
120. Erdtman G., Pollen grains recovered from the atmosphere over the Atlantic, Acta Hort. Gothoburg., 12, 185—196 (1937).
121. Erdtman G., An introduction to pollen analysis. Chronica Botanica, Waltham, Mass., 239 pp. (1943).
122. Erdtman G., Pollen morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms. (An Introduction to Palynology, I). Almquist, Stockholm, 539 pp., 1952.
123. Erdtman G., Pollen and spore morphology Plant Taxonomy, Gymnosperms, Pteridophytes, Bryophytes. (An Introduction to Palynology, II). (Illustrations.) Almquist, Stockholm, 151 pp., 1957.
124. Falck R., Die Sporenverbreitung bei den Basidiomyceten, Beitr. Biol. Pfl., 9, 1—82 (1904).
125. Falck R., Über die Grössen, Fallgeschwindigkeiten und Schwebewarte der Pilzsporen und ihre Gruppierung mit Bezug auf die zu ihrer Verbreitung nötigen Temperaturströmungsgeschwindigkeiten, Ber. Dtsch. Bot. Ges., 45, 262—281 (1927).
126. Feinberg S. M., Durham O. C., Dragstedt C. A., Allergy in Practice. 2nd edn. Yearbook Publishers, Chicago, pp. 216—284, 1946.
127. Ferguson M. C., A preliminary study of the germination of the spores of *Agaricus campestris* and other Basidiomycetous fungi, Bull. U.S. Bur. Pl. Ind., No. 16, 40 pp. (1902).
128. Fergusson G. J., Reduction of atmospheric radiocarbon concentration by fossil fuel carbon dioxide and the mean life of carbon dioxide in the atmosphere, Proc., Roy. Soc., A., 243, 561—574 (1958).
129. Fiese M. J., Coccidioidomycosis. Thomas, Springfield, Illinois, 253 pp., 1958.
130. Finney D. J., Errors of estimation in inverse sampling, Nature, Lond., 160, 195—196 (1947).
131. First M. W., Silverman L., Air sampling with membrane filters, Arch. Industr. Hyg., 7, 1—11 (1953).
132. Fischer B., Bacteriologische Untersuchungen auf einer Reise nach Westindien, Z. Hyg. Infekt Kr., 1, 421—464 (1886).
133. Fischer E., Gäumann E., Biologie der Pflanzenbewohnenden parasitischen Pilze. Fischer, Jena, 428 pp., 1929.
134. Fischer R. A., Corbet A. S., Williams C. B., The relation between the numbers of species and the numbers of individuals in a random sample of an animal population, J. Anim. Ecol., 12, 42—58 (1943).
135. Flemming, Über die Arten und die Verbreitung der lebensfähigen Mikroorganismen in der Atmosphäre, Z. Heg. Infekt Kr., 58, 345—385 (1908).

136. Flensburg E. W., Samsøe-Jensen T., Mold spore counts in outside air in Copenhagen, Acta Allerg. Kbh., **1**, 104—113 (1948).
137. Flügge C., Ueber Luftinfektion, Z. Hyg. Infekt Kr., **25**, 179—224 (1897).
138. Fontana F., Observations on the rust of grain. Translation by P. P. Pirone, Phytopath. Class., No. 2, Ithaca, N. Y., 1932, 40 pp. (1767 [1932]).
139. Forbes J. G., The atmosphere of the underground electric railways of London, J. Hyg., Camb., **22**, 123—155 (1924).
140. Фотин В. М., Die Bakteriologische Untersuchungen von Hagel. (Cited from Zbl. Bakt., **7**, 372—374, 1890), 1889.
141. Fracker S. B., Brischle H. A., Measuring the local distribution of *Ribes*, Ecology, **25**, 283—303 (1944).
142. Frampton V. L., Linn M. B., Hansing E. D., The spread of virus diseases of the yellows type under field conditions, Phytopathology, **32**, 799—808 (1942).
143. Frankland A. W., Hay M. J., Dry rot as a cause of allergic complaints, Acta Allerg. Kbh., **4**, 186—200 (1951).
144. Frankland P. F., The distribution of micro-organisms in air, Proc. Roy. Soc., **40**, 509—526 (1886).
145. Frankland P. F., A new method for the quantitative estimation of the micro-organisms present in the atmosphere, Phil. Trans., B, **178**, 113—152 (1887).
146. Frankland P. F., Hart T. G., Further experiments on the distribution of microorganisms in air (by Hesse's method), Proc. Roy. Soc., **42**, 267—282 (1887).
147. Frey C. N., Keitt G. W., Studies of spore dissemination of *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. in relation to seasonal development of apple scab., J. Agric. Res., **30**, 529—540 (1925).
148. Furcolow M. L., Horr W. H., Air and water in the natural history of *Histoplasma capsulatum*. In: Proc. Conf. on Histoplasmosis, Publ. Hlth. Monograph, **39**, Publ. Hlth. Serv. Publ., Wash., No. 465, 282—288 (1956).
149. Gardner M. W., Mode of dissemination of fungous and bacterial diseases of plants, Rep. Mich. Acad. Sci., **20**, 357—422 (1918).
150. Gäumann E., Principles of Plant Infection, Crosby Lockwood, London, 543 pp., 1950.
151. Gazert H., Untersuchungen über Meeresbakterien und ihren Einfluss auf den Stoffwechsel in Meere. Deutsche Sudpolar-Expedition, 1901—1903, **7** (3), 235—296 (1912).
152. Geiger R., The Climate Near the Ground. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 482 pp., 1950.
153. Gilbert G. E., Volumetric and gravity slide tests for air-borne ragweed and oak pollens at Columbus, Ohio, Ohio J. Sci., **50**, 60—70 (1950).

154. Gislén T., Aerial plankton and its conditions of life, *Biol. Rev.*, **23**, 109—126 (1948).
155. Glauert M., A method of constructing the paths of raindrops of different diameters, Aeronautical Research Committee, Repts. and Mem., No. 2025, H.M.S.O., London, pp. 1—12 (1946).
156. Glynne M. D., Production of spores by *Cercospora herpotrichoides*, *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, **36**, 46—51 (1953).
157. Goetz A., Application of molecular filter membranes to the analysis of aerosols, *Amer. J. Publ. Hlth.*, **43**, 150—159 (1953).
158. Goldberg L. J., Watkins H. M. S., Boerke E. E., Chatigny M. A., The use of a rotating drum for the study of aerosols over extended periods of time, *Amer. J. Hyg.*, **68**, 85—93 (1958).
159. Gordon M. A., Cupp H. B., Detection of *Histoplasma capsulatum* and other fungus spores in the environment by means of the membrane filter, *Mycologia*, **45**, 241—252 (1953).
160. Graham Forbes J., See Forbes, J. Graham.
161. Gray R., Whytlaw, See Whytlaw-Gray R.
162. Green H. L., Lane W. R., *Particulate Clouds: Dusts, Smokes and Mists*, Spon, London, 425 pp., 1957.
163. Gregory P. H., The dispersion of air-borne spores, *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, **28**, 26—72 (1945).
164. Gregory P. H., The multiple-infection transformation, *Ann. Appl. Biol.*, **35**, 412—417 (1948).
165. Gregory P. H., The operation of the puff-ball mechanism of *Lycopodium perlatum* by raindrops shown by ultra-high-speed Schlieren cinematography, *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, **32**, 11—15 (1949).
166. Gregory P. H., Deposition of air-borne *Lycopodium* spores on cylinders, *Ann. Appl. Biol.*, **38**, 357—376 (1951).
167. Gregory P. H., Fungus spores, *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, **35**, 1—18 (1952).
168. Gregory P. H., The construction and use of a portable volumetric spore trap, *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, **37**, 390—404 (1954).
169. Gregory P. H., Electrostatic charges on spores of fungi in air, *Nature, Lond.*, **180**, 330 (1957).
170. Gregory P. H., A correction, *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, **41**, 202 (1958).
171. Gregory P. H., Guthrie E. J., Bunce M. E., Experiments on splash dispersal of fungus spores, *J. Gen. Microbiol.*, **20**, 328—354 (1959).
172. Gregory P. H., Hamilton E. D., Sreeramulu T., Occurrence of the alga *Gloeocapsa* in the air, *Nature, Lond.*, **176**, 1270 (1955).

173. Gregory P. H., Hirst J. M., Possible role of basidiospores as air-borne allergens, *Nature*, Lond, **170**, 414 (1952).
174. Gregory P. H., Hirst J. M., The summer air-spores at Rothamsted in 1952, *J. Gen. Microbiol.*, **17**, 135—152 (1957).
175. Gregory P. H., Hirst J. M., Last F. T., Concentrations of basidiospores of the dry rot fungus (*Merulius lacrymans*) in the air of buildings, *Acta Allerg. Kbh.*, **6**, 168—174 (1953).
176. Gregory P. H., Read D. R., The spatial distribution of insect-borne plant-virus diseases, *Ann. Appl. Biol.*, **36**, 475—482 (1949).
177. Gregory P. H., Sreeramulu T., Air spora of an Estuary, *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, **41**, 145—156 (1958).
178. Gregory P. H., Stedman O. J., Deposition of air-borne *Lycopodium* spores on plane surfaces, *Ann. Appl. Biol.*, **40**, 651—674 (1953).
179. Gregory P. H., Stedman O. J., Spore dispersal in *Ophiobolus graminis* and other fungi of cereal foot rots, *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, **41**, 449—456 (1958).
180. Gunn R., Kinzer G. D., The terminal velocity of fall for water droplets in stagnant air, *J. Met.*, **6**, 243—248 (1949).
181. Haas G. J., Use of the membrane filter in the brewing laboratory, *Wallerstein Labs. Commun.*, **19**, 7—20 (1956).
182. Hafsten U., A pollen-analytic investigation of two peat deposits from Tristan da Cunha, *Results Norweg. Exped. T. da Cunha, 1937—1938*, No. 22, 1—42 (1951).
183. Hahn M., Die Bestimmung und meteorologische Verwertung der Keimzahl in den höheren Luftschichten. Nach vom Luftballon aus angestellten Beobachtungen, *Zbl. Bakt., Abt. I*, **51**, 97—114 (1909).
184. Hamilton E. D., A comparison of the pollen and fungus spore content of the air in two localities as a contribution to the study of respiratory allergy, Ph. D. Thesis, Univ. London, 1957.
185. Hamilton E. D., Studies on the air-spores, *Acta Allerg. Kbh.*, **13**, 143—175 (1959).
186. Hammond E. C., Ammonium alginate wool as a filter for collecting microorganisms from large volumes of air, *J. Gen. Microbiol.*, **19**, 267—270 (1958).
187. Hanna W. F., A simple apparatus for isolating single spores, *Phytopathology*, **18**, 1017—1021 (1928).
188. Hansen E. C., [Recherches sur les organismes qui, à différentes époques de l'année, se trouvent dans l'air, à Carlsberg et aux Alentours, et qui peuvent se développer dans le mout de bière.] *Medd. Carlsberg Lab.*, **1**, 185—208 and 381—454. (In: Danish, title given for French summary in *C. R. Lab. Carlsberg*, **1**, 197—218.) (1882).

189. Hansen H. M., Smith R. E., The mechanism of variation in imperfect fungi: *Botrytis cinerea*, *Phytopathology*, **22**, 953—964 (1932).
190. Harrington J. B., Gill G. C., Warr B. R., High efficiency pollen samplers for use in clinical allergy, *J. Allergy*, **30**, 357—375 (1959).
191. Harrison F. C., Bacterial content of hailstones, *Bot. Gaz.*, **26**, 211—214 (1898).
192. Harz C. O., Bakteriologische Untersuchungen der freien Atmosphäre mittels Luftballons nebst Bemerkungen über den atmosphärischen Staub, *Jb. Dtsch. LuftschVerb.*, **1904**, 147—170 (1904).
193. Haskell R. J., Barss H. P., Fred Campbell Meier, 1893—1938, *Phytopathology*, **29**, 293—302 (1939).
194. Hawes R. C., Small W. S., Miller H., An apparatus for determining the pollen content of the air and notes on pollen survey methods, *J. Allergy*, **13**, 474—487 (1942).
195. Heald F. D., The dissemination of fungi causing disease, *Trans Amer. Micr. Soc.*, **32**, 1—29 (1913).
196. Heald F. D., George D. C., The wind dissemination of spores of bunt or stinking smut of wheat, *Bull. Wash. St. Agric. Exp. Sta.*, No. 151, 21 pp. (1918).
197. Heise H. A., Heise E. R., The distribution of ragweed pollen and *Alternaria* spores in the upper atmosphere, *J. Allergy*, **19**, 403—407 (1948).
198. Hesse E., Bakteriologische Untersuchungen auf einer Fahrt nach Island, Spitzbergen und Norwegen im Juli 1913, *Zbl. Bakt.*, Abt., I, **72**, 454—477 (1914).
199. Hesse W., Ueber quantitative Bestimmung der in der Luft enthalten Mikroorganismen, *Mitth. Kaiserl. Gesundheitsamte*, **2**, 182—207 (1884).
200. Hesse W., Bemerkungen zur quantitative Bestimmung der Mikroorganismen in der Luft, *Z. Hyg. InfektKr.*, **4**, 19—21 (1888).
201. Hesselman H., [Über die Verbreitungsfähigkeit des Waldbaumpollens. In Swedish, German summary.], *Medd. Skogsför-söksanst. Stockh.*, **16**, 27—60 (1919).
202. Hirst J. M., An automatic volumetric spore trap, *Ann. Appl. Biol.*, **39**, 257—265 (1952).
203. Hirst J. M., Changes in atmospheric spore content: diurnal periodicity and the effects of weather, *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, **36**, 375—393 (1953).
204. Hirst J. M., Spore liberation and dispersal. In: *Plant Pathology: Problems and Progress, 1908—1958* (edited by C. S. Holton). University of Wisconsin Press, Madison, pp. 529—538 (1959).

205. Hirst J. M., Stedman O. J., The epidemiology of apple scab. I: Frequency of airborne *Venturia inaequalis* spores in orchards, Ann. Appl. Biol. (1961), в печати.
206. Hirst J. M., Storey I. F., Ward W. C., Wilcox H. J., The origin of apple scab epidemics in the Wisbech area in 1953 and 1954, Plant Pathology, 4, 91—96 (1955).
207. Hoggan M. D., Ranson J. P., Pappagianis D., Donald G. E., Bell A. D., Isolation of *Coccidioides immitis* from the air, Stanf. Med. Bull., 14, 190 (1956).
208. Hollaender A., Dalla Valle J. M., A simple device for sampling air-borne bacteria, Publ. Hlth. Rep. Wash., 54 (Pt. I), 574—577 (1939).
209. Hopkins J. C., A spore trap of the «Vaseline» slide type, Canad. J. Bot., 37, 1277—1278 (1959).
210. Horne A. S., On the numerical distribution of micro-organisms in the atmosphere, Proc. Roy. Soc., B, 117, 154—174 (1935).
211. Hubert K., Beobachtungen über die Verbreitung des Gelbrostes bei künstlichen Feldinfektionen, Fortschr. Landw., 7, 195—198 (1932).
212. Hyde H. A., Grass pollen in Great Britain, Acta Allerg. Kbh., 5, 98—112 (1952).
213. Hyde H. A., Tree pollen in Great Britain, Acta Allerg. Kbh., 10, 244—245 (1956).
214. Hyde H. A., Weed pollen in Great Britain, Acta Allerg. Kbh., 13, 186—209 (1959).
215. Hyde H. A., Volumetric counts of pollen grains at Cardiff, 1954—1957, J. Allergy, 30, 219—234 (1959).
216. Hyde H. A., Adams K. F., An Atlas of airborne Pollen Grains, Macmillan, London, 112 pp., 1958.
217. Hyde H. A., Adams K. F., Airborne allergens at Cardiff, 1942—1959, Acta Allerg. Kbh., Suppl. No. VII, 159—169 (1960).
218. Hyde H. A., Williams D. A., Studies in atmospheric pollen. II: Diurnal variation in the incidence of grass pollen, New Phytol., 44, 83—94 (1945).
219. Hyde H. A., Williams D. A., Studies in atmospheric pollen. IV: Pollen deposition in Great Britain in 1943. Part I, The influence of situation and weather, New Phytol., 49, 398—406 (1943).
220. Hyre R. A., Spore traps as an aid in forecasting several downy mildew types of disease, Pl. Dis. Repr. Suppl., 190, 14—18 (1950).
221. Ingold C. T., Spare discharge in land plants. Clarendon Press, Oxford, 178 pp., 1939.
222. Ingold C. T., Dispersal in Fungi, Clarendon Press, Oxford, 197 pp., 1953.

223. Ingold C. T., Cinematographic observations on spore and elater discharge in *Lophocolea*, Trans. Brit. Bryol. Soc., 3, 121—123 (1956).
224. Ingold C. T., The spore deposit of *Daldinia*, Trans. Brit. Mycol. Soc., 39, 378—380 (1956).
225. Ingold C. T., Spore liberation in higher fungi, Endeavour, 16, 78—83 (1957).
226. Ingold C. T., Dispersal by air water — the take-off. Chapter 5, in: Plane Pathology: an Advanced Treatise, Vol. 3, edited by J. G. Horsfall and A. E. Dimond, Academic Press, New York, pp. 137—168 (1960).
227. Ingold C. T., Hadland S. A., The ballistics of *Sordaria*, New Phytol., 58, 46—57 (1959).
228. Jacobs W. C., Aerobiology. In: Compendium of Meteorology, American Meteorological Society, Boston, pp. 1103—1111 (1951).
229. Jagger J., Photoreactivation, Bact. Rev., 22, 99—142 (1958).
230. Janowski Th., Ueber den Bakteriengehalt des Schnees, Zbl. Bakt., 4, 547—552 (1888).
231. Jennison M. W., Atomizing of mouth and nose secretions into the air as revealed by high-speed photography. In: Moulton, 1942, pp. 106—128 (1942).
232. Jensen I., Bøgh H., Om Forhold der har Indflydelse paa Krydsningsfaren hos vindstovende Kulturplanter. (With English summary.) Tidsskr. Planteavl., 46, 238—266 (1942).
233. Johnson A. G., Dickson J. G., Stem rust of grains and the barberry in Wisconsin, Bull. Wis. Agric. Exp. Sta., No. 304, 1—16 (1919).
234. Johnson C. G., The distribution on insects in the air and the empirical relation of density to height, J. Anim. Ecol., 26, 479—494 (1957).
235. Johnson C. G., Penman H. L., Relationship of aphid density to altitude, Nature, Lond., 168, 337 (1951).
236. Johnstone H. F., Winsche W. E., Smith L. W., The dispersion and deposition of aerosols, Chem. Rev., 44, 353—371 (1949).
237. Jones M. D., Newell L. C., Pollination cycles and pollen dispersal in relation to grass improvement, Res. Bull. Nebraska Agric. Exp. Sta., No. 148, 1—43 (1946).
238. Keitt G. W., Jones L. K., Studies in the epidemiology and control of apple scab, Wis. Agr. Exp. Sta. Res. Bull., 73, 1—104 (1926).
239. Kelly C. D., Pady S. M., Microbiological studies of air over some nonarctic regions of Canada, Canad. J. Bot., 31, 90—106 (1953).
240. Kelly C. D., Pady S. M., Microbiological studies of air masses over Montreal during 1950 and 1951, Canad. J. Bot., 32, 591—600 (1954).

241. Kelly C. D., Pady S. M., Polunin N., Aerobiological sampling methods from aircraft, *Canad. J. Bot.*, **29**, 206—214 (1951).
242. Kerner von Marilaun A., See: Marilaun A., Kerner von.
243. Knoll F., Über die Fernverbreitung des Blütenstaubes durch den Wind, *Forsch. Fortschr. dtsh. Wiss.*, **8**, 301—302 (1932).
244. Knuth P., *Handbook of Flower Pollination*. Translated by J. R. Ainsworth Davis, Clarendon Press, Oxford, 3 vols., 1906.
245. Kordyum V. A., Bobchenko E. S., Air as a habitat for micro-organisms, *Microbiology*, **28**, 215—219 (1959).
246. Kramer C. L., Pady S. M., Rogerson C. T., Kansas aeromycology. III, *Cladosporium*, *Trans. Kans. Acad. Sci.*, **62**, 200—207 (1959).
247. Kramer C. L., Pady S. M., Rogerson C. T., Ouye L. G., Kansas aeromycology. II: Material, methods and general results, *Trans. Kans. Acad. Sci.*, **62**, 184—199 (1959).
248. Курсанов Л. И. Микология, Сельхозгиз, М., 1933. (Цит. по Степанову, 1935.)
249. Lambert E. B., The relation of weather to the development of stem rust in the Mississippi Valley, *Phytopathology*, **19**, 1—71 (1929).
250. La Mer V. K., Hochberg S., The laws of deposition and the effectiveness of insecticidal aerosols, *Chem. Rev.*, **44**, 341—352 (1949).
251. Landahl H. D., Herrmann R. G., Sampling of liquid aerosols by wires, cylinders, and slides, and the efficiency of impaction of the droplets, *J. Colloid Sci.*, **4**, 103—136 (1949).
252. Langmuir I., The production of rain by a chain reaction in cumulus clouds at temperatures above freezing, *J. Met.*, **5**, 175—192 (1948).
253. Langmuir I., Blodgett K. B., Mathematical investigation of water droplet trajectories, *Rep. General Electric Res. Lab.*, No. R. L. 225 (Dec. 1944 — July 1945), Schenectady, pp. 1—47 (1949).
254. Large E. C., *The Advance of the Fungi*, Cape, London, 488 pp., 1940.
255. Last F. T., Seasonal incidence of *Sporobolomyces* on cereal leaves, *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, **38**, 221—239 (1955).
256. Laws J. O., Recent studies in raindrops and erosion, *Agric. Engng.*, St. Joseph, Michigan, **21**, 431—433 (1940).
257. Leeuwen W. M., Docters van, Krakatau, 1883 to 1933, *Ann. Jard. Bot. Buitenz.*, **46—47**, 1—506 (1936).
258. Levin, Les microbes dans les régions arctiques, *Ann. Inst. Pasteur*, **13**, 558—567 (1899).
259. Libby W. F., Current research findings in radioactive fallout, *Proc. Nat. Acad. Sci., Wash.*, **42**, 945—962 (1956).

260. Lidwell O. M., Bacterial content of air in a dwelling house. In: Bourdillon, Lidwell and Lovelock, 1948, pp. 253—257, 1948.
261. Limasset P., Recherches sur le *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, Ann. Epiphyt., 5, 21—39 (1939).
262. Lindner G., Die Protozoenkeime im Regenwasser, Biol., Zbl., 19, 421—432 (1899).
263. Long H. W., Influence of the host on the morphological characters of *Puccinia ellisiana* and *Puccinia andropogonis*, J. Agric. Res., 2, 303—319 (1914).
264. Long W. H., Ahmad S., The genus *Tylostoma* in India, Farlowia, 3, 225—267 (1947).
265. Luckiesh M., Taylor A. H., Holladay L. L., Sampling devices for airborne bacteria, J. Bact., 52, 55—65 (1946).
266. Luckiesh M., Taylor A. H., Knowles T., Sampling devices for determining the bacterial content of air, Rev. Sci. Instrum., 20, 73—77 (1949).
267. Ludi W., Vareschi V., Die Verbreitung, das Blühen und der Pollenniederschlag der Heufieberpflanzen im Hochtale von Davos, Ber. Geobot. Forsch.-Inst. Rübel, 1935, 47—112 (1936).
268. Ludlam F. H., Scorer R. S., Convection in the atmosphere, Quart. J. Roy. Met. Soc., 79, 317—341 (1953).
269. Lurie H. I., Way M., The isolation of dermatophytes from the atmosphere of caves, Mycologia, 49, 178—180 (1957).
270. McCallan S. E. A., Evaluating fungicides by means of greenhouse snapdragon rust, Contr. Boyce Thompson Inst., 13, 367—384 (1944).
271. McCallan S. E. A., Wellman R. H., A greenhouse method of evaluating fungicides by means of tomato foliage diseases, Contr. Boyce Thompson Inst., 13, 93—134 (1943).
272. McCubbin W. A., Dispersal distance of urediniospores of *Cronartium ribicola* as indicated by their rate of fall in still air, Phytopathology, 8, 35—36 (1918).
273. McCubbin W. A., Relation of spore dimensions to their rate of fall, Phytopathology, 34, 230—234 (1944).
274. McCubbin W. A., Airborne spores and plant quarantines, Sci. Mo., New York, 59, 149—152 (1944).
275. McCubbin W. A., The Plant Quarantine Problem, Munksgaard, Copenhagen, 255 p., 1954.
276. McCully C. R., Fisher M., Langer G., Rosinski J., Glaess H., Werle D., Scavenging action of rain on airborne particulate matter, Industr. Engng. Chem., 48, 1512—1516 (1956).
277. McLean A. L., Bacteria of ice and snow in Antarctica, Nature, Lond., 102, 35—39 (1918).
278. McLean R. C., Bacteriology of the atmosphere, Nature, Lond. 136, 880 (1935).

279. McLean R. C., Microbiology of the air, Nature, Lond., 152, 258—259 (1943).
280. MacLachlan J. D., The dispersal of viable basidiospores of the *Gymnosporangium* rusts, J. Arnold Arbor., 16, 411—422 (1935).
281. MacQuiddy E. L., Air studies at higher altitudes, J. Allergy, 6, 123—127 (1935).
282. Machta L. Transport in the stratosphere and through the tropopause. In: Advances in Geophysics, Vol. 6: Atmospheric Diffusion and Air Pollution, pp. 273—286, Academic Press, New York, London (1959).
283. Maddox R. L., On an apparatus for collecting atmospheric particles, Monthly Micros. J., 3, 286—290 (1870).
284. Maddox R. L., Observations on the use of the aeroconoscope, or air-dust collecting apparatus, Monthly Micros. J., 5, 45—49 (1871).
285. Malik M. M., Batts C. C. V., The determination of the reaction of barley varieties to loose smut, Ann. Appl. Biol., 48, 39—50 (1960).
286. Marilaun A., Kerner von, The Natural History of Plants, Translated by F. W. Oliver, 2 vols., Blackie, London, 983 pp., 1895.
287. Marshall Ward H., See Ward H. Marshall.
288. Martin W. J., A simple technique for isolating spores of various fungi from exposed slides in aerobiological work, Phytopathology, 33, 75—76 (1943).
289. Mason B. J., The Physics of Clouds, Clarendon Press, Oxford, 481 pp., 1957.
290. Mason-Williams A., Benson-Evans K., A preliminary investigation into the bacterial and botanical flora of caves in South Wales, Cave Res. Gp. of Gt. Britain, Pub. No. 8, pp. 1—70 (1958).
291. Maunsell K., Respiratory allergy to fungus spores, Progr. Allergy, 4, 457—520 (1954).
292. Maunsell K., Concentration of airborne spores in dwellings under normal conditions and under repair, Int. Arch. Allergy, Basel, 5, 373—376 (1954).
293. Maunsell K., The seasonal variations of allergic bronchial asthma in relation to the concentration of pollen and fungal spores in the air in 1954 and 1956, Acta Allerg. Kbh., 12, 257—276 (1958).
294. May F. G., The washout of *Lycopodium* spores by rain, Quart. J. Roy. Met. Soc., 84, 451—458 (1958).
295. May K. R., The cascade impactor: an instrument for sampling coarse aerosols, J. Sci. Instrum., 22, 187—195 (1945).
296. May K. R., A cascade impactor with moving slides, Arch. Industr. Hlth., 13, 481—488 (1956).

297. May K. R., Druett H. A., The pre-impinger: a selective aerosol sampler, *Brit. J. Industr. Med.*, **10**, 142—151 (1953).
298. Mayne W. W., Annual report of the Coffee Scientific Officer, 1931—1932, *Bull. Mysore Coffee Exp. Stat.*, **7**, 1—32 (1932).
299. Mehta K. C., Rusts of wheat and barley in India. A study of their annual recurrence, life-histories and physiologic forms, *Indian J. Agric. Sci.*, **3**, 939—962 (1933).
300. Mehta K. C., Further studies on cereal rusts in India, *Sci. Monogr. Coun. Agric. Res. India*, No. 14, pp. 1—224 (1940).
301. Mehta K. C., Further studies on cereal rusts in India, Part II, *Sci. Monogr. Coun. Agric. Res. India*, No. 18, pp. 1—368 (1952).
302. Meier F. C., Collecting microorganisms from the Arctic atmosphere, *Sci. Mo.*, New York, **40**, 5—20 (1935).
303. Meier F. C., Microorganisms in the atmosphere of arctic regions, *Phytopathology*, **25**, 27 (1935).
304. Meier F. C., Collecting microorganisms from winds above the Caribbean Sea, *Phytopathology*, **26**, 102 (1936).
305. Meier F. C., Effects of conditions in the stratosphere on spores of fungi, *Nat. Geog. Soc. Stratosphere Series*, **2**, 152—153 (1936).
306. Meier F. C., Artschwager E., Airplane collections of sugarbeet pollen, *Science*, **88** 507—508 (1938).
307. Meier F. C., Stevenson J. A., Charles V. K., Spores in the upper air, *Phytopathology*, **23**, 23 (1933).
308. Менна М. Е. Ди., A quantitative study of air-borne fungus spores in Dunedin, New Zealand, *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, **38**, 119—129 (1955).
309. Мер В. К. Ла., See La Mer V. K.
310. Minervini R., Einige bakteriologische Untersuchungen über Luft und Wasser inmitten des Nord-Atlantischen Oceans, *Z. Hyg. InfektKr.*, **35**, 165—194 (1900).
311. Miquel P., [Reports in], *Annu. Obs. Montsouris* (1878—1899).
312. Miquel P., *Les organismes vivantes de l'atmosphère*, Gautier-Villars, Paris, 310 pp., 1883.
313. Miquel P., Benoist L., De l'enregistrement des poussières atmosphériques brutes et organisées, *Annal. Micrographie*, **1**, 572—579 (1890).
314. Мишустин Е. Н., Zur Untersuchung der Microflora der höheren Luftschichten. *Zbl. Bakt.*, II, Abt., **67**, 347—351 (1926).
315. Молисч Н., Биология des atmosphärischen Staubes (Aeroplankton). In: *Populäre biologische Vorträge*, Fischer, Jena, pp. 209—226, 1920.
316. Monteith J. L., Micrometeorology in relation to plant and animal life, *Proc. Linn. Soc., Lond.*, **171**, 71—82 (1960).
317. Moulton S., (Editor), *Aerobiology*. Amer. Assoc. Adv. Sci., Pub. No. 17, Washington, 289 pp. (1942).

318. Moulton S., Puck T. T., Lemon H. M., An apparatus for determination of the bacterial content of air, *Science*, 97, 51—52 (1943).
319. Nägeli C. von, *Die niederen Pilze*. Oldenbourg, Munich, 285 pp., 1877.
320. Наумов Н. А., *Болезни садовых и овощных растений*, Сельхозгиз, М.—Л., 1934.
321. Newhall A. G., The spread of onion mildew by wind-borne conidia of *Peronospora destructor*, *Phytopathology*, 28, 257—269 (1938).
322. Newman I. V., Aerobiology on commercial air routes, *Nature*, Lond., 161, 275—276 (1948).
323. Nilsby J., Allergy to moulds in Sweden. A botanical and clinical study, *Acta Allerg. Kbh.*, 2, 57—90 (1949).
324. O'Connell D. C., Wigginton N. J. B., Pike G. F., New technique for the collection and isolation of airborne microorganisms, *Science*, 131, 359—360 (1960).
325. Ogawa J. M., English H., The efficiency of a quantitative spore collector using the cyclone method, *Phytopathology*, 45, 239—240 (1955).
326. Oort A. J. P., De verspreiding van de sporen van tarwestuifbrand (*Ustilago tritici*) door de lucht, *Tijdschr. PlZiekt.*, 46, 1—18 (1940).
327. Oort A. J. P., Taksterfte bij Bramen: veroorzaakt door *Septocytia ramealis* (Rab.) Pat. *Tijdschr. PlZiekt.*, 58, 247—250 (1952).
328. Опарин А. И., *The origin of Life on the Earth*, [Tr. Ann. Syngé], Oliver and Boyd, Edinburgh, 495 pp. (Происхождение жизни на Земле, 1957).
329. Overeem M. A., van, A sampling apparatus for aeroplankton, *Proc. Acad. Sci. Amst.*, 39, 981—990 (1936).
330. Overeem M. A., On green organisms occurring in the lower troposphere, *Rec. Trav. Bot. Néerl.*, 34, 388—442 (1937).
331. Pady S. M., Fungi isolated from arctic air in 1947, *Canad. J. Bot.*, 29, 46—56 (1951).
332. Pady S. M., Quantitative studies of fungus spores in the air, *Mycologia*, 49, 339—353 (1957).
333. Pady S. M., A continuous spore sampler, *Phytopathology*, 49, 757—760 (1959).
334. Pady S. M., Kapica L., Air-borne fungi in the Arctic and other parts of Canada, *Canad. J. Bot.*, 31, 309—323 (1953).
335. Pady S. M., Kapica L., Fungi in air over the Atlantic Ocean, *Mycologia*, 47, 34—50 (1955).
336. Pady S. M., Kapica L., Fungi in air masses over Montreal during 1950 and 1951, *Canad. J. Bot.*, 34, 1—15 (1956).
337. Pady S. M., Kelly C. D., Use of silicones in aerobiology, *Science*, 110, 187 (1949).

338. Pady S. M., Kelly C. D., Studies on microorganisms in arctic air during 1949 and 1950, *Canad. J. Bot.*, **31**, 107—122 (1953).
339. Pady S. M., Kelly C. D., Aerobiological studies of fungi and bacteria over the Atlantic Ocean, *Canad. J. Bot.*, **32**, 202—212 (1954).
340. Pady S. M., Kelly C. D., Polunin N., Arctic Aerobiology, II: Preliminary report on fungi and bacteria isolated from the air in 1947, *Nature, Lond.*, **162**, 379—381 (1948).
341. Pady S. M., Peterson B., Green G. J., Arctic Aerobiology, III: The presence of spores of cereal pathogens on slides exposed from aeroplanes in 1947, *Phytopathology*, **40**, 632—641 (1950).
342. Palmén E., The role of atmospheric disturbances in the general circulation, *Quart. J. R. Met. Soc.*, **77**, 337—354 (1951).
343. Panzer J. D., Tullis E. C., Arsdell E. P., van, A simple 24-hour slide spore collector, *Phytopathology*, **47**, 512—514 (1957).
344. Pape H., Rademacher B., Erfahrungen über Befall und Schaden durch den Getreidemehltau (*Erysiphe graminis* DC.) bei gleichzeitigen Anbau von Winter- und Sommergerste, *Angew. Bot.*, **16**, 225—250 (1934).
345. Parker-Rhodes A. F., The basidiomycetes of Skokholm Island. V: An elementary theory of anemophilous dissemination, *New Phytol.*, **50**, 84—97 (1951).
346. Pasquill F., Meteorological research at Porton, *Nature, Lond.*, **177**, 1148—1150 (1956).
347. Pasteur L., Memoire sur les corpuscles organisés qui existent dans l'atmosphère. Examen de la doctrine des générations, spontanées, *Ann. Sci. Nat. (Zool.)*, 4-e sér., **16**, 5—98 (1861).
348. Perkins W. A., The rotorod sampler, 2-nd Semiannual Rept. Aerosol Lab., Dept. Chemistry and Chem. Engng., Stanford Univ. CML., 186, 66 pp. (1957).
349. Persson H., On some species of *Aloina* with special reference to their dispersal by the wind, *Svensk. Bot. Tidskr.*, **38**, 260—268 (1944).
350. Petersen L. J., Relations between inoculum density and infection of wheat by uredospores of *Puccinia graminis* var. *tritici*, *Phytopathology*, **49**, 607—614 (1959).
351. Peterson M. L., Cooper J. P., Vose P. B., Non-flowering strains of herbage grasses, *Nature, Lond.*, **181**, 591—594 (1958).
352. Petri R. J., Eine neue Methode Bacterien und Pilzsporen in der Luft nachzuweisen und zu zählen, *Z. Hyg. InfektKr.*, **3**, 1—145 (1888).
353. Pettersson B., Experimentella iakttagelser över den anemochora diasporstridningen och dess beroende an de atmosfäriska förhållandena, *Noriska (19. Skandinaviska) Natur-*

- forskarmötet i Helsingfors den 11—15 Aug., 1936, pp. 467—469 (1936).
354. Pettersson B., Experimentelle Untersuchungen über die euanemochore Verbreitung der Sporenpflanzen, *Acta Bot. Fenn.*, 25, 1—103 (1940).
355. Peterson B., Epidemiology of cereal rusts, Dom. Canada Dept. Agric. Div. Bot., Rept. Dom. Botanist, 1930, 44—46 (1931).
356. Phelps E. B., Buchbinder L., Studies on micro-organisms in simulated room environments. I. A study of the performance of the Wells air centrifuge and of the settling rates of bacteria through the air, *J. Bact.*, 42, 321—344 (1941).
357. Pincus S., Stern A. C., A study of air pollution in New York City, *Amer. J. Publ. Hlth.*, 27, 321—333 (1937).
358. Pirie J. H., Notes on antarctic bacteriology. In: Scottish National Antarctic Expedition, Report on the Scientific Results of the Voyage of the S. Y., Scotia, Val. III, Botany, pp. 137—148 (1912).
359. Plank J. E., van der, A method for estimating the number of random groups of adjacent diseased plants in a homogenous field, *Trans. Roy. Soc. S. Afr.*, 31, 269—278 (1946).
360. Plank J. E., The relation between the size of fields and the spread of plant diseases into them. Pt. I: Crowd diseases, *Emp. J. Exp. Agric.*, 16, 134—142 (1948).
361. Plank J. E., The relation between the size of fields and the spread of plant diseases into them. Pt. 2: Diseases caused by fungi with air-borne spores; with a note on horizons of infection, *Emp. J. Exp. Agric.*, 17, 18—22 (1949).
362. Plank J. E., The relation between the size of fields and the spread of plant diseases into them. Pt. 3: Examples and discussion, *Emp. J. Exp. Agric.*, 17, 141—147 (1949).
363. Plank J. E., Analysis of epidemics. Chapter 7, in *Plant Pathology: an Advanced Treatise*, Vol. 3 (edited by J. G. Horsfall and A. E. Dimond), Academic Press, New York, pp. 229—289 (1960).
364. Pohl F., Die Pollenkorngewichte einiger windblütiger Pflanzen und ihre ökologische Bedeutung, *Beih. Bot. Zbl., Abt. A*, 57, 112—172 (1937).
365. Polunin N., Seeking airborne botanical particles about the North Poles, *Svensk. Bot. Tidskr.*, 45, 320—354 (1951).
366. Polunin N., Arctic Aerobiology. Pollen grains and other spores observed on sticky slides exposed in 1947, *Nature, Lond.*, 168, 718—721 (1951).
367. Polunin N., Progress in arctic aero-palynology, Huitième Congrès International de Botanique, Paris 1954, Rapports et Communications aux Sections 2, 4, 5 et 6, pp. 279—281 (1954).

368. Polunin N., Arctic aeropalynology. Spora observed on sticky slides exposed in various regions in 1950, *Canad. J. Bot.*, **33**, 401—415 (1955).
369. Polunin N., Botanical studies on ice-island T-3. Final Report under Contract No. AF19 (604) — 1144, Yale University and Air Force Cambridge Research Center, 54 pp. (1955).
370. Polunin N., Appendix 2: Details of aeropalynological collection. Scientific Studies on Fletcher's Ice Island, T-3, 1952—1955, Vol. III. (Geophysics Research Papers No. 63, Geophysics Research Directorate, Air Force Cambridge Research Center, Air Research and Development Command, United States Air Force, Bedford, Massachusetts), pp. 108—111 (1960).
371. Polunin N., Kelly C. D., Arctic aerobiology. Fungi and bacteria, etc., caught in the air during flights over the geographical North Pole, *Nature, Lond.*, **170**, 314—316 (1952).
372. Polunin N., Pady S. M., Kelly C. D., Arctic aerobiology, *Nature, Lond.*, **160**, 876—877 (1947).
373. Polunin N., Pady S. M., Kelly C. D., Aerobiological investigations in the Arctic and Subarctic, *Arctic*, **1**, 60—61 (1948).
374. Polunin N., Prince A. E., Bakanaukas S., Appendix 3: Details of collecting and processing living micro-organisms. Scientific Studies on Fletcher's Ice Island, T-3, 1952—1955, Vol. III (Geophysics Research Papers No. 63, Geophysics Research Directorate, Air Force Cambridge Research Center, Air Research and Development Command, United States Air Force, Bedford, Massachusetts), pp. 112—114 (1960).
375. Prince A. E., Bakanaukas S., Airborne viable microorganism spores collected near sea level. Scientific Studies on Fletcher's Ice Island, T-3, 1952—1955, Vol. III (Geophysics Research Papers No. 63, Geophysics Research Directorate, Air Force Cambridge Research Center, Air Research and Development Command, United States Air Force, Bedford, Massachusetts), pp. 92—94 (1960).
376. Proctor B. E., The microbiology of the upper air, I. *Proc. Amer. Acad. Arts. Sci.*, **69**, 315—340 (1934).
377. Proctor B. E., The microbiology of the upper air, II. *J. Bact.*, **30**, 363—375 (1935).
378. Proctor B. E., Parker B. W., The microbiology of the upper air, III. *J. Bact.*, **36**, 175—186 (1938).
379. Proctor B. E., Parker B. W., Microorganisms in the upper air., In: Moulton, 1942, pp. 48—54 (1942).
380. Puschkaew B. M., Über die Verbreitung der Süsstrasserprotozoen durch die Luft., *Arch. Protistenk.*, **28**, 323—362 (1913).
381. Rack K., Untersuchungen über die electrostatische Ladung der *Lophodermium*-Sporen, *Phytopath. Z.*, **35**, 439—444 (1959).
382. Ramsbottom J., L. G. Windt and heteroecism, *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, **19**, 128—138 (1934).

383. Ranz W. E., Johnstone H. F., Some aspects of the physical behaviour of atmospheric aerosols, Proc. 2nd. Nat. Air Pollution Symposium, Pasadena, pp. 35—41 (1952).
384. Ranz W. E., Wong J. B., Impaction of dust and smoke particles, Indust. Engng. Chem., 44, 1371—1381 (1952).
385. Raper J. R., Krongelb G. S., Baxter M. G., The number and distribution of incompatibility factors in *Schizophyllum*, Amer. Nat., 92, 221—232 (1958).
386. Rempe H., Untersuchungen über die Verbreitung des Blütenstaubes durch die Luftströmungen, Planta, 27, 93—147 (1937).
387. Rettger L. F., A new and improved method of enumerating air bacteria, J. Med. Res., 22, 461—468 (1910).
388. Rhodes A. F., Parker-, See Parker-Rhodes A. F.
389. Richards M., A census of mould spores in the air over Britain in 1952, Trans. Brit. Mycol. Soc., 39, 431—441 (1954).
390. Richards M., Atmospheric mold spores in and out of doors, J. Allergy, 25, 429—439 (1954).
391. Richards M., Seasonal periodicity in atmospheric mould spore concentrations, Acta Allerg. Kbh., 7, 357—366 (1954).
392. Richards M., A water-soluble filter for trapping airborne micro-organisms, Nature, Lond., 176, 559 (1955).
393. Richardson L. F., Some measurements of atmospheric turbulence, Phil. Trans., A, 221, 1—28 (1920).
394. Rider N. E., The effect of a hedge on the flow of air, Quart. J. R. Met. Soc., 78, 97—101 (1952).
395. Ridley H. N., The dispersal of plants throughout the World. Reeve, Ashford (Kent), 744 pp., 1930.
396. Rishbeth J., Detection of viable air-borne spores in air, Nature, Lond., 181, 1549 (1958).
397. Rishbeth J., Dispersal of *Fomes annosus* Fr. and *Peniophora gigantea* (Fr.) Masee, Trans. Brit. Mycol. Soc., 42, 243—260 (1959).
398. Rittenberg S. C., Investigations on the microbiology of marine air, J. Mar. Res., 2, 208—217 (1939).
399. Roemer T., Über die Reichweite des Pollens beim Roggen, Z. Zucht., A, 17, 14—35 (1932).
400. Rogers L. A., Meier F. C., An apparatus for collecting bacteria in the stratosphere, J. Bact., 31, 27 (1936).
401. Rogers L. A., Meier F. C., The collection of micro-organisms above 36,000 feet, Nat. Geog. Soc. Stratosphere Series, 2, 146—151 (1936).
402. Rogerson C. T., Kansas aeromycology. I: Comparison of media, Trans. Kans. Acad. Sci., 61, 155—162 (1958).

403. Rombakis S., Über die Verbreitung von Pflanzensamen und Sporen durch turbulente Luftströmungen, *Z. Met.*, 1, 359—363 (1947).
404. Rooks R., Air-borne *Histoplasma capsulatum* spores, *Science*, 119, 385—386 (1954).
405. Rosebury T., Experimental air-borne infection, Williams and Wilkins, Baltimore, 222 pp. (1947).
406. Rosebury T., Peace or Pestilence: Biological warfare and how to avoid it. McGraw-Hill, New York, 218 pp., 1949.
407. Rosebury T., Kabat E. A., Boldt M. H., Bacterial warfare (A critical analysis of the available agents, their possible military applications, and the means for protection against them), *J. Immunol.*, 56, 7—96 (1947).
408. Rostrup Ø., Nogle Undersøgelser over Luftens Inhold af Svampekim, *Bot. Tidsskr.*, 29, 33—41 (1909).
409. Rowell J. B., Olien C. R., Controlled inoculation of wheat seedlings with urediospores of *Puccinia graminis* var. *tritici*, *Phytopathology*, 47, 650—655 (1957).
410. Ruehle G. L. A., Methods of bacterial analysis of air, *J. Agric. Res.*, 4, 343—368 (1915).
411. Ruehle G. L. A., Kulp W. L., Germ content of stable air and its effect upon the germ content of milk, *Bull. N. Y. St. Agric. Exp. Sta.*, No. 409, pp. 419—474 (1915).
412. Saito K., Untersuchungen über die atmosphärischen Pilzkeime. I: *Mitt. J. Coll. Sci. Tokyo*, 18 (Art. 5), 58 pp. (1903—1904).
413. Saito K., Untersuchungen über die atmosphärischen Pilzkeime. II: *Mitt. J. Coll. Sci. Tokyo*, 23, 1—78 (1908).
414. Saito K., Untersuchungen über die atmosphärischen Pilzkeime. III: *Mitt. Jap. J. Bot.*, 1, 1—54 (1922).
415. Салимовская-Родина А. Г., К микрофлоре цветного снега. *Архив биол. наук*, 43, вып. 2—3, стр. 229—238 (1936).
416. Salisbury J. H., On the cause of intermittent and remittent fevers, with investigations which tend to prove that these affections are caused by certain species of *Palmella*. *Amer. J. Med. Sci.*, 51, 51—75 (1866).
417. Savulescu T., *Mana vitei de vie*. Imprimeria Nationala, Bucharest, 214 pp. (1941).
418. Sawyer K. F., Walton W. H., The «Conifuge» — a size-separating sampling device for airborne particles, *J. Sci. Instrum.*, 27, 272—276 (1950).
419. Scheppegrell W., Hayfever and asthma. Lea and Febiger, Philadelphia, 274 pp., 1922.
420. Scheppegrell W., Airplane tests of hay fever pollen density in the upper air, *Med. J. Rec.*, 119, 185—189 (1924).
421. Scheppegrell W., Hay fever pollens in the upper air. Records established by airplane flights, *Med. J. Rec.*, 121, 660—663 (1925).

422. Schmidt W., Die Verbreitung von Samen und Blütenstaub durch die Luftbewegung, *Öst. Bot. Z.*, **67**, 313—328 (1918).
423. Schmidt W., Die Verbreitung von Früchten durch die Luftbewegung, *Naturwissenschaften*, **7**, 810—812 (1919).
424. Schmidt W., Die Massenaustausch in frier Luft und verwandte Erscheinungen, *Probl. Kosm. Phys.*, **7**, 1—118 (1925).
425. Schmitt C. G., Kingsolver C. H., Underwood J. F., Epidemiology of stem rust of wheat. I: Wheat stem rust development from inoculation foci of different concentration and spatial arrangement, *Pl. Dis. Repr.*, **43**, 601—606 (1959).
426. Schrödter H., Untersuchungen über die Wirkung einer Windschutzpflanzung auf den Sporenflug und Auftreten der *Alternaria*-Schwärze an Kohlsamentragern, *Angew. Meteorol.*, **1**, 154—158 (1952).
427. Schrödter H., Die Bedeutung von Massenaustausch und Wind für die Verbreitung von Pflanzenkrankheiten. Ein Beitrag zur Epidemiologie, *NachrBl. Dtsch. PflSch-Dienst.*, **N. S.**, **8**, 166—172 (1954).
428. Schrödter H., Dispersal by air and water — the flight and landing. Chapter 6, in; *Plant Pathology: an Advanced Treatise*, Vol. 3, edited by J. G. Horsfall and A. E. Dimond, Academic Press, New York, pp. 169—227, 1960.
429. Scorer R. S., The nature of convection as revealed by soaring birds and dragonflies, *Quart. J. R. Met. Soc.*, **80**, 68—77 (1954).
430. Scott R. F., *Scott's Last Expedition*, Smith Elder, London, Vol. I, p. 269, 1913.
431. Scrase F. J., Some characteristics of eddy motion in the atmosphere, *Gt. Brit. Met. Off. Geophys. Mem.*, **52**, 3—16 (1930).
432. Sell W., Staubausscheidung an einfachen Körpern und in Luftfiltern. *Forschungs. Ver. Dtsch. Ing.*, **347**, 1—22 (1931).
433. Sernander R., Zur Morphologie und Biologie der Diasporen, *Nova Acta Soc. Sci. Upsal.*, Ser. 4, Extra vol. **1927**, pp. 1—104 (1927).
434. Sewall Wright, See Wright, S.
435. Sheldon J. M., Hewson E. W., Atmospheric pollution by aeroallergens, *Prog. Rept. Engng. Res. Inst.*, Ann. Arbor, Michigan, No. 2, pp. 1—122 (1958).
436. Шитикова-Русакова А. А. (См. Степанов К. М., 1935).
437. Siang, Wan-Nien, Are aquatic phycomycetes present in the air? *Nature, Lond.*, **164**, 1010—1011 (1949).
438. Soper G. A., *The air and ventilation of Subways*, Wiley, New York, 244 pp., 1908.
439. Soule M. H., A microorganism carried by the dust storm, *Science*, **80**, 14—15 (1934).
440. Spector W. S., *Handbook of biological data*, Saunders, Philadelphia, 584 pp., 1956.

441. Sreeramulu T., Effect of mowing grass on the concentrations of certain constituents of the air spora, *Curr. Sci.*, **27**, 61—63 (1958).
442. Sreeramulu T., Spore content of air over the Mediterranean Sea, *J. Indian Bot. Soc.*, **37**, 220—228 (1958).
443. Sreeramulu T., The diurnal and seasonal periodicity of spores of certain plant pathogens in the air, *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, **42**, 177—184 (1959).
444. Stakman E. C., Christensen C. M., Aerobiology in relation to plant disease, *Bot. Rev.*, **12**, 206—253 (1946).
445. Stakman E. C., Hamilton L. M., Stem rust in 1938, *Pl. Dis. Repr.*, **117**, 69—83 (1939).
446. Stakman E. C., Harrar J. G., Principles of plant pathology, Ronald, New York, 581 pp., 1957.
447. Stakman E. C., Henry A. W., Curran G. C., Christopher W. N., Spores in the upper air, *J. Agric. Res.*, **24**, 599—606 (1923).
448. Степанов К. М., Распространение инфекционных болезней растений воздушными течениями, Тр. по защите растений, II серия, Фитопатология, вып. 8, стр. 1—68 (1935).
449. Stewart N. G., Grooks R. N., Long-range travel of the radio-active cloud from the accident at Windscale, *Nature, Lond.*, **182**, 627—628 (1958).
450. Sutcliffe R. C., Meteorology for aviators, H.M.S.O., London, 273 pp. 1940.
451. Sutton O. G., A theory of eddy diffusion in the atmosphere, *Proc. Roy. Soc.*, **A**, **135**, 143—165 (1932).
452. Sutton O. G., The theoretical distribution of airborne pollution from factory chimneys, *Quart. J. R. Met. Soc.*, **73**, 426—436 (1947).
453. Sutton O. G., Micrometeorology, McGraw-Hill, London, 333 pp., 1953.
454. Swaebly M. A., Christensen C. M., Molds in house dust, furniture stuffing, and in the air within houses, *J. Allergy*, **23**, 370—374 (1952).
455. Symons G. J. (Editor), The eruption of Krakatoa and subsequent phenomena, Rept. Krakatoa Comm. Roy. Soc. London, 494 pp., 1888.
456. Taylor G. I., Eddy motion in the atmosphere, *Phil. Trans.*, **A**, **215**, 1—26 (1915).
457. Tervet I. W., A technique for collecting dry spores from infected plants, *Phytopathology*, **40**, 874 (1950).
458. Tervet I. W., Cherry E., A simple device for collection of fungus spores, *Pl. Dis. Repr.*, **34**, 238 (1950).
459. Thompson W. R., La théorie mathématique de l'action des parasites entomophages et le facteur du hasard, *Ann. Fac. Sci. Marseille*, 2-e Sér., **2**, 69—89 (1924).

460. Transeau E. N., Fruiting patterns of *Coprinus variegatus* Peck, Amer. J. Bot., 36, 596—602 (1949).
461. Treub M., Notice sur la nouvelle flore de Krakatau, Ann. Jard. Bot. Buitenz., 7, 213—223 (1888).
462. Trillat A., Fouassier M., Action du refroidissement sur les gouttelets microbiennes, C. R. Acad. Sci., Paris, 158, 1441—1444 (1914).
463. Turner D. M., Studies on cereal mildew in Britain, Trans. Brit. Mycol. Soc., 39, 495—506 (1956).
464. Tyndall J., Essays on the floating-matter of the air in relation to putrefaction and infection, Longmans, London, 338 pp., 1881.
465. Ukkelberg H. G., The rate of fall of spores in relation to the epidemiology of black stem rust, Bull. Torrey Bot. Cl., 60, 211—228 (1933).
466. U. S. Weather Bureau. Meteorology and atomic energy. U. S. Atomic Energy Commission, Washington, D. C., 169 pp., 1955.
467. Van der Plank J. E., See Plank J. E. van der.
468. Van der Werff P. J., See Werff P. J. van der.
469. Van Leeuwen W. M., Docters. See: Leeuwen W. M., Docters van.
470. Van Overeem M. A., See: Overeem M. A. van.
471. Vareschi V., Die pollenanalytische Untersuchung der Gletscherbewegung, Veröff. geobot. Inst. Rübel., 19, 1—144 (1942).
472. Von Nägeli C., See Nägeli C. von.
473. Wadley F. M., Wolfenbarger D. O., Regression of insect density on distance from center of dispersion as shown by a study of the smaller European elm bark beetle, J. Agric. Res., 69, 299—308 (1944).
474. Waggoner P. E., Distribution of potato late-blight around inoculum sources, Phytopathology, 42, 323—328 (1952).
475. Waggoner P., Taylor G. S., Dissemination by atmospheric turbulence: spores of *Peronospora tabacina*, Phytopathology, 48, 46—51 (1958).
476. Walker G., Bacterial content of the air at high altitudes, Science, 82, 442—443 (1935).
477. Wallace M. E., Weaver R. H., Scherago M., A weekly mold survey of air and dust in Lexington, Kentucky, Ann. Allergy, 8, 202—211 and 228 (1950).
478. Ward H., Marshall, Researches on the life-history of *Hemileia vastatrix*, the fungus of «coffee-leaf disease», J. Linn. Soc. (Bot.), 19, 299—335 (1882).
479. Watson H. H., The dust-free space surrounding hot bodies, Trans. Faraday Soc., 32, 1073—1081 (1936).
480. Watson H. H., Errors due to anisokinetic sampling of aerosols, Amer. Ind. Hyg. Ass. Quart., 15, 21—25 (1954).

481. Webb S. J., Chloramphenicol and the survival of air-borne bacteria, *Nature, Lond.*, **183**, 1072 (1959).
482. Webb S. J., Factors affecting the viability of air-borne bacteria. I: Bacteria aerosolized from distilled water, *Canad. J. Microbiol.*, **5**, 649—669 (1959).
483. Webster J., Spore projection in the hyphomycete *Nigrospora sphaerica*, *New Phytol.*, **51**, 229—235 (1952).
484. Weinhold A. R., Rate of fall of urediospores of *Puccinia graminis tritici* Eriks. and Hen. as affected by humidity and temperature, *Tech. Rept. Office of Naval Research, ONR Contract No. Ngonr. 82400*, 104 pp. (1955).
485. Weinzler J., Fos M. V., Bacteriological methods for air analysis, *Amer. J. Publ. Hyg.*, **20**, 633—638 (1910).
486. Wells W. F., Apparatus for study of bacterial behavior of air, *Amer. J. Publ. Hlth.*, **23**, 58—99 (1933).
487. Wells W. F., Airborne contagion and air hygiene: An ecological study of droplet infections. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 423 pp., 1955.
488. Wells W. F., Wells M. W., Air-borne infection, *J. Amer. Med. Ass.*, **107**, 1698—1703 and 1805—1809 (1936).
489. Werff P. J., van der, Mould fungi and bronchial asthma. I. Kroese, Leiden, 174 pp., 1958.
490. Weston W. A. R., Dillon, Observations on the bacterial and fungal flora of the upper air, *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, **14**, 111—117 (1929).
491. Wheeler S. M., Foley G. E., Jones T. D., A bubbler pump method for quantitative estimations of bacteria in air, *Science*, **94**, 445—446 (1941).
492. Whinfield B., Studies in the physiology and morphology of *Penicillium notatum*. I: Production of penicillin by germinating conidia, *Ann. Bot., Lond., N. S.*, **11**, 35—39 (1947).
493. Whisler B. A., The efficacy of ultra-violet light in killing bacteria suspended in air, *Iowa St. Coll. J. Sci.*, **14**, 215—231 (1940).
494. Whitehouse H. L. K., Heterothallism and sex in the fungi, *Biol., Rev.*, **24**, 411—447 (1949).
495. Whytlaw-Gray R., Patterson H. S., *Smoke: A Study of aerial disperse systems*, Arnold, London, 192 pp., 1932.
496. Wilcox J. D., Design of a new five-stage cascade impactor, *A.M.A. Arch. Industr. Hyg. Occ. Med.*, **7**, 376—382 (1953).
497. Williams C. B., The logarithmic series and its application to biological problems, *J. Ecology*, **34**, 253—272 (1947).
498. Williams C. B., The range and pattern of insect abundance, *Amer. Nat.*, **94**, 137—151 (1960).
499. Williams A. Mason-, See: Mason-Williams A.

500. Willis J. C., The course of evolution, Cambridge Univ. Press, Cambridge, England, 207 pp., 1940.
501. Wilson E. E., Baker G. A., Some aspects of the aerial dissemination of spores with special reference to conidia of *Sclerotinia laxa*, J. Agric. Res., 72, 301—327 (1946).
502. Wilson E. E., Baker G. A., Some features of the spread of plant diseases by air-borne and insect-borne inoculum, Phytopathology, 36, 418—432 (1946).
503. Wilson G. S., Miles A. A., Topley and Wilson's: Principles of bacteriology and immunity, 4th edn. Arnold, London, pp. 1312 and 2002, 1955.
504. Windt L. G., Der Berberitzenstrauch, ein Feind des Wintergetreides, Bückeberg and Hanover. (Cited from Ramsbottom, 1934.), 1806.
505. Winslow C. E. A., Browne W. W., The microbic content of indoor and outdoor air, Mon. Weath. Rev. Wash., 42, 452—453 (1914).
506. Wodehouse R. P., Hayfever Plants, Chronica Botanica, Waltham, Mass., 245 pp., 1945.
507. Wolf F. T., The microbiology of the upper air, Bull. Torrey Bot. Club., 70, 1—14 (1943).
508. Wolfenbarger D. O., Dispersion of small organisms, distance dispersion rates of bacteria, spores, seeds, pollen, and insects; incidence rates of diseases and injuries, Amer. Midl. Nat., 35, 1—152 (1946).
509. Wolfenbarger D. O., Dispersion of small organisms. Incidence of viruses and pollen: dispersion of fungus spores and insects, Lloydia, 22, 1—106 (1959).
510. Wong J. B., Ranz W. E., Johnstone H. F., Collection efficiency of aerosol particles and resistance to flow through fiber mats, J. Appl. Phys., 27, 161—169 (1956).
511. Wood J. L., Lipscomb B. R., Spread of *Puccinia polysora* with a bibliography on the three rusts of *Zea mays*. U.S.D.A. Plant Dis. Epidemics and Identification Sec., Special Pub. No. 9, pp. 1—59 (1956).
512. Worthington A. M., Cole R. S., Impact with liquid surface studied by the aid of instantaneous photography, Phil. Trans., A. 189, 137—148 (1897).
513. Wright J. W., Pollen dispersion studies: some practical applications, J. For., 51, 114—118 (1953).
514. Wright S., Isolation by distance, Genetics, 28, 114—138 (1943).
515. Wright S., Isolation by distance under diverse systems of mating, Genetics, 31, 39—59 (1946).
516. Yarwood C. E., Some water relations of *Erysiphe polygoni* conidia, Mycologia, 44, 506—522 (1952).
517. Yarwood C. E., Hazen W. E., Vertical orientation of powdery mildew conidia during fall, Science, 96, 316—317 (1942).

518. Yarwood C. E., Sylvester E. S., The half-life concept of longevity of plant pathogens, *Pl. Dis. Repr.*, **43**, 125—128 (1959).
519. Yates A. H., Atmospheric convection: the structure of thermals below cloud base, *Quart. J. R. Met. Soc.*, **79**, 420—424 (1953).
520. Zeleny J., McKeehan L. W., Die Endgeschwindigkeit des Falles kleiner Kugeln in Luft., *Phys. Z.*, **11**, 78—93 (1910).
521. Zentmeyer G. A., Wallace P. P., Horsfall J. G., Distance as a dosage factor in the spread of Dutch elm disease, *Phytopathology*, **34**, 1025—1033 (1944).
522. Z o B e l l C. E., Microorganisms in Marine Air. In: Moulton, 1942, pp. 55—68, (1942).
523. Z o B e l l C. E., Marine Microbiology. *Chronica Botanica*, Waltham, Mass., 240 pp., 1946.
524. Z o B e l l C. E., Matthews H. M., A qualitative study of the botanical flora of sea and land breezes, *Proc. Nat. Acad. Sci., Wash.*, **22**, 567—572 (1936).
525. Z o g g H., Untersuchungen über die Epidemiologie des Maisros-tes *Puccinia sorghi* Schw., *Phytopath. Z.*, **15**, 143—192 (1949).

О Г Л А В Л Е Н И Е

Предисловие к русскому изданию	5
Предисловие к английскому изданию	9
Глава I. Историческое введение	13
Первые микроскописты и открытие спор	14
Дискуссия о самопроизвольном зарождении	16
«Зародышевая» теория возникновения инфекционных заболеваний	20
Вклад гигиенистов в аэробологию	22
Результаты изучения аллергии	29
Глава II. Оседание (седиментация) в неподвижном воздухе	32
Факторы, определяющие скорость оседания	33
Некоторые явления, связанные с седиментацией	41
Глава III. Атмосфера как среда	45
Атмосфера и ее слои	45
Тропосфера	47
Стратосфера	55
Циркуляция атмосферы	56
Глава IV. Освобождение спор	58
Проблема отделения спор	59
Способы освобождения спор у тайнобрачных; попадание в воздух вирусов и бактерий	61
Вирусы	61
Бактерии	61
Актиномицеты	62
Миксомицеты	62
Грибы	63

Лишайники	71
Водоросли	71
Мохообразные	72
Папоротникообразные	73
Опыление у явнотрачных	73
Голосеменные	75
Покрытосеменные	76
Глава V. Горизонтальная диффузия	81
Рассеивание споровых облаков	82
Диффузия, как результат турбулентности атмосферы	84
Полевые исследования диффузии споровых облаков	92
Сравнение теорий Шмидта и Сеттона	98
Глава VI. Процессы осаждения	101
Механизм инерционного осаждения	103
Изучение инерционного осаждения с помощью аэродинамической трубы	105
Осаждение на цилиндрах	108
Осаждение на вращающийся цилиндр с клейкой поверхностью	110
Инерционное осаждение на плоских поверхностях, расположенных под различными углами к воздушному потоку	111
Осаждение на горизонтальную пластинку	116
Осаждение спор <i>Lycopodium</i> на наклонные плоские поверхности.	118
Средняя плотность отложений спор <i>Lycopodium</i> на наклонных предметных стеклах	119
Осаждение других спор на наклонные плоские поверхности	121
Влияние толщины предметного стекла	122
Ориентация спор	123
Осаждение на чашку Петри диаметром 9 см	124
Удерживание отложений на поверхности и сдувание с чистых поверхностей	125
Осаждение и удерживание спор на листьях картофеля и конских бобов	126
Глава VII. Осаждение в естественных условиях	129
Измерение осаждения	129
Измерение коэффициента осаждения	131
Осаждение из спорового облака	135
Механизм осаждения в полевых условиях	137

Обмен в пограничном слое	137
Седиментация	138
Инерционное осаждение	139
Турбулентное осаждение	141
Электростатическое осаждение	143
Второстепенные механизмы осаждения	144
Осаждение дождем («скрубберное действие», «вымывание»)	144
Сравнительное значение различных механизмов осаждения	148
Глава VIII. Методы забора проб воздуха	150
Седиментационные методы	152
Седиментация из неподвижного воздуха	152
Седиментация из воздушного потока	152
Седиментация из воздуха, искусственно приведенного в движение	155
Инерционные методы	155
Осаждение при помощи ветра	156
Ловушки с принудительным движением воздуха	160
Клейкие покрытия	174
Термофоретическое осаждение	174
Электростатическое осаждение	174
Сравнение различных методов	176
Глава IX. Микрофлора воздуха у поверхности земли	180
Состав воздушных спор	180
Таксономические группы микрофлоры воздуха, которые нуждаются в изучении	182
Работы Микеля по бактериям и грибам	183
Влияние дождя	185
Суточные колебания концентрации	186
Относительные количества бактерий и грибов в воздухе	188
Современные данные по спорам грибов и пыльце	189
Состав воздушных спор на высоте 2 м над поверхностью земли	190
Состав воздушных спор на других высотах вблизи поверхности земли	192
Суточные колебания концентрации воздушных спор в хорошую погоду	193
Сезонные колебания	198

Влияние местности	200
Влияние погоды	203
Биотические факторы	205
Морской воздух	205
Воздух полярных районов	212
Происхождение воздушных спор	213
Глава X. Микрофлора верхних слоев атмосферы	216
Вертикальная диффузия	216
Наземные наблюдения на различной высоте над уровнем моря	217
Роль турбулентности	218
Работы раннего периода	221
и градом	221
Стратосфера	223
Забор проб воздуха с самолетов	223
Споры зеленых растений в нижней зоне тропосферы	231
Работы, проведенные сотрудниками университета Мак-Гилла	231
Полеты над Арктикой	231
Микрофлора воздуха над северной Канадой	235
Микрофлора воздуха над Монреалем	237
Воздушные массы над северной Атлантикой	238
Вертикальное распределение воздушных спор над океаном	241
Резюме	242
Глава XI. Осаждение микроорганизмов с дождем, снегом	
Анализ микрофлоры воздуха при помощи аэростатов	245
Дождь	246
Снег	253
Град	253
Глава XII. Микрофлора воздуха в закрытых помещениях	256
Падение концентрации микроорганизмов	257
Движение спор в конвекционных токах	259
Источники микрофлоры комнатного воздуха	260
Микрофлора воздуха в помещениях различного типа	262
Жилые дома	262
Больницы	263
Предприятия, мастерские, школы, общественные здания	264
Метрополитен, рудники и пещеры	264

Канализационная сеть	264
Сельскохозяйственные постройки	265
Теплицы	265
Корабли	265
Глава XIII. Градиенты осаждения и пространственная изоляция	266
Факторы, влияющие на градиент заражения	267
Эмпирические методы	272
Теории диффузии и осаждения	274
Теория Шмидта	275
Развитие теории Сеттона	276
Пересчет градиента осаждения	279
Вычисление Q	280
Применение градиентов	286
Характеристики градиентов	290
Влияние местности на градиенты	291
Распространение генов	291
Глава XIV. Распространение микроорганизмов на большие расстояния	293
Дискуссия о значении микрофлоры воздуха	293
Теоретическое обсуждение	295
Наблюдения	298
Вторичное заселение Кракатау	298
Количественные данные	300
Выживаемость микроорганизмов	309
Физиологическое изучение выживаемости микроорганизмов	311
Глава XV. Аэриобиология	315
Характеристика явлений	315
Практическое применение аэриобиологии	322
Изоляция, карантин и географическое распространение	322
Медицинская микология и проблема аллергии	325
Палинология	326
Эволюция	327
Жизнь за пределами атмосферы	331
Будущие исследования нашей атмосферы	332
Приложение. Визуальная идентификация	335
Литература	337

Ф. Грегори

МИКРОБИОЛОГИЯ АТМОСФЕРЫ

Редактор *М. Г. Дунина*

Художник *П. А. Валюс*

Технический редактор *Е. С. Потепенкова*

Художественный редактор *Н. В. Зогова*

Сдано в производство 21/1 1964 г.

Подписано к печати 29/IV 1964 г.

Бумага $84 \times 108^{1/32} = 6$ бум. л. 19,6 печ. л.

в т/ч 5 вкл. Уч.-изд. л. 19,2. Изд. № 4/1748

(Темплан 1964 г. Изд-ва ИЛ пор. № 117)

Цена 1 р. 49 к. Зак. 57

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»

Московская типография № 20

«Главполиграфпрома» Государственного
комитета Совета Министров СССР по печати

Москва, 1-й Рижский пер., 2