

Т. ОРАВ, Т. ШНАЙДЕР, Х. КАЛЬЮСТЕ, И. ОРАВ

О КОЛИЧЕСТВЕННОЙ МОДЕЛИ РАДИОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ РАСТЕНИЙ

Видовая и сортовая специфичность радиочувствительности растений имеет существенное теоретическое и практическое значение. Ее практическое значение ограничивается в основном необходимостью подбора нужных (критических, полулетальных и т. д.) доз для радиобиологических опытов и облучения семян в процессе радиационной селекции. В последнем случае, в частности, нужен надежный и достаточно точный экспресс-метод, требующий минимальной затраты времени.

До последнего времени дозы в подобных случаях подбирались эмпирически, на основе средней радиочувствительности семейства и близких видов. Для обобщения информации составлялись специальные таблицы, причем наиболее полные — в Институте биофизики АН СССР С. Вальной (Дубинин, 1961). Аналогичные таблицы приводят Е. Преображенская (1961) и С. Гребинский (1964).

Данные о связи радиочувствительности с величиной хромосом начали поступать из лаборатории А. Спэрроу (Sparrow, Christensen, 1953). А. Спэрроу и сотрудники обобщили материалы более ранних исследований и пришли к выводу, что виды с крупными хромосомами особенно чувствительны к облучению и радиочувствительность растений может оказаться функцией величины их хромосом. Подобный взгляд впервые открыл дорогу для количественного подхода к вопросу о радиочувствительности растений и показал принципиальную возможность ее прогнозирования. Того же взгляда придерживается Н. Ньюбом (1957). В его опытах по хроническому γ -облучению ряда культурных растений из различных семейств повышение радиочувствительности четко совпало с увеличением размеров ядра.

Однако многие радиобиологи, в частности генетики, отнеслись скептически к этому, кажущемуся весьма универсальным правилу. Н. Дубинин приводит к примеру фасоль, которая имеет 22 мелких хромосомы, а радиочувствительность ее при этом велика. Он указывает также, что «...разной радиочувствительностью обладают сорта одного вида растений с тождественным набором хромосом (сорта пшеницы, гороха, томатов, кукурузы)» (Дубинин, 1961, стр. 360).

Противоречивые данные получены и у животных. Н. Шапиро и другие (1960) утверждают, что большая радиочувствительность мышей по сравнению с дрозофилой связана с различиями в размерах хромосом. Суммарная длина хромосом мыши, по их данным, в четыре раза, площадь — в 6 раз, а общий объем — в 9 раз больше, чем у дрозофилы. В то же

время Ю. Керкис и др. (1962) на основании опытов с морскими свинками отрицают зависимость радиочувствительности от размеров хромосом.

А. Спэрроу и сотрудники продолжали интенсивную работу для установления связей между радиочувствительностью и размерами ядра и достигли в этой области некоторых успехов (Sparrow A., Miksche, 1961; Sparrow A. и др., 1963). Они определяли радиочувствительность у 16 видов, относящихся в основном к разным семействам. В качестве сравнительного критерия применялся «средний объем интерфазных хромосом», т. е. объем интерфазного ядра в меристеме корней, деленный на число хромосом ($2n$) данного вида. Результаты их работ приведены в табл. 1 (по Sparrow и др., 1963, в сокращенном виде).

Таблица 1

Зависимость радиочувствительности видов от размеров хромосом

Вид и соматическое число хромосом	Средний объем хромосом, $\mu\text{к}^3$	Летальная доза, кр	Абсорбированная энергия на одну хромосому при летальной дозе, кэв
<i>Trillium grandiflorum</i> (10)	145,2	0,60	5008
<i>Podophyllum peltatum</i> (12)	93,2	0,75	4017
<i>Hyacinthus c. v. Innocence</i> (27)	65,1	1,00	3744
<i>Lilium longiflorum</i> (24)	52,2	0,80	2400
<i>Chlorophytum elatum</i> (28)	15,1	2,00	1733
<i>Zea mays</i> (20)	14,0	4,00	3209
<i>Aphanostephus skirrobasis</i> (6)	11,2	8,00	5147
<i>Crepis capillaris</i> (6)	10,6	3,75	2284
<i>Sedum ternatum</i> (32)	4,6	25,00	6671
<i>Lycopersicum esculentum</i> (24)	4,6	8,00	2116
<i>Gladiolus c. v. Friendship</i> (60)	4,2	25,00	6027
<i>Mentha spicata</i> (30)	3,6	30,00	6152
<i>Sedum oryzifolium</i> (20)	2,2	20,00	2486
<i>Sedum tricarpum</i> (128)	0,7	75,00	2985
<i>Sedum alfredi</i> var. <i>nagasakiianum</i> (128)	0,6	50,00	1755
<i>Sedum rupifragum</i> (136)	0,5	75,00	2246

Из табл. 1 видно, что при очень больших различиях по радиочувствительности между изученными видами — летальная доза от 0,6 до 75 кр — и средними объемами хромосом — от 0,5 до 145,2 $\mu\text{к}^3$ — различия в поглощенной энергии на одну хромосому при летальной дозе весьма небольшие — только в 3—4 раза. Смерть наступает у всех индивидов всех видов в тех случаях, когда абсорбированная энергия на одну хромосому превышает определенный критический порог ($1,7 \cdot 10^6 \div 6,7 \cdot 10^6 \text{ эв}$, в среднем $3,6 \cdot 10^6 \text{ эв}$). Однако при определении размеров хромосом были учтены и ядрышки и не принимались во внимание различия между тело-, акро- и метацентрическими хромосомами, так что значение критического порога может быть контрастнее. В таком случае надежность предсказания радиочувствительности вида на основе объема ядра и числа хромосом может быть весьма высокой.

Дать еще более точную модель для предсказания радиочувствительности на уровне вида пытались Т. Осборн и А. Лунден (Osborne, Lunden, 1964; Lunden, 1964). В опытах А. Лундена изучалась радиочувствительность 12 видов, при этом в качестве критерия применялась не летальная, а доза, подавляющая прирост сухого вещества на 50%. Вычислены кор-

реляции между 50%-ной дозой и целым рядом видовых характеристик. Корреляция между дозой и такими показателями, как число хромосом, объем эпикотилия, число зародышевых листьев и другие, крайне слаба, зато корреляция между дозой и средним объемом клетки и ядра существенна на уровне 0,01. А. Лунден приводит регрессии на дозу, исходя из 1) объема ядра (простая регрессия), 2) размеров ядра и клетки (множественная регрессия), 3) характеристики девяти эмбриональных факторов (множественная регрессия), и получает в первом случае $R^2 = 55,0$, во втором — 84,4 и третьем — 99,7%. Таким образом, предсказание радиочувствительности на основании целого ряда эмбриональных признаков весьма точно, но довольно трудоемко. Указанные авторы предлагают и более простую модель, для которой надо знать лишь средний объем ядра. На основе данных тех же 12 видов они рекомендуют следующее приближение:

$$50\% \text{-ная доза подавления} = \frac{(10,14 \pm 1,17) \cdot 10^6}{\text{средний объем ядра (мк}^3\text{)}}. \text{ И в этом случае}$$

совпадение с опытными данными — в пределах 90% вероятности.

Зависимость между радиочувствительностью и объемом ядра установили и К. Гомес-Кампо и Л. Дельгадо (Gomez-Campo, Delgado, 1963) у 20 видов крестоцветных. В их опытах заслуживает внимания то обстоятельство, что регрессии диплоидных и полиплоидных видов различны.

Экспериментальная проверка модели и обсуждение

В цитологической лаборатории Института экспериментальной биологии АН ЭССР определяли объемы ядер и хромосом у трех видов культурных растений, радиочувствительность которых была изучена в предыдущих опытах и данные частично опубликованы (Орав, 1960; Орав, Реммельг, 1965). Изученные сорта: яровой рапс 'Регина II', яровая пшеница 'Каука' и ячмень 'Харьковский 306'. Для измерения брали по 30 корешков (у рапса — 40 корешков) и измеряли по 150 меристемных клеток в каждом. Корешки были зафиксированы во время интерфазы, следующей за первым митозом; фиксация смесью абсолютного этилового спирта с ледяной уксусной кислотой (3:1); окраска ацетоорсеином. Объем ядра определяли по формуле эллипсоида $\frac{4}{3} \pi abc$, где a — длинная полуось, b — перпендикулярная к ней короткая полуось. Для упрощения измерений (проведения их в одной плоскости) А. Лунден применяет $c = \frac{a+b}{2}$. Мы же принимали $c = b$, так как обе короткие полуоси явно короче полуоси a и близкие по длине друг к другу. Таким образом, средний объем интерфазной хромосомы получили по формуле

$$V_{ch} = \frac{4/3 \pi ab^2}{2n} = \frac{2\pi ab^2}{3n}.$$

Для ячменя $2n = 14$. В опытах А. Лундена (Lunden, 1964) доза 50%-ного подавления 26,0 кр, средний объем ядра — 461 мк³, хромосомы — 33 мк³. По Преображенской (1961), эта доза уже превышает критическую.

У примененного в наших опытах сорта 'Харьковский 306' определение среднего объема хромосом $81,3 \pm 3,2$ мк³ при наименьшей величине у корня № 2 — 44 мк³ и наибольший у корня № 24 — 116 мк³. Коэффициент вариации $S_v = 21\%$. Таким образом, средний объем хромосомы в наших опытах значительно выше, чем у А. Лундена. Подставляя в формулу

А. Лундена средний объем ядра 1138,2 мк^3 , получим

$$\frac{(10,14 \pm 1,17) \cdot 10^6}{1138,2} = 8988 \pm 1028 \text{ р.}$$

Действительно, величина 50%-ного подавления роста для данного сорта находится в пределах 8—10 кр , значительно варьируя в зависимости от условий выращивания, особенно в полевых опытах.

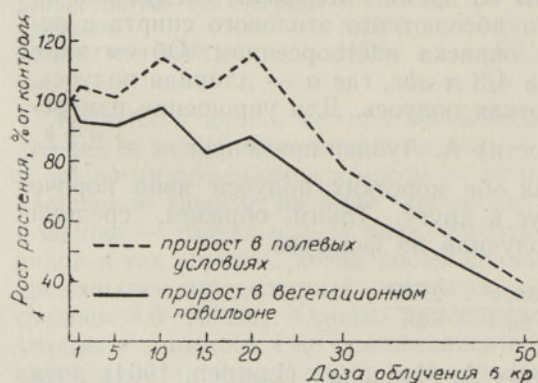
Для пшеницы $2n = 42$. В опытах А. Лундена этой культуры не было. По нашим измерениям, средний объем хромосомы — $36,8 \pm 0,8 \text{ мк}^3$ (соответствующий средний объем ядра — $1545,6 \text{ мк}^3$). Различия между отдельными корешками у пшеницы значительно меньше, чем у ячменя: наименьший средний объем хромосомы у корешка № 24 — $27,7 \text{ мк}^3$, наибольший у корешка № 8 — $45,3 \text{ мк}^3$. Коэффициент вариации $C_v = 13\%$. По формуле А. Лундена

$$\frac{(10,14 \pm 1,17) \cdot 10^6}{1545,6} = 6561 \pm 757 \text{ р.}$$

Определений прироста пшеницы после облучения не проводилось, определяли только гибель растений (Орав, Реммельг, 1965). При дозе 10 кр переживает меньше 30% растений. Учитывая, что у этого сорта на первых этапах после облучения (т. е. в то время, когда у А. Лундена определяли прирост сухого вещества — до начала быстрого роста второго листа или второй пары листьев у контрольных растений) сохраняется множество слабо растущих, вскоре высыхающих растений, можно сказать весьма определенно, что доза 50%-ного подавления роста ниже 10 кр и, по-видимому, вполне может быть в пределах 6—7 кр .

Для рапса $2n = 38$. В опытах А. Лундена из всех изученных видов рапс имел наименьший средний объем хромосомы — $3,3 \text{ мк}^3$. Доза 50%-ного подавления роста — 113,2 кр . В наших определениях объема хромосом несколько больше — $5,28 \pm 0,34 \text{ мк}^3$ при крайних вариантах 1,19 и 11,88 мк^3 . Коэффициент вариации $C_v = 40\%$, т. е. варьирование размеров ядра — наивысшее среди изученных культур. По формуле А. Лундена

$$\frac{(10,14 \pm 1,17) \cdot 10^6}{200,64} = 50\,538 \pm 5804 \text{ р.}$$



Рост растений рапса при выращивании в различных условиях.

Определения прироста рапса в сравнении со сроками А. Лундена приведены в графике. Прирост облученных растений выражен в процентах от контроля. У растений, выращенных в вегетационном павильоне, 50%-ное подавление прироста имело место приблизительно при дозе 40 кр , в полевых условиях — при 45 кр . В данном случае критерий несколько иной, чем у А. Лунде-

на — у последнего определялся прирост сухого вещества, в наших опытах — прирост растений по их высоте. Тем не менее совпадение данных с ожидаемыми на основе формулы А. Лундена вполне удовлетворительное.

Хочется подчеркнуть, что цель нашего исследования, первые данные которого опубликованы в настоящей статье, — максимальное упрощение как математической модели прогноза радиочувствительности, так и методики получения исходных данных для этого прогноза. Предложенный А. Лунденом метод, основанный на критерии радиочувствительности, — доза 50%-ного подавления роста на первом этапе после облучения, — для практического применения нецелесообразен по ряду причин: во-первых, он отражает ход радиационного поражения лишь на первом этапе и не доказано, что он коррелирует с генетическими повреждениями, во-вторых, он слишком зависит от условий выращивания, как это показано, например, в наших опытах с выращиванием сортов ячменя 'Харьковский 306' и 'Домен' в разных условиях азотного питания (табл. 2).

Таблица 2

Прирост растений ярового ячменя после облучения γ -лучами (см)
при удобрении азотом и без удобрения
(вегетационный опыт 1965 г.)

Вариант	Сорт	Прирост за вторую неделю после посева	Прирост за третью неделю после посева	Прирост за четвертую неделю после посева
8000 р, удобренный	'Харьковский 306'	$6,1 \pm 0,2$	$6,1 \pm 0,2$	$13,9 \pm 0,3$
контроль, удобренный	'Харьковский 306'	$9,8 \pm 0,1$	$7,3 \pm 0,1$	$12,4 \pm 0,3$
8000 р, без удобрения	'Харьковский 306'	$6,2 \pm 0,2$	$5,9 \pm 0,2$	$11,2 \pm 0,2$
контроль, без удобрения	'Харьковский 306'	$10,1 \pm 0,1$	$5,4 \pm 0,1$	$8,1 \pm 0,2$
8000 р, удобренный	'Домен'	$2,7 \pm 0,2$	$3,4 \pm 0,2$	$14,5 \pm 0,4$
контроль, удобренный	'Домен'	$9,1 \pm 0,2$	$6,6 \pm 0,1$	$9,7 \pm 0,5$
8000 р, без удобрения	'Домен'	$2,2 \pm 0,1$	$2,6 \pm 0,2$	$10,6 \pm 0,4$
контроль, без удобрения	'Домен'	$9,4 \pm 0,2$	$4,7 \pm 0,1$	$5,7 \pm 0,1$

Данные таблицы также показывают условность критерия А. Лундена — на первых этапах намного сильнее поражены растения 'Домена', однако в период четвертой-пятой недели после посева они быстро догоняют облученные растения 'Харьковского 306' и у того и другого наблюдается равномерное, не очень сильное отставание от контроля. Если же следить за ростом растений только за первые две-три недели, можно прийти к неправильному выводу о значительно большей радиочувствительности сорта 'Домен'.

Для выравнивания условий среды А. Лунден выращивал свои подопытные растения на синтетической среде в камерах искусственного климата, что доступно далеко не каждой лаборатории. Тем не менее способы предсказания радиочувствительности на основании изучения количественных показателей клеточного ядра несомненно заслуживают самого пристального внимания. Мы уже останавливались на практической стороне вопроса. Но существует ряд теоретических проблем, которые возникают в связи с подобной постановкой вопроса. К ним относятся:

1. Вопрос о взаимосвязи радиочувствительности, размеров хромосомы и степени пloidии. По работе А. Спэрроу и др. (см. табл. 1), где изучались виды *Sedum* с $2n = 20, 32, 128$ и 136 , все они показали близкие

величины абсорбированной в хромосоме энергии при летальной дозе. Из более ранних работ следует упомянуть работу К. Бишопа (Bishop, 1952), который показал, что диплоидные и тетраплоидные хромосомы имеют равную радиочувствительность и различия в реакции клетки на облучение должны быть связаны только с их количеством. Однако этот вопрос нуждается в дальнейшем и более методическом исследовании.

2. Вопрос о сортовой специфичности радиочувствительности, которая сейчас общепризнана на основании работ многих авторов. Имеются ли у различных по радиочувствительности сортов различия и в размерах ядер? С. Целищев и В. Могилевкин (1958) пишут: «Несомненно, что реакция клеточного ядра определяется не столько размерами хромосом, сколько их внутренней структурой, числом, характером плондии и общим физиологическим и биохимическим состоянием ядра клетки и клетки в целом в момент облучения». С подобным утверждением можно в общих чертах согласиться, однако факты, о которых говорится в настоящей статье, заставляют рассматривать этот вопрос с несколько иной точки зрения. Не исключена возможность, что изменение физиологического состояния клеток отражается и на размерах ядра. Подобный пример приведен в работе Дж. Вант-Хофа и А. Спэрроу (Van't Hof, Sparrow, 1965) с покоящимися и активно растущими клетками воздушных корешков *Tradescantia paludosa*, где объемы ядра сильно различались (соответственно 491 и 733 $\mu\text{к}^3$), а поглощенная энергия при дозе, подавляющей линейный рост на 37%, была близкой (соответственно 8611 и 7759 кэв).

3. Считается, что признание генетической определенности радиочувствительности как будто противоречит связи последней с количественными показателями ядра. Нам кажется, что это не так. Существуют разные пути генов, определяющих радиочувствительность. Почему же они не могут действовать через состояние ядер, выражающееся в различиях их размеров (или коррелирующее с их размерами); и в этой области требуются еще экспериментальные исследования. Нам кажется, что в этом отношении определенный интерес представляет работа С. Нирула (Nirula, 1963), показавшего на примере трех видов *Sorghum*, что изменение объема ядер и суммарной длины хромосом не всегда коррелирует с изменением количества ДНК в ядре. Весьма вероятно, что изменение соотношения ДНК и белкового компонента в ядре играет определенную роль в изменении радиочувствительности.

4. Нам представляется, что значительные расхождения между экспериментальными данными и ожидаемыми (хотя бы на основе эмпирической модели А. Лундена), в частности в сторону повышенной устойчивости вида, могут свидетельствовать о специальных защитных системах, например о таких, как ферментативная система ликвидации поврежденного ДНК у *Micrococcus radiodurans* (Moseley, 1965).

Из вышесказанного видно, что и в теоретическом отношении количественный подход к вопросам радиоустойчивости на уровне клеточного ядра может оказаться весьма плодотворным. Приведенные в настоящей статье данные показывают, что предпосылки для такого подхода уже имеются и построение простой, но достаточно адекватной количественной модели радиочувствительности вида возможно.

ЛИТЕРАТУРА

- Гребинский С. О., 1964. Действие проникающей радиации на рост и развитие растений. Успехи совр. биол. **57** (1) : 90—98.
- Дубинин Н. П., 1961. Проблемы радиационной генетики. М.
- Керкис Ю. Я., Роничевская Г. М., Науменко Ю. Н., 1962. Влияние генотипа организма на радиочувствительность ядерного аппарата к малым дозам ионизирующей радиации. В сб.: Радиационная генетика : 110—114. М.
- Ньюбом Н., 1957. Дополнительные опыты по изучению действия на растения хронического γ -облучения. В сб.: Радиоактивные излучения и селекция растений : 75—87. М.
- Орав Т. А., 1960. Влияние гамма-лучей Co^{60} на рост и развитие некоторых злаковых. Тр. Ин-та эксперим. биол. АН ЭССР **1** : 156—170.
- Орав Т. А., Реммельг Х. Я., 1965. О факторах, модифицирующих радиочувствительность растений. В сб.: Ионизирующие излучения в биологии : 63—67. Рига.
- Преображенская Е. И., 1961. Сравнительное изучение радиоустойчивости различных видов и сортов культурных растений. Автореф. дисс. канд. биол. н. Уральск. фил. АН СССР.
- Шапиро Н. И., Страшенко С. И., Плотникова Е. Д., Сусликов В. И., 1960. Сравнительная оценка повреждающего действия ионизирующей радиации на наследственность мыши и дрозофилы. Ж. общ. биол. **21** (2) : 104—112.
- Целищев С., Могилевкин В., 1958. Действие нейтронов на рост и развитие растений. В сб.: Радиобиология : 267—275. М.
- Bishop C., 1952. The influence of polyploidy on the X-ray sensitivity of cells. *Canad. J. Bot.* **2** : 139—146.
- Gómez-Campo C., Delgado L., 1964. Radioresistance in Crucifers. *Radiat. Botany* **4** : 479—483.
- Lunden A. O., 1964. Seed embryo features and irradiation response. *Radiat. Botany* **4** (4) : 429—437.
- Moseley B., 1965. How cells repair radiation damage. *Scient. J.* **1** (6) : 75—80.
- Nirula S., 1963. Studies on some nuclear factors controlling radiation sensitivity and the induced mutation rate in eu- and para-sorghum species. *Radiat. Botany* **3** (4) : 351—361.
- Osborne T., Lunden A., 1964. Seed radiosensitivity: a new constant? *Science* **145** (3633) : 710—711.
- Sparrow A. H., Christensen E., 1953. Tolerance of certain higher plants to chronic exposure to gamma radiation from Cobalt-60. *Science* **118** : 697—698.
- Sparrow A. H., Miksche J. P., 1961. Correlation of nuclear volume and DNA content with higher plant tolerance to chronic radiation. *Science* **134** : 282—283.
- Sparrow A. H., Schairer L. A., Sparrow R., 1963. Relationship between nuclear volumes, chromosome numbers and relative radiosensitivities. *Science* **141** (3576) : 163—166.
- Van't Hof J., Sparrow A. H., 1965. Radiation effects on the growth rate and cell population kinetics of actively growing and dormant roots of *Tradescantia paludosa*. *J. Cell Biol.* **26** (1) : 187—199.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
5/VII 1966

T. ORAV, T. SNAIDER, H. KALJUSTE, I. ORAV

TAIMEDE KIIRGUSTUNDLIKKUSE KVANTITATIIVSEST MUDELIST

Resümee

Taimede kiirgustundlikkuse ja rakutuuma ning kromosoomide vahelise kvantitatiivse sõltuvuse kohta on viimasel ajal rohkesti töid ilmunud (Sparrow, Christensen, 1953; Sparrow, Miksche, 1961; Sparrow A., Schairer, Sparrow R., 1963; Van't Hof, Sparrow, 1965; Osborne, Lunden, 1964; Lunden, 1964). A. Lundeni poolt formuleeritud empiiriline sõltuvus

$$\text{kiirgustundlikkus } (r) = \frac{(10,14 \pm 1,17) \cdot 10^6}{\text{tuuma maht } \mu^3}$$

kontrolliti katsetes kolme kultuuriga — suvinisu, odra ja rapsiga —, kusjuures kasutati lihtsustatud Lundeni testi. Tähelepanu tulemuste kokkulangemist, mis on täiesti piisav mudeli praktiliseks kasutamiseks.

Kvantitatiivne mudel võib pakkuda erilist teoreetilist huvi järgmistes suundades:

1) tuuma kvantitatiivsete näitajate, kiirgustundlikkuse ja ploidsuse astme vastastikuste seoste selgitamisel;

2) kiirgustundlikkuse sordispetsiifilisuse mehhanismi selgitamisel;

3) kiirgustundlikkust reguleerivate geenide toimemehhanismide uurimisel.

Mudelist järeldatakse kiirgustundlikkuse väärtuste puhul võib oletada spetsiaalsete kaitsesüsteemide olemasolu.

Artiklis toodud andmed näitavad, et kvantitatiivne lähenemine kiirgustundlikkusele, lähtudes rakutuuma parameetritest, on perspektiivne ja et eeldused selliseks lähenemiseks on juba olemas.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Eksperimentaalbioloogia Instituut

Saabus toimetusse
5. VII 1966

T. ORAV, T. SHNAIDER, H. KALJUSTE, I. ORAV

A CONTRIBUTION TO THE QUANTITATIVE MODEL OF RADIORESISTANCE IN PLANTS

Summary

A comparative study involving summer wheat, barley and rape as test plants was carried out in order to examine the practical applicability of the empirical formula

$$\text{radioresistance } (r) = \frac{(10,14 \pm 1,17) \cdot 10^6}{\text{volume of nucleus } (\mu^3)}$$

proposed by Lunden for the characterization of the quantitative dependence between the radioresistance of plants on the one hand and dimensions of cell nuclei and chromosomes on the other. The coincidence of the experimental data obtained proved to be fully satisfactory for practical purposes.

It is supposed that the quantitative model can serve as a useful tool for the elucidation of some theoretical points including the mechanism of action of genes responsible for radioresistance and the nature of specificity of species and variety of this phenomenon. As it is shown by the data of this work, there are good preconditions to devise such a model.

In the paper a detailed analysis of Sparrow's, Osborne's, and Lunden's works on this topic has been presented.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Experimental Biology

Received
July 5, 1966