

УДО МАРГНА

О БИОЛОГИЧЕСКОМ ЗНАЧЕНИИ ОБРАЗОВАНИЯ ФЛАВОНОИДОВ В РАСТЕНИЯХ

Флавоноиды универсально распространены в высших растениях, однако о физиологических функциях и биологическом значении их для жизнедеятельности растительного организма известно еще мало. Больше всего имеется данных о том, что вещества флавоноидной природы играют определенную роль в развитии иммунитета и регуляции ростовых процессов у растений; указывается также на возможное участие флавоноидов в процессах биологического окисления, полового размножения и в некоторых других процессах (см. сводки: Nagborne, 1967; Запрометов, 1970). Во всех этих вопросах, однако, много неясного, тем более, что выводы о такого рода функциях флавоноидов в большинстве случаев сделаны на основе *in vitro* наблюдений и не подтверждены физиологическими опытами. В то же время необходимо отметить, что наличие даже неоспоримых доказательств участия флавоноидных соединений в указанных процессах не позволило бы полностью понять роль флавоноидов в жизни растений. Так, явные защитные свойства против внедрения и распространения возбудителей заболеваний твердо установлены только у весьма ограниченной группы специфических соединений флавоноидной природы, которые в незараженных растениях могут и не синтезироваться (флавоноидные фитоалексины). Для выполнения же постулированных функций в окислительно-восстановительных процессах, в регуляции роста, в процессах полового размножения и т. д. необходимо, как правило, наличие только каталитических количеств флавоноидов в клетках, что в сотни и тысячи раз меньше обычного содержания флавоноидных производных в органах растений. Таким образом, основная масса нормально встречающихся флавоноидов в растениях как бы лишена всякой функции, а биологический смысл их образования по-прежнему остается непонятным.

Это заставляет думать, что участие отдельных производных флавоноидного ряда в рассмотренных выше процессах — лишь вторичный результат развития растительного метаболизма и приобрело самостоятельное функциональное значение на более поздних этапах эволюции высших растений. В то же время способность к формированию флавоноидных структур в целом сформировалась значительно раньше и, по-видимому, имеет какое-то более общее значение для жизнедеятельности растений.

В связи с этим заслуживают внимания обменные связи флавоноидов с другими сферами метаболизма растений, в частности взаимоотношения, которые на основе непосредственных биогенетических контактов развиваются между биосинтезом белков и формированием соединений флавоноидной структуры.

Материалы исследований нашей лаборатории, а также наблюдения ряда других авторов показывают, что накопление флавоноидных соединений в растительных тканях в значительной мере определяется состоянием белкового обмена, причем условия эксперимента или среды выращивания растений, приводящие к каким-либо изменениям в интенсивности биосинтеза белков, как правило, вызывают обратные изменения в интенсивности образования флавоноидов.

В пользу этого говорят, в первую очередь, данные об уменьшении интенсивности образования антоцианов в условиях, активирующих белковый обмен или способствующих протеканию процессов биосинтеза белков в тканях растений. Например, введение экзогенного азота в интактные организмы или отделенные их органы, обычно приводящее к заметному увеличению содержания как небелковой, так и белковой фракций азота в тканях (Сабинин, 1955; Eberhardt, Haupt, 1959; Szweykowska, 1959; Faust, 1965; Otter, 1966; Оттер, Маргна, 1967), у большинства объектов значительно уменьшает накопление антоциановых пигментов. Такие данные получены в экспериментах с тканевыми культурами виноградской лозы (Slabecka-Szweykowska, 1952), с изолированными зародышами редиса и красной капусты (Szweykowska, 1959; Szweykowska и др., 1959), с листовыми отрезками *Saxifraga crassifolia* (Eberhardt, Haupt, 1959), с отрезками кожицы яблок (Faust, 1965) и с некоторыми другими объектами (см. сводку Blank, 1958). В наших опытах отрицательный эффект азота наблюдался в изолированных гипокотилиях и семядольных листочках проростков горчицы и гречихи (табл. 1), в интактных проростках красной капусты, турнепса, редиса и горчицы (табл. 1), а в ряде случаев также и в интактных проростках гречихи (Otter, 1966; Маргна, Оттер, 1968). С этими данными хорошо согласуются наблюдения ряда авторов об уменьшении интенсивности пигментации в растениях, выращенных в условиях обильного азотного питания (Blank, 1958).

Аналогичных фактов о флавоноидах других типов известно еще мало, однако данные наших опытов с проростками гречихи (табл. 2), а также наблюдения некоторых других исследователей (Virtanen, Oland, 1954; Джемухадзе, Милешко, 1960; Chouteau, Loche, 1965; Miidla и др., 1970) позволяют предположить, что типичные для антоцианов обратные взаимосвязи с белками распространяются в определенных условиях и на флавонолы и на другие производные флавоноидного ряда.

В один ряд с рассмотренными выше фактами можно поставить наши данные по изучению действия сахаров на образование антоцианов и азотный обмен в проростках гречихи. Как показали эти опыты, введение сахарозы в проростки значительно ускоряет расщепление запасных белков в семядольных листочках, транслокацию освободившихся аминокислот из семядолей в гипокотили, а также синтез и накопление белков в гипокотилиях, в то время как интенсивность образования антоцианов в органах проростков уменьшается (Оттер, Маргна, 1967; Маргна, Оттер, 1968; Margna и др., 1969; Маргна, 1970). Таким образом, в данном случае общая активизация белкового обмена ясно коррелировала с ослаблением накопления антоцианов, т. е. между этими процессами опять-таки обнаруживалась обратная зависимость. Это подтвердилось в экспериментах с проростками, которые одновременно с введением сахарозы подвергались обработке 2,4-Д — одним из неспецифических ингибиторов белкового синтеза. В этих условиях сахароза уже не вызывала обычного у проростков гречихи уменьшения образования антоцианов, а наоборот, в некоторых случаях даже несколько стимулировала накопление пигментов (Margna, Otter, 1968).

Ряд доказательств наличия обратных взаимосвязей между белками и флавоноидными соединениями предоставляют и другие эксперименты с ингибиторами белкового синтеза, в частности опыты с антибиотиками типа стрептомицина, хлорамфеникола и тетрацицина. Эти антибиотики в умеренных дозах селективно подавляют биосинтез белков в пластидах, но не действуют на цитоплазматические системы белкового синтеза (Feierabend, 1966; Berger, Feierabend, 1967), которые отвечают за формирование энзимных белков для биосинтеза флавоноидов (Wagner и др., 1967). В экспериментах ряда авторов с проростками редиса, горчицы, рапса, репы и другими объектами показано (обзор этих данных изложен в статье Маргна и др., 1969), что если обработка растений этими антибиотиками связана с относительно неглубокими нарушениями синтеза белков и ограничивается, видимо, подавлением только пластидных процессов, то она, как правило, сопровождается увеличением интенсивности образования антоцианов в обработанных растениях. Аналогичные данные

Таблица 1

Влияние экзогенного азота на накопление антоцианов
в проростках некоторых видов растений

Объект	Содержание антоцианов, усл. ед./проросток			
	Контроль; растения выращи- вались на воде или обрабатыва- лись водой	Растения выращивались на растворе NH_4NO_3 (0,1%) или обрабатывались (в опытах с изолированными орга- нами) этим же раствором		
		в абсолютных цифрах	% от контроля	
А. Интактные проростки				
Красная капуста	семядольные листочки	61,6	44,7	72,6
	гипокотили	28,9	18,7	64,7
Турнепс	семядольные листочки	10,4	6,4	61,5
	гипокотили	4,5	3,5	77,8
Белая горчица	семядольные листочки	16,4	12,3	75,0
	гипокотили	5,8	5,2	89,7
Редис	семядольные листочки	19,5	15,2	77,9
Б. Изолированные органы				
Гречиха	семядольные листочки	34,4	18,9	54,9
	гипокотили	22,2	16,4	73,9
Белая горчица	семядольные листочки	12,5	4,6	36,8

Примечание. Интактные проростки первые 56 ч выращивались в темноте, затем в течение 16 ч экспонировались на свету (люминесцентные лампы ЛДЦ, интенсивность света $27\,000\text{--}28\,000 \text{ эрг} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{сек}^{-1}$), после чего дополнительно 24 ч оставались в темноте. Изолированные семядольные листочки и гипокотили (80-часовых этиолированных проростков) намачивались в течение 5 мин раствором NH_4NO_3 (гречиха — 0,2%, белая горчица — 0,1%), затем в течение 40 ч (16 ч на свету + 24 ч в темноте) инкубировались на фильтровальной бумаге, намоченной теми же растворами. Температура $25^\circ \pm 1^\circ\text{C}$.

получены нами в опытах с проростками гречихи, причем удалось доказать, что обработка антибиотиками стимулирует также образование рутина (Маргна и др., 1969). Следовательно, в «антагонистические» отношения между процессами биосинтеза белков и флавоноидов и в данной ситуации вовлечена не только группа антоцианов; отношения эти, по всей вероятности, имеют гораздо более широкий характер.

Таблица 2

Влияние экзогенного азота на накопление рутина в гипокотылях интактных проростков гречихи

Условия выращивания	Содержание рутина, мкг/проросток	
	в абсолютных цифрах	% от контроля
Проростки выращивались на воде (контроль)	6,13	—
Проростки выращивались на 0,2%-ном растворе NH_4NO_3	4,52	73,7

Примечание. Условия опытов см. в примечании к табл. 1.

Необходимо остановиться также на фактах сезонного появления антоцианов в листьях некоторых растений, усиленного накопления флавоноидов в результате заражения растений грибными и другими заболеваниями, при голодании, при механических и радиационных повреждениях, в условиях пониженной температуры, а также при других внешних воздействиях. Метаболические основы большинства этих явлений еще недостаточно изучены, однако и при имеющемся уровне знаний во многих случаях легко заметить определенные корреляции между повышенной интенсивностью образования флавоноидов и изменениями в белковом обмене растений. Так, усиление антоциановой пигментации, часто наблюдаемое при азотном голодании растений (Slabecka-Szweykowska, 1952; Blank, 1958; Szweykowska, 1959), явно связано с нарушениями азотного обмена и ослаблением синтеза белков в голодающих растениях. Осеннее покраснение листьев хорошо коррелирует с усилением гидролитического распада белков и уменьшением содержания этой фракции азотных соединений в стареющих листьях (McKee, 1958; Kandeler, 1960; Specht-Jürgensen, 1967). То же наблюдается в кожце созревающих яблок (Faust, 1965), а может быть также в плодах других фруктовых и ягодных культур. Более того, анализ данных по биохимии иммунитета растений показывает, что усиленное накопление флавоноидов (и других полифенолов) в зоне заражения или в зараженном растении в целом часто совпадает с активизацией гидролитического расщепления белков и, таким образом, может быть лишь вторичным результатом изменений в белковом обмене (Рубин, Арциховская, 1968).

Все эти данные свидетельствуют о том, что процессы биосинтеза белков и образования флавоноидных соединений в растениях тесно связаны между собой, причем эти связи по своему характеру очень близки к отношениям типа конкуренции: интенсификация процессов белкового синтеза, как правило, ведет к ослаблению формирования соединений с флавоноидной структурой, задержка же в биосинтезе белков или ускорение их

Таблица 3

**Влияние фенилаланина на накопление антоцианов в проростках
некоторых видов растений**

Объект	Содержание антоцианов, усл. ед./проросток			
	Контроль; растения выращи- вались на воде или обрабаты- вались водой	Растения выращивались на растворе фенилаланина ($10^{-2} M$) или обраба- тывались (в опытах с изолирован- ными органами) этим же раствором		
		в абсолютных цифрах	% от контроля	
А. Интактные проростки				
Красная капуста	семядольные листочки	61,6	73,1	118,7
	гипокотили	28,9	32,3	111,8
Турнепс	семядольные листочки	10,4	15,0	144,2
	гипокотили	4,5	4,2	93,3
Белая горчица	семядольные листочки	11,1	32,4	291,9
	гипокотили	4,3	8,4	195,3
Редис	семядольные листочки	19,5	28,1	144,1
	гипокотили	16,4	28,5	173,8
Гречиха	семядольные листочки	10,6	8,2	77,4
	гипокотили	11,3	12,6	111,5
Б. Изолированные органы				
Красная капуста	гипокотили	18,7	27,1	144,9
	гипокотили	2,8	3,9	139,3
Гречиха	семядольные листочки	29,8	65,8	220,8
	гипокотили	20,5	28,3	138,0

Примечание. Условия опыта см. в примечании к табл. 1.

гидролитического распада, наоборот, способствует накоплению флавоноидов.

Решающее значение в развитии таких взаимоотношений, по всей вероятности, имеет величина фондов свободного фенилаланина (и тирозина?), являющегося важным составным компонентом при построении белковой молекулы, но в то же время и ключевым метаболитом в цепи биосинтеза флавоноидов (Neish, 1964; Harborne, 1965). Судя по изложенным данным, а также по заметному стимулирующему эффекту фенилаланина на накопление флавоноидов у большинства из испытанных нами объектов (табл. 3), создается впечатление, что фонды этой аминокислоты в клетках всегда несколько меньше «нужд» обоих потребителей, вследствие чего метаболический аппарат биосинтеза флавоноидов как продуктов вторичного значения обычно не в состоянии проявить своей полной синтезирующей мощности. Характерно и то, что энзимные системы, отвечающие за формирование флавоноидных производных, весьма устойчивы в отношении различных неблагоприятных для растения

воздействий и, как правило, сохраняют значительную часть своей работоспособности и в таких условиях, когда основные белоксинтезирующие системы уже сильно подавлены. Благодаря этому они фактически в любой момент готовы использовать возможные излишки фенилаланина (и тирозина) для биосинтеза флавоноидных соединений независимо от того, возникают ли эти излишки в результате уменьшенного использования этих аминокислот в синтезе белков или в результате усиленного расщепления уже ранее синтезированных белковых молекул.

В этих особенностях кроется, как нам кажется, глубокий биологический смысл. В растениях широко распространены ферменты фенилаланин- и тирозин-аммиак-лиазы, катализирующие прямое дезаминирование фенилаланина и тирозина (Сопп, 1964). Судя по высокой активности этих ферментов в клетках, есть все основания думать, что им принадлежит важное место в метаболизме ароматических аминокислот и что один из основных путей диссимиляции фенилаланина и тирозина в растениях идет именно через стадию прямого дезаминирования. Это неизбежно связано с образованием коричневых кислот, которые в свободном виде, однако, весьма токсичны для растения. Для того чтобы предотвратить чрезмерное накопление этих кислот в клетках, а тем самым и гибель тканей, растение, несомненно, должно обладать способностью к их детоксикации. Можно предположить, что включение коричневых кислот в молекулярные структуры типа флавоноидов и является одним из эффективных способов обезвреживания этих токсических соединений.

Вместе с этим формирование флавоноидов целесообразно и в другом отношении. Поскольку большинство из них в физиологических условиях не склонно к необратимой полимеризации, а растения, кроме этого, обладают механизмами для расщепления бензольных ядер флавоноидных соединений (Дурмишидзе, Шалашвили, 1968; Noguchi, Mori, 1969; Запрометов, 1970), то это, по-видимому, и является одним из путей реутилизации органического углерода фенилаланина (и тирозина), наиболее экономным путем диссимиляции этих ароматических аминокислот в растениях.

Таким образом, на процессы, приводящие к образованию соединений типа флавоноидов, можно смотреть как на своеобразный внутренний механизм, который выработался в растениях в ходе эволюции обмена веществ для блокирования токсических фенольных продуктов деградации белков, с одной стороны, и для возвращения этих продуктов в общий круговорот веществ в растениях, с другой. Кажется весьма правдоподобным, что именно в этом и заключается основное биологическое значение как процессов биосинтеза флавоноидов, так и самих соединений флавоноидной природы в растениях.

Автор выражает искреннюю благодарность своим сотрудникам Т. Вайнярв, Э. Маргна, М. Оттер и Л. Халлоп за участие в экспериментальной части работы и полезные советы при подготовке настоящих материалов к опубликованию.

ЛИТЕРАТУРА

- Джемухадзе К. М., Милешко Л. Ф., 1960. Влияние удобрений на содержание дубильных веществ в чайном листе. Бюл. Н.-и. ин-та чайн. про-сти ГрузССР, **3** (6) : 29—35.
- Дурмишидзе С. В., Шалашвили А. Г., 1968. Усвоение и превращение кверцетина корнями высших растений. Докл. АН СССР **181** (6) : 1489—1491.
- Запрометов М. Н., 1970. Образование и функции фенольных соединений в высших растениях. Ж. общ. биол. **31** (2) : 201—221.

- Маргна У., 1970. О взаимоотношениях образования флавоноидных соединений с углеводным обменом у растений. Изв. АН ЭССР, Биол. **19** (2) : 143—166.
- Маргна У., Маргна Э., Оттер М., 1969. Действие некоторых антибиотиков на образование антоцианов и рутина в гипокотиллях проростков гречихи. Изв. АН ЭССР, Биол. **18** (3) : 291—299.
- Маргна У., Оттер М., 1968. Взаимосвязь между биосинтезом антоцианов и азотным обменом в проростках гречихи. II. Влияние комбинированного действия сахарного и азотного питания на накопление антоцианов в гипокотиллях. Изв. АН ЭССР, Биол. **17** (1) : 3—14.
- Оттер М., Маргна У., 1967. Взаимосвязь между биосинтезом антоцианов и азотным обменом в проростках гречихи. I. Влияние комбинированного воздействия условий экзогенного питания на азотный баланс в гипокотиллях и семядольных листочках. Изв. АН ЭССР, Биол. **16** (4) : 340—351.
- Рубин Б. А., Арциховская Е. В., 1968. Биохимия и физиология иммунитета растений. М.
- Сабинин Д. А., 1955. Физиологические основы питания растений. М.
- Berger C., Feierabend J., 1967. Plastidenentwicklung und Bildung von Photosynthese-Enzymen in etiolierten Roggenkeimlingen. *Physiol. veg.* **5** : 100—122.
- Blank F., 1958. Anthocyanins, flavones, xanthenes. *Encycl. Plant Physiology* **10** : 300—353.
- Chouteau J., Loche J., 1965. Incidence de la nutrition azotée de la plante de tabac sur l'accumulation des composés phénoliques dans les feuilles. *C. R. Acad. Sci.* **260** (17) : 4586—4588.
- Conn E. E., 1964. Enzymology of phenolic biosynthesis. In: *Biochemistry of Phenolic Compounds*. London—New York : 399—435.
- Eberhardt F., Haupt W., 1959. Über Beziehungen zwischen Anthocyanbildung und Stickstoffumsatz. *Planta* **53** (3) : 334—338.
- Faust M., 1965. Physiology of anthocyanin development in McIntosh apple II. Relationship between protein synthesis and anthocyanin development. *Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.* **87** : 10—20.
- Feierabend J., 1966. Enzymbildung in Roggenkeimlingen während der Umstellung von heterotrophem auf autotrophes Wachstum. *Planta* **71** : 326—355.
- Harborne J. B., 1965. Flavonoid pigments. In: *Plant Biochemistry* : 618—640. New York—London.
- Harborne J. B., 1967. *Comparative Biochemistry of the Flavonoids*. London—New York.
- Kandeler R., 1960. Über die Lichtabhängigkeit der Anthocyanbildung. *Flora* **149** (4) : 487—519.
- Margna U., Otter M., 1968. The influence of sucrose feeding on anthocyanin formation in intact buckwheat seedlings as a possible function of primary changes in protein metabolism. *ENSV TA Toimet.*, *Biol.* **17** (2) : 147—153.
- Margna U., Vainjärv T., Margna E., 1969. Unusual effect of sugar feeding on anthocyanin formation. *Naturwiss.* **56** (11) : 570.
- McKee H., S., 1958. Nitrogen metabolism in leaves. *Handb. Pflanzenphysiol.* **VIII** : 516.
- Miidla H., Milius A., Vainjärv T., 1970. Die phenolischen Verbindungen und die Lignifikation im Xylem der Apfelbaumtriebe im Zusammenhang mit der Mineralstoffernährung. *Biol. Plant.* **12** (1) : 11—18.
- Neish A. C., 1964. Major pathways of biosynthesis of phenols. In: *Biochemistry of Phenolic Compounds*. London—New York : 295—359.
- Noguchi I., Mori S., 1969. Enzymic degradation of rutin in *Fagopyrum vulgare* leaves. *Arch. Biochem. Biophys.* **132** (1) : 352—354.
- Otter M., 1966. Eksogeense lämmastiku mõju antotsüaanide biosünteesile ja lämmastikuühendite sisaldusele tatraidandis. *ENSV TA Toimet.*, *Biol.* **15** (4) : 508—517.
- Slabecka-Szweykowska A., 1952. On the conditions of anthocyanin formation in the *Vitis vinifera* tissue cultivated *in vitro*. *Acta Soc. Bot. Polon.* **21** (4) : 537—576.
- Specht-Jürgensen I., 1967. Untersuchungen über Stickstoffverbindungen und Chlorophyll während des Vergilbens der Laubblätter von *Ginkgo biloba* I. Am Baum alternde Blätter. *Flora, Abt. A* **157** : 426—453.
- Szweykowska A., 1959. The effect of nitrogen feeding on anthocyanin synthesis in isolated red cabbage embryos. *Acta Soc. Bot. Polon.* **28** (3) : 539—549.
- Szweykowska A., Gierczak M., Luszczak R., 1959. Anthocyanin synthesis in isolated embryos of red cabbage and radish. *Acta Soc. Bot. Polon.* **28** (3) : 531—537.

Virtanen A. I., Oland K., 1954. On the formation of phlorizin in normal- and low-nitrogen apple maidens. *Acta Chem. Scand.* 8 (5) : 864—866.

Wagner E., Bienger I., Mohr H., 1967. Die Steigerung der durch Phytochrom bewirkten Anthocyan-synthese des Senfkeimlings (*Sinapis alba* L.) durch Chloramphenicol. *Planta* 75 : 1—9.

*Instituut eksperimentaalnoii biologii
Akademii nauk Estonskoi SSR*

Postupila v redaktsiiu
8/X 1970

UDO MARGNA

FLAVONOIDIDE MOODUSTUMISE BIOLOOGILISEST TÄHTSUSEST TAIMEDES

Resüme

Kirjanduse andmete ja autori ning tema kaastöötajate pikaajaliste uurimiste tulemuste põhjal analüüsitakse valkude biosünteesi ja flavonoidsete ühendite moodustumisega seotud protsesside vahelisi suhteid taimedes. Näidatakse, et flavonoidide biosüntees ja kogunemine taimerakkudesse on suurel määral sõltuv valkude biosünteesi intensiivsusest, samuti nihetest, mis valkude ainevahetuses esinevad tingituna mitmesugastest agensitest või väliskeskonna tingimuste muutumisest. Valkude biosünteesi intensiivistumine kutsub tavaliselt esile flavonoidse struktuuriga ühendite moodustumise nõrgenemise, valkude biosünteesi pärssimine või nende hüdrolüütilise lagunemise intensiivistumine seevastu aga soodustab flavonoidide moodustumist. Esitatakse hüpotees, et flavonoidide moodustumisele viivad protsessid kujutavad endast taimedes evolutsiooni käigus väljakujunenud kaitsemehhanismi valkude degradatsioonil tekkivate toksiliste fenooliderivaatide blokeerimiseks ning tagasiviimiseks ainevahetusringlusse. Arvatakse, et selles seisnebki flavonoidide biosünteesi peamine bioloogiline tähtsus.

*Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Eksperimentaalbioloogia Instituut*

Toimetusse saabunud
8. X 1970

UDO MARGNA

ON THE BIOLOGICAL IMPORTANCE OF THE FORMATION OF FLAVONOIDS IN PLANTS

Summary

In the paper the results of the author's own experimental work as well as various other experimental data on the interrelations between protein synthesis and the processes leading to the formation of flavonoids in plants have been analysed. It has been shown that the accumulation of flavonoid compounds in plant cells is greatly dependent upon the intensity of protein synthesis in the plant, and also that it is considerably influenced by the changes taking place in protein metabolism under the influence of different metabolic agencies or changes in environmental conditions. An intensification of the processes of protein biosynthesis, as a rule, results in a decrease of the formation of compounds with flavonoid structure, whereas an inhibition of protein synthesis resp. an acceleration of the hydrolytic degradation of protein molecules in plants is generally stimulatory for flavonoid biosynthesis. A hypothesis has been advanced that the processes leading to the formation of flavonoid compounds represent a specific protective mechanism which has been formed during the evolution of plant metabolism for the blockage of the toxic phenolic products of protein dissimulation, on the one hand, and for the return of these products into the general metabolic circulation of organic matter in plant, on the other. It has been suggested that in this phenomenon lies the main biological importance of the processes of flavonoid biosynthesis.

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

Received
Oct. 8, 1970