

570

EESTI NSV TEADUSTE AKADEEMIA

TOIMETISED

ИЗВЕСТИЯ

АКАДЕМИИ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР



BIOLOOGIA
БИОЛОГИЯ

26 | 4
1977

402
1971

EESTI NSV TEADUSTE AKADEEMIA

TOIMETISED

ИЗВЕСТИЯ

АКАДЕМИИ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР

BIOLOGIA
БИОЛОГИЯ

26|4

1977

KIRJASTUS «PERIOODIKA» TALLINN
ИЗДАТЕЛЬСТВО «ПЕРИОДИКА» ТАЛЛИН

Toimetuskolleegium:

ENSV TA akadeemik H. Haberman (esimees), bioloogiakandidaat U. Margna, ENSV TA korrespondentliikmed K. Paaver, E. Parmasto, põllumajandusteaduse kandidaat O. Priilinn, A. Pukk, ENSV TA akadeemik A. Pung (aseesimees) ja ENSV TA korrespondentliige I. Sibul (aseesimees)

Toimetuse aadress: 200 105 Tallinn, Sakala 3
Tel. 447-206 ja 447-306

Редакционная коллегия:

кандидат биологических наук У. Маргна, члены-корреспонденты АН ЭССР К. Паавер, Э. Пармасто, кандидат сельскохозяйственных наук О. Прийлини, А. Пукк, академик АН ЭССР А. Пунг (зам. председателя), член-корреспондент АН ЭССР И. Сибуль (зам. председателя) и академик АН ЭССР Х. Хаберман (председатель)

Адрес редакции: 200 105 Таллин, ул. Сакала, 3
Тел. 447-206 и 447-306



Ajakiri ilmub kord kvartalis

Журнал выходит один раз в квартал

Nõukogude riik tähistab oma 60. aastapäeva. Suur Sotsialistlik Oktoobrirevolutsioon avas tee loovale tööle, igakülgsele sotsiaalsele, majanduslikule ning kultuurilisele progressile.

Suure Oktoobri juubel on ka nõukogude teaduse pidupäev. Sotsialism on loonud avarad võimalused teaduse arendamiseks, on pannud ta rahva teenistusse, rõhutatakse NLKP Keskkomitee otsuses «Suure Sotsialistliku Oktoobrirevolutsiooni 60. aastapäevast». Nõukogude teadlased, tuginedes partei ja rahva toetusele, on saavutanud silmapaistvaid tulemusi kommunistliku ülesehitustöö ülesannete lahendamisel, teaduse ja tehnika progressi kiirendamisel.

Paljurahvuselises nõukogude teadlasperes läheb Suure Oktoobri juubelile vastu Eesti NSV Teaduste Akadeemia kollektiiv. Akadeemia on oma kolmekümneaastase tegutsemisaja jooksul andnud arvestatava panuse jundamentaaluuringute arendamisse teoreetilise füüsika ja mehaanika alal, tahke keha ning molekulide füüsika alal, küberneetika, astronoomia, bioloogia, geoloogia, majandusteaduse, ajaloo, eesti keele ja kirjanduse valdkonnas.

Akadeemia uurimisasutused on kaasa aidanud meie rahvamajanduse ja kultuuri arengule. Kindla koha rahvamajanduses on leidnud küberneetikute tööd programmeerimise ning tehnoloogiliste protsesside juhtimise automatiseerimisel. Üldise tunnustuse on võitnud Spetsiaalses Konstrueerimisbüroos valmistatud kromatograafid ja tuumamagnetresonantspektromeetrid. Tõsise rahvamajandusliku kaaluga on meie keemikute tööd sünteetiliste lõhnaainete tootmise progressiivse tehnoloogia väljatöötamisel ning sünteetiliste pesemisvahendite täiustamisel. Olulist panust praktikas ootame prostaglandiinide saamise uute meetodite rakendamisest. Akadeemia uurimisasutused osalevad põlevkivi kasutamise parimate teede otsimises, uute meetodite loomises ja kasutusala leidmises. Hinnatav on meie uurimisasutuste tegevus loodusvarade ratsionaalse kasutamise tagamisel, keskkonnakaitse abinõude väljatöötamisel. Suureneb bioloogide, keemikute ja majandusteadlaste panus vabariigi põllumajanduse arendamisse. Akadeemia Astrofüüsika ja Atmosfäärfüüsika Instituudi, Füüsika Instituudi ning Spetsiaalse Konstrueerimisbüroo töötajad võtavad osa kosmilistest uurimistest nüüdisaegse tehnika abil, sealhulgas orbitaaljaamadelt teostatavatest mõõtmistest.

«Eesti nõukogude entsüklopeedia» ilmumine, mis on silmapaistev sündmus vabariigi kultuurielus, sai teoks akadeemia liikmete ning instituutide töötajate osavõtul. Vabariigi sotsiaal-majandusliku arengu perspektiivplaanide koostamisel on arvestatav osa akadeemia majandusteadlastel ja sotsioloogidel.

Kõrgeks tunnustuseks meie teadlaste tööle on Eesti NSV Teaduste Akadeemia autasustamine 1975. aastal Rahvaste Sõpruse ordeniga.

Märkimisväärne tähtpäev kohustab meid uutele tööviitudele. Viies ellu NLKP 25. kongressi ajaloolisi otsuseid, osaleb Teaduste Akadeemia juubeliaastal aktiivselt sotsialistlikus võistluses, tema asutuste kollektiivid on võtnud endale lisakohustusi. Laialdast järgimist on leidnud Kübernetika Instituudi, Majanduse Instituudi ja Spetsiaalse Konstrueerimisbüroo üleskutse kõigile meie vabariigi teadusasutustele.

Suure Oktoobri juubelile on pühendatud mitmeid nõupidamisi ja konverentse, nende hulgas üleliiduline sümposium teemal «Revolutsiooniline liikumine ja bolševike partei tegevus Venemaa relvajõududes 1917. aastal» ning vabariiklik konverents «Oktoobrirevolutsioon ja arenenud sotsialistliku ühiskonna probleemid». Ajaloo Instituudi teadureil on valminud mitmeid päevakohaseid uurimusi, nende hulgas venekeelne monograafia «Suur Sotsialistlik Oktoobrirevolutsioon Eestis» ning koguteos «Eesti Suure Sotsialistliku Oktoobrirevolutsiooni perioodil».

Tõsta uuringute efektiivsust, kiirendada tulemuste rakendamist rahvamajanduses ning kultuuri valdkonnas — selliste ülesannetega läheme vastu Suure Sotsialistliku Oktoobrirevolutsiooni 60. aastapäevale. Nende eesmärkide saavutamise nõuab tähelepanu kontsentreerimist teaduse kõige aktuaalsematele probleemidele, loominguliste jõudude ning materiaalsete vahendite edasist sihikindlat keskendamist eelkõige programmidenä püstitatud eesmärksuunitlusega uuringutele.

Tähistagem meie sotsialistliku riigi juubelit uute saavutustega töös, majanduses, teaduses ja kultuuri arendamises!

K. REBANE,

Eesti NSV Teaduste Akadeemia president

Хейно АЙНСОН, Эва АЙНСОН

О ВЛИЯНИИ ТРИЙОДТИРОНИНА НА ПРОЦЕССЫ ЛИМФООБРАЗОВАНИЯ

Гормоны щитовидной железы, как показали исследования последних десятилетий (Klitgaard и др., 1957; Takeda, 1964; Daniel и др., 1967; и др.), могут активно участвовать в регуляции макротранспорта ряда жизненно необходимых веществ в организме. В литературе имеются сведения о тесной функциональной взаимосвязи между щитовидной железой и лимфатической системой, о т. н. лимфокринности этого органа (Жданов, 1952, 1958; Tata, 1960; Шмерлинг, 1961; Eickhoff и др., 1968; и др.). Вопрос о том, являются ли лимфатические сосуды основными путями транспорта гормонов щитовидной железы, следует, по всей вероятности, считать решенным в положительном смысле. В связи с этим изучение влияния этих гормонов на функциональное состояние самой лимфатической системы приобрело первостепенное значение в исследовании гормональной регуляции процессов метаболизма в организме (Takeda, 1964; Daniel и др., 1966; Ismail и др., 1967; и др.).

Изучение влияния экзогенного трийодтиронина на определенные показатели транскапиллярного метаболизма белков и процессы образования лимфы представляет значительный теоретический и практический интерес (Sokoloff и др., 1968; Харченко, 1973; Айнсон и др., 1976). В связи с усовершенствованием в последнее время методов лимфологического исследования стало возможным не только не ограничиваться при этом данными о составе крови, морфологии кровеносного русла и другими, но и рассматривать вызываемые в них трийодтиронином изменения в комплексе с соответствующими сдвигами в функциональном состоянии лимфатической системы.

Исходя из сказанного, мы провели на клинически здоровых чистопородных баранах, имеющих искусственный лимфо-венозный анастомоз между грудным лимфатическим протоком и яремной веной, а также канюлю в шейном лимфатическом стволе, опыты по изучению действия относительно небольшой дозы (10 мкг/кг) трийодтиронина на некоторые показатели транскапиллярного метаболизма белков в лимфе и крови. Пробы брали до введения препарата, а также через 4, 8, 12 и 24 ч после инъекции гормона подкожно. Определены белковый состав лимфы и крови, гематокрит крови, количество вытекающей из лимфатических сосудов лимфы (мл/мин), и рассчитано количество поступающих с лимфой в кровообращение белков. На основании результатов исследований высчитаны лимфо-кровное соотношение ($C_L : C_S$) отдельных белковых фракций, константы избирательной проницаемости кровеносных капилляров по отношению к белковым молекулам разной величины (S), а также белковый коэффициент (A/Γ) крови и лимфы, показатели их коллоидно-осмотического давления.

Результаты опытов показали, что однократное парентеральное введение трийодтиронина вызывает довольно значительные сдвиги в различных показателях метаболизма белков, отражающиеся на составе лимфы и крови. При этом необходимо отметить, что эти изменения выявляются уже в пробах, взятых через 4 ч после введения препарата, т. е. довольно быстро, и достигают своего максимума на 8—12 ч опытов (табл. 1).

Таблица 1

Влияние трийодтиронина на белковый спектр крови и центральной лимфы

Исследованные показатели, г%	До введения препарата	Время после введения трийодтиронина, ч			
		4	8	12	24
В крови					
общий белок	6,96±0,13	6,56±0,09	6,38±0,08	6,31±0,09	6,32±0,17
альбумины	2,92±0,06	2,94±0,05	2,91±0,12	2,86±0,07	2,76±0,07
α-глобулины	1,49±0,02	0,82±0,03	0,78±0,02	0,73±0,04	1,04±0,02
β-глобулины	0,71±0,03	0,46±0,02	0,32±0,02	0,38±0,04	0,37±0,03
γ-глобулины	1,93±0,04	2,37±0,08	2,37±0,04	2,34±0,05	2,15±0,06
В лимфе					
общий белок	4,60±0,12	4,31±0,10	4,15±0,11	4,13±0,15	4,15±0,13
альбумины	1,80±0,04	1,92±0,02	1,63±0,02	1,65±0,03	1,85±0,02
α-глобулины	0,92±0,02	0,81±0,02	0,87±0,01	0,92±0,02	0,89±0,01
β-глобулины	0,40±0,04	0,42±0,02	0,43±0,02	0,40±0,03	0,35±0,03
γ-глобулины	1,48±0,02	1,16±0,04	1,22±0,02	1,16±0,03	1,18±0,01

Анализ показателей лимфо-кровного соотношения белков позволяет полагать, что повышенная под действием трийодтиронина проницаемость кровеносных капилляров по отношению к некоторым белковым фракциям (альфа- и бета-глобулинам) в известной степени компенсируется возросшей избирательностью их стенок к пропусканию гамма-глобулинов. Об этом свидетельствует значительное (до 55%) увеличение показателей константы избирательной проницаемости кровеносных капилляров после введения трийодтиронина (табл. 2). Результатом этого является обеспечение относительного постоянства суммар-

Таблица 2

Влияние трийодтиронина на некоторые показатели белкового метаболизма в крови и лимфе

Исследованные показатели	До введения препарата	Время после введения трийодтиронина, ч			
		4	8	12	24
$C_L : C_S$					
общего белка	0,66±0,02	0,66±0,02	0,65±0,01	0,65±0,02	0,66±0,03
альбуминов	0,62±0,02	0,65±0,03	0,56±0,02	0,58±0,03	0,67±0,03
α-глобулинов	0,62±0,04	0,99±0,03	1,12±0,04	1,26±0,05	0,86±0,05
β-глобулинов	0,56±0,05	0,91±0,05	1,34±0,04	1,05±0,05	0,95±0,02
γ-глобулинов	0,77±0,03	0,49±0,02	0,53±0,02	0,50±0,01	0,55±0,02
S					
A/Г	0,86±0,05	1,33±0,06	1,06±0,04	1,16±0,05	1,22±0,03
крови	0,71±0,03	0,81±0,03	0,84±0,02	0,83±0,02	0,78±0,03
лимфы	0,64±0,03	0,80±0,04	0,65±0,02	0,67±0,03	0,76±0,02

ного лимфо-кровного соотношения белков. Следовательно, этот показатель не всегда может дать полное представление о деталях перемещения белков через капиллярную стенку между кровеносной и лимфатической системами. Необходимо также определение лимфо-кровного соотношения для каждой фракции белков в отдельности и константы избирательной проницаемости. Кроме того, следует иметь в виду, что уменьшение количества той или иной фракции белков в крови не всегда сопровождается равным увеличением концентрации соответствующей фракции в лимфе. Так, например, в наших опытах уменьшение абсолютной концентрации альфа- и бета-глобулинов в крови не сопровождалось увеличением их количества в лимфе. Поэтому следует полагать, что под влиянием трийодтиронина происходит не просто увеличение скорости непосредственного перехода сывороточных белков из кровяного русла в лимфатическое, а задержка определенной их части в экстравакулярном пространстве. Это, несомненно, должно приводить к сдвигам в транскапиллярном метаболизме белков, в их обмене между вне- и внутриклеточными жидкостями.

Весьма интересными, как нам кажется, являются полученные нами данные о динамике гематокрита крови, количества вытекающей из грудного протока лимфы и расчетного количества поступающих с лимфой в кровообращение белков. Из них, в частности, следует (табл. 3), что в результате однократного введения трийодтиронина гематокрит крови снижается, а скорость тока лимфы увеличивается. Это, как мы считаем, свидетельствует об увеличении проницаемости кровеносных капилляров, об интенсификации лимфо-кровой циркуляции жидкости. Кроме того, эти данные указывают на то, что из-за ускорения лимфоточа, а по всей вероятности, и процессов лимфообразования в целом, в кровообращение с лимфой поступает количественно больше белков, чем до введения трийодтиронина. Поскольку же, несмотря на все это, концентрация альфа- и бета-глобулинов в крови снижается, то, по-видимому, именно они в увеличенном количестве выводятся из кровеносных капилляров в экстравакулярное пространство, а более грубодисперсные белковые фракции из-за возросшей избирательности стенки кровеносных капилляров, задерживаются в их просвете. В результате этого концентрация гамма-глобулинов в крови, несмотря на относительно небольшое увеличение их транспорта с лимфой, довольно значительно повышается (до 23%).

Таблица 3

Влияние трийодтиронина на гематокрит крови (%), лимфоток (мл/мин) и количество поступающих с лимфой в кровообращение белков (г/мин)

Исследованные показатели	До введения препарата	Время после введения трийодтиронина, ч			
		4	8	12	24
Гематокрит крови	33,0±2,0	30,0±2,0	25,0±3,0	33,0±3,0	32,0±2,0
Лимфоток	3,10±0,2	3,50±0,1	4,50±0,1	4,00±0,2	3,80±0,2
Кол-во поступающих с лимфой в кровообращение белков					
общего белка	0,143	0,151	0,187	0,165	0,158
альбуминов	0,055	0,067	0,073	0,066	0,070
α-глобулинов	0,029	0,028	0,038	0,037	0,034
β-глобулинов	0,012	0,015	0,019	0,016	0,013
γ-глобулинов	0,048	0,041	0,055	0,046	0,045

В литературе указывается (Courtice, 1971; Casley-Smith, 1970; Földi и др., 1974) на происхождение белков лимфы от сыворотки крови. Нам кажется, что при этом определенная их часть подвергается в ходе транскапиллярного обмена и биотранспорта процессам трансформации со всеми вытекающими из этого для образования белкового состава циркулирующей лимфы последствиями.

Результаты наших опытов свидетельствуют, о том, что параллельное изучение комплекса показателей белкового обмена в лимфе и крови создает благоприятные условия для разностороннего исследования подчиненности процессов метаболизма белков в организме гормональной регуляции.

ЛИТЕРАТУРА

- Айнсон Х. Х., Айнсон Э. И., Алликвере Я. А., Солль М. М., 1976. Действие экзогенного трийодтиронина на показатели транскапиллярного обмена белков в лимфе и крови. Актуальные вопросы обмена веществ : 11—12. Вильнюс.
- Жданов Д. А., 1952. Общая анатомия и физиология лимфатической системы. Л.
- Жданов Д. А., 1958. Значение макро-микроскопических исследований в развитии функциональной и патологической морфологии лимфатической системы внутренних органов. Арх. анат., гистол. и эмбриол. 35 : 3—18.
- Шмерлинг М. Д., 1961. К анатомии внутриорганный лимфатической системы щитовидной железы в условиях экспериментального гипо- и гипертиреоза. Тр. VI Всес. съезда анат., гистол. и эмбриол. : 375—377.
- Харченко Г. А., 1973. Влияние *L*-тироксина на содержание свободных аминокислот в сыворотке крови и моче. Фармакол. и токсикол. 36 : 323—324.
- Casley-Smith, J. R., 1970. Lymphatic fine structure in the formation of lymph. Forum medici 12 : 8—23.
- Courtice, F. C., 1971. Lymph and plasma proteins: barriers to their movement throughout the extracellular fluid. Lymphology 4 : 9—17.
- Földi, M., Klücken, N., Collard, M., 1974. Praxis der Lymphgefäß- und Venenerkrankungen. Jena.
- Daniel, P. M., Plaskett, L. G., Pratt, O. E., 1966. Radioactive iodoprotein in thyroid lymph and blood. Biochem. J. 100 : 622—630.
- Daniel, P. M., Plaskett, L. G., Pratt, O. E., 1967. The lymphatic and venous pathways for the outflow of thyroxine, iodoprotein and inorganic iodide from the thyroid gland. J. Physiol. 188 : 25—44.
- Eickhoff, W., Heberhold, C., 1968. Die Lymphbahnen der menschlichen Schilddrüse. Morphologie, Angiographie, Biochemie, Funktion. Exptl. Med. Path. Klinik 24 : 1—111.
- İsmail, A. A., El Ridi, M. S., Abdul Hay, A., Kamel, G., Talaat, M., Fayek, K. I., 1967. Hormones in lymph. Role of lymphatic vessels in absorption of muscularly injected ¹³¹I, insulin and ¹³¹I-thyroxine. Acta physiol. Acad. Sci. Hung. 31 : 321—330.
- Klitgaard, H. M., Toth, J. P., Kot, P. A., Wholey, R. A., 1957. ¹⁴C-thyroxine transport in thoracic lymph in rats. Proc. Soc. Exptl. Biol. 96 : 122—124.
- Sokoloff, L., Roberts, P. A., Januska, M. M., Kline, J. E., 1968. Mechanisms of stimulation of protein synthesis by thyroid hormones in vivo. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 60 : 652—659.
- Takeda, Y., 1964. Hormonal effects on lymphatic transport of interstitial albumin in the dog. Amer. J. Physiol. 207 : 1021—1029.
- Tata, J. R., 1960. Transport of thyroid hormones. Brit. med. Bull. 16 : 142—147.

Heino AINSON, Eva AINSON

TRIJODTÜRONIINI MÕJUST LÜMFIMOODUSTUMISPROTSESSIDELE

Resümee

Jälgiti ühekordselt manustatud trijoodtüroniini ($10 \mu\text{g}/\text{kg}$) mõju lammaste vere ja lümfii valkude transkapillaarse metabolismi dünaamikale. Andmete analüüsis nähtub, et trijoodtüroniini toimel kiireneb mõningate seerumivalkude (α - ja β -globuliinide) liikumine verekapillaaridest alglümfisoonesse. Sellega kaasneb nende ekstravasaalses ruumis talletatava ja võimalik, et ka transformeeritava hulga suurenemine. Tähendatud asjaolud koos koevedeliku lümfii- ja verevahelise tsirkulatsiooni intensiivistumisega ning verekapillaaride selektiivse permeaabluse muutumisega avaldavad märgatavat mõju lümfii moodustumisele.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Ekspérimentaalbioloogia Instituut

Toimetusse saabunud
15. II 1977

Heino AINSON, Eva AINSON

DIE WIRKUNG DES TRIJODTHYRONINS AUF DIE LYMPHBILDUNGSPROZESSE

Zusammenfassung

Im vorliegenden Artikel werden die durch das Trijodthyronin bewirkten Veränderungen der Transkapillarpermeabilitätsdaten des Proteins im venösen Blut und in der Lymphe des Ductus thoracicus der Schafe behandelt.

Aus den Versuchsergebnissen ist zu ersehen, daß die Verabreichung von Trijodthyronin die Bewegungsgeschwindigkeit einiger Serumproteine aus den Blutkapillaren in die Anfangslymphgefäße steigert. Nach Verfassers Meinung ist dieses verbunden mit gewissen Veränderungen in der selektiven Permeabilität des Interstitiums und im transkapillaren Metabolismus.

Institut für Experimentalbiologie
der Akademie der Wissenschaften
der Estnischen SSR

Eingegangen
am 15. Febr. 1977

Хельги КУУС, Ило СИБУЛЬ, Анна ТАММ

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЭКТО-АПИРАЗНОЙ АКТИВНОСТИ ЭРИТРОЦИТОВ ЦЫПЛЯТ

Большая роль в обменных процессах, происходящих в эритроцитах, принадлежит ферментам группы аденозинтрифосфатаз (АТФаз), с действием которых связано расщепление макроэргических связей АТФ и использование их энергии для разнообразных физиологических функций клетки. Наряду с внутриклеточными АТФазами на поверхности интактных эритроцитов обнаружена также АТФаза, действие которой направлено на АТФ окружающей среды (Clarkson, Maizels, 1952; Венкстерн, Энгельгардт, 1955, 1957; Herbert, 1956; Авраимова, 1960; Дворкин, 1960; Серебренникова, 1962; Hoffman, 1962). Согласно классификации ферментов она обозначается как аденилпирифосфатаза (сокр. апираза).

Т. В. Венкстерн и В. А. Энгельгардт (1955, 1957), выявившие этот фермент у ядерных эритроцитов, назвали его экто-аденозинполифосфатазой и высказали предположение о его существенном значении в жизнедеятельности клетки. Они установили, что такой фермент с практически одинаковой скоростью отщепляет от АТФ оба лабильных фосфорных остатка. Экто-апиразная активность свойственна и безъядерным красным кровяным клеткам, но при количественном сопоставлении выяснено, что у неповрежденного эритроцита голубя она в 30—100 раз больше, чем у кровяной клетки человека (Herbert, 1956; Венкстерн, Энгельгардт, 1957; Авраимова, 1960; Дворкин, 1967). Кроме того, апираза обнаружена и на внешней поверхности асцитических раковых клеток (Акс и др., 1954), лейкоцитов (Луганова и др., 1957) и тромбоцитов человека (Черняк, 1967; Chambers и др., 1967).

Данные об энзиматических свойствах экто-фермента противоречивы (Clarkson, Maizels, 1952; Венкстерн, Энгельгардт, 1955; Herbert, 1956; Луганова и др., 1957; Chambers и др., 1967). Нами установлены оптимальные условия для протекания данной ферментативной реакции на красных кровяных клетках цыплят. Поскольку некоторыми авторами (Шабалов, Осипов, 1967; Вишняков, 1974; Gupta и др., 1974) выявлены возрастные изменения АТФазной активности эритроцитов млекопитающих, то представляет интерес исследовать этот вопрос и в случае экто-апиразы красных кровяных клеток цыплят совокупно с изучением роста и развития бройлеров в постнатальном онтогенезе.

Методика

Исследовали эритроциты 125 цыплят бройлеров в течение трех месяцев после их вылупления. Кровь получали в результате декапитации птиц. Антисвертывающим средством служил гепарин фирмы «Спофа». Эритроциты отделяли центрифугированием, после чего их три раза промывали двумя объемами ледяного физиологического раст-

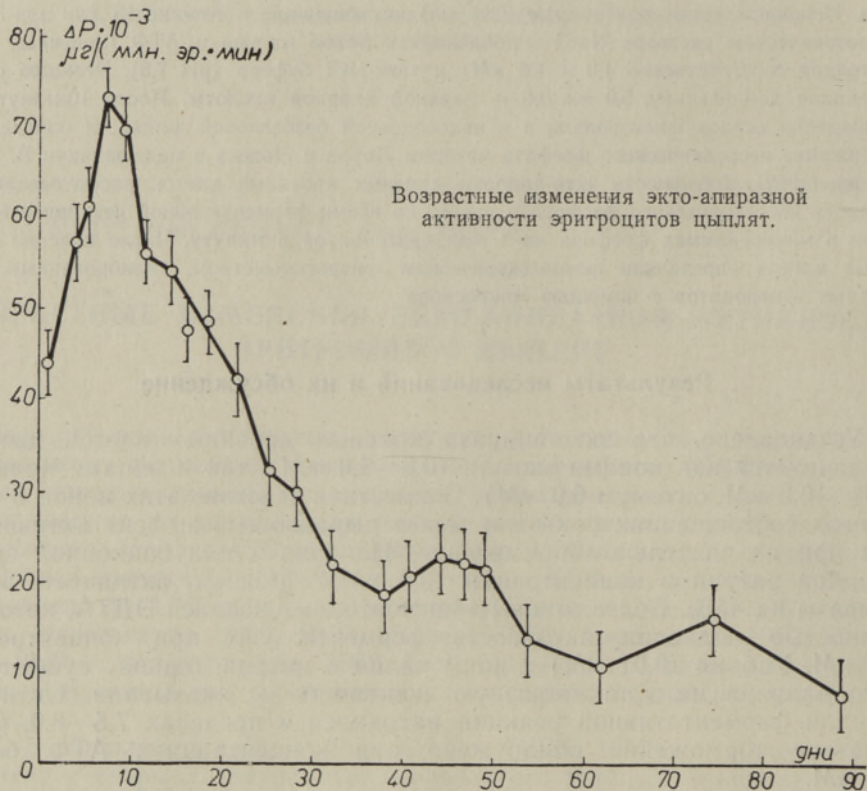
вора. Неповрежденные эритроциты (0,05 мл) инкубировали в течение 15 мин при 37 °С в изотоническом растворе NaCl с добавлением ионов магния и АТФ (конечные концентрации соответственно 1,0 и 1,6 мМ) и трис-НСl буфера (рН 7,8). Реакцию останавливали добавлением 5,0 мл 0,6 н. ледяной хлорной кислоты. После 10-минутного охлаждения осадок фильтровали и в надосадочной безбелковой жидкости определяли содержание неорганического фосфата методом Лоури и Лопеса в модификации В. Скулачева (1962). Активность экто-апиразы красных кровяных клеток рассчитывали по приросту неорганического фосфора в пробах во время ферментативной реакции и выражали в микрограммах фосфора на 1 млн эритроцитов в минуту. Число красных кровяных клеток определяли фотоэлектрическим эритрогемометром, калиброванным для ядерных эритроцитов с помощью микроскопа.

Результаты исследований и их обсуждение

Установлено, что экто-апираза красных кровяных клеток цыплят активируется как ионами магния (0,5—5,0 мМ), так и ионами кальция (1,0—10,0 мМ, оптимум 6,0 мМ). Совместное действие этих ионов в различных соотношениях показало менее выраженный эффект активации, чем при их раздельном применении. Наличие в инкубационной среде фторида натрия в концентрации 10,0 мМ тормозило активность экто-апиразы на 45%. Более мощным ингибитором оказался ЭДТА, который полностью подавлял активность фермента уже при концентрации 1,0 мМ. Уабаин (0,01 мМ) и ионы калия и натрия, однако, существенного влияния на экто-апиразную активность не оказывали. Оптимум рН для ферментативной реакции находился в пределах 7,5—8,0. Субстратное торможение обнаружено при концентрациях АТФ более 2,5 мМ.

Исследование изменений активности поверхностно-локализованного фермента эритроцитов в связи с возрастом цыплят выявило резкие сдвиги ее в ранний постнатальный период (рисунок). В течение 8 дней активность экто-апиразы красных кровяных клеток цыплят повышалась на 66% ($P < 0,001$) по сравнению с активностью ее в первый день. Затем следовало понижение активности до первоначального уровня, который достигался на 20-й день опыта. С дальнейшим ростом цыплят снижение ферментативной активности продолжалось (на 38-й день до 42% от исходного уровня ($P < 0,02$)). Второе повышение (небольшое) отмечалось в период с 38-го по 54-й день, причем экто-апиразная активность эритроцитов достигала 123% по сравнению с ее активностью на 38-й день. С 54-го дня активность фермента стабилизировалась на уровне, характерном для взрослых кур (0,013 $\mu\text{g P}$ на 1 млн эритроцитов в минуту).

После вылупления цыплят в процессе адаптации красных кровяных клеток к постнатальным условиям внешней среды отмечены изменения как клеточной мембраны, так и количественного состава эритроцитов (Oshima и др., 1964; Иванникова и др., 1968; Isaacks и др., 1976). На наш взгляд, одним из возможных объяснений существующих сдвигов экто-апиразной активности красной крови цыплят в раннем постнатальном онтогенезе являются указанные изменения в ходе обновления эритроцитов. Можно предположить, что первое повышение ферментативной активности связано с поступлением в циркулирующую кровь большого числа новых красных кровяных клеток с более высокой экто-апиразной активностью, чему следует появление эритроцитов с меньшей активностью фермента. Эти явления сопровождаются постоянным разрушением эмбриональных красных кровяных клеток, в результате чего суммарная экто-апиразная активность постепенно снижается до стабиль-



ного уровня. Установленный нами период перехода максимальной ферментативной активности к минимальной полностью согласуется с продолжительностью жизненного цикла эритроцитов цыплят, который в среднем составляет 30 дней (Reddy и др., 1975).

Биологическая функция экто-апиразы до настоящего времени окончательно не выяснена. Однако довольно большое количество видов клеток, на поверхности которых локализован этот фермент, свидетельствует о его значительной роли в жизнедеятельности клетки. Т. В. Венкстерн и В. А. Энгельгардт в 1955 году высказали предположение, что экто-апираза участвует в регуляции проницаемости клеточных оболочек или обмена адениловых соединений в окружающей среде. Другая возможная функция экто-фермента эритроцитов может состоять в синтезе АТФ мембраной (Chambers и др., 1967).

Обстоятельство, что активность экто-апиразы красных кровяных клеток цыплят после их вылупления превышала уровень ее у взрослых кур в 3—5 раз, позволяет связать действие этого фермента с приспособлением эритроцитов к особенностям обменных процессов молодого организма. В этот же период в красных кровяных клетках цыплят обнаружены и изменения химического состава, выражающиеся в повышении концентраций АТФ и фитиновой кислоты и в значительном снижении содержания 2,3-дифосфоглицериновой кислоты (Oshima и др., 1964; Isaacks и др., 1976). Совпадение наших данных о динамике активности изучаемой экто-апиразы с результатами этих авторов можно рассматривать как единый комплекс адаптационных явлений у эритроцитов в ранний постнатальный период развития цыплят.

ЛИТЕРАТУРА

- Авраамова Т. В., 1960. Активность аденозинтрифосфатазы и глицерофосфатазы эритроцитов крови здоровых и больных раком. В сб.: Вопросы биофизики, биохимии и патологии эритроцитов. Красноярск : 401—405.
- Венкстерн Т. В., Энгельгардт В. А., 1955. Поверхностно-локализованная аденозинполифосфатаза ядерных эритроцитов. Докл. АН СССР 102 (1) : 133—136.
- Венкстерн Т. В., Энгельгардт В. А., 1957. Распространение экто-аденозинполифосфатазы и характеристика некоторых ее свойств. Биохимия 22 (5) : 911—916.
- Вишняков С. И., 1974. АТФазная активность, соотношение Na/K и аминокислотный состав теней эритроцитов в крови коров и телят. С.-х. биология 9 (4) : 590—594.
- Дворкин Г. А., 1960. Влияние ультразвуковых волн на физико-химические и ферментативные свойства поверхностных слоев эритроцитов. В сб.: Вопросы биофизики, биохимии и патологии эритроцитов. Красноярск : 35—46.
- Иванникова Л. Г., Орлова Л. В., Тринчер К. С., 1968. Изменения эритроцитов разных видов животных в онтогенезе. Биофизика 13 (4) : 651—655.
- Луганова И. С., Сейц И. Ф., Теодорович В. И., 1957. Поверхностно-локализованная аденилпирофосфатаза в лейкоцитах. Докл. АН СССР 113 (1) : 149—151.
- Серебrenникова И. А., 1962. Поверхностно-локализованная аденозинтрифосфатаза эритроцитов при лучевой болезни. В сб.: Действие на организм высокоэнергетического излучения. Томск : 84—88.
- Скулачев В. П., 1962. Соотношение окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи. М.
- Черняк Н. Б., 1967. Активность АТФазы кровяных пластинок человека. Вопр. мед. хим. 13 (5) : 530—535.
- Шабалов Н. П., Осипов А. И., 1967. Аденозинтрифосфатазная активность эритроцитов у здоровых детей различного возраста. Педиатрия 46 (3) : 64—65.
- Acs, C., Ostrowsky, W., Straub, F. B., 1954. Über die Adenylpyrophosphataseaktivität an der Oberfläche der Aszites-Krebszellen. Acta physiol. Acad. Sci. Hung. 6 (2—3) : 261—263.
- Chambers, D. A., Salzman, E. W., Neri, L. L., 1967. Characterization of "ecto-ATPase" of human blood platelets. Arch. Biochem. Biophys. 119 (1—3) : 173—178.
- Clarkson, E. M., Maizels, M., 1952. Distribution of phosphatase in human erythrocytes. J. Physiol. 116 (112—128).
- Gupta, J. D., Peterson, V. J., Harley, J. D., 1974. Erythrocytic ouabain-sensitive and ouabain-insensitive adenosine triphosphatase in various mammals. Comp. Biochem. and Physiol. A47 (3) : 1123—1126.
- Herbert, E., 1956. A study of the liberation of orthophosphate from adenosine triphosphate by the stromata of human erythrocytes. J. Cell. Comp. Physiol. 47 (1) : 11—36.
- Hoffman, J. F., 1962. Cation transport and structure of the red-cell plasma membrane. Circulation 26 (5) : 1201—1213.
- Isaacks, R. E., Harkness, D. R., Froeman, G. A., Goldman, P. H., Adler, J. L., Sussman, S. A., Roth, S., 1976. Studies on avian erythrocyte metabolism. II. Relationship between the major phosphorylated metabolic intermediates and oxygen affinity of whole blood in chick embryos and chicks. Comp. Biochem. and Physiol. A53 (2) : 151—156.
- Reddy, P. R. K., van Krey, H. P., Gross, W. B., Siegel, P. B., 1975. Erythrocyte lifespan in dwarf and normal pullets from growth selected lines of chickens. Poultry Sci. 54 (4) : 1301—1303.

Helgi KUUS, Ilo SIBUL, Anna TAMM

TIBU ERÜTROTSÜÜTIDE EKTOAPÜRAASSE AKTIIVSUSE EALISED MUUTUSED

Resümee

Tibu erütrotsüütide ektoapüraasse aktiivsuse uurimiseks selgitati selle fermentreaktsiooni optimaalsed tingimused. Fermendi aktivaatoriteks osutusid Mg^{++} ja Ca^{++} , inhibiitoriteks EDTA ja NaF. Fermentreaktsiooniks sobiv pH asus vahemikus 7,5–8,0. Ouabain ning K- ja Na-ioonid olulist mõju ei avaldanud; substraatne inhibeerimine esines ATP kontsentratsioonil üle 2,5 mM.

Erineva vanusega tibude erütrotsüütide ektoapüraases aktiivsuses ilmnes suuri lahkuminekuid. Näiteks ületas kõnealuse fermendi aktiivsus koorumisjärgselt 3-kordselt ning esimese elunädala lõpul 5-kordselt pärast 54. katsepäeva täheldatud nivoo.

Kuigi erütrotsüütide ektoapüraasi funktsioon ei ole veel selge, võimaldavad esitatud andmed seostada selle fermendi aktiivsuse ealise dünaamika adaptatsiooninähtustega punastes verelibledes linnu arengu varasel postnataalsel perioodil.

*Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Eksperimentaalbioloogia Instituut*

Toimetusse saabunud
4. III 1977

Helgi KUUS, Ilo SIBUL, Anna TAMM

AGE DEPENDENT CHANGES IN ECTO-APYRASE ACTIVITY OF CHICK ERYTHROCYTES

Summary

In order to investigate ecto-apyrase activity of chick erythrocytes, it was necessary to clear up the optimal conditions for the fermentation reaction. The enzyme was found to be Mg^{++} - and Ca^{++} -dependent, it was blocked by EDTA and NaF, and had maximal activity in the pH range of 7.5–8.0. Ouabain and K, Na ions had no effect. The substrate inhibition became obvious at ATP concentrations over 2.5 mM.

Experimental data showed that there exists a large variation in the ecto-apyrase activity of erythrocytes of chickens of a different age. Thus, after hatching and at the end of the first week of age, the activity of the enzyme had exceeded the stabilized level after the 54-day observation period 3- and 5-fold, respectively.

Although the function of the erythrocyte ecto-apyrase remains to be established, on the basis of the presented information the age dependent changes in the enzyme activity may be observed in connection with adaptation phenomena of red cells in the early postnatal period of the fowl development.

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

Received
March 4, 1977

Tarmo TIMM

PEIPSIDRILUS PUSILLUS gen. n. sp. n. (**OLIGOCHAETA,**
TUBIFICIDAE)

Material. The present new species will be described on the ground of six mature specimens taken among the ordinary zoobenthos samples from the sublittoral of Lake Peipsi-Pihkva (Pskovsko-Chudskoye), at the border of the Estonian SSR and the Russian SFSR. The sampling stations were: No II₂ (2 specimens 04.06.1975), II₃ (1 specimen 05.06.1975), and II₄ (1 specimen 02.06.1971, and 2 specimens 02.06.1974). The animals were examined as whole mounts in glycerine, three of them also as series of sections (5 μm thick, stained in toto with Ehrlich's haematoxyline).

External characters. Length 6—8 mm, thickness of the genital region up to 0.20—0.35 mm, number of segments 33—48. Prostomium as long as wide or a little shorter, roundly conical. Body without any appendages, smooth. Intersegmental furrows weak. Ordinary setae developed as crotchets with two equal teeth only; nodulus always distal. Length of setae 24—48 μm, thickness 1.5 μm; usually the setae of II are the smallest. There are 2—6 setae per bundle in the anteclitellar segments; their number is maximal in VI, decreasing forwards and backwards. In II, VII and VIII only 2—3 setae per bundle were observed, and only 2 in IX; the postclitellar bundles contain 1—2 setae. In XI the ventral bundles are lacking, replaced by male pores on obtuse papillae. Behind them, in the intersegmental furrow XI/XII, hardly noticeable female pores are situated. In every ventral bundle of X in typical case a spermathecal seta of *Potamothrix* type, 41—53 μm long, is sitting in a stout muscular follicle. Sometimes in place of it a single crotchet with a length of 35 μm and with distal tooth twice longer than the proximal one was observed, or two ordinary crotchets. The oval spermathecal pores lie closely behind and above the spermathecal setae. Clitellum, weakly developed in the examined specimens, is lying on XI—XII.

Internal somatic characters. Body wall thin and transparent, usually measuring 5—6 μm, while 8—15 μm on the clitellum. Besides, the clitellar epithel measures up to 11 μm, while on the dorsal side it is thicker than on the ventral. The thickened dorsal wall of the pharynx in III is covered by numerous small multicellular glands externally. No chromophilous glands on the oesophagus in the subsequent segments. The chloragogen tissue on the oesophagus has its start in V or VI. In VIII the oesophagus gradually turns into a wider and clearer intestine. The dorsal blood vessel lies laterally or even ventrally in some places, especially in the genital segments. Every preclitellar segment contains a pair of transversal vessels, those of II—V form long loops. No "hearts". Nephridia are present in

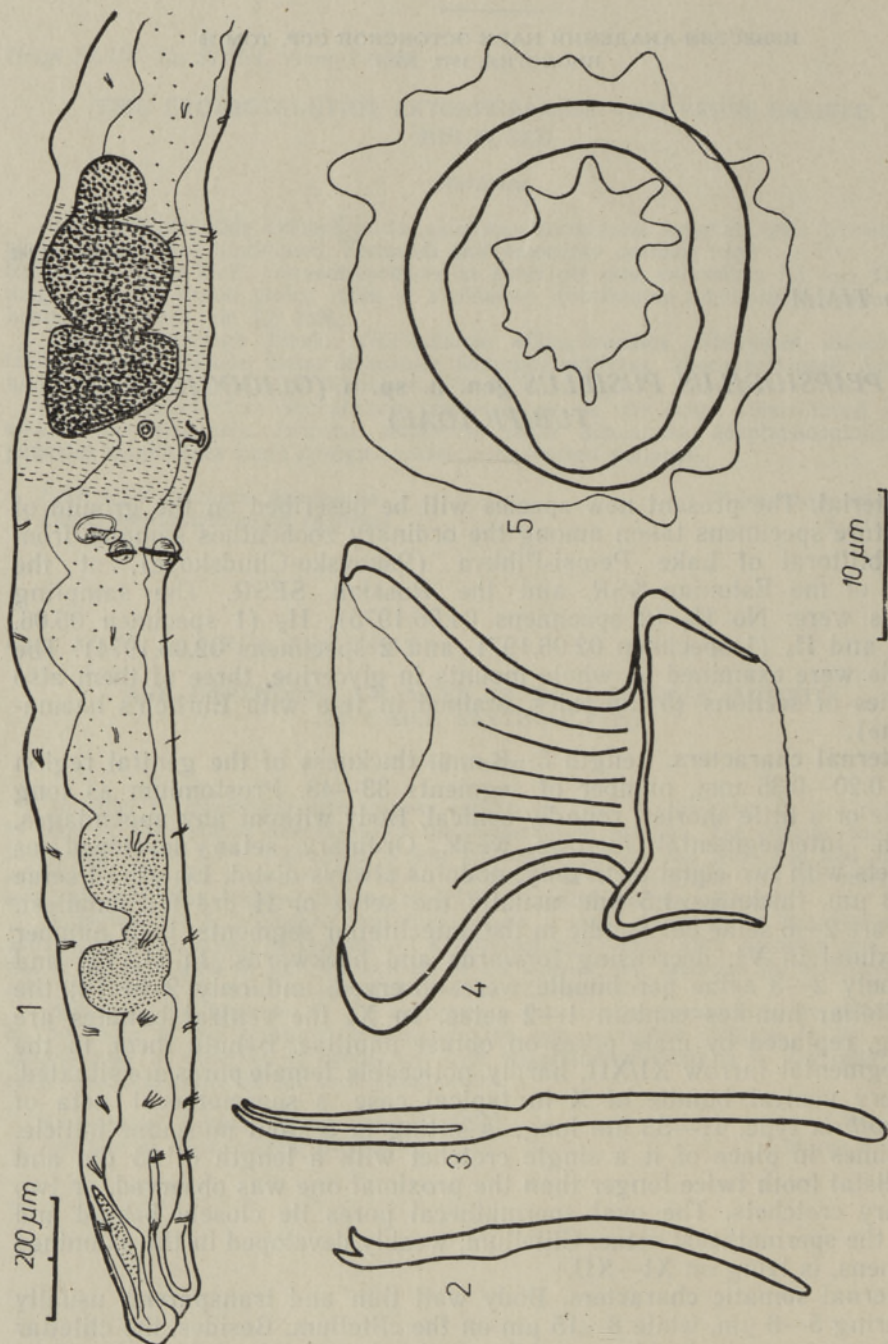


Fig. 1. *Peipsidrilus pusillus* gen. n. sp. n. Whole mount of the holotype: 1 — general view of the anterior part, 2 — ordinary seta, 3 — spermathecal seta, 4 — lateral view of a penial sheath, 5 — apical view of another penial sheath.

VII—IX and further beginning again in XIII. Their postseptale is rather large, consisting of loops of a 11—14 μm wide nephridial canal, collected in an irregular loose bunch, and of an elongated ampulla, up to 20 μm wide, with granular contents. The nephridial duct is only 4 μm wide and opens in the anterior half of the segment on the line of the ventral setae. No large coelomocytes. Some specimens bear single unknown

granular balls (parasites?), 55 μm wide, in the body cavity, mostly in middle segments.

Internal sexual organs are situated in segments typical of the family. Testes lie in X; mature spermatozoa were also observed in the coelomic cavity of this segment. Sperm sacs were not found. Large ovaries in XI, together with developing egg cells. A single ripe, yolk-rich egg fills the unpaired egg sac reaching backwards up to XIII or XIV.

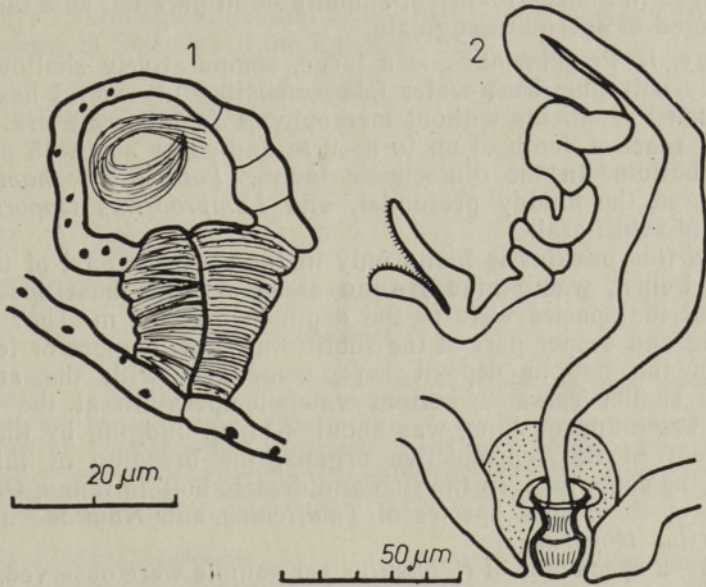


Fig. 2. *Peipsidrilus pusillus* gen. n. sp. n. Reconstructions of internal reproductive organs of paratypes: 1 — spermatheca (from transversal sections), 2 — male ducts (from sagittal sections).

Sperm funnels are attached to the ventral part of dissepiment X/XI. They are thin-walled, narrow, 35 μm long and 20 μm high. Sperm ducts 8—11 μm wide, much longer than atria, forming small loops in XI. They discharge into atria apically. Atria tiny, nestling close to the lateral body wall. They consist of the oval ampulla and of the ejaculatory duct. The ampulla is 17 μm wide and up to 36 μm long, its wall is made up of rather flat clear cells. The ejaculatory duct is longer than the ampulla (about 50 μm) and nearly as wide as the sperm duct (9—10 μm); it discharges into the proximal end of the penis. No prostate glands.

Penes are equipped with characteristic chitinous sheaths, distinctly visible in whole mounts. The penial sheath is mushroom-shaped, 30 μm long and about as wide in its funnel-like proximal end. The distal end ("the mushroom cap") is a little narrowing, while the middle part ("the mushroom stalk") is the slenderest one and bears longitudinal folds. Both edges of the penial sheath are thin and undulated. Penis together with the sheath is situated in a penial sac, surrounded by a stout muscular bulb. The latter partially extends over the body surface and forms a papilla embracing the male pore. This papilla is covered with thin epithel only, unlike the clitellum. In a whole mount, ring-shaped distal aperture of the penial sheath often can be observed in the male pore.

Small egg funnels of irregular shape are attached to the dissepiment XI/XII.

Spermathecae in X. Their globular or slightly misshapen ampulla measures 30—50 μm , the wall being 2—6 μm thick. Well-distinguished spermathecal duct is short (24—30 μm) and thick-walled, with very strait lumen (up to 3 μm). The thickness of the duct is 19—22 μm near the ampulla and somewhat less, 14—17 μm , in its distal part. The duct opens with a slit-form pore on a little papilla near the spermathecal seta. Spermatozoa in the spermathecal ampulla lie in parallel, as a large bunch, not arranged in spermatozeugmata.

Ecology. *L. Peipsi-Pihkva* is a large, comparatively shallow (15 m), moderately eutrophic fresh-water lake consisting of several basins. Wide areas of hard sediments without macrophytes (sublittoral) are characteristic; they reach a depth of up to 8—9 m and cover about 45 per cent of the lake bottom. In the oligochaete fauna, *Potamothrix hammoniensis* dominates in the muddy profundal, and *Lamprodrilus isoporus* in the littoral and sublittoral.

Peipsidrilus pusillus is found only in the southern part of the largest basin, *L. Peipsi*, where muddy sand areas are the most spacious. The habitats of the species were at the depth of 6.5—8.4 m. They belong to the middle and deeper part of the sublittoral zone. A more or less muddy sand was the bottom deposit here, sometimes with the addition of *Dreissena* shells. The near-bottom water temperature at the sampling-time, the beginning of June, was about +11 °C. Judging by the stage of development of the reproductive organs, the breeding of this species occurs at the same time. In the rich and diverse bottom fauna, *Oligochaeta* predominate — various species of *Tubificidae* and *Naididae* as well as *Lamprodrilus isoporus*.

Only 1—2 specimens of *P. pusillus* per sample were observed, and none in most samples gathered at the same stations in 1964—1975. The 6 known specimens of *P. pusillus* constitute a very inconsiderable part of the 25,000 oligochaete worms investigated in the whole lake during this period. Therefore the species must be regarded as a very rare one. Juvenile specimens of *P. pusillus* were not found; perhaps they did not remain on the sieve due to their small dimensions, but some might also be confused with the young of *Limnodrilus hoffmeisteri*, abundant in this zone.

Systematic position. The combination of characters occurring in this species (lacking of prostate cells, spermatozeugmata, and large coelomocytes) do not suit the diagnosis of any known genus or even subfamily of *Tubificidae*. Some external similarity to *Isochaetides* species can be noted, especially to *I. suspectus* Sokolskaja, also having both spermathecal setae and penial sheaths. The general form of male ducts is also fitting. However, the lack of prostate glands and, especially, spermatozeugmata, places the species outside the genus *Isochaetides* and the whole subfamily *Tubificinae*. Therefore, the present new species must be interpreted as a representative of a new genus of *Tubificidae*, not belonging to any subfamily described so far.

Diagnosis of *Peipsidrilus* gen. n. Ordinary setae bifid. Spermathecal setae present. No large coelomocytes. Postseptale of the nephridia not glandular. Genital ducts and spermathecae paired. Sperm duct longer than the atrium. Atrium consists of the ampulla and the ejaculatory duct, without any prostate glands. Penis in a penial sac; there is a chitinous penial sheath of characteristic shape. Spermatheca consists of a distinguished ampulla and duct; spermatozoa in the ampulla not arranged as spermatozeugmata. The only species: *P. pusillus* sp. n.

Etymology. The genus name *Peipsidrilus* is derived from the Estonian lake name "Peipsi" (the largest, northern basin of L. Peipsi-Pihkva). The epithet *pusillus* indicates to the small dimensions of the worm.

Types. Holotype: one specimen in a whole mount, 8 mm long, 48 segments, collected at the station No II₂, 04.06.1975. 4 paratypes: another, smaller specimen in the same whole mount; 2 series of transversal sections, the worms collected at II₄, 02.06.1974; one series of sagittal sections of genital segments of a worm, collected at II₃, 05.06.1975. Deposited at the Võrtsjärv Limnological Station of the Institute of Zoology and Botany of the Academy of Sciences of the Estonian SSR.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Zoology and Botany

Received
Oct. 25, 1976

Tarmo TIMM

PEIPSIDRILUS PUSILLUS gen. n. sp. n. (**OLIGOCHAETA, TUBIFICIDAE**)

Resümee

Kirjeldatakse Peipsi järve lõunaosa sublitoraalist leitud uut mudatuplaste liiki ja monotüüpilist perekonda. Sellele ussile on iseloomulikud väikesed mõõtmised, kahehambalised lokomotoorsed harjased, spermatekaalharjaste olemasolu, suurte tsöломotsüütide puudumine, nefriidide mittenäärmeline postseptale, pikad seemnejuhad, väikesed ampullist ja viimajuhast koosnevad ilma prostatata aatriumid, lühikesed iseloomuliku kujuga kitiinsed peniaaltorud ning eristunud ampulli ja viimajuhaga seemnehoidlad, milles seemneiidid ei moodusta spermatoseugmasid.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Zooloogia ja Botaanika Instituut

Toimetusse saabunud
25. X 1976

Тармо ТИММ

PEIPSIDRILUS PUSILLUS gen. n. sp. n. (**OLIGOCHAETA, TUBIFICIDAE**)

Резюме

Описываются новый вид и монотипический род тубифицид из sublitorали южной части Чудского озера. Кроме небольших размеров, этот червь характеризуется двузубчатыми щетинками, наличием spermateкальных щетинок, отсутствием крупных цöломöцитов, нежелезистым постсептале нефридиев, длинными семяпроводами, небольшими атриями с ампулой и протоком (но без простаты), короткими хитоновыми пениальными трубками своеобразной формы, семеприемниками из обособленных протока и ампулы, в которой сперматозоиды не образуют сперматозейгм.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
25/X 1976

Aure KIRSIPUU

ON THE ELECTROPHORETIC PROTEIN FRACTION, CONNECTED WITH THE MATURING OF ROE, IN THE BLOOD SERUM OF FISHES

As a result of the investigations of the electrophoregrams of blood serum (or plasma) proteins of fishes, several authors have drawn attention to differences between sexes. The first to mention it was A. Drilhon (1954). Later most of the authors have confirmed the existence of differences between sexes. Only in very few cases their absence has been mentioned (Nyman, 1965a, b, 1967; Mulcahy, 1970; Исаев et al., 1969; Недина, 1971a). In the course of seasonal studies it has been determined that the differences arise so to speak unilaterally in the blood of females in connection with the maturing of roe (Einszporn-Orecka, 1970; Головки, 1964; Кирсипуу, 1964a, b; Кирсипуу, Пиху, 1965; Шатуновский, 1967). Therefore we have good reason to assume that the above-mentioned difference in opinions has been caused by the fact that some authors happened to study the periods when gonads of females were in the state of rest (Исаев et al., 1969; Недина, 1971a) or the roe was at the initial stage of development, and differences between sexes had thus not been yet formed.

In studies, the aim of which has been the comparison of species or intraspecific groupings, researchers have often confined themselves to the stating of differences between sexes (Drilhon, 1954; Yamashita, 1968a, 1969; Остроумова, 1969) without any specification of the differences. A comparison of several authors' studies reveals that in the case of the electrophoresis with poor resolving power, the difference mainly appears in the increase of the importance of one globulin fraction (Yamashita, 1968b; Pesch, 1970; Moreau, 1972; Галасун, Шемчук, 1971). Some authors have found the amount of α -globulins to increase (Кузьмина, 1968; Шатуновский, 1967; Шатуновский et al., 1967; Квасова, 1968). When it was possible to divide the fraction into subfractions, an increase was observed in α_2 -globulins (Lecal, 1958; Einszporn-Orecka, 1970; Kirsipuu, 1971b; Кирсипуу, 1964a, b; Кирсипуу, Пиху, 1965; Литвинова, 1968; Барсук, Зименко, 1971). Other investigators have found that in connection with the maturing of roe the fraction of β -globulins of females increases (Yamashita, 1968b; Головки, 1964; Остроумова, 1967; Литвинова, 1968; Недина, 1971b; Ирискин, 1972; Муромцева, 1974).

Different standpoints of investigators can be explained by two kinds of reasons.

On the one hand, it is quite obvious that the division of protein fractions of the blood serum of fishes into α - and β -globulins is rather arbitrary. As great differences occur in the mobility of these fractions in different fishes and as the mobility of them in several fishes is noticeably different from that of the protein fractions of man's blood serum

(Mulcahy, 1970; Кирсипуу, 1964a, 1974), it is impossible to identify separate fractions and subfractions by means of comparison of phoregrams. It is rather difficult to place subfractions into groups of globulins and even to limit the fraction (or fractions) of albumins. An application of chemical tests has not been of any great use either (Snieszko et al., 1966). Therefore different authors have obviously sometimes marked the same fraction differently (cf. Кирсипуу, 1964a; Литвинова, 1968; Недина, 1971a, b).

On the other hand, it is clear that in the case of fishes belonging to different families and orders, the globulin connected with the maturing of roe has a different electrophoretic mobility and a different relative location on the proteinogram. For example, this protein of the pike-perch moves approximately as quickly as man's α_2 -globulin. However, at least four fractions are quicker than this one (Кирсипуу, 1964a). As for the pike, its fraction with the same function lies in the position of β -globulins although it occupies only the third place as to the speed of motion (Fig. 1).

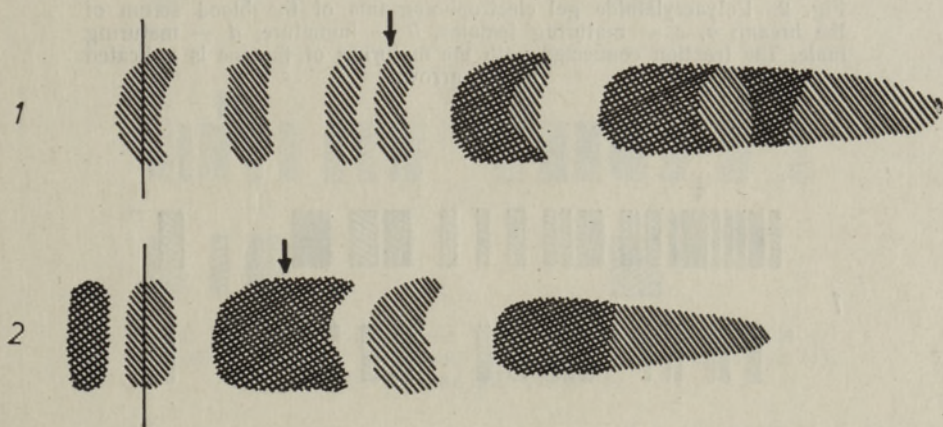


Fig. 1. Localization of the maturing-connected fraction (indicated by the arrow) at the paper-electrophoretic blood serum proteinogram of the pike-perch (1) and pike (2).

As our studies have mostly treated fishes belonging to the family of cyprinids, in whose case the fraction under observation lies in the α_2 -position on the paper electrophoregram, we have also considered the analogical fraction of other fishes in our investigations as α_2 -globulin (Кирсипуу, 1964a, b, 1966; Кирсипуу, Пиху, 1965).

Electrophoresis in gels with a better resolving power (starch, polyacrylamide) still makes some specifications possible. Investigations of several authors enable us to conclude that gel electrophoregrams are, in principle, similar to those of man, and several fractions can easily be identified (prealbumins, albumins, transferrins, α_2S -globulin, etc. — Drilhon, 1960; Creyssel et al., 1964; Salibian, 1965; Лукьяненко et al., 1967; Груздев et al., 1972). On such proteinograms some authors have found that females with maturing roe have an additional fraction (in some cases several fractions) in the region of α_2 -macroglobulin (α_2S) (Thurston, 1967; Komatsu et al., 1970; Uva, 1971) while others stress big changes in connection with the maturing of gonads (Thurston, 1967; Седов, Лукьяненко, 1969). Our study, carried out on the basis of a comparatively scanty material on the bream, did not reveal any distinct differences between females and

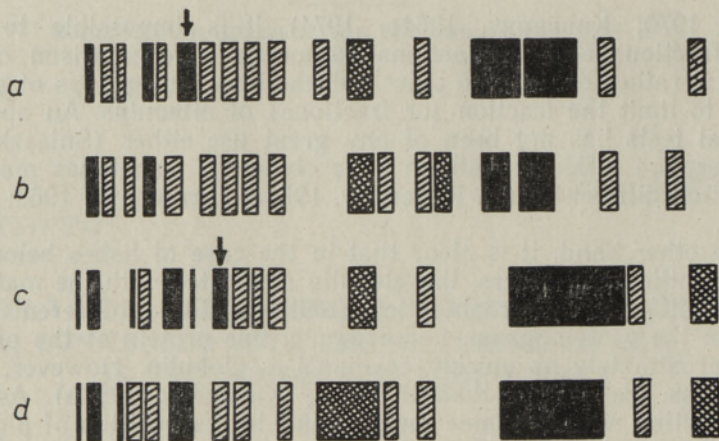


Fig. 2. Polyacrylamide gel electrophoregrams of the blood serum of the bream: *a*, *c* — maturing females, *b* — immature, *d* — maturing male. The fraction connected with the maturing of the roe is indicated by the arrow.

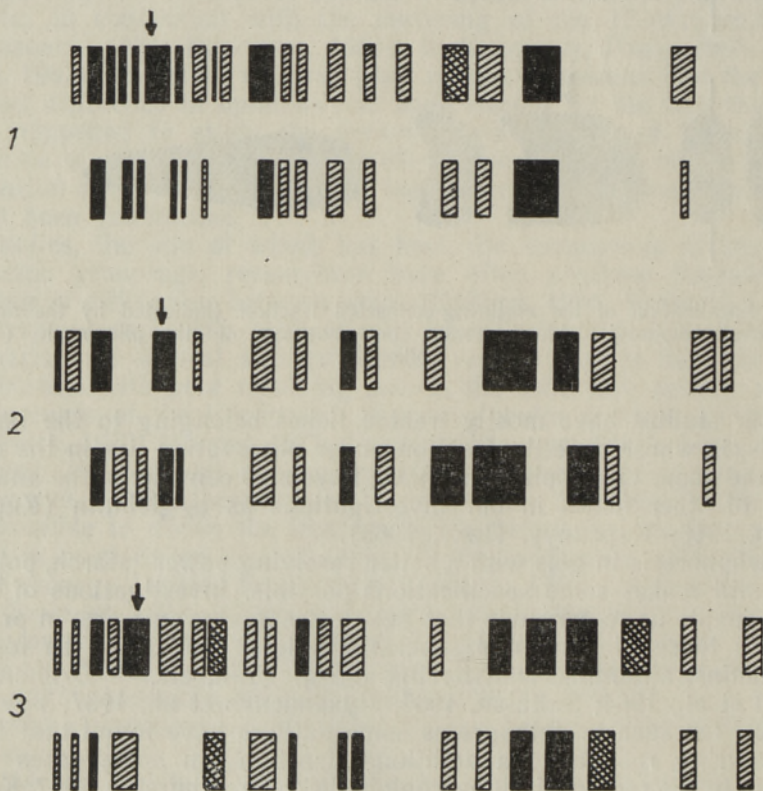


Fig. 3. Polyacrylamide gel proteinograms of the pike (*1* — female and male), burbot (*2* — female and male) and pike-perch (*3* — female and immature).

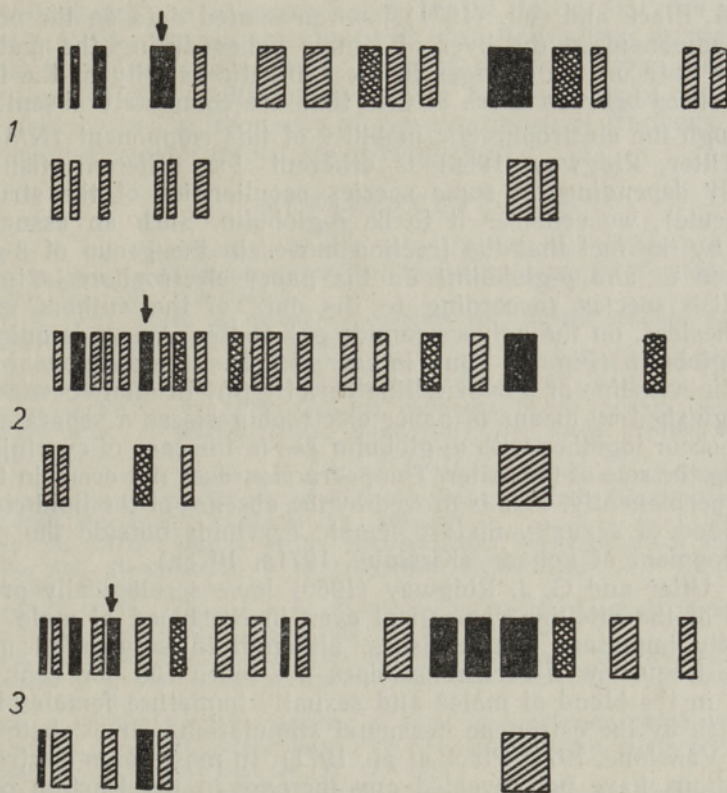


Fig. 4. Protein and lipoprotein fractions at the polyacrylamide gel electrophoresis of the blood serum of the female burbot (1), pike (2) and pike-perch (3).

males in the polyacrylamide gel proteinograms of the fish (Яаска, Кирсипуу, 1971). Later additional studies of bulkier material still proved that during the transition of gonads from stage II (VI) of sexual maturity to stage III the amount of protein in the fraction located towards the anode from α_2 -S-globulin increases in females. Therefore this fraction becomes especially strong (Fig. 2). The appearance of a similar strong fraction was also observed in the females of some other fish species (pike-perch, pike, burbot) although its relative position on the proteinogram was somewhat different from that of the bream (Fig. 3). The colouring of phoregrams by Sudan Black B revealed that the fraction is sudanophile (Fig. 4). On paper electrophoresis the fraction of females connected with the maturing of roe was also found to contain lipoproteids (Кирсипуу, 1971a; Кирсипуу, 1975a; Ван Цзу-сюн, Ван Цзинь-бао, 1964; Куликова, 1967). This allows us to conclude that it is functionally one and the same protein. J. R. Markert and W. E. Vanstone (1971) have separated it both from the blood and roe of the coho salmon and found it to be analogical to the lipovitelline of birds. An identical lipoprotein in the blood and roe of female fishes has also been found by some other investigators (Utter, Ridgway, 1966; Plack et al., 1971). The above-said justifies an assumption that during the maturing of roe a special lipoprotein appears in the blood of all female fishes, by means of which the ovovitelline synthesized in the liver is transported to the roe (Utter, Ridgway, 1966). According to the information at our disposal,

only P. A. Plack and coll. (1971) have presented data on the occurrence of this component in the liver of female fishes during the maturing of roe, while data on the changes in the synthetic activity of the liver and the differences between sexes at that time are completely absent.

Although the electrophoretic mobility of this component (NM-component — Utter, Ridgway, 1966) is different for different fish species (obviously depending on some species peculiarities of the structure of the molecule), we consider it to be β -globulin. Such an assumption is justified by the fact that the fraction moves in the group of β -globulins or between α - and β -globulins on the paper electrophoresis in case of several fish species (according to the data of the authors mentioned above); besides, on the polyacrylamide gel phoregrams it is quicker than α_2 -macroglobulin (Fig. 2). Thus, in case of fishes, the component could be called β -lipovitelline or β -ovovitelline (briefly β_0). In many cases it cannot be distinguished by means of paper electrophoresis as a separate fraction and may occur together with α_2 -globulin (as in the case of cyprinids), thus increasing the role of the latter. The β_0 -fraction does not occur in the blood of fishes permanently. This is proved by the absence of the lipid component in the blood of sexually mature female cyprinids outside the period of the development of gonads (Kirsipuu, 1971a, 1975a).

F. M. Utter and G. J. Ridgway (1966) have serologically proved the existence of the vitelline component even in the blood of male and also in sexually immature female fishes, although in very small quantities while the frequency of occurrence does not reach 100 per cent. Its appearance in the blood of males and sexually immature females has been called forth by the estrogene hormonal stimulation (Ho, Vanstone, 1961; Markert, Vanstone, 1971; Plack et al., 1971). In most cases electrophoretic investigations have not revealed any increase in the fraction connected with the maturing of roe in the blood of males in connection with the maturing of the gonad. Some authors have still found that the corresponding protein fraction changes even in the blood of male fishes in connection with the sexual cycle (Einszporn-Orecka, 1970; Литвинова, 1968).

Our earlier studies on the bream revealed only an inessential rise of the percentage of α_2 -globulins in males and sexually immature fishes during the prespawning period (Kirsipuu, 1971b). We considered it an accidental phenomenon. However, subsequent analysis of over 100 male breams during the spawning period revealed a high number of specimens in the blood of which the percentual content of α_2 -globulins had considerably increased. Therefore it is highly possible that during a short period of time a protein identical or similar to ovovitelline, essential for the final maturing of milt, is formed in the blood of male fish. However, according to our data, this fraction of males never contains a lipid component. Neither can we, on the basis of proteinograms obtained in polyacrylamide gel, assert categorically that the protein component of the β_0 -fraction is fully absent in the blood of males and immature fish as several fractions of very similar mobility can be distinguished in this area. Their comparison on the proteinograms of different fish is rather difficult. And, besides, we have to take into account a possibility that the electrophoretic mobility of the (whole) fraction may change due to the addition of the lipid component. A. Salibian (1965) has also referred to the possibility.

In addition, the analysis of the electrophoregrams of the polyacrylamide gel showed that differences between sexes probably exist in some other weaker globulin fractions as well (Fig. 3). It was especially noticeable in the case of the pike-perch. It is no surprise as besides lipovitelline (ovovitelline) J. R. Markert and W. E. Vanstone (1971) have found one

more identical protein (β' -component) in the blood and roe of fishes, and it is generally known that specific globulin-binding estrogenic hormones can be found in the blood serum of fishes (Martin, Ozon, 1971). However, as the above differences do not seem to be of an absolute character but lie in the frequency of the occurrence of fractions, statistically reliable material is needed for proving them.

REFERENCES

- Greysse, R., Silberzahn, P., Ricard, G., Manuel, Y., 1964. Étude du sérum de carpe (*Cyprinus carpio*) par électrophorèse en gel d'amidon. Bull. Soc. Chim. Biol. 46 : 149—159.
- Drilhon, A., 1954. Étude biologique de quelques constituants sériques des poissons. Ann. Inst. Oceanogr. 35 : 142—158.
- Drilhon, A., 1960. L'apport de l'électrophorèse en gel d'amidon à l'étude des protéines sériques des poissons. Bull. Inst. Oceanogr. 57 (1168) : 1—30.
- Einszporn-Orecka, T., 1970. Seasonal variations in the protein composition of blood serum of tenches (*Tinca tinca* (L.)). Pol. Arch. Hydrobiol. 17 (4) : 445—461.
- Ho F. Chung-Wai, Vanstone, W. E., 1961. Effect of estradiol monobenzoate on some serum constituents of maturing sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). J. Fish. Res. Board Canada 18 (5) : 859—864.
- Kirsipuu, A., 1971a. Results of an electrophoretic investigation of blood serum lipo- and glycoproteids in some cyprinid fishes. Eesti NSV TA Toim., Biol. 20 (1) : 19—22.
- Kirsipuu, A., 1971b. Seasonal cycle of changes in the blood serum protein fractions in bream. Eesti NSV TA Toim. Biol. 20 (2) : 133—140.
- Kirsipuu, A., 1975a. Blood serum lipo- and glycoproteids in the pike (*Esox lucius*): results of a paper-electrophoretic investigation. Eesti NSV TA Toim., Biol. 24 (1) : 68—71.
- Kirsipuu, A., 1975b. Further separation of paper electrophoretic blood serum protein fractions of carp (*Cyprinus carpio*) by disc electrophoresis in polyacrylamide gel. Eesti NSV TA Toim. Biol. 24 (3) : 237—240.
- Komatsu, S. K., Miller, H. T., Devries, A. L., Osuga, D. T., Feeney, R. E., 1970. Blood plasma proteins of cold-adapted Antarctic fishes. Comp. Biochem. and Physiol. 32 (3) : 519—527.
- Lecal, J., 1958. Influence du facteur salinité sur les protéides sériques chez *Bleninius pavo*. Compt. rend. Soc. Biol. 152 (11) : 1492.
- Markert, J. R., Vanstone, W. E., 1971. Egg proteins of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*): chromatographic separation and molecular weights of the major proteins in the high density fraction and their presence in salmon plasma. J. Fish. Res. Board Canada 28 (12) : 1853—1856.
- Martin, B., Ozon, R., 1971. Mise en évidence dans le sérum d'un elasmobranch, *Scyliorhinus canicula*, d'une fraction protéique liant les stéroïdes sexuels, la progestérone et la corticostérone. Compt. rend. Acad. Sci. D273 (3) : 390—393.
- Moreau, G., 1972. Dimorphisme sexual saisonnier du gardon *Rutilus rutilus* (L.) (téléostéen cyprinidé). Compt. rend. Acad. sci. D274 (4) : 552—555.
- Mulcahy, M. F., 1970. Blood values in the pike *Esox lucius* L. J. Fish. Biol. 2 (3) : 203—209.
- Nyman, L., 1965a. Species specific proteins in freshwater fishes and their suitability for a "protein taxonomy". Hereditas 53 (10) : 117—126.
- Nyman, L., 1965b. Inter- and intraspecific variations of proteins in fishes. Ann. Ac. Reg. Sci. Uppsaliensis 9 : 1—18.
- Nyman, L., 1967. Protein variations in Salmonidae. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 47 : 5—38.
- Pesch, G., 1970. Plasma protein variation in a winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) population. J. Fish. Res. Board Canada 27 (5) : 951—954.
- Plack, P. A., Pritchard, D. J., Fraser, N. W., 1971. Egg proteins in cod serum. Natural occurrence and induction by injections of oestradiol-3-benzoate. Biochem. J. 121 (5) : 847—856.
- Salibian, A., 1965. Electrophoresis en gel de poli(acrilamida) de las seroproteinas de algunos peces teleosteos. Rev. Soc. argent. biol. 41 (1—4) : 121—127.
- Snieszko, S. F., Miller, J. A., Atherton, C. R., 1966. Selected hematological and biochemical tests performed with blood and serum of adult rainbow trout (*Salmo gairdneri*) with a high incidence of hepatoma. Ann. N. Y. Acad. Sci. 136 (8) : 191—210.
- Thurston, R. V., 1967. Electrophoretic patterns of blood serum proteins from rainbow trout (*Salmo gairdneri*). J. Fish. Res. Board Canada 24 (10) : 2169—2188.

- Utter, F. M., Ridgway, G. J., 1966. A serologically detected serum factor associated with maturity in English sole. *Parophrus vetulus*, and Pacific halibut, *Hippoglossus stenolepis*. Fish. Bull. Fish and Wildlife Serv. U. S. Dept. Inter. 66 (1) : 47—58.
- Uva, B., 1971. Separazione di proteine seriche in selaci mediante disco-electrophoresi. Boll. Mus. Ist. biol. Univ. Genova 39 (273) : 71—82.
- Yamashita, H., 1968a. Electrophoretic patterns serum proteins in the blood of four species of puff-fish, genus *Fugu*, and their F₁ hybrids. Marine Biology 1 (4) : 277—281.
- Yamashita, H., 1968b. Haematological study of a species of rockfish, *Sebastes marmoratus* — III. Change of serum protein fractions during storage. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 34 (12) : 1059—1065.
- Yamashita, H., 1969. Haematological study of a species of rockfish, *Sebastes marmoratus* — V. Seasonal changes of blood elements, electrophoretic pattern of serum proteins and their percentage fractions. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 35 (4) : 379—385.
- Барсу́к Л. Н., Зименко Н. П., 1971. Электрофоретическая характеристика белков сыворотки крови и их связь с жирными кислотами крови у дальневосточных лососей. Уч. зап. Дальневосточн. ун-та 15 (3) : 97—101.
- Ван Цзу-сюн, Ван Цзинь-бао, 1964. Изменение белковых фракций плазмы крови у толстолобика в связи с образованием желтка ооцитов (кит., рез. русск.). Acta hydrobiol. Sinica 5 (1) : 122—125.
- Галасун П. Т., Шемчук В. Р., 1971. Зависимость состава белков сыворотки крови радужной форели от экологических и других факторов. Рыбн. х-во. Респ. межвед. темат. научн. сб., вып. 13 : 74—79.
- Головко Н. И., 1964. Электрофоретическое исследование белков сыворотки крови «крупной» и «мелкой» ставриды Черного моря. Тр. АзЧерНИРО, вып. 22 : 73—94.
- Груздев А. И., Сидоров В. С., Смирнов Ю. А., 1972. Применение метода диск-электрофореза в полиакриламидном геле для изучения сывороточных белков лососевых рыб. В сб.: Лососевые Карелии, вып. 1. Петрозаводск : 127—137.
- Ирискин Н. Т., 1972. Электрофоретический анализ белков сыворотки крови пеляди, чира и муксуна, акклиматизируемых в Ленинградской области. Рыбохоз. изуч. внутр. водоемов (10) : 8—12.
- Исаев Ф. А., Макарова Н. П., Сорвачев К. Ф., Шатуновский М. И., 1969. Состав липидов печени, гонад и сывороточных белков беломорской трески и наваги. Вестн. Моск. ун-та. Биол., почвовед. (1) : 7—14.
- Квасова И. П., 1968. О белковой системе сыворотки крови налима. В сб.: Эколого-физиологические особенности рыб. М. : 110—115.
- Кирсипуу А., 1964a. О белковых фракциях сыворотки крови и их половых различиях у некоторых промысловых рыб Эстонской ССР. Изв. АН ЭССР, сер. биол. 13 (1) : 45—54.
- Кирсипуу А., 1964b. О сезонных изменениях соотношений белковых фракций сыворотки крови рыб. Изв. АН ЭССР, сер. биол. 13 (4) : 278—283.
- Кирсипуу А., 1966. Сравнение белкового состава сыворотки крови судака Пярнуского залива и озера Выртсъярв. Изв. АН ЭССР, сер. биол. 15 (1) : 77—82.
- Кирсипуу А., 1974. Результаты разделения белков плазмы крови радужной форели с помощью электрофореза на бумаге. В сб.: Биология пресноводных организмов Эстонии (Гидробиологические исследования VI). Тарту : 215—223.
- Кирсипуу А. И., Пиху Э. Р., 1965. О связи между половым циклом и белковой системой сыворотки крови некоторых пресноводных рыб. В сб.: Теоретические основы рыбоводства. М. : 49—52.
- Кузьмина С. А., 1968. Характеристика плазмы крови судака Курского залива Балтийского моря. В сб.: Эколого-физиологические особенности крови рыб. М. : 116—120.
- Куликова Н. И., 1967. О сывороточных липопротеидах рыб. В сб.: Обмен веществ и биохимия рыб. М. : 292—296.
- Литвинова Н. Н., 1968. О сезонных соотношениях белковых фракций в сыворотке крови донского судака. Научн. докл. высш. школы. Биол. н. (10) : 35—38.
- Лукьяненко В. И., Ермолин Г. А., Седов С. И., Попов А. В., 1967. Белковый спектр сыворотки крови осетровых по данным диск-электрофореза в полиакриламидном геле. Докл. АН СССР 174 (1) : 227—229.
- Муромцева А. В., 1974. Белковый состав сыворотки крови аральского леща *Abramis brama orientalis* Berg. Вопр. ихт. 14 (4) : 703—705.
- Недина Н. С., 1971a. Электрофоретический спектр белков сыворотки крови тарани (*Rutilus rutilus heckeli* Nordm.) Азовского моря. Тр. Упр. кадров и учебн. зав. М-ва рыб. х-ва СССР, вып. 30 : 28—34.
- Недина Н. С., 1971b. Белковый состав сыворотки крови тарани (*Rutilus rutilus heckeli* Nordm.) Азовского моря в зависимости от пола, возраста, времени года

и места обитания. Тр. Упр. кадров и учебн. зав. М-ва рыб. х-ва СССР, вып. 30 : 35—41.

- Остроумова И. Н., 1967. Белковый состав сыворотки крови лососевых рыб. В сб.: Обмен веществ и биохимия рыб. М. : 283—290.
- Остроумова И. Н., 1969. Электрофоретическое исследование белков сыворотки крови радужной форели. Изв. ГосНИОРХ 68 : 79—89.
- Седов С. И., Лукьяненко В. И., 1969. О половом диморфизме белкового состава сыворотки крови русского осетра *Acipenser güldenstädti*. Ж. эволюц. биохимии и физиол. 5 (1) : 24—29.
- Шатуновский М. И., 1967. Изменение биохимического состава печени и крови беломорской речной камбалы во время созревания ее половых продуктов в летне-осенний период. Вестн. Моск. ун-та. Биол., почвовед. (2) : 22—30.
- Шатуновский М. И., Сорвачев К. Ф., Исаев Ф. А., 1967. Некоторые результаты электрофоретического исследования белков и липопротеидов сыворотки крови наваги и трески Белого моря. Вестн. Моск. ун-та. Биол., почвовед. (3) : 3—11.
- Яска В., Кирсипу А., 1971. К вопросу о генетической и физиологической изменчивости белков сыворотки крови леща *Abramis brama* (L.). Изв. АН ЭССР. Биол. 20 (3) : 206—214.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Zoology and Botany

Received
May 24, 1976

Aare KIRSIPUU

MARJA VALMIMISEGA KAASNEVAST ELEKTROFOREETILISEST VALGUFRAKTSIOONIST KALADE VERESEERUMIS

Resümee

Kalade vereseerumist mitmesuguste elektroforeesimeetodite abil saadud proteinoogrammide võrdlemisel ilmneb, et suguküpsete emaste verre ilmub marja valmimise ajal eriline lipiidset komponenti sisaldav fraktsioon. See on ilmselt lipovitelliin (ovovitelliin), mida on leitud ka marjaterade rebus. Tema elektroforeetiline liikuvus on eri kalaliikidel erinev. Mõnel liigil paikneb ta α_2 -globuliinide, teistel β -globuliinide piirkonnas. Ta on tuntav funktsionaalse muutlikkuse tõttu ning tema tähiseks võiks kõigi kalaliikide puhul olla β_0 (β -ovovitelliin). Võimalik, et selle fraktsiooni valgulist komponenti leidub ka isaste ja peatselt suguküpseks saavate emaste kalade veres.

Peale selle fraktsiooni näib veel mõningaid nõrku fraktsioone olevat valmiva marjaga emaste kalade vereseerumis sagedamini kui isaste ja mittesuguküpsete kalade vereseerumis.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Zoologia ja Botaanika Instituut

Toimetuse saabunud
24. V 1976

Aare KIRSIPUU

О СВЯЗАННОЙ С СОЗРЕВАНИЕМ ИКРЫ ЭЛЕКТРОФОРЕТИЧЕСКОЙ БЕЛКОВОЙ ФРАКЦИИ В СЫВОРОТКЕ КРОВИ РЫБ

Резюме

При сравнении протеинограмм сыворотки крови рыб, полученных различными авторами с использованием разных методов электрофореза, обнаружено, что в крови у половозрелых самок во время созревания икры появляется специфическая фракция, содержащая липидный компонент. Это, явно, липовителлин (ововителлин), найденный и в желтке икринок. Электрофоретическая подвижность этой фракции у разных видов рыб различна. У некоторых видов она локализуется в зоне α_2 -глобулинов, а у некоторых — в зоне β -глобулинов. Эту фракцию можно узнать по функциональной изменчивости, и у всех видов рыб ее следовало бы обозначить как β -ововителлин (β_0). Возможно, белковый компонент этой фракции содержится и в крови самцов и недавно созревших самок.

Кроме этой фракции, некоторые слабые фракции содержатся в сыворотке крови самок с созревшей икрой, видимо, чаще, чем в сыворотке крови самцов и неполовозрелых особей.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
24/V 1976

Велло ЯАСКА, Вильве ЯАСКА

ИЗОФЕРМЕНТЫ ЭСТЕРАЗЫ У ДИКОРАСТУЩЕГО И КУЛЬТУРНОГО ЯЧМЕНЯ

Культурный ячмень *Hordeum vulgare* L. s. l. и его дикорастущий сородич *H. spontaneum* C. Koch представляют собой два филогенетически близкородственных вида. Наиболее убедительно это доказано в гибридизационных и цитологических исследованиях, показывающих (Бахтеев, 1956; Zohary, 1960 и др.), что гибриды между ними имеют высокую фертильность и нормальную конъюгацию хромосом в мейозе.

Большинство исследователей в настоящее время придерживается теории монофилетического происхождения культурного ячменя от *H. spontaneum*. Высказывались, однако, принципиально различные взгляды относительно путей, места и времени происхождения отдельных морфологических форм ячменя, в особенности дву- и шестирядных (см. Бахтеев, 1964; Невский, 1941; Трофимовская, 1972; Harlan, 1968 и др.). Некоторые аспекты происхождения и эволюционного развития культурного ячменя и его дикорастущего сородича остаются невыясненными и поныне. Особый интерес в настоящее время представляет изучение генетических ресурсов, закономерностей и потенциала генетической изменчивости возделываемого и дикорастущего ячменя в целях их более рационального использования в селекционной работе.

В последние годы нами проведена серия работ (Яска, 1974, 1975; Jaaska, 1969 и др.), в которых для решения проблем филогенеза родственных ячменю зерновых (пшеницы и ржи) успешно применялись молекулярно-генетические маркеры — изоферменты. Литературные данные показывают, что для изучения проблем микроэволюции и видообразования у ячменя особенно подходят изоферменты эстеразы, относительно которых выявлен внутривидовой полиморфизм как у культурного (Allard и др., 1971; Fedak, Rajhathy, 1972; Kahler, Allard, 1970; Mitra и др., 1970), так и у дикорастущего (Fedak, Rajhathy, 1971) ячменя. Электрофоретический анализ изоферментов эстеразы предлагается использовать как вспомогательный метод для идентификации сортов ячменя (Almgård, Landegren, 1974; Bassiri, 1976; Fedak, 1974; Przybylska и др., 1973).

В настоящей работе ставилась задача сравнительного электрофоретического изучения закономерностей внутривидовой генетической изменчивости эстераз проростков культурного ячменя *H. vulgare* L. s. l. и его дикого сородича *H. spontaneum* C. Koch различного географического происхождения.

Материал и методика

Растительный материал. 1. *Hordeum spontaneum* С. Koch — дикорастущий сорный ячмень. Исследовали 40 репродукционных образцов, предоставленных Ф. Х. Бахтеевым (г. Сиигири, Московская обл.), которые представляли различные районы Турции (20 образцов), Сирии (5), Ирака (13) и Туркмении (2). Кроме того, изучались образцы дикорастущего ячменя, собранные автором из природных популяций в Таджикской и Азербайджанской ССР и Нагорно-Карабахской АО. Один образец, собранный в окрестностях г. Ашхабада, получен от П. Чопанова (Ботанический институт АН Туркменской ССР).

По особенностям морфологического строения колоска 3 образца относятся к разновидности *var. lagunculiforme* Bacht., 1 — к *var. proskowetzii* Nábèlek, а все остальные — к основной разновидности *var. spontaneum*.

2. *Hordeum vulgare* L. s. l., incl. *H. distichon* L., *H. hexastichon* L. — культурный ячмень, включая дву- и шестирядные формы самого различного географического происхождения. Исследовали 49 образцов, большинство из которых получены из коллекции Всесоюзного института растениеводства имени Н. И. Вавилова (г. Ленинград). Изученные образцы представляют собой эндемичные формы и стародавние сорта ячменя из трех основных генцентров — Эфиопии, Передней Азии (включая Закавказье и Турцию) и Восточной Азии (Китай и Япония), а также селекционные сорта из скандинавских и западноевропейских стран и из различных районов Советского Союза. Они включают двурядные (31 образец), шестирядные (18 образцов), пленчатые (41) и голозерные (8) формы, относящиеся к 23 ботаническим разновидностям.

Биохимические методы. Семена проращивались в темноте при 26 °С на фильтровальной бумаге, смоченной 8 мМ раствором нитрата кальция с 1 мМ трилоном Б. Первичный лист и coleoptиль 5—6-дневных проростков или отдельные ткани проростков разного возраста гомогенизировали в небольших тиглях с 0,2 мл свежеприготовленной холодной буферной смеси, состоящей из 0,05 М *трис*-гидроксил-аминометана (*трис*), 0,01 М этилендиамин-тетрауксусной кислоты и 0,005 М цистеина гидрохлорида. Клеточные волокна отжимали от экстракта и удаляли, а к экстрактам примешивали по 40—60 мг 4:1 смеси сахарозы и сакфадекса G-200.

Полученные таким образом ферментные экстракты сразу исследовались с помощью электрофореза или изоэлектрического фокусирования (ИЭФ) в пластинках полиакриламидного (ПАА) геля размерами 60×45×3 мм, приготовленных фотополимеризацией соответствующих свежеприготовленных полимеризационных растворов в кюветах из органического стекла. Полимеризационная смесь геля для электрофореза содержала 10% акриламида, 0,15% N,N'-метиленбисакриламида (*бис*), 0,25 М *трис*, 0,2% триэтилоламина, 0,5 мг% рибофлавина и 0,075 М HCl. Полимеризационный раствор геля для ИЭФ содержал 7,5% акриламида, 0,2% *бис*, 1 мМ трилона Б, 1 мг% рибофлавина и 2% амфолина pH 5—7 (ЛКБ-Продуктер, Швеция). Фотополимеризацию проводили в течение 1—1,5 ч между двумя лампами дневного света.

Катодный буфер электрофореза содержал 0,08 М глицин и 0,01 М *трис*, а анодным электролитом служил 0,1 М *трис*-ацетатный буфер с исходным pH 8,9. Католитом при ИЭФ служил 0,02 М этилендиамин, а анолитом — 0,02 М H₂SO₄.

Ферментные экстракты в обоих случаях насливали под катодный электролит.

Аппаратура, используемая при электрофорезе и ИЭФ, была одинаковой. Электрофорез проводился сначала 15 мин при силе тока 6 мА на одну пластинку ПАА геля, а затем 1,5—2 ч при 10—12 мА на гель до выхода фронтальной зоны индикатора бромфенолового синего из геля. ИЭФ проводили сначала 15 мин при 90 в, а затем еще 2,5 ч при 220 в.

После электрофореза гели инкубировали сначала 30 мин при комнатной температуре в 0,2 М малеинатном буфере с pH 6,0—6,5 для снижения pH геля, а затем окрашивали для выявления локализации эстеразной активности в гистохимической реакционной смеси, содержащей 0,002 М свежеекстазотированный основной фуксин

и 0,5 мг/мл субстрата 1-нафтилацетата в 0,1 М малеинатном буфере с конечным рН 6,0—6,5. После окончания ИЭФ гели инкубировали сразу же в реакционной смеси для выявления эстераз, которые обнаруживались в виде красноокрашенных зон. Гели фиксировали в смеси этиловый спирт—вода—концентрированная HCl (10:39:1) и фотографировали в диффузном проходящем свете на фотопленку «Микрат 200».

Электрофореграммы с гистохимически окрашенными ферментами, как и их фотографии, называются нами в последующем электрофоретическими энзимограммами или рI-энзимограммами в зависимости от того, получены ли они путем электрофореза или ИЭФ.

Градиент рН в гелях ИЭФ определяли путем разрезания их на полосы шириной в 4 мм и измерения рН в элюатах (24 ч, 4 мл дистиллированной воды на одну полосу геля). Линейный градиент значений рН в геле после ИЭФ с амфолином ЛКБ рН 5—7 по описанной методике устанавливался в пределах 4,0—6,5. Изоэстеразы, выявляемые методом ИЭФ в ПАА геле, обозначаются арабскими цифрами и характерной для них изоэлектрической точкой рI и называются рI-изоэстеразами. Дискретные фракции изоэстераз на электрофоретических энзимограммах обозначаются большими латинскими буквами и дистанцией миграции (D_m) в сторону анода, выраженной в условных единицах по шкале на левой стороне энзимограмм (рисунка). Соответствующие изоферментам символы генов выделены курсивом.

Результаты

Электрофоретический анализ. Примеры электрофоретического разделения эстеразы тканей проростков культурного и дикорастущего ячменя представлены на рис. 1 и 2. Электрофорез в ПАА геле выявляет в проростках ячменя наличие серии молекулярных форм эстеразы — изоэстераз, различающихся по электрофоретической подвижности и, судя по интенсивности окрашивания зон, по относительной активности.

На энзимограммах 1—6 рис. 1 сравниваются изоэстеразы зародыша и тканей проростка культурного ячменя (сорт 'Дрост') различного возраста. Как видно, в непроросшем зародыше по активности доминирует быстродвижущаяся эстераза, дающая на энзимограмме (1) интенсивную дискретную зону с D_m около 4,8. Высокая активность этой эстеразы наблюдается также в тканях первичных корней и листа молодого проростка, тогда как в колеоптиле ее активность с возрастом убывает.

В колеоптиле молодого 3—5-дневного проростка отмечается образование второй быстродвижущейся эстеразы с D_m около 4,1 (3), активность которой также быстро убывает с возрастом (5). Эта эстераза специфична для растущего колеоптиля, а в тканях первичных корней и листа она не обнаруживается.

На энзимограммах первичного листа (4 и 6, рис. 1) наблюдается дублет близко расположенных зон изоэстераз с D_m 3,6—4,0, интенсивность которого увеличивается с возрастом проростка, что указывает на увеличение относительной активности при развитии листьевой ткани. В других тканях проростка эти две изоэстеразы не выявляются, что свидетельствует об их тканеспецифичности. В первичных корнях (2) тканеспецифичные изоэстеразы не обнаруживались.

Аналогичные три быстродвижущиеся эстеразы выявлены нами ранее у проростков различных видов пшеницы и ржи (Яаска, 1975, 1976). Поэтому в данной работе для этих эстераз мы сохраняем ранее принятые буквенные обозначения: А (эстераза зародыша), В (эстераза растущего колеоптиля) и D (эстераза первичного листа). Независимая природа их онтогенетической и филогенетической изменчивости позволила сделать вывод об их генетической обусловленности тремя локусами. Полученные результаты говорят о наличии тех же трех локусов

эстераз у ячменя, что указывает на гомеологию генов и геномов в пределах всей трибы пшеничных.

Изученные образцы дикорастущего и культурного ячменя различного географического происхождения и морфологического строения (дву- и шестирядные, пленчатые и голозерные и т. д.) характеризовались, как видно по рис. 2, одинаковыми электрофоретическими фенотипами эстераз А и В. Отсутствие дивергенции и генетического полиморфизма с распространением электрофоретических вариантов говорит об эволюционном консерватизме локусов этих двух эстераз в пределах ареала и в ходе эволюционного развития дикого и культурного ячменя, а также о близком филогенетическом родстве последних. Единственное выявленное исключение составил сорт 'Сванхолд' (К-6496), у которого эстераза А не обнаружена, что свидетельствует о возможности редких мутационных изменений в этом локусе.

Третий локус группы быстро движущихся эстераз — локус специфичной для листевой ткани эстеразы D оказался эволюционно менее консервативным. Как у культурного ячменя *H. vulgare*, так и у дикорастущего *H. spontaneum* наблюдается (7—17, рис. 1) внутривидовая генетическая изменчивость эстеразы D с электрофоретически различными дублетами изоформ. При этом у обоих видов обнаруживаются одинаковые электрофоретические типы эстеразы D. Это говорит о гомологической изменчивости эстеразы D у дикорастущего и культурного ячменя с одинаковым гомологическим рядом электрофоретических вариантов. У обоих видов наблюдались три аллеля с электрофоретически различными вариантами эстеразы D и, кроме того, нулевой аллель с отсутствием эстеразной активности.

Эстераза D обнаруживается всегда в виде двух изоформ, электрофоретическая подвижность которых менялась у аллельных форм всегда параллельно и в одинаковой мере. Это свидетельствует о том, что обе эти изоэстеразы детерминируются локусом одного структурного гена. Относительная активность их, однако, менялась в зависимости от возраста и условий выращивания, указывая, что одна изоформа эстеразы D может представлять собой посттрансляционную модификацию другой. Сведения о генетическом контроле двух изоэстераз листа ячменя одним локусом были представлены и в работе А. Калера и Р. Алларда (Kahler, Allard, 1970).

В группе электрофоретически быстро движущихся эстераз, кроме трех основных, на энзимограммах наблюдаются еще 2—3 слабые полосы изоэстераз, которые, однако, здесь не рассмотрены, так как генетическая интерпретация затрудняется вследствие их малой активности.

Кроме быстро движущихся изоферментов, электрофорез выявляет во всех тканях проростка серию медленных эстераз, расположенных на энзимограммах в диапазоне D_m от 0,9 до 3. В непроросшем зародыше эти изоэстеразы малоактивны или отсутствуют (1, рис. 1), а уже на начальных этапах развития проростка наблюдается их интенсивное образование и в тканях молодого проростка они приобретают доминирующее значение (2—6, рис. 1).

Как видно из данных сравнительного электрофоретического анализа на рис. 2, в группе медленных эстераз наблюдается значительный внутривидовой полиморфизм как у культурного (1—11), так и у дикорастущего (12—17) ячменя, который, однако, не коррелирует с видовой и разновидностной принадлежностью образцов. Так, образец К-10539 разновидности *himalayense* из Индии и образец К-18991 разновидности *trifurcatum* из Китая имеют совершенно одинаковые энзимограммы (9 и 10) с изоэстеразами, которые встречаются и у других разновидностей ячменя. Такой результат не оправдывает выделение трифуркатного

ячменя в качестве самостоятельного вида (Цвелев, 1973 и др.). Одинаковые электрофоретические варианты эстераз медленной группы обнаруживаются как у дикорастущего, так и у культурного ячменя, что говорит о гомологической генетической изменчивости эстераз у обоих видов. Выявляются межсортовые различия и группы сортов с одинаковым набором медленных эстераз (2—4, рис. 2). Однако диагностические различия между дву- и шестирядными или голозерными и пленчатыми формами по изоферментам эстеразы обнаружить не удалось.

Электрофорез в ПАА геле по принятой нами методике не позволяет, однако, всегда четко разделить все изоэстеразы медленной группы, что затрудняет учет их точного числа и интерпретацию генетической обусловленности. Эти изоэстеразы более удачно разделяются методом ИЭФ, результаты которого и будут в последующем рассмотрены.

Изоэлектрическое фокусирование. На рис. 3 представлены рI-энзимogramмы эстеразы колеоптиля дикорастущего ячменя *H. spontaneum* различного географического происхождения, на которых выявляется значительная внутривидовая изменчивость рI-изоэстераз. Весьма заметные качественные различия в составе рI-изоэстераз обнаружены между отдельными образцами из разных районов Турции (энзимogramмы 1—7), а также между образцами из Сирии, Ирака, Азербайджана и Туркмении (8—12). Кроме того, как показано на энзимogramмах 13—17 рис. 3, обнаружен определенный внутривидовой генетический полиморфизм рI-изоэстераз у образцов ячменя, собранного нами в природе (в Таджикистане и Закавказье).

Несмотря на заметный внутривидовой полиморфизм эстеразы, *H. spontaneum* из разных районов в пределах всего ареала распространения характеризуется одинаковыми рI-эстеразами без выявления специфических для какого-либо района изоферментов. Сравнение энзимogramм эстеразы, а также характера внутривидовой и онтогенетической изменчивости позволяет выделить 9 основных рI-изоэстераз, которые, по всей вероятности, генетически контролируются отдельными локусами. Ниже приводится краткая характеристика этих рI-изоэстераз, которые условно пронумерованы от 1 до 9 в порядке увеличения значений изоэлектрических точек.

Эстераза 1 с рI около 4,4. Выявлены два генетических варианта с небольшими различиями изоэлектрических точек, т. е. два рI-аллоэнзима, контролируемые двумя аллелями одного локуса. Оба они обнаружены в гомозиготном состоянии среди образцов из Турции и Таджикской ССР. Высокая активность рI-эстеразы 1 наблюдается в молодых (2—4-дневных) колеоптилях, тогда как в более старых (6—8-дневных) колеоптилях ее активность заметно снижается или даже не выявляется. В других тканях проростка — в первичном листе и корнях — эстераза 1 не обнаруживается, как и в непроросшем зародыше. Таким образом, рI-эстераза 1, подобно электрофоретически выявляемой эстеразе В, специфична для молодых, активно растущих тканей колеоптиля. Их тождественность, однако, требует подтверждения.

Эстераза 2 с рI около 5,0. Обнаруживаются два генетических рI-варианта (ср. 2—4 на рис. 3) и их кододоминантное проявление у некоторых образцов. Характер их встречаемости указывает на то, что они являются аллоэстеразами, контролируемыми двумя аллелями одного локуса с кододоминантным наследованием у гетерозигот. Активность эстеразы 2 относительно высока в непроросшем зародыше и изменяется в значительных пределах в зависимости от конкретного образца, а также возраста и типа ткани проростка.

На оригинальных рI-энзимogramмах эстеразы тканей проростка выявляются 2—3 слабые зоны, расположенные между эстеразами 1 и 2.

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17

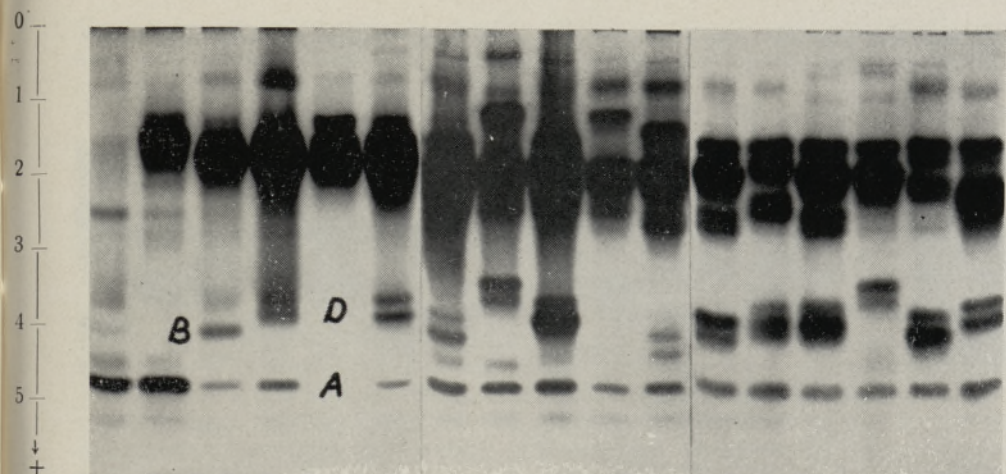


Рис. 1. Электрофоретические энзимогаммы эстеразы ячменя. Electrophoretic esterase enzymograms. 1—6 — двузрядный культурный ячмень *Hordeum vulgare* L., cv. 'Drost', образец К-18407 : 1 — зародыш, 24 ч при 2° (embryo, 24 hours at 2°); 2 — первичный лист 4-дневного проростка (primary leaf, 4 days); 3 — колеоптиль, 4 дня (coleoptile, 4 days); 4 — первичные корни, 4 дня (primary roots, 4 days); 5 — колеоптиль, 7 дней (coleoptile, 7 days); 6 — первичный лист, 7 дней (primary leaf, 7 days); 7—11 — *Hordeum vulgare* L., первичный лист (primary leaf), образцы: 7 — К-16947 из Краснодарского края, var. *pallidum*; 8 — К-19355 из Армении, var. *nutans*, cv. 'Nutans 115'; 9 — К-19009 из Норвегии, var. *nutans*, cv. 'Domen'; 10 — К-8279 из Саратовской обл., var. *persicum*, cv. 'Persicum 64'; 11 — cv. 'Marocaine', из Голландии, 12—17 — *Hordeum spontaneum* C. Koch, шесть образцов из различных мест Турции (six accessions from Turkey).

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17

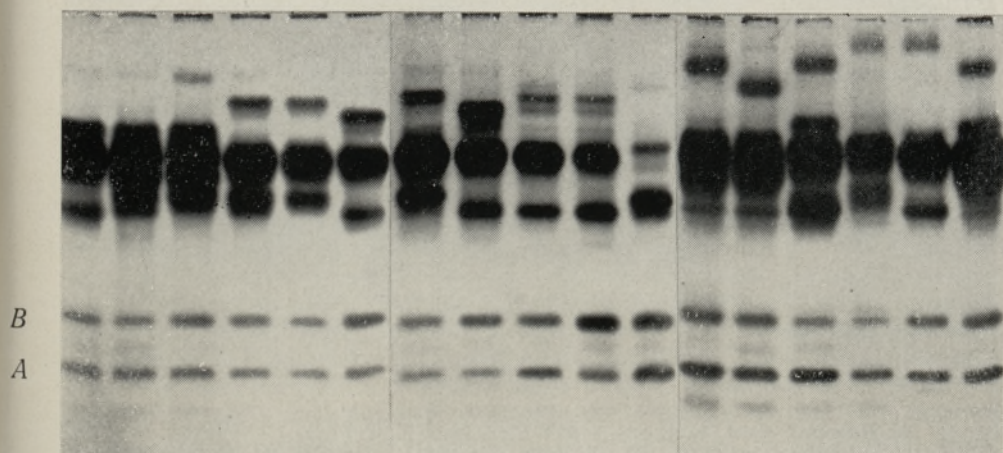


Рис. 2. Электрофоретические энзимогаммы эстеразы колеоптиля культурного ячменя *Hordeum vulgare* L. (1—11) и дикорастущего *Hordeum spontaneum* C. Koch (12—17). Electrophoretic enzymograms of the coleoptile esterase. Образцы (accessions): 1 — К-18815 из Дании, var. *nutans*, cv. 'Carlsberg II'; 2 — К-21475 из ГДР, var. *nutans*, cv. 'Alsa'; 3 — К-19009 из Норвегии, var. *nutans*, cv. 'Domen'; 4 — К-17222 из Азербайджанской ССР, var. *nutans*, cv. 'Ag-Agra'; 5 — К-19355 из Армянской ССР, var. *nutans*, cv. 'Nutans 115'; 6 — К-4954 из Киргизии, var. *nutans*, cv. 'Nutans 970'; 7 — К-18703 из Эфиопии, var. *nigrinudum*; 8 — К-20130 из Эфиопии, var. *duplinigrum*; 9 — К-10539 из Индии, var. *himalayense*; 10 — К-18991 из Китая, var. *trifurcatum*; 11 — К-3415 из Японии, var. *revelatum*, cv. 'Tanbash'; 12—13 — var. *spontaneum* из Сирии; 14—15 — var. *spontaneum* из Ирака; 16 — var. *lagunculiforme* из Таджикской ССР; 17 — var. *lagunculiforme* из Туркменской ССР.

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17

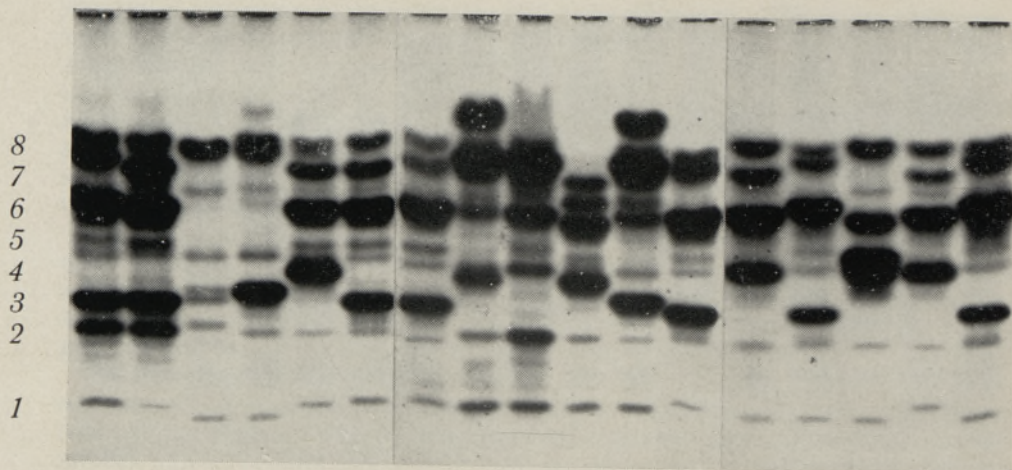


Рис. 3. pI-Энзимогаммы эстеразы колеоптиля образцов дикорастущего ячменя *Hordeum spontaneum* С. Koch (pI-enzymograms of the coleoptile esterase): 1—7 — семь образцов из различных популяций в Турции (7 accessions from Turkey); 8 — из Сирии (Syria); 9 — из Азербайджанской ССР (Azerbaijan SSR); 10 — из Сирии (Syria); 11 — из Туркменской ССР (Turkmenian SSR); 12 — из Ирака (Iraq); 13—17 — пять индивидов образца А-38/70, собранные автором из природной популяции близ пос. Ганджина на юго-западе Таджикской ССР (5 individuals from a natural population collected in the Tadjik SSR).

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16

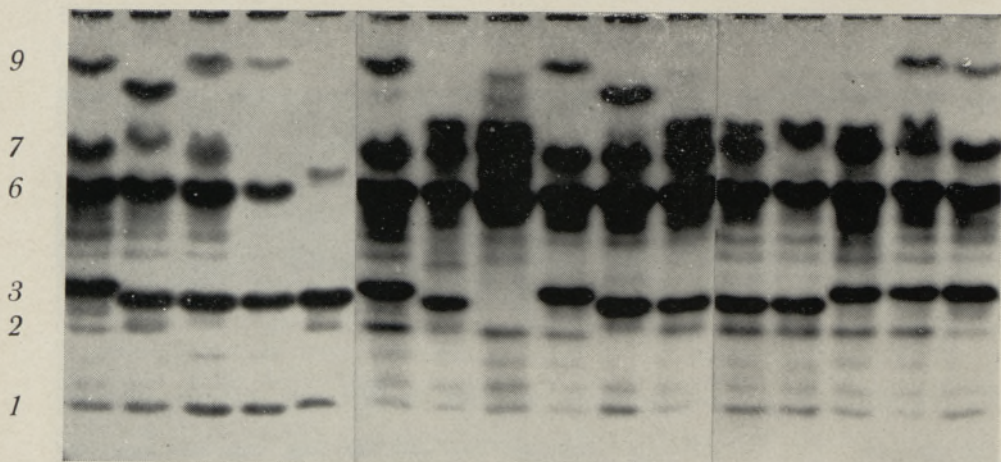


Рис. 4. pI-Энзимогаммы эстеразы колеоптиля сортов культурного ячменя *Hordeum vulgare* L. (pI-enzymograms of the coleoptile esterase): 1 — К-18703 из Эфиопии, var. *nigrinudum*; 2 — К-20130 из Эфиопии, var. *duplinigrum*; 3 — К-10539 из Индии, var. *himalayense*; 4 — К-18991 из Китая, var. *trifurcatum*; 5 — К-3415 из Японии, var. *revelatum*; 6 — К-17222, сорт 'Аг-Арпа' из Азербайджанской ССР, var. *nutans*; 7 — К-4534, сорт 'Нутанс 244' из Украинской ССР, var. *nutans*; 8 — К-18334, сорт 'Усури 8' из Приморского края, var. *nutans*; 9 — К-19355, сорт 'Нутанс 115' из Армянской ССР, var. *nutans*; 10 — К-4954, сорт 'Нутанс 970' из Киргизской ССР, var. *nutans*; 11 — К-18815, сорт 'Карлсберг II' из Дании, var. *nutans*; 12 — К-19943, сорт 'Дорак Агра' из Турции, var. *parallelum*; 13 — К-19833, сорт 'Ташкелляк' из Узбекской ССР, var. *parallelum*; 14 — К-16947 из Краснодарского края, var. *pallidum*; 15 — К-20444 из Азербайджанской ССР, var. *pallidum*; 16 — К-8279 из Саратовской области, var. *persicum*. Энзимогаммы двурядных ячменей — 1, 6—11 и 16, шестирядных — 2—5 и 12—15.

Эти эстеразы относительно активны в зародыше, но их активность убывает при прорастании, что затрудняет их учет по фотографиям энзимограмм колеоптиля на рис. 3.

Эстераза 3. Обнаружены три rI -варианта с изоэлектрическими точками в диапазоне от 5,2 до 5,4. У одного образца наблюдали одновременно два rI -варианта эстеразы 3 (энзимограмма 3, рис. 3). Характер внутривидовой сегрегации трех rI -вариантов эстеразы 3 позволяет предполагать, что они контролируются аллелями одного локуса, хотя это требует экспериментальной проверки. Эстераза 3 отсутствует в зародыше и образуется при прорастании во всех тканях проростка.

Эстеразы 4 и 5 имеют близкие значения rI около 5,6—5,7. Эстераза 4 встречается у подавляющего большинства образцов, особенно в тканях колеоптиля и корня, но слабоактивна в зародыше и первичном листе. Эстераза 5, напротив, высокоактивна в листевой ткани и менее активна в первичных корнях проростка. Среди исследованных образцов наблюдались генетические варианты с небольшими сдвигами rI и отсутствием активности (ср. 1—4, рис. 3). Независимый характер внутривидовой и онтогенетической изменчивости эстераз 4 и 5 свидетельствует в пользу предположения об их генетическом контроле двумя разными локусами.

Эстераза 6 имеет rI около 5,9. Сравнение энзимограмм позволяет выявить генетические варианты с небольшими сдвигами изоэлектрических точек, а также весьма значительные различия между образцами по активности.

Эстеразы 7 и 8 расположены на энзимограммах в районе значений rI 6,2—6,4. У них обеих, как видно из данных рис. 3, можно наблюдать генетические rI -варианты и существенные различия в активности до полного отсутствия ее у отдельных образцов из различных географических районов.

Эстераза 9 с rI 6,5 проявляет высокую активность только у некоторых образцов (8 и 11, рис. 3). Ее наличие, однако, не коррелирует с географическим происхождением образца.

На рис. 4 сравниваются rI -энзимограммы эстеразы колеоптиля возделываемого ячменя различного географического происхождения. Видно, что культурный ячмень, как и дикорастущий, характеризуется заметным внутривидовым полиморфизмом изоферментов эстеразы с наличием rI -вариантов и нулевых аллелей. Эта изменчивость, однако, не коррелирует ни с географическим происхождением образцов, ни с морфологическими признаками. Данные рис. 4 показывают, что изученные стародавние сорта ячменя из географически отдаленных генцентров и сорта современной селекции характеризуются одними и теми же rI -изоэстеразами и их генетическими вариантами. То же самое можно сказать и относительно морфологических форм возделываемого ячменя — дву- и шестирядных, пленчатых и голозерных, которые обнаруживают общность rI -фенотипов эстеразы.

Сравнение результатов, представленных на рис. 3 и 4, позволяет сказать, что дикорастущий и культурный ячмень характеризуются одинаковым составом основных rI -изоэстераз. У обоих видов наблюдается также гомологическая изменчивость rI -изоэстераз. Нельзя было обнаружить ни одной изоэстеразы, специфичной только культурному или дикорастущему ячменю, или какой-либо их морфологической форме.

Все же можно отметить, что rI -энзимограммы культурного ячменя более сходны между собой и обнаруживают меньше генетических вариантов некоторых rI -изоэстераз, чем rI -энзимограммы дикорастущего сородича. Это указывает на определенное сужение аллельного генофонда культурного ячменя по сравнению с дикорастущим относительно некоторых локусов эстеразы. Исключение составляет локус rI -эсте-

разы 9, выявляющий у многих образцов культурного ячменя генетические варианты с повышенными значениями изоэлектрических точек (1—4, 6, 9 и 15—16, рис. 4), которые не обнаружены у изученных образцов дикорастущего ячменя.

Обсуждение

Результаты настоящей работы подтверждают сведения литературы (Allard и др., 1971; Fedak, Rajhathy, 1971 и др.) о значительном внутривидовом генетическом полиморфизме изоферментов эстеразы у культурного ячменя и его дикорастущего сородича *H. spontaneum*. Отсутствие специфических для культурного или дикорастущего ячменя или их морфологических разновидностей генетических вариантов изоэстераз не позволяет использовать полученные данные для решения спорных проблем филогенеза относительно первичности дву- или шестирядных форм ячменя и локализации географического района одомашнивания. Обнаружение гомологической изменчивости с одинаковыми генетическими вариантами изоэстераз у образцов обоих видов из различных географических районов свидетельствует о длительном периоде параллельной эволюции *H. vulgare* и *H. spontaneum*. Дивергентная эволюция затрагивала, по-видимому, лишь отдельные морфологические признаки (ломкость колоса, строение колоска и т. д.), которые имеют адаптивное значение для успешного распространения в условиях культуры или дикой природы.

По внешним морфологическим признакам дикорастущий ячмень более однороден, чем возделываемый, который характеризуется большим числом ботанических разновидностей. У *H. spontaneum* различают четыре ботанические разновидности (Бахтеев, 1962) — var. *spontaneum*, var. *ischnatherum* (Cosson) Thell., var. *proskowetzii* Nábèlek и var. *lagunculiforme* Vacht., из которых две последние встречаются в природе очень редко, а две первые имеют весьма небольшое различие в строении верхушки боковых неплодущих колосков (округлые или заостренные).

Из полученных результатов следует, что основная разновидность дикого ячменя var. *spontaneum* имеет такую же степень генетического полиморфизма изоэстераз, как совокупность всех 23 изученных ботанических разновидностей культурного ячменя. Электрофоретический анализ изоферментов позволяет, таким образом, выявить скрытый от невооруженного глаза генетический полиморфизм, который не коррелирует с дифференциацией по внешним морфологическим признакам.

Характерной чертой наблюдаемого у ячменя генетического полиморфизма является отсутствие или редкая встречаемость гетерозиготных генотипов. Культурный и дикорастущий ячмень распадаются на множество гомозиготных генетических линий с характерным составом изоэстеразных аллелей. Это обусловлено тем, что оба вида ячменя являются самоопыляющимися растениями, а самоопыление, как известно, приводит к гомозиготизации генотипов. Обнаружение редких гетерозиготных особей с кодоминантным наследованием изоэстеразных вариантов свидетельствует о спорадическом перекрестном опылении в популяциях дикорастущего ячменя.

Подобная же корреляция между способом размножения и наличием гетерозигот отмечена нами для видов ржи, пшеницы и эгилопса (Яаска, 1974, 1975 и др.). Нами установлено, что сорта самоопыляющихся зерновых культур (пшеницы и ячменя) представляют собой генетически однородные и гомозиготизированные линии, а сорта перекрестноопыляющейся культуры (ржи) выявляют значительный внутрисортный полиморфизм по изоэстерасным локусам. В отличие от видов культур-

ной пшеницы, ячмень характеризуется большим внутривидовым полиморфизмом ряда изоэстераз.

Выявленная нами закономерность гомологической изменчивости изоэстераз у разных морфологических форм возделываемого и дикорастущего ячменя из различных географических районов в пределах всего ареала не позволяет объяснить наблюдаемый полиморфизм ни искусственным отбором, ни давлением определенных факторов естественного отбора. Доводы, часто приводимые в пользу действия факторов естественного отбора для поддержания полиморфизма в силу адаптивного преимущества гетерозигот, не применимы относительно ячменя из-за аутогамного способа его размножения и редкой встречаемости перекрестного опыления. В случае адаптивного преимущества определенного аллеля изоэстеразы следовало бы ожидать корреляцию его встречаемости с определенным географическим районом или с морфологической дифференциацией, что, однако, не наблюдается. Поэтому не исключено, что внутривидовая генетическая изменчивость изоэстераз у ячменя является примером нейтрального полиморфизма, поддерживаемого генетическим дрейфом в сочетании с давлением гомологической мутационной изменчивости, специфичность которой определяется особенностями молекулярного строения генома ячменя. Это предположение, однако, требует экспериментальной проверки.

Метод ИЭФ в ПАА, примененный для разделения отдельных изоферментов эстеразы, как видно из полученных результатов, имеет некоторые преимущества перед электрофорезом. Поэтому его можно рекомендовать наряду с методом электрофореза при анализе изоферментов эстеразы у сортов культурного ячменя с целью их идентификации, а также и при генетическом анализе исходного селекционного материала.

Заключение

С помощью методов электрофореза и ИЭФ в ПАА геле у культурного ячменя *Hordeum vulgare* L. s. l. и его дикорастущего сородича *H. spontaneum* C. Koch описан гомологический внутривидовой полиморфизм изоферментов эстеразы с одинаковыми генетическими вариантами. Изоэстеразные варианты, специфические для ячменя определенного географического района происхождения или для его морфологической разновидности, не обнаружены. У основной разновидности дикорастущего ячменя *H. spontaneum* var. *spontaneum* наблюдается такая же изменчивость изоэстераз, как у совокупности морфологических разновидностей возделываемого ячменя. Высказывается предположение, что внутривидовой генетический полиморфизм изоэстераз у ячменя поддерживается генетическим дрейфом нейтральных аллелей эстераз в сочетании с давлением гомологической мутационной изменчивости, специфичность которой определяется особенностями молекулярного строения генома ячменя.

Описаны закономерности изменения активности и состава изоэстераз при прорастании и развитии проростка ячменя. Выявлены изоэстеразы, свойственные определенной ткани и стадии развития проростка.

ЛИТЕРАТУРА

- Бахтеев Ф. Х., 1956. К генетике ячменя. Ботан. ж. 41 (11) : 1591—1603.
Бахтеев Ф. Х., 1962. Новое звено в дикорастущем виде ячменя. Ботан. ж. 47 (6) : 844—847.
Бахтеев Ф. Х., 1964. Современное состояние проблемы происхождения ячменя. Изв. АН СССР, сер. биол. (5) : 655—667.

- Невский С. А., 1941. Материалы к познанию дикорастущих ячменей в связи с вопросом происхождения *Hordeum vulgare* L. и *Hordeum distichon* L. Опыт монографии рода *Hordeum* L. Тр. Ин-та бот. АН СССР им. В. Л. Комарова 1 (5) : 64—255.
- Трофимовская А. Я., 1972. Ячмень. Гл. I. Проблемы эволюции и классификации видов ячменя. Л. : 7—78.
- Яаска В., 1974. Происхождение тетраплоидных пшениц по данным электрофоретического изучения ферментов. Изв. АН ЭССР. Биол. 23 (3) : 201—220.
- Яаска В., 1975. Эволюционная изменчивость ферментов и филогенетические взаимосвязи в роде *Secale* L. Изв. АН ЭССР. Биол. 24 (3) : 179—198.
- Яаска В., 1976. Геном- и тканеспецифическая регуляция изоферментов эстеразы и кислой фосфатазы у тетраплоидных пшениц при прорастании. Изв. АН ЭССР. Биол. 25 (2) : 132—145.
- Цвелев Н. Н., 1973. Обзор видов трибы *Triticeae* Dum. семейства злаков (*Poaceae*) во флоре СССР. Новости систематики высш. раст. 10 : 19—68.
- Allard, R. W., Kahler, A. L., Weir, B. S., 1971. Isozyme polymorphisms in barley populations. In: Barley Genetics 2 : 1—13.
- Almgård, G., Landegren, U., 1974. Isoenzymatic variation used for the identification of barley cultivars. Z. Pflanzenzücht. 72 (1) : 63—73.
- Bassiri, A., 1976. Barley cultivar identification by use of isozyme electrophoretic patterns. Canad. J. Plant Sci. 56 (1) : 1—6.
- Fedak, G., 1974. Allozymes as aids to canadian barley cultivar identification. Euphytica 23 (1) : 166—173.
- Fedak, G., Rajhathy, T., 1971. Esterase isoenzymes in a Middle East collection of *Hordeum spontaneum*. Barley Genetics Newsletter, Fort Collins, Colorado 1 : 67—68.
- Fedak, G., Rajhathy, T., 1972. Esterase isoenzymes in canadian barley cultivars. Canad. J. Plant Sci. 52 (4) : 507—516.
- Harlan, J. R., 1968. On the origin of barley. U. S. Dept. Agricult. Agriculture Handbook No. 338 : 9—31.
- Jaaska, V., 1969. Electrophoretic studies of seedling phosphatases, esterases and peroxidases in the genus *Triticum* L. Eesti NSV TA Toimet. Biol. 18 (2) : 170—183.
- Kahler, A. L., Allard, R. W., 1970. Genetics of isoenzyme variants in barley. I. Esterases. Crop Sci. 10 (4) : 444—448.
- Mitra, R., Jagannath, D. R., Bhatia, C. R., 1970. Disc electrophoresis of analogous enzymes in *Hordeum*. Phytochemistry 9 (8) : 1843—1850.
- Przybylska, J., Zimniak-Przybylska, Z., Dabrowska, T., 1973. Isoenzyme patterns in several cultivated varieties of barley (*Hordeum vulgare* L.). Genet. polon. 14 (1) : 62—69.
- Zohary, D., 1960. Studies on the origin of cultivated barley. Bull. Res. Council. Israel 9D (1) : 21—42.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
18/X 1976

Vello JAASKA, Vilve JAASKA

METSIKU JA KULTUURODRA ESTERAASI ISOENSÜUMID

Resüme

Elektroforeesi ja isoelektrilise fokuseerimise meetodi abil on kirjeldatud kultuurodra *Hordeum vulgare* L. s.l. ja selle metsikult kasvava sugulasliigi *H. spontaneum* C. Koch esteraasi isoensüümide ontogeneetilist muutlikkust ja liigisisest varieeruvust.

Avastati isoesteraaside homoloogiline varieeruvus (s. o. elektroforeetilisel ühised alloesteraasid mõlemal liigil), mis ei korreleeru proovide päritoluga erinevatest geograafilistest geenitsentritest ega jaotusega botaanilisteks teisenditeks morfoloogiliste tunnuste alusel. Võib oletada, et täheldatud isoesteraaside liigisisene polümorfism on tingitud loodusliku ja kunstliku valiku suhtes neutraalsete alloesteraaside geenilisest triivist ja homoloogilisest muutlikkusest, mille spetsiifilisus tuleneb odra genoomi molekulaarstruktuuri iseärasustest.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Zoologia ja Botaanika Instituut

Toimetusse saabunud
18. X 1976

Vello JAASKA, Vilve JAASKA

ESTERASE ISOENZYMES IN WILD AND CULTIVATED BARLEY

Summary

Homologous intraspecific polymorphism of esterase isoenzymes with electrophoretically similar genetic variants (alloesterases) has been described in the cultivated barley, *Hordeum vulgare* L. s. l., and its wild-growing relative, *Hordeum spontaneum* C. Koch, by means of electrophoresis (Figs 1 and 2) and isoelectric focusing (Figs 3 and 4) in polyacrylamide gel.

Three genetically independent isoesterases of high anodal mobility and characteristic tissue specificity (enzymograms 1—6 in Fig. 1) could be distinctly resolved by electrophoretic analysis. Two of them, designated as Est A (dominates in the ungerminated embryo) and Est B (specific for the young coleoptile), proved essentially monomorphic and of common mobility in both barley species (Fig. 2). Homologous intraspecific variation with electrophoretically similar alloesterase doublets in both barley species was revealed at the locus of the isoesterase D specific of the leaf tissue (7—17, Fig. 1).

Extensive intraspecific homologous variation was observed in a poorly separated cluster of electrophoretically slowly migrating isoesterases (Fig. 2) which could be better resolved by means of isoelectric focusing with the LKB Ampholine pH 5—7. The last method distinguishes, in the barley coleoptile tissue, at least nine major isoesterases (numbered 1—9 in the order of their increasing pI-value, Fig. 3), presumably controlled by separate gene loci. Homologous variation with similar isoelectric variants (called pI-alloesterases) at most of the nine isoesterase loci was revealed in both barley species which could not be distinguished by their isoesterase patterns. Alloesterases specific of a particular morphological variety or geographic region of origin were not encountered. Barley accessions of both species originating from different gene centres in Eurasia (Ethiopia, Syria, Irak, Turkey, Transcaucasia, Turkmenia, Central Asia, China, Japan, USSR, Scandinavian countries) and botanical varieties (23 in total, including two- and six-rowed, hulled and naked forms) revealed electrophoretically common genetic variants at all isoesterase loci. The basic variety of the wild barley, *H. spontaneum* var. *spontaneum*, revealed a similar amount of isoesterase polymorphism as found in all botanical varieties of cultivated barley.

Some individual variation of isoesterases has been observed in a population of wild-growing barley collected in the Tadjik SSR. Most barley individuals were homozygous with respect to isoesterase alleles, while the rare heterozygotes encountered showed codominant expression of alloesterases.

The lack of correlation between the occurrence of alloesterases and morphological characters or geographical origin of barley accessions is considered to favour the hypothesis according to which the isoesterase polymorphism in the two phylogenetically closely related barley species is maintained by the genetic drift and inherent homologous variation at isoesterase loci as specified by the molecular structure of the barley genome.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Zoology and Botany

Received
Oct. 18, 1976

Udo MARGNA

ACCUMULATION PATTERN OF FLAVONOIDS: QUANTITATIVE PHENOMENOLOGY AND SOME SPECULATIONS

Introduction

Although considerable success has been achieved in decoding the pathway of flavonoid biosynthesis, intracellular mechanisms responsible for the control of flavonoid accumulation have still remained comparatively vague. One of the reasons is that in most studies so far carried out mainly correlative criteria have been used as a basis of judgements, whereas specific quantitative aspects of flavonoid metabolism have received only slight attention.

The aim of this paper is to point out some quantitative regularities which can be observed in the accumulation of flavonoids in vegetative plant tissues capable of synthesizing two or more different derivatives of flavonoid nature. The regularities were found to be particularly clear-cut in buckwheat seedlings, yet they can be revealed, more or less clearly, also in other plant species. Certain generalizations, therefore, seem to be justified although possible mechanisms operating can be envisaged only speculatively. Some of the general principles of the control of accumulation of flavonoids and related phenylpropanoid compounds have been discussed by the author earlier (Margna, 1977).

Discussion

The flavonoids — a family of biogenetically related compounds responding similarly to the influence of modifying factors

At present there has remained no doubt that phenylalanine — an aromatic amino acid synthesized via the shikimic acid pathway — is the common precursor of flavonoids and most of the other polyphenolic compounds a higher plant is capable of forming in its cells (Fig. 1).

After removal of the amino group by phenylalanine ammonia-lyase (PAL), the amino acid is transformed into trans-cinnamic acid which subsequently combines with three moieties of malonate to give rise to a chalcone — the first and the simplest 15-carbon compound of characteristic phenolic structure already considered to be a flavonoid. Chalcone or, by other suggestions, its isomeric form, flavanone (Wong, 1968; Wong, Grisebach, 1969), fulfills the role of a parent compound from which, through independent biosynthetic routes, flavones, flavonols, anthocyanins, or any other group of flavonoids are formed (Harborne, 1962, 1967; Grisebach, 1965, 1967; Grisebach, Barz, 1969; Pacheco, 1969; Hahlbrock,

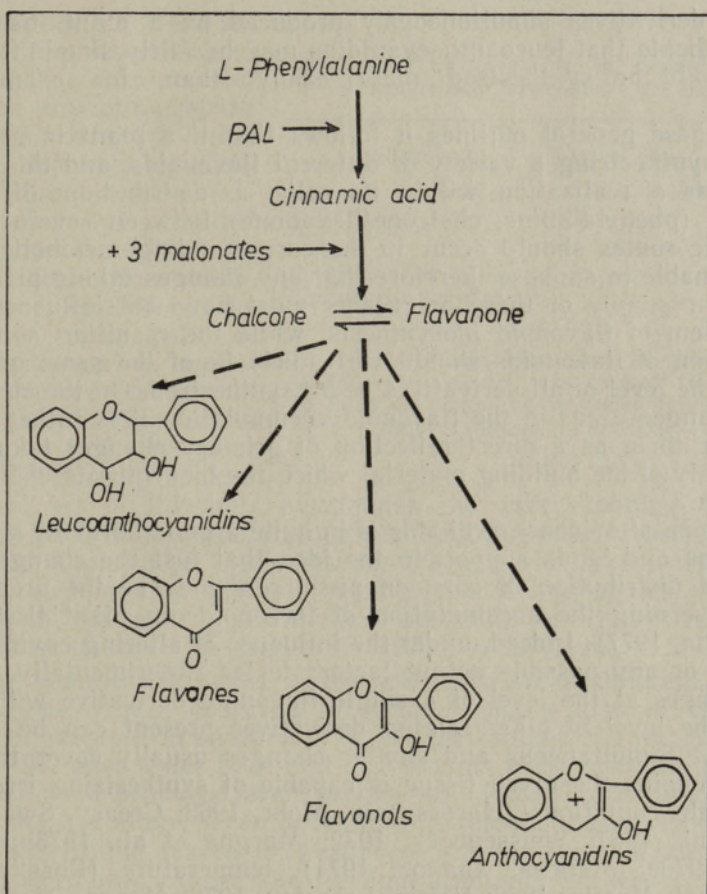


Fig. 1. Pathway of flavonoid biosynthesis (an outline). Broken arrows leading from the parent chalcone/flavanone to the flavonoid end-products symbolize the presumed relative length of the biosynthetic routes involved in the building of flavonoids of different classes.

Grisebach, 1975). The nature of intermediate biochemical transformations and the number of individual steps along these separate pathways is as yet largely unknown. Various genetical and biochemical data allow, however, to suggest that flavones belong to the simplest members of the flavonoid "family", and require a comparatively short biosynthetic pathway for their building. More intermediate steps are needed for building flavonols, while anthocyanidins, having a rather complicated basic skeleton, are obviously formed via a still more extended biosynthetic route.

The sequence of biochemical reactions involved in the biosynthesis of leucoanthocyanidins (flavan-3,4-diols), the fourth class of flavonoids commonly occurring in plants, is fully hypothetical at present. Circumstantial evidence, such as the presence of leucoanthocyanidins as a primitive character of dicotyledons (Bate-Smith, Lerner, 1954; Sporne, 1975), similar oxidation level of the central heterocyclic ring of leucoanthocyanidins and flavanones (Seshadri, 1962), and abundant production of leucoanthocyanidins as compared with the accumulation of the other

flavonoid derivatives simultaneously produced by a plant tissue (see below), indicate that leucoanthocyanidins may be fairly simple flavonoids which should be synthesized more easily than, for example, the flavonols.

From these general outlines it follows that if a plant is genetically potent of synthesizing a variety of different flavonoids, and this potency, in fact, has a realization within its cells, a distribution of common precursors (phenylalanine, chalcone/flavanone) between several parallel biosynthetic routes should occur in the corresponding metabolic centres. It is reasonable to suppose therefore that any changes taking place in the intracellular supply of these precursors must have an influence on the **whole** system of flavonoid biosynthesis, while the resulting shift in the accumulation of flavonoids should very likely be of the same qualitative nature at the level of all derivatives being synthesized. On the other hand, if such changes occur in the flavonoid accumulation it is rather justified to consider them as a direct reflection of primary changes taking place in the supply of the building material which the biosynthesis of flavonoids starts from.

Experimental evidence available is in quite a good harmony with these assumptions and lends support to the idea that just the changes in the supply and distribution of common precursors may be the predominant factors governing the accumulation of flavonoids in plant tissues (see also Margna, 1977). Indeed, under the influence of altering environmental conditions or any possible acting factors tested experimentally, accumulation changes at the level of a single flavonoid derivative without any effect at the level of other related derivatives present can be observed very rarely. Simultaneous and similar changes usually cover the whole set of flavonoids the given tissue is capable of synthesizing irrespective whether light conditions (Harraschain, Mohr, 1963; Creasy, Swain, 1966; Scherf, Zenk, 1967; Weissenböck, 1972; Margna et al., 1973b; Халлоп, Маргна, 1970a; Маргна, Халлоп, 1971), temperature (Rossiter, Beck, 1966; Paynot, Martin, 1968; Voirin, Lebreton, 1972; Margna et al., 1973a; Creasy, 1974), mineral nutrition (Rossiter, 1969; Krause, Reznik, 1972; Hilton et al., 1973; Абышева, 1972; Школьник, Абышева, 1975), level of feeding exogenous nutritives (Margna et al., 1974a, b) or any other conditions (Маргна и др., 1969; Волынец, 1969) are varying. This similarity holds also in senescent leaves: autumnal reddening of leaves so typical of certain plant species does not mark only a sharp increase in the accumulation of anthocyanin pigments but is also accompanied by a considerable rise in the content of other flavonoids (Ishikura, 1972; Creasy, 1974; Маргна и др., 1974).

Normal quantitative parameters of flavonoid accumulation

It needs to be pointed out, however, that with complete qualitative resemblance of responses at the level of all flavonoid derivatives there are always marked and rather characteristic quantitative differences between the range of changes in the accumulation of separate flavonoids. Before examining this aspect it is appropriate to point out some general quantitative regularities which can be normally observed in the accumulation of flavonoids.

When more than one derivative are simultaneously formed in a vegetative plant tissue, the accumulation of separate derivatives is typically manifested in the following quantitative manner: the content of the simplest forms is the highest, much less relatively is the amount of flavonoids having a more complex basic structure, while the

most complicated derivatives show the lowest accumulation rate. This correlation can be exemplified by the accumulation data of different flavonoids in 5-days-old buckwheat seedling organs (excised) incubated in distilled water (Table 1). As can be evaluated from the table, under these conditions the approximate molar ratio of the accumulation of anthocyanins, rutin and leucoanthocyanidins in the hypocotyls proved to be 1 : 3 : 38, while in cotyledons having a more complicated set of flavonoid compounds the corresponding ratio was 1 : 6 : 27 : 44 for anthocyanins, rutin, glycoflavones, and leucoanthocyanidins, respectively. Under other circumstances the numerical expression of these ratios may be somewhat different, yet the general arrangement of separate flavonoids by the relative rate of their accumulation always remains the same in these tissues (Margna et al., 1973a, b, 1974a, b).

Similar quantitative ratios in the accumulation of different flavonoid compounds have been observed to occur normally also in other plant species. For example, in strawberry leaves the content of anthocyanins was about 40—90 times lower than that of flavonols while leucoanthocyanidins (flavolans) were produced even in 130—180 times larger amounts than was the accumulation of anthocyanins (Creasy, Swain, 1966; Creasy, 1968, 1974). In the leaves of *Periploca graeca* the approximate quantitative ratio of anthocyanin and flavonol accumulation was 1 : 8 (Melin, 1975a). The average level of leucoanthocyanidins measured in this tissue was of about the same order that the level of flavonols (Melin, 1975b), yet as none of the assay methods so far elaborated for leucoanthocyanidin measurements allows to quantify the presence of these compounds completely, the actual level of that group of flavonoids in *Periploca* leaves could be at least 3 times higher than the level of flavonols and, consequently, about 20—25 times higher than the level of anthocyanins. Flavonol glycosides were found in substantially less amounts than leucoanthocyanidins (and flavan-3-ols resp. catechins) also in the leaves and vegetative shoots of tea plant (Forrest, Bendall, 1969), in the leaves and other vegetative parts of *Rhododendron* species (Шалашвили, 1970), in *Phaseolus* hypocotyls (Rathmell, Bendall, 1971), in *Euonymus* leaves (Creasy, 1974), and in a number of other tissues (Paech, Eberhardt, 1952; Feucht, 1975).

Preferential accumulation of simpler forms was observed also in the case of some other combinations of flavonoids. In *Spirodela intermedia* grown under varying light conditions, the amount of glycoflavones produced (the sum of vitexin and orientin) always exceeded the level of a cyanidin-glucoside; the maximal quantitative ratio of their accumulation was about 20 : 1 (McClure, 1968). In light-treated first internodes of *Sorghum* the content of primitive apigeninidin and luteolinidin anthocyanins lacking 3-OH group in their molecules was about 4 times higher than the content of a cyanidin derivative having molecular structure typical of common anthocyanidins (Stafford, 1966). An approximate

Table 1

The content of flavonoids in excised buckwheat hypocotyls and cotyledons, nmol/seedling*

Flavonoid	Hypocotyls	Cotyledons
Anthocyanins	8.2	12.7
Rutin	23.8	79.7
Glycoflavones	—	344
Leucoanthocyanidins	311	556

* Extrapolated from data in (Margna et al., 1974b); the material was excised from 80-hr-old etiolated seedlings and incubated for 40 hr (16 hr light + 24 hr darkness) in distilled water.

evaluation of experimental data obtained in our laboratory suggests that in senescent leaves showing autumnal reddening flavonol glycosides always accumulate much more abundantly than anthocyanins (Марна и др., 1974).

Although exceptions from the general rule are not excluded (Weissenböck, 1972; Ламан, Волицец, 1974), these data do support the regularity pointed out: the more complicated the suggested biosynthetic pathway of a flavonoid is relatively, the less tends to be the rate of its accumulation, relatively, in comparison with the accumulation of simpler flavonoids simultaneously synthesized by the same vegetative tissue.

It is noteworthy that the same correlation tends to be valid not only with respect to the flavonoids having different basic structure, but seems to fit also, within certain groups of flavonoids, with the accumulation pattern of closely related derivatives differing from one another by the number of substitute groups attached to the basic skeleton. This point is in the best way illustrated by the accumulation of glycoflavones in buckwheat cotyledons. The four-membered group of glycoflavones of that tissue consists of two pairs of related compounds, one of them representing the derivatives of 5,7,4'-trihydroxyflavone or apigenin (vitexin and iso-vitexin), whereas the other pair of compounds (orientin and iso-orientin) has the structure of 5,7,3',4'-tetrahydroxyflavone or luteolin (Margna et al., 1967; Тохвер и др., 1967). Within both pairs one derivative has its glucose moiety attached in the position 8 (vitexin and orientin) while in the corresponding twin-compounds (iso-vitexin and iso-orientin) the 6th carbon atom of the basic skeleton is involved in the building of C-glycosidic linkage (Fig. 2). As

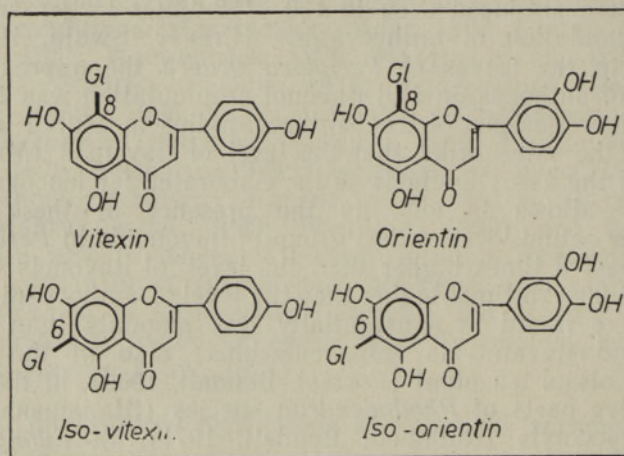
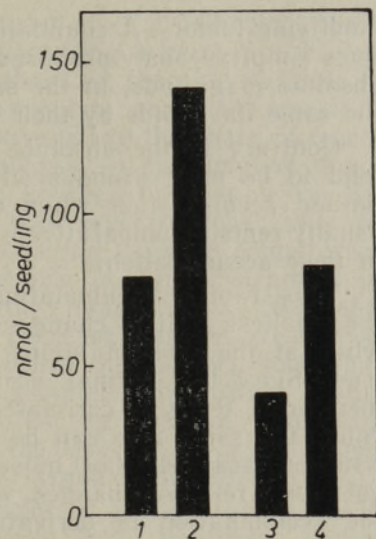


Fig. 2. Glycoflavones of buckwheat cotyledons.

can be seen from Fig. 3, apigeninic glycoflavones are accumulating at a rate about twice as high as that of the corresponding luteolinic derivatives having one more OH-group in their molecules. Again the ratio of accumulation rates of tri- and tetrahydroxyflavone derivatives needs not necessarily be the same under all circumstances, yet in all cases the amount of luteolinic glycoflavones (which require at least one more step for their building) remains considerably lower than the amount of the respective apigeninic derivatives (Margna et al., 1973a, 1974a).

Fig. 3. The content of separate glycoflavones in excised buckwheat cotyledons, nmol/seedling (extrapolated from data in Margna et al., 1974b; see footnote in Table 1). 1 — vitexin, 2 — iso-vitexin, 3 — orientin, 4 — iso-orientin.



Similar quantitative differences in the accumulation of apigeninic and luteolin derivatives were found to occur also in the other glycoflavone-synthesizing plant tissues: in barley seedlings (Carlin, McClure, 1973), in *Spirodela* species (Wallace, Alston, 1966; McClure, 1968; Wallace, Grisebach, 1973; Wallace, 1975), and, in a less pronounced form, also in flax seedlings (Thakur, Ibrahim, 1974). This regularity is in a good agreement with the facts which indicate that the B-ring oxidation pattern of C-glycosylflavones is determined at an early stage of their biosynthesis, probably at the flavanone or C-glycosylflavanone level (Wallace et al., 1969; Wallace, 1975). Under these circumstances a later oxidative conversion of 4'-OH-intermediates into their 3',4'-OH-analogues is excluded resulting in that biosynthetic pathways of apigeninic and luteolinic glycoflavones remain fully independent from each other.

In the biosynthesis of most other classes of flavonoids the stage at which introduction of an additional OH-group into the B-ring can be accomplished, seems not to be so strictly determined, and a secondary transformation of less oxidised intermediates into more substituted ones may occur at later stages of biosynthesis (Grisebach, 1967; Hahlbrock, Grisebach, 1975). That may be the reason why higher accumulation rates of 4'-monohydroxylated derivatives as compared with the rate of accumulation of the corresponding 3',4'-di- or 3',4',5'-trihydroxylated ones are not typical of flavonols, flavones and anthocyanins, although examples of such a prevalence of simpler forms can also be found for these classes of flavonoids (Bottomley et al., 1965; Pachlich, 1969; Wildanger, Herrmann, 1973; Lawson et al., 1975).

Quantitative characteristics of accumulation changes

Multiple experimental evidence obtained in our laboratory with using buckwheat seedlings unequivocally shows that the general quantitative tendencies just outlined form the background of any changes taking place in the formation of flavonoids and play an essential role in determining the level of increase or decrease in the accumulation of separate derivatives. First of all it must be noted that there are great differences depending on whether absolute or relative changes are concerned, although definite regularities can be observed in both cases.

The range of absolute changes in the accumulation of separate derivatives generally coincides with the initial range of accumulation of the same derivatives. That is, flavonoid compounds most abundantly synthesized in the tissue are tending to show also the highest absolute increases or decreases in their accumulation under the influence of

modifying factors. Accumulation changes at the level of any other derivatives simultaneously produced are smaller and can be arranged, by their absolute magnitude, in the same order as would be the arrangement of the same flavonoids by their normal range of accumulation.

Contrary to the absolute changes the relative ones always tend to be most pronounced in the case of those derivatives showing limited accumulation while major components of the complex present usually remain comparatively inert and show only small relative changes in their accumulation.

Thus, rapidly accumulating derivatives show the largest absolute, yet the smallest relative changes when a shift in their accumulation occurs, while at the level of minor components just the opposite is generally true. Since the normal accumulation rate of flavonoids, as already mentioned, tends to correlate with the level of complexity of their molecules, the same rule can be formulated also as follows: simpler forms with comparatively short biosynthetic pathway usually show large absolute yet small relative changes when their accumulation is modified, while the accumulation of derivatives having a more complicated structure (resp. requiring more biosynthetic steps for their building) typically show large relative changes, although in absolute terms the changes may remain rather small.

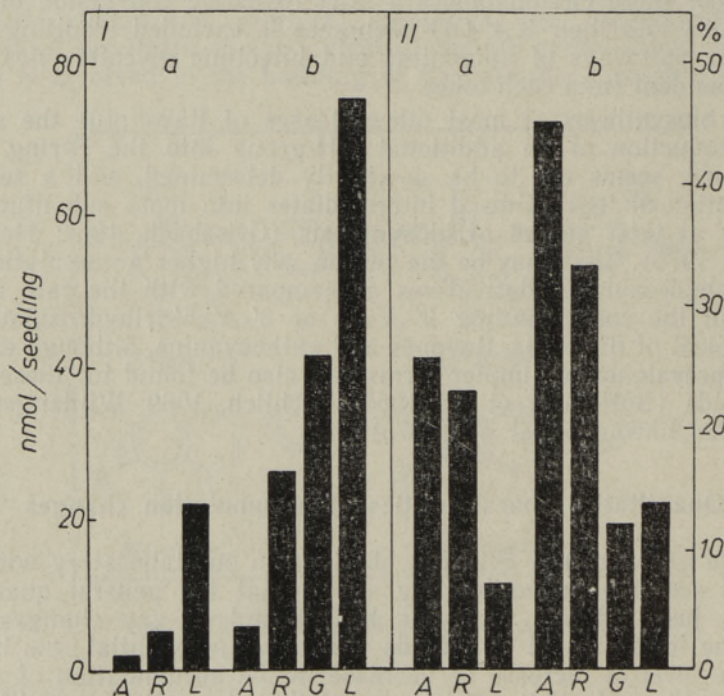


Fig. 4. Azote-induced decrease in the accumulation of flavonoids in excised buckwheat hypocotyls and cotyledons (extrapolated from data in Margna et al., 1974b). The 80-hr-old material excised from etiolated seedlings was incubated for 40 hr (16 hr light + 24 hr darkness) in a 0.1 per cent solution of NH_4NO_3 . I — absolute decrease, nmol/seedling; II — relative decrease, %. a — hypocotyls, b — cotyledons; A — anthocyanins, R — rutin, G — glycoflavones, L — leucoanthocyanidins.

The validity of this rule may be illustrated by the following buckwheat data. A 40-hour incubation of isolated seedling organs in a 0.1 per cent solution of ammonium nitrate brought about an absolute decrease in total flavonoids of about 30 nmols in hypocotyls and 150 nmols in cotyledons. The most part of this total decrease fell to the share of leucoanthocyanidins and glycoflavones (in cotyledons) — the simplest flavonoid derivatives abundantly accumulating in these tissues (Fig. 4). Absolute decrease in the content of rutin was several times lower in both organs, while the share of anthocyanins having the most complicated molecule did not exceed 6 nmols in cotyledons and about 2 nmols in hypocotyls (about 4 and 7 per cent of the total absolute decrease, respectively). Contrary to that, the relative decrease was the greatest in the case of anthocyanins (up to 45 per cent below the control), somewhat less pronounced in the case of rutin, yet remained the lowest in the accumulation of glycoflavones and leucoanthocyanidins not exceeding, within the latter two groups of flavonoids, the level of 12 or 7–14 per cent below the control values, respectively (Margna et al., 1974b).

Similar were the quantitative characteristics of changes promoted in the accumulation of buckwheat flavonoids by light treatment. Again leucoanthocyanidins and glycoflavones typically showed the highest and anthocyanins the lowest absolute levels of responses (stimulation in that case), while rutin in both hypocotyls and cotyledons occupied an intermediate position. Relative light-induced changes could be arranged in the reverse order (Table 2). The same rule held generally also in other experiments with buckwheat seedlings, although its manifestation, depending upon conditions, remained sometimes less clear-cut.

Table 2

Light-induced increase in the content of flavonoids in 5-days-old buckwheat seedlings continuously illuminated during the final 48-hr period of development

Flavonoid	Absolute increase, nmol/seedling*		Relative magnitude of the increase as compared with the dark control, %**	
	Hypocotyls	Cotyledons	Hypocotyls	Cotyledons
Anthocyanins	5.6	4.0	∞	1200
Rutin	31	69	500	125
Glycoflavones	—	125	—	45
Leucoanthocyanidins	107	144	70	40

* Extrapolated from data in (Margna et al., 1973b).

** Approximate estimates calculated from data in (Hallop, Margna, 1968; Халлоп, Маргна, 1970a) for anthocyanins, in (Hallop, Margna, 1969; Халлоп, Маргна, 1970a) for rutin, in (Халлоп, Маргна, 1970b) for glycoflavones, and in (Margna et al., 1973b) for leucoanthocyanidins.

Special investigations of that aspect in other plant species are lacking at present and it is difficult to say therefore which is the generalizing power of the buckwheat data reviewed here. However, an analysis of several other data which allow such comparison (Bottomley et al., 1965; Carlin, McClure, 1973; Weissenböck, Effertz, 1974) seems to support the general idea of this section and suggests that the rule formulated may be valid more widely.

Possible mechanisms operating

If it is true that the quantitative regularities described are a reflection of the conditions in substrate supply, it seems unavoidable to conclude that a mechanism is operating in plant cells which in quite a specific manner controls the distribution of common precursors between the independent biosynthetic pathways of different flavonoids.

The way of operation of this mechanism seems to be determined by the following principles:

i) the rate at which the precursors can be utilized for the biosynthesis of different flavonoids is inversely related to the number of intermediate steps required for the completion of their building, so that the precursors are most effectively channelled through the simpler pathways and less effectively through the more complicated ones;

ii) the distribution ratio of precursors between different flavonoid pathways does not remain constant under all circumstances but depends either upon the rate at which the precursors are supplied to the metabolic centres involved or upon the level the content of separate flavonoid derivatives has reached in the cells up to that time.

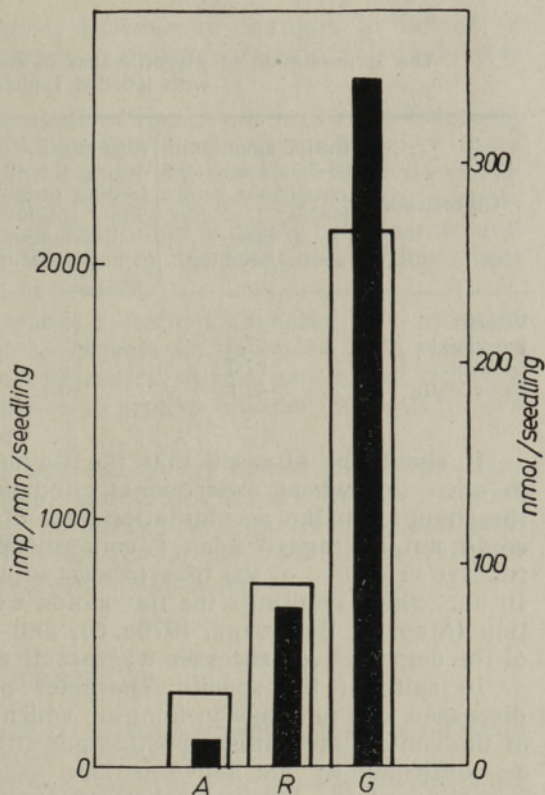
In any case, at enhanced levels of substrate supply (resp., at higher existing levels of flavonoids in the cells) the portion of precursors which can be utilized for the building of more complex flavonoids seems to be increased relatively, while the portion which can be consumed for the building of simpler flavonoids shows a relative decrease. By contrast, at reduced levels of substrate supply (resp., at lower initial content of flavonoids) relatively lesser amounts of common precursors can be channelled for the building of more complicated flavonoids, whereas their use for the building of simpler ones becomes relatively still more dominating.

Confirmation of these principles may be found in the following isotope experiment carried out in our laboratory.

80-hr-old excised cotyledons of etiolated buckwheat seedlings were incubated under continuous illumination for 40 hr in a 10^{-2} M solution of 1-C^{14} -phenylalanine. Every 4 hours the content and the radioactivity of anthocyanins, rutin, and glycoflavones were measured in the material, and the absolute increase in the amount of each of these flavonoids was determined as compared with the initial level of their content in the material at the beginning of the incubation. On the grounds of these data the share of exogenous phenylalanine in the formation of separate derivatives was calculated.

The results showed that during the experimental period (40 hr) about 600 nmols of L-phenylalanine entered a pair of cotyledons with about 12—13 per cent of that amount incorporated into the flavonoids. The pattern of total radioactivity of different flavonoids approximately resembled the general accumulation pattern of flavonoids typical of buckwheat cotyledons, yet the figural expressions of the quantitative ratios were rather different (Fig. 5). While the normal ratio of the accumulation of anthocyanins, rutin and glycoflavones was approximately 1 : 6 : 27 in buckwheat cotyledons, the distribution ratio of total radioactivity between the same flavonoids was found to be 1 : 2.5 : 7.4 under these experimental conditions. Since the overall production of flavonoids was continuously increased during the experimental period, there remained no doubt that at the enhanced level of phenylalanine supply resulting from feeding

Fig. 5. Comparison of the distribution of radioactivity in different flavonoids, after feeding labelled L-phenylalanine, with the normal accumulation pattern of the same flavonoids in buckwheat cotyledons. White bars — content of flavonoids, nmol/seedling (extrapolated from data in Margna et al., 1974b); black bars — radioactivity, imp/min/seedling (details in the text). A — anthocyanins, R — rutin, G — glycoflavones.



amino acid exogenously, the distribution of that precursor between different flavonoid pathways had changed in favour of building more complex derivatives — anthocyanins and rutin. In other words, at that level of phenylalanine supply its utilization for the formation of anthocyanins and rutin was considerably increased relatively, as compared with its utilization in these biosyntheses at the normal level of phenylalanine supplied from endogenous pools.

Analogical were the results within the group of glycoflavones. As was shown above (Fig. 3), in buckwheat cotyledons apigeninic glycoflavones are normally accumulating at a rate about twice as high as that of the corresponding luteolinic derivatives, while within both pairs the 6-C-isomers (iso-vitexin and iso-orientin) are formed in much larger amounts than their 8-C-analogues (vitexin and orientin). In accordance with that, similar were the relative amounts of these glycoflavones also before the onset of the feeding program (Table 3), reflecting normal distribution ratio of precursors in their biosynthesis in buckwheat cotyledons. Under conditions of enhanced phenylalanine supply, the relative rate of forming luteolinic glycoflavones, however, gradually increased and that of apigeninic ones decreased, resulting in that the total production of orientin and iso-orientin during the whole 40-hr experimental period of feeding phenylalanine was even somewhat greater than the production of vitexin and iso-vitexin during the same period. A comparison of radioactivities showed that the total incorporation of L-phenylalanine into luteolinic glycoflavones was, under these conditions, markedly greater than into the apigeninic ones, thus contrasting the situation which occurred in the cotyledons at the endogenous level of precursor supply, up to the transfer of the material into the phenylalanine solution. It was not surprising therefore that the original large quantitative differences in the amount of apigeninic and luteolinic glycoflavones, so typical of buckwheat cotyledons normally, were practically smoothed out by the end of the experimental period (Table 3).

Table 3

The accumulation of glycoflavones in excised buckwheat cotyledons fed with labelled L-phenylalanine

Glycoflavone	Initial amount in 80-hr-old etiolated cotyledons before feeding L-phenylalanine, nmol/seedling	Absolute increase during the 40-hr feeding program under continuous illumination, nmol/seedling	Final amount at the end of the feeding program, nmol/seedling	Total radioactivity resulting from feeding labelled L-phenylalanine, imp/min/seedling
Vitexin	43.3	53.9	97.2	492
Iso-vitexin	77.3	142	219	668
Orientin	27.0	65.4	92.4	616
Iso-orientin	49.1	149	198	911

It should be stressed that the flavonoid changes found in that and in other buckwheat experiments cited here, were wholly conditioned by the changes in the accumulation rate of separate derivatives, while they could not be regarded as a consequence of shifts taking place in the relative velocities of the biosynthesis and degradation of these flavonoids. In buckwheat seedlings the flavonoids were not subject to rapid degradation (Маргна, Вайнъярв, 1976а, б), and the possible interfering influence of the degradative processes was practically ruled out.

In spite of the specific character of the quantitative regularities discussed it is not easy to imagine which might be the biochemical nature of the control mechanism postulated, although there are all probabilities, as confirmed by the above isotope experiment, that the mechanism is operating at the level of substrate supply. One of the possibilities may be that the enzymes responsible for the biosynthesis of every different class of flavonoids are organized into separate multienzyme or multi-enzyme-like complexes which all start from one and the same parent precursor (chalcone/flavanone?). If to believe that a further molecule of that initial substrate, most likely, can be captured by such complexes after the preceding one has passed through all the intermediate steps and the flavonoid end-product has been released, a satisfactory basis for interpretations would be gained. Enzyme complexes consisting of few links should be able to consume, during a time unit, much more substrate molecules than do the related complexes having a more complicated enzymic structure. As a result, the consumption of common precursors proceeds with the highest efficiency by the enzyme complexes responsible for the building of simpler flavonoids. This provides a good explanation why just the latter are usually accumulating much more rapidly than the flavonoids having a more complex basic skeleton.

It is rather difficult to explain, however, why the distribution of common precursors between separate flavonoid pathways tends to be changed by altered levels of precursor supply/increased content of flavonoid compounds in the tissue. One might assume that the flavonoid end-products are able to act as weak feedback inhibitors of the relevant enzyme complexes and that the activity of these complexes is dependent upon the concentration of flavonoids in the cells. Hence, according to how the content of a particular class of flavonoids increases in the cells, the catalytic activity of the enzymes involved should become progressively more suppressed, resulting in that the enzymes lose a certain part of their initial capacity of reacting with the substrate. As a consequence, the accumulation rate of these flavonoids should be decreased and the relative

amounts of all flavonoid products in that tissue changed in favour of other related flavonoids whose enzyme complexes remain relatively less suppressed by that time.

The difficulty however is that the bulk of flavonoids formed is obviously rapidly removed from the sites of biosynthesis into vacuoles where these compounds become practically isolated from cell metabolic activities. The mechanism suggested may thus work only provided that certain proportionality exists in the distribution of flavonoids between cytoplasmic and vacuolar compartments of the cell. Whether or not that precondition might be fulfilled normally is not known at present.

In conclusion, much further work is needed to solve the intricate problems related to the quantitative aspects of flavonoid accumulation. It is hoped that the facts and views presented in this paper will facilitate the development of new approaches and arouse broader interest in this field, so far practically unexplored.

Acknowledgements. My thanks are due to my coworkers Lembe Laanest, Margareete Otter, Evi Margna, and Tiiu Vainjärv for their expert technical assistance in performing the buckwheat experiments cited here, and to all of them together with Ants Tohver for the constructive criticism they have supplied during the preparation of this paper.

REFERENCES

- Eate-Smith, E. C., Lerner, N. H., 1954. Leuco-anthocyanins. 2. Systematic distribution of leuco-anthocyanins in leaves. *Biochem. J.* **58** : 126—132.
- Bottomley, W., Smith, H., Galston, A. W., 1965. A phytochrome mediated effect of light on the hydroxylation pattern of flavonoids in *Pisum sativum* var. 'Alaska'. *Nature* **207** : 1311—1312.
- Carlin, R. M., McClure, J. W., 1973. Action spectra for C-glucosylflavone accumulation in *Hordeum vulgare* plumules. *Phytochemistry* **12** : 1009—1015.
- Creasy, L. L., 1968. The increase in phenylalanine ammonia-lyase activity in strawberry leaf disks and its correlation with flavonoid synthesis. *Phytochemistry* **7** : 441—446.
- Creasy, L. L., 1974. Sequence of development of autumn coloration in *Euonymus*. *Phytochemistry* **13** : 1391—1394.
- Creasy, L. L., Swain, T., 1966. Flavan production in strawberry leaves. *Phytochemistry* **5** : 501—509.
- Feucht, W., 1975. Flavonoide in *Prunus-Callus*. *Planta med.*, Suppl. : 112—116.
- Forrest, G. I., Bendall, D. S., 1969. The distribution of polyphenols in the tea plant (*Camellia sinensis* L.). *Biochem. J.* **113** : 741—755.
- Grisebach, H., 1965. Biosynthesis of flavonoids. In: *Chemistry and Biochemistry of Plant Pigments* (T. W. Goodwin, ed.) : 279—308. Academic Press, London—New York.
- Grisebach, H., 1967. *Biosynthetic Patterns in Microorganisms and Higher Plants*. John Wiley & Sons, New York—London—Sydney.
- Grisebach, H., Barz, W., 1969. *Biochemie der Flavonoide*. *Naturwissenschaften* **56** : 538—544.
- Hahlbrock, K., Grisebach, H., 1975. Biosynthesis of flavonoids. In: *The Flavonoids* (J. B. Harborne, T. J. Mabry, and H. Mabry, eds.) : 866—915. Chapman and Hall, London.
- Hallop, L., Margna, U., 1968. Antotsüaani moodustumise kineetika tatraidandite hüpokotüülides, olenevalt indutseeriva valgusperioodi kestusest ja valguse intensiivsusest. *ENSV TA Toimet.*, **Biol.** **17** : 154—163.
- Hallop, L., Margna, U., 1969. Rutiini moodustumise kineetika tatraidandite hüpokotüülides olenevalt valgustusest. *ENSV TA Toimet.*, **Biol.** **18** : 184—195.
- Harborne, J. B., 1962. Chemicogenetical studies of flavonoid pigments. In: *The Chemistry of Flavonoid Compounds* (T. A. Geissman, ed.) : 593—617. Pergamon Press, Oxford—London—New York—Paris.
- Harborne, J. B., 1967. *Comparative Biochemistry of the Flavonoids*. Academic Press, London—New York.

- Harraschain, H., Mohr, H., 1963. Der Einfluß sichtbarer Strahlung auf die Flavonoid-Synthese und Morphogenese der Buchweizenkeimlinge (*Fagopyrum esculentum* Moench) II. Flavonol-Synthese und Hypokotylwachstum. *Z. Bot.* **51** : 277—299.
- Hilton, P. J., Palmer-Jones, R., Ellis, R. T., 1973. Effects of season and nitrogen fertiliser upon the flavanol composition and tea making quality of fresh shoots of tea (*Camellia sinensis* L.) in Central Africa. *J. Sci. Fd Agric.* **24** : 819—826.
- Ishikura, N., 1972. Anthocyanins and other phenolics in autumn leaves. *Phytochemistry* **11** : 2555—2558.
- Krause, J., Reznik, H., 1972. Der Einfluß der Phosphat- und Nitratversorgung auf den Phenylpropanstoffwechsel in Buchweizenblättern (*Fagopyrum esculentum* Moench). *Z. Pflanzenphysiol.* **68** : 134—143.
- Lawanson, A. O., Ojeniyi, A., Nduka, C. E., Osueke, S. O., 1975. Distribution of cyanidin-3-galactoside and pelargonidin-3-glucoside in mineral-deficient maize seedlings. *Fyton* **33** : 187—191.
- Margna, U., 1977. Control at the level of substrate supply — an alternative in the regulation of phenylpropanoid accumulation in plant cells. *Phytochemistry* **16** : 419—426.
- Margna, U., Hallop, L., Margna, E., Tohver, M., 1967. Chromatographic and spectrophotometric evidence for the occurrence of luteolin and apigenin C-glycosides in the cotyledons of buckwheat seedlings. *Biochim. Biophys. Acta* **136** : 396—399.
- Margna, U., Laanest, L., Margna, E., Otter, M., Vainjärv, T., 1973a. The influence of temperature on the accumulation of flavonoids in buckwheat and some other plant seedlings. *ENSV TA Toimet., Biol.* **22** : 163—175.
- Margna, U., Laanest, L., Margna, E., Otter, M., Vainjärv, T., 1974a. Sugar effects on the formation of buckwheat flavonoids: some new aspects and concluding remarks. *ENSV TA Toimet., Biol.* **23** : 19—29.
- Margna, U., Laanest, L., Margna, E., Otter, M., Vainjärv, T., 1974b. Azote-induced changes in the accumulation of buckwheat seedling flavonoids. *ENSV TA Toimet., Biol.* **23** : 298—304.
- Margna, U., Laanest, L., Margna, E., Vainjärv, T., 1973b. Light-stimulated accumulation of leucoanthocyanidins and other flavonoids in buckwheat seedlings. *ENSV TA Toimet., Biol.* **22** : 226—232.
- McClure, J. W., 1968. Photocontrol of *Spirodela intermedia* flavonoids. *Plant Physiology* **43** : 193—200.
- Melin, D., 1975a. Les flavonoides des tiges principales de *Periploca graeca* cultivé en conditions uniformes. *Phytochemistry* **14** : 2119—2126.
- Melin, D., 1975b. Les flavonoides des rameaux végétatifs de *Periploca graeca*. *Phytochemistry* **14** : 2363—2369.
- Pacheco, H., 1969. Biogenèse des pigments flavoniques. *Bull. Soc. Franç. Physiol. Végét.* **15** : 3—28.
- Pachlich, E., 1969. Bildung und Beeinflußbarkeit von Flavonoiden und Chlorogensäuren in Keimlingen *Silybum marianum*. *Flora, Abt. B* **158** : 443—453.
- Paech, K., Eberhardt, F., 1952. Untersuchungen zur Biosynthese der Anthocyane. *Z. Naturforschg.* **7b** : 664—670.
- Paynot, M., Martin, C., 1968. Composés flavoniques, floraison et hypersensibilité aux virus chez les végétaux. *C. R. Acad. Sci.* **266** : 680—682.
- Rathmell, W. G., Bendall, D. S., 1971. Phenolic compounds in relation to phytoalexin biosynthesis in hypocotyls of *Phaseolus vulgaris*. *Physiol. Pl. Pathol.* **1** : 351—362.
- Rossiter, R. C., 1969. Physiological and ecological studies on the oestrogenic isoflavones in subterranean clover. VII. Effects of nitrogen supply. *Aust. J. Agric. Res.* **20** : 1043—1051.
- Rossiter, R. C., Beck, A. B., 1966. Physiological and ecological studies on the oestrogenic isoflavones in subterranean clover (*T. subterraneum* L.) I. Effects of temperature. *Aust. J. Agric. Res.* **17** : 29—37.
- Scherf, H., Zenk, M. H., 1967. Der Einfluß des Lichtes auf die Flavonoidsynthese und die Enzyminduktion bei *Fagopyrum esculentum* Moench. *Z. Pflanzenphysiol.* **57** : 401—418.
- Seshadri, T. R., 1962. Interconversions of flavonoid compounds. In: *The Chemistry of Flavonoid Compounds* (T. A. Geissman, ed.) : 156—196. Pergamon Press. Oxford—London—New York—Paris.
- Sporne, K. R., 1975. A note on ellagitannins as indicators of evolutionary status in dicotyledons. *New Phytologist* **75** : 613—618.
- Stafford, H. A., 1966. Regulatory mechanisms in anthocyanin biosynthesis in first internodes of *Sorghum vulgare*: effect of presumed inhibitors of protein synthesis. *Plant Physiol.* **41** : 953—961.

- Thakur, M. L., Ibrahim, R. K., 1974. Biogenesis of flavonoids in flax seedlings. *Z. Pflanzenphysiol.* 71 : 391—397.
- Voirin, B., Lebreton, P., 1972. Influence de la température sur le métabolisme des flavonoides chez *Asplenium trichomanes*. *Phytochemistry* 11 : 3435—3439.
- Wallace, J. W., 1975. Biosynthetic studies on flavones and C-glycosylflavones: B-ring oxidation patterns. *Phytochemistry* 14 : 1765—1768.
- Wallace, J. W., Alston, R. E., 1966. C-glycosylation of flavonoids. *Plant & Cell Physiol.* 7 : 699—700.
- Wallace, J. W., Grisebach, H., 1973. The *in vivo* incorporation of a flavanone into C-glycosylflavones. *Biochim. Biophys. Acta* 304 : 837—841.
- Wallace, J. W., Mabry, T. J., Alston, R. E., 1969. On the biogenesis of flavone O-glycosides in the *Lemnaceae*. *Phytochemistry* 8 : 93—99.
- Weissenböck, G., 1972. Verteilung der Phenylalanin-Ammonium-Lyase (PAL)-Aktivität und Akkumulation flavonoider Verbindungen in Keimlingen von *Impatiens balsamina* L. *Z. Pflanzenphysiol.* 66 : 243—250.
- Weissenböck, G., Eifertz, B., 1974. Entwicklungs- und lichtabhängige Akkumulation von C-Glycosylflavonen im Haferkeimling (*Avena sativa* L.). *Z. Pflanzenphysiol.* 74 : 298—326.
- Wildanger, W., Herrmann, K., 1973. Flavonole und Flavone der Gemüsearten. I. Flavonole der Kohlarten. *Z. Lebensm. Unters.-Forsch.* 152 : 134—137.
- Wong, E., 1968. The role of chalcones and flavanones in flavonoid biosynthesis. *Phytochemistry* 7 : 1751—1758.
- Wong, E., Grisebach, H., 1969. Further studies on the role of chalcone and flavanone in biosynthesis of flavonoids. *Phytochemistry* 8 : 1419—1426.
- Абышева Л. Н., 1972. Содержание гликофлавонов и рутина в листьях гречихи в зависимости от обеспеченности бором. *Физиол. биохим. культ. раст.* 4 : 529—534.
- Вольнец А. П., 1969. Полифенолы льна-долгунца, обработанного гербицидами. *Докл. АН БССР* 13 : 1036—1038.
- Ламан Н. А., Вольнец А. П., 1974. Флавоноиды в онтогенезе люпина желтого (*Lupinus luteus* L.). *Физиол. раст.* 21 : 737—745.
- Маргна У. В., Вайнъярв Т. Р., 1976а. О скорости катаболического расщепления флавоноидных структур в проростках гречихи. В кн.: Регуляция роста и питание растений : 125—132. Рига.
- Маргна У. В., Вайнъярв Т. Р., 1976б. Метаболизм флавоноидов в проростках гречихи. В кн.: Тезисы III Всесоюзного симпозиума по фенольным соединениям : 30—31. Тбилиси.
- Маргна У. В., Вайнъярв Т. Р., Маргна Э. Р., 1974. Связь усиленного накопления флавоноидов в осенних листьях со сдвигами в белковом обмене. *Изв. АН ЭССР, Биол.* 23 : 112—116.
- Маргна У., Маргна Э., Оттер М., 1969. Действие некоторых антибиотиков на образование антоцианов и рутина в гипокотылях проростков гречихи. *Изв. АН ЭССР, Биол.* 18 : 291—299.
- Маргна У., Халлоп Л., 1971. Эффект экранирования на светиндуцированное образование флавоноидов в проростках гречихи. *Изв. АН ЭССР, Биол.* 20 : 347—349.
- Тохвер М., Халлоп Л., Маргна Э., Маргна У., 1967. Хроматографическая и спектрофотометрическая характеристика флавоноидов проростков гречихи. *Изв. АН ЭССР, Биол.* 16 : 136—148.
- Халлоп Л., Маргна У., 1970а. О светозависимости образования антоцианов и рутина в семядольных листочках проростков гречихи. *Изв. АН ЭССР, Биол.* 19 : 17—24.
- Халлоп Л., Маргна У., 1970б. Влияние света на образование гликофлавонов в проростках гречихи. *Изв. АН ЭССР, Биол.* 19 : 167—171.
- Шалашвили А. Г., 1970. Катехины, лейкоантоцианидины и флавонолы рододендронов кавказского и понтийского и их изменения при вегетации. Автореф. дисс. канд. биол. н. Тбилиси.
- Школьник М. Я., Абышева Л. Н., 1975. Влияние борной недостаточности на содержание ингибитора роста флавонол-3-гликозида и других флавоноидов у томатов. *Физиол. биохим. культ. раст.* 7 : 291—297.

Udo MARGNA

FLAVONOIDIDE AKUMULATSIOONI KVANTITATIIVSED SEADUSPÄRASUSED VEGETATIIVSETES TAIMEKUDEDES

Resümee

Artiklis on antud ülevaade andmetest, mis näitavad, et erinevused eri tüüpi flavonoidide akumulatsiooni kiiruses olenevad nende ühendite põhistruktuuri keerukusest ning biosünteesitee suhtelisest pikkusest. Kui taimekude on võimeline üheaegselt sünteesima mitmeid flavonoidderivaate, siis kõige lihtsamaid neist moodustub tavaliselt kõige rohkem. Keerulisemate vormide biosüntees toimub aeglasemalt, ehituselt kõige komplitseeritumate derivaatide sisaldus aga jääb kõige madalamaks. Sama tüüpi korrelatsioonid ilmnevad ka siis, kui flavonoidide moodustumise intensiivsus vaadeldavas koes mingi modifitseeriva teguri toimel muutub. Lihtsama ehitusega *resp.* kiiremini sünteesitavate derivaatide puhul on muutused tavaliselt absoluutväärtuselt suured, kuid suhtelise ulatuse poolest väikesed. Keerulisema struktuuriga *resp.* raskemini sünteesitavate flavonoidide puhul on pilt teistsugune: absoluutselt võttes jäävad muutused reeglina väikesteks, kuid suhtelises plaanis ulatuvad märksa suuremate väärtusteni, kui seda täheldatakse lihtsama ehitusega flavonoidderivaatide puhul. Oletatakse, et niisuguste seaduspärasuste kujunemise määravad erinevused ühiste lähtesubstraatide jaotumises eri struktuuriga flavonoidide biosünteesiteede vahel.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Eksperimentaalbioloogia Instituut

Toimetusse saabunud
15. III 1977

Удо МАРГНА

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НАКОПЛЕНИЯ ФЛАВОНОИДОВ В ТКАНЯХ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ

Резюме

Рассматриваются экспериментальные данные, свидетельствующие о том, что различия в скорости накопления флавоноидов в вегетативных тканях растений зависят от степени сложности их основной структуры и относительной длины путей их биосинтеза. При одновременном формировании в тканях различных флавоноидов в наибольших количествах обычно синтезируются самые простые производные, менее интенсивно идет биосинтез более сложных форм, а меньше всего накапливаются самые сложные по строению флавоноидные вещества. Корреляции такого же характера обнаруживаются и при возникновении изменений в ходе накопления флавоноидов, независимо от того, каким фактором эти изменения вызваны. У более простых форм с относительно коротким путем биосинтеза (быстро аккумулирующие производные) изменения обычно весьма значительные в абсолютном и незначительные в относительном плане. В накоплении же флавоноидов более сложного строения (медленно синтезирующиеся производные) картина иная: изменения, как правило, не очень большие по абсолютным размерам, но весьма существенные процентно, если сравнить с исходным содержанием этих производных до воздействия модифицирующими факторами. Предполагается, что проявление указанных количественных закономерностей определяется различиями в распределении единых предшественников между параллельными путями биосинтеза различных по структуре флавоноидов.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
15/III 1977

Олег ТООМПУУ, Ави́гея ИВАНОВА, Виктор ЩЕРБАКОВ

ИЗУЧЕНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ РЕКОМБИНАЦИИ У ФАГА Т4. V. ОПТИМИЗАЦИЯ ПАРАМЕТРОВ ТЕОРИИ С УЧЕТОМ РАЗЛИЧНОЙ КОРРЕКТИРУЕМОСТИ МУТАЦИЙ

В предыдущей работе (Тоомпуу и др., 1976) обнаружено, что частота рекомбинаций между двумя очень тесно сцепленными мутациями rII чувствительна к присутствию в системе третьего, не проявляющегося фенотипически маркера, если последний вводится в непосредственной близости от изучаемых мутаций. Этот факт позволил предположить, что коррекция молекулярных гетерозигот у Т4 зависит от структуры репарируемого участка и, следовательно, должна быть аллель-специфической. Действительно, последующие исследования показали, что частота коррекции к дикому типу варьирует для разных мутантов от величин менее $1 \cdot 10^{-2}$ до $1 \cdot 10^{-1}$ (Тоомпуу, Щербаков, 1976а; Щербаков и др., 1977а; Щербаков и др., 1977б). В случае малых частот рекомбинации при сопоставлении теории (Тоомпуу, Щербаков, 1975) с экспериментом в тестах на аддитивность (Тоомпуу, Щербаков, 1976б) и на интерференцию (Тоомпуу, Щербаков, 1976в) разная корректируемость мутаций должна отражаться в увеличении разброса точек из-за непостоянства параметра корректируемости. К сожалению, имеющиеся в литературе данные по двух- и трехфакторным скрещиваниям мутантов rII фага Т4 (Chase, Doermann, 1958; Edgar и др., 1962; Fisher, Bernstein, 1965) относятся к маркерам с неизвестной корректируемостью. В этой связи в данном исследовании измерялись частоты рекомбинации между такими мутантами rII , о корректируемости которых мы имели представление по независимым экспериментам (Щербаков и др., 1977а; Щербаков и др., 1977б). Частоты группировали по мутантам с близкой корректируемостью, и на ЭВМ по критерию минимальной интерференции проводился поиск наилучших параметров теории, учитывая при этом распределение длины гибридной области, а также вклад двойных статистически независимых рекомбинационных событий в измеряемые частоты рекомбинации.

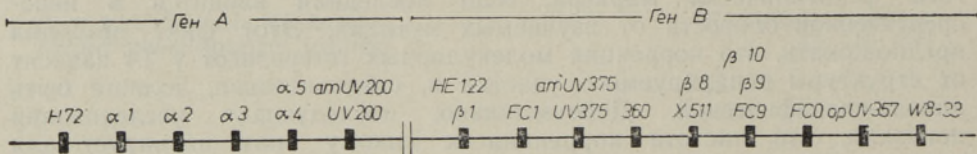
Материал и методика

Питательные среды, получение фаговых клонов, определение титра фагов и техника стандартных скрещиваний описаны ранее (Тоомпуу и др., 1976).

Бактерии. В работе использованы штаммы *Escherichia coli* ВВ, 594(λ), К233 (получены из коллекции ВНИИ-Генетика), СА244, СА265, СА180 (получены от Ф. Сталя, США). Штамм ВВ использовался в качестве хозяина во всех фаговых скрещиваниях, для приготовления фаговых клонов и определения титров в них, а также для измерения тотального выхода фага в скрещиваниях. Штамм 594(λ) непермиссивен

для всех мутантов *rII*. Штамм K223, лизогенный по λ , пермиссивен для мутантов *rII* типа опал (кодон УГА) и непермиссивен для прочих мутантов *rII*. Штаммы CA265 и CA180, также лизогенные по λ , являются пермиссивными для мутантов *rII* типа амбер (кодон УАГ) и непермиссивными для прочих мутантов *rII*. Штаммы CA265, CA180 и CA244 изогенны.

Бактериофаги. Использованные в работе мутанты *rII* фага T4 приведены на рисунке. Мутации α_4 , α_5 , β_1 , FC1, β_8 , FC9, β_9 , β_{10} и FC0 относятся к мутациям типа сдвига фазы. Маркеры H72 (амбер), UV200 (охра), *amUV200* (амбер), HE122 (амбер), UV375 (охра), *amUV375* (амбер), 360 (охра), X511 (охра), *opUV357* (опал) представляют собой мутации типа замены основания (нонсенс), а маркер W8-33 — делецию локализованную в дистальном участке гена *rIIB*. Мутации α_1 , α_2 и α_3 — это спонтанные точковые мутации неизвестной структуры. Мутация α_2 выделена как предположительный внутригенный супрессор α_1 (Чирков и др., 1976). Однако при прямой проверке потомства от скрещивания $\alpha_1 + \alpha_2$ среди рекомбинации с фенотипом *rII*⁺ двойной мутант $\alpha_1\alpha_2$ не обнаружен.



Последовательность маркеров в области *rII* фага T4. Расстояния между маркерами даны не в соответствии с масштабом.

Дикий штамм T4D получен от К. Эбисузаки (Канада). Мутанты UV200, HE122, FC1, UV375, 360, X511, FC9, FC0 получены от С. П. Чеймпа (США), мутант H72 — от Ю. П. Винецкого (Институт общей генетики АН СССР), мутант W8-33, первоначально выделенный С. Бензером (США), — от Н. И. Матвиенко (Институт биохимии и физиологии микроорганизмов АН СССР). Амбер-мутант *amUV200* получен нами

Частоты рекомбинации в двух- и трехфакторных скрещиваниях *rII*-мутантов фага T4

Группа	Маркеры			$M_{i/j} \cdot 10^2$	$M_{j/h} \cdot 10^2$	$M_{j/ih} \cdot 10^4$
	<i>i</i>	<i>j</i>	<i>k</i>			
1	2	3	4	5	6	7
	H72	UV375	<i>opUV357</i>	$36,90 \pm 0,84$	$30,272 \pm 0,014$	$39,86 \pm 0,74$
	H72	360	<i>opUV357</i>	$38,64 \pm 1,02$	$30,286 \pm 0,024$	$310,9 \pm 1,0$
	H72	X511	<i>opUV357</i>	$36,28 \pm 0,84$	$30,208 \pm 0,010$	$37,84 \pm 0,74$
	H72	FC9	<i>opUV357</i>	$37,12 \pm 0,64$	$30,162 \pm 0,010$	$35,10 \pm 0,52$
	H72	UV375	W8-33	$36,90 \pm 0,84^*$	$33,40 \pm 0,52$	3127 ± 28
	H72	360	W8-33	$38,64 \pm 1,02^*$	$33,38 \pm 0,14$	3127 ± 10
	H72	X511	W8-33	$36,28 \pm 0,84^*$	$33,02 \pm 0,04$	3128 ± 16
	H72	FC9	W8-33	$37,12 \pm 0,64^*$	$33,06 \pm 0,56$	3119 ± 1
I	<i>amUV200</i>	UV375	<i>opUV357</i>	$22,68 \pm 0,14$	$30,224 \pm 0,022$	$34,82 \pm 0,42$
	<i>amUV200</i>	360	<i>opUV357</i>	$23,30 \pm 0,18$	$30,226 \pm 0,012$	$35,18 \pm 0,50$
	<i>amUV200</i>	X511	<i>opUV357</i>	$23,20 \pm 0,20$	$30,198 \pm 0,006$	$34,06 \pm 0,22$
	<i>amUV200</i>	FC9	<i>opUV357</i>	$22,82 \pm 0,16$	$30,133 \pm 0,008$	$32,82 \pm 0,02$
	HE122	UV375	<i>opUV357</i>	$30,206 \pm 0,018$	$30,194 \pm 0,014$	$31,41 \pm 0,22$
	HE122	360	<i>opUV357</i>	$30,216 \pm 0,018$	$30,204 \pm 0,028$	$32,48 \pm 0,28$
	HE122	X511	<i>opUV357</i>	$30,270 \pm 0,010$	$30,0157 \pm 0,030$	$31,31 \pm 0,08$
	HE122	FC9	<i>opUV357</i>	$30,340 \pm 0,014$	$30,110 \pm 0,009$	$30,734 \pm 0,040$

1	2	3	4	5	6	7
	H72	FC1	opUV357	38,24±1,24	30,628±0,062	327,6±2,4
	H72	β8	opUV357	37,54±0,20	30,720±0,084	326,4±3,2
	H72	FC1	W8-33	38,24±1,24*	33,24±0,22	3133±15,2
	H72	β8	W8-33	37,54±0,20*	33,32±0,20	3108±4,0
II	H72	β9	W8-33	37,40±1,40*	33,48±0,54	3112±19
	amUV200	FC1	opUV357	33,10±0,14	30,528±0,072	318,2±2,4
	amUV200	β8	opUV357	32,72±0,16	30,524±0,060	320,8±2,2
	HE122	FC1	opUV357	30,580±0,012	30,418±0,008	322,4±2,6
	HE122	β8	opUV357	30,600±0,064	30,460±0,024	326,2±4,0
	H72	UV200	opUV357	24,96±0,30	22,90±0,34	253,0±8,6
	H72	UV200	W8-33	24,96±0,30*	24,32±0,30	3115±15
	α1	UV200	amUV375	22,98±0,26	22,68±0,10**	452,8±3,6
III	α2	UV200	amUV375	22,38±0,14	22,68±0,10**	443,6±2,4
	α3	UV200	amUV375	22,50±0,18	22,68±0,10**	447,2±3,8
	α4	UV200	amUV375	21,25±0,11	22,68±0,10**	428,2±2,8
	α5	UV200	amUV375	21,27±0,09	22,68±0,10**	432,4±0,0
	H72	α2	opUV357	22,20±0,12	24,18±0,18	244,8±5,6
	H72	α3	opUV357	23,40±0,06	25,04±0,20	265,4±8,6
	H72	α2	W8-33	22,20±0,12*	26,24±0,50	381,8±8,4
IV	H72	α3	W8-33	23,40±0,06*	25,96±0,44	390,0±4,8
	α1	α2	amUV375	30,618±0,046	45,76±0,54**	321,6±0,0
	α1	α3	amUV375	31,13±0,64	46,04±0,50**	332,0±1,2
	α2	α3	amUV375	70,520±0,20	46,04±0,50**	717,2±0,7
	H72	α1	opUV357	22,46±0,14	25,04±0,26	247,8±1,4
	H72	α4	opUV357	24,20±0,40	23,40±0,20	252,6±8,0
	H72	α5	opUV357	24,22±0,02	23,66±0,14	252,2±7,6
	H72	β1	opUV357	27,16±0,60	30,536±0,020	320,6±1,0
	H72	α1	W8-33	22,46±0,14*	25,36±0,24	377,6±6,4
	H72	α4	W8-33	24,20±0,40*	25,58±0,26	3109±6,2
	H72	α5	W8-33	24,22±0,02*	24,90±0,38	398,4±11,8
	H72	β1	W8-33	27,16±0,60*	22,84±0,12	3114±16,8
	H72	β10	W8-33	26,84±0,86*	23,06±0,20	3108±9,0
	H72	FC0	W8-33	27,08±0,44*	23,04±0,10	3116±10,2
	α1	α4	amUV375	23,08±0,10	24,30±0,28**	2771,0±3,2
	α1	α5	amUV375	23,02±0,16	24,36±0,22**	257,8±4,6
	α1	β1	amUV375	25,06±0,38	20,334±0,052**	38,84±0,84
V	α1	HE122	amUV375	27,08±0,42**	100,282±0,016**	310,5±0,6
	α2	α4	amUV375	22,74±0,10	24,30±0,28**	261,6±2,2
	α2	α5	amUV375	22,44±0,10	24,36±0,22**	249,0±2,2
	α2	β1	amUV375	24,46±0,06	20,334±0,052**	38,54±0,58
	α2	HE122	amUV375	25,50±0,40**	100,282±0,016**	2610,8±0,7
	α3	α4	amUV375	22,98±0,18	24,30±0,28**	2472,2±2,8
	α3	α5	amUV375	22,62±0,34	24,36±0,22**	255,4±3,4
	α3	β1	amUV375	24,50±0,20	20,334±0,052**	39,16±0,60
	α3	HE122	amUV375	25,90±0,36**	100,282±0,016**	311,4±1,4
	α4	β1	amUV375	23,30±0,14	20,334±0,052**	37,24±0,40
	α4	HE122	amUV375	24,96±0,32**	100,282±0,016**	38,00±0,38
	α5	β1	amUV375	23,56±0,42	20,334±0,052**	37,62±0,84
	α5	HE122	amUV375	24,60±0,20**	100,282±0,016**	28,14±0,54
	amUV200	β1	opUV357	22,44±0,16	20,452±0,030	39,54±0,78

$M_{j/ih}$ — удвоенная частота рекомбинантов дикого типа в трехфакторном скрещивании; $M_{i/j}$, $M_{j/h}$ — частоты рекомбинации, определяемые как удвоенные частоты рекомбинантов одного реципрокного класса. Эти частоты, за исключением отмеченных звездочками, определялись в тех же трехфакторных скрещиваниях, что и $M_{j/ih}$, посевом на соответствующие супрессорные штаммы *E. coli* (см. текст). Верхний левый индекс при частотах обозначает число определений.

* Частота рекомбинации определена в скрещивании данного маркера *j* с двойным мутантом H72opUV357.

** Частота рекомбинации определена в двухфакторном скрещивании.

из UV200 за счет спонтанной транзиции АТТ → АТЦ. Происхождение остальных маркеров описано ранее (Чирков и др., 1976; Щербаков и др., 1977а). Все двойные мутанты rII (таблица) получены нами.

Анализ данных на ЭВМ. Применялся усовершенствованный вариант нашей рекомбинационной модели (Щербаков, Тоомпуу, 1977). Задавались функции

$$R_{i/j} = B + \left\{ A \operatorname{erf} \left(\frac{D_{ij}}{\sqrt{\pi}} \right) + (A+B-C) \left[1 - \operatorname{erf} \left(\frac{D_{ij}}{\sqrt{\pi}} \right) \right] \right\} D_{ij} - (B-C) e^{-\frac{(D_{ij})^2}{\pi}}, \quad (1)$$

$$R_{j/h} = B + \left\{ A \operatorname{erf} \left(\frac{D_{jh}}{\sqrt{\pi}} \right) + (A+B-C) \left[1 - \operatorname{erf} \left(\frac{D_{jh}}{\sqrt{\pi}} \right) \right] \right\} D_{jh} - (B-C) e^{-\frac{(D_{jh})^2}{\pi}}, \quad (2)$$

$$2R_{j/ih} = B + (B-C) \left\{ \left[\operatorname{erf} \left(\frac{D_{ij} + D_{jh}}{\sqrt{\pi}} \right) - \operatorname{erf} \left(\frac{D_{ij}}{\sqrt{\pi}} \right) \right] D_{ij} + \left[\operatorname{erf} \left(\frac{D_{ij} + D_{jh}}{\sqrt{\pi}} \right) - \operatorname{erf} \left(\frac{D_{jh}}{\sqrt{\pi}} \right) \right] D_{jh} - e^{-\frac{(D_{ij})^2}{\pi}} - e^{-\frac{(D_{jh})^2}{\pi}} + e^{-\frac{(D_{ij} + D_{jh})^2}{\pi}} \right\}, \quad (3)$$

где $R_{i/j}$ и $R_{j/h}$ — частоты рекомбинации в скрещиваниях $i^+j^- \times i^-j^+$ и $j^+k^- \times j^-k^+$ соответственно; $R_{j/ih}$ — частота рекомбинации по центральному маркеру j в скрещивании $i^-j^+k^- \times i^+j^-k^+$; D_{ij} и D_{jh} — генетические расстояния $i-j$ и $j-k$, выраженные в единицах длины гибридной области (средняя генетическая длина гибридной области нормирована на единицу); $\operatorname{erf}(z) = \frac{2}{\sqrt{\pi}} \int_0^z e^{-t^2} dt$ — табулированная функция

ошибок; $A = \frac{1}{2} F \bar{m} \xi \alpha$, $B = \frac{1}{2} F \bar{m} \xi \beta$ и $C = \frac{1}{2} F \bar{m} \xi \mu \left(1 - \frac{\mu}{2} \right)$ — параметры модели; F — поправочный коэффициент Леннокса; m — среднее число элементарных актов рекомбинации на одну фаговую частицу в клетке; ξ — математическое ожидание усеченного по центру нормального распределения, которому согласно модели подчиняется длина гибридной области; α и β — вероятности распада конфигурации с перекрестной связью на свободные гибридные молекулы ДНК с рекомбинантными и родительскими флангами соответственно ($\alpha + \beta = 1$); μ — средняя вероятность коррекции участка неспаривания в молекулярной гетерозиготе.

На ЭВМ обрабатывались частоты рекомбинации R , характеризующие вероятность сегрегации маркеров при условии, что каждый рекомбинант в лизате является результатом одного элементарного рекомбинационного события. Для того, чтобы иметь экспериментальные значения R , в измеряемые частоты M вводились поправки Δ на случайное совпадение независимых рекомбинационных событий. Поправки вычислялись по формулам (Щербаков, Тоомпуу, 1977) $R_{i/j} = M_{i/j} + \Delta_{i/j}$,

$$R_{j/h} = M_{j/h} + \Delta_{j/h}, \quad R_{j/ih} = M_{j/ih} - \Delta_{j/ih}, \quad \text{где } \Delta_{i/j} = 1,11 (M_{i/j})^2, \quad \Delta_{j/h} = 1,11 (M_{j/h})^2, \quad \Delta_{j/ih} = 1,11 M_{i/j} M_{j/h} - 2,22 M_{j/ih} (M_{i/j} + M_{j/h} - M_{j/ih}).$$

Машина вела поиск наилучших параметров функций, решая задачи двух типов: тест на аддитивность и тест на интерференцию.

В тесте на аддитивность для всех экспериментально изученных комбинаций $i-j-k$ по функциям (1) и (2) вычислялись расстояния D_{ij} и

D_{jk} . Оптимальными считались такие параметры, которые приводили к минимальному значению функции

$$\Phi_{\text{адд.}}(A, B, C) = \sqrt{\frac{1}{2n} \sum_i \sum_j \sum_k \left[\left(1 - \frac{D_{ij} + D_{jk}}{D_{ik}} \right)^2 + \left(1 - \frac{D_{ik}}{D_{ij} + D_{jk}} \right)^2 \right]},$$

где n — число комбинаций $i-j-k$.

В тесте на интерференцию для всех исследованных комбинаций $i-j-k$ исходя из экспериментальных значений R_{ij} и R_{jk} по функциям (1) и (2) находили расстояния D_{ij} и D_{jk} , которые затем вставлялись в функцию (3). Вычисленные по последней функции значения $(R_{j/ik})_{\text{теор.}}$ сравнивали с экспериментальными значениями $(R_{j/ik})_{\text{эксп.}}$, полученными в соответствующих трехфакторных скрещиваниях. Оптимальными принимались такие параметры, которые приводили к минимальному значению функции

$$\Phi_{\text{инт.}}(A, B, C) = \sqrt{\frac{1}{2n} \sum_i \sum_j \sum_k \left[\left(1 - \frac{(R_{j/ik})_{\text{теор.}}}{(R_{j/ik})_{\text{эксп.}}} \right)^2 + \left(1 - \frac{(R_{j/ik})_{\text{эксп.}}}{(R_{j/ik})_{\text{теор.}}} \right)^2 \right]}.$$

Минимизация функций $\Phi_{\text{адд.}}$ и $\Phi_{\text{инт.}}$ проводилась на БЭСМ-6 в Институте химической физики АН СССР. Использовалась программа, реализующая некоторый вариант комбинации метода градиентного спуска с методом конфигураций, составленная З. Андриановой.

Результаты и обсуждение

На ЭВМ были обработаны рассмотренные нами ранее данные (Тоомпуу, Щербаков, 1976б) по двухфакторным скрещиваниям, выполненным Р. С. Эдгаром с сотрудниками (Edgar и др., 1962) и К. М. Фишер и Г. Бернштейном (Fisher, Bernstein, 1965) на генах rII . В тесте на аддитивность параметры, соответствующие минимальному значению функции $\Phi_{\text{адд.}}(A, B, C)$, однозначно найти нельзя, так как минимум вырожденный. Например, при изменении параметра A от $1 \cdot 10^{-2}$ до $1 \cdot 10^6$ значение $\Phi_{\text{адд.}}$ практически не менялось, оставаясь около 0,23. С аналогичными затруднениями, связанными с нечувствительностью минимизируемой функции к изменению параметров, столкнулись Ф. Сталь и соавторы при попытке выбрать наилучшую рекомбинационную модель по тесту на аддитивность (Stahl и др., 1964). Следовательно, данные двухфакторных скрещиваний не дают возможности различать модели и определять их параметры, по крайней мере, по критерию аддитивности.

При обработке экспериментальных данных по трехфакторным скрещиваниям, полученных М. Чейс и А. Х. Дерманом (Chase, Doermann, 1958), минимальное значение функции $\Phi_{\text{инт.}}(A, B, C)$, равное 0,21, найдено при $A = 4,9 \cdot 10^{-2}$, $B = 9,2 \cdot 10^{-2}$, $C = 8,1 \cdot 10^{-4}$. В отличие от $\Phi_{\text{адд.}}(A, B, C)$ $\Phi_{\text{инт.}}(A, B, C)$ оказалась вблизи минимума чувствительной к изменению параметров. Например, при смещении параметров к вышеупомянутым величинам $A = 1,1 \cdot 10^{-2}$, $B = 1,2 \cdot 10^{-2}$, $C = 1,0 \cdot 10^{-3}$ получена $\Phi_{\text{инт.}}(A, B, C)$, равная $2,5 \cdot 10^5$. Это является убедительным доказательством глубины минимума. Однако найденное различие между A и B оказалось недостоверным. Так, при соответствующем минимуму $C = 8,1 \cdot 10^{-4}$ и со смещенными $A = B = 7,0 \cdot 10^{-2}$ функция имела значение 0,23, что весьма близко к минимальному.

В надежде, что с учетом различий в корректируемости маркеров удастся улучшить минимум функции мы провели серию трехфакторных скрещиваний типа $i-j+k^- \times i+j-k^+$, в которых имелись сведения о корректируемости центрального маркера. В таблице приведены результаты двух- и трехфакторных скрещиваний по всем изученным нами комби-

нациям $i-j-k$. Поскольку во многих случаях маркеры двойного мутанта $i^{-}j^{+}k^{-}$ являются чувствительными к нонсенс-супрессии, имеется возможность определять частоты $M_{i/j}$ или $M_{j/k}$ в том же трехфакторном скрещивании, в котором определяется частота $M_{j/ik}$, если потомство от скрещивания высеивать на соответствующем супрессорном штамме *E. coli*. Например, двойной мутант *H72opUV357* может рассматриваться как одиночный мутант *H72* при посеве на *K223* (супрессор опаловых мутаций) и как одиночный мутант *opUV357* при посеве на *CA265* или *CA180* (супрессоры амбер-мутаций). В тех случаях, когда один из маркеров двойного мутанта был несупрессируемым на индикаторных штаммах *E. coli* (точковая мутация типа сдвига фазы или делеция), соответствующую частоту $M_{i/j}$ или $M_{j/k}$ определяли в двухфакторном скрещивании.

При подборе изучаемых комбинаций $i-j-k$ имелись в виду требования независимой корреляции маркеров. Наша модель (Тоомпуу, Щербаков, 1975; Щербаков, Тоомпуу, 1977) рассчитана на достаточно отдаленные маркеры, возможность одновременного захвата которых в один и тот же корректируемый участок исключается. При сближении маркеров на расстояние меньше длины корректируемого участка становится возможной совместная коррекция, что приводит к снижению вклада коррекции в рекомбинацию, не учитываемому моделью. По этой причине в таблицу включались лишь скрещивания между такими маркерами, о которых мы заведомо знали, что они не могут быть захвачены в общий корректируемый участок (Щербаков и др., 1977а).

Когда данные таблицы были подвергнуты обработке на ЭВМ без учета разной корректируемости мутаций, значение $\Phi_{\text{инт.}}(A, B, C)$ не удавалось получить ниже 0,7. Это объясняется, с одной стороны, большими различиями в корректируемости использованных мутаций, а с другой, большим удельным весом коррекции в скрещивании с тесно сцепленными маркерами.

Затем данные по трехфакторным скрещиваниям были разделены на пять групп, как показано в таблице. В каждую группу объединялись скрещивания с близкой корректируемостью центрального маркера, поскольку частота $M_{j/ik}$ зависит от корректируемости именно центрального маркера *j*. В группу I были включены маркеры *j*, корректируемость которых \times ($- \rightarrow +$), определенная ранее по эффекту сужения карты (Щербаков и др., 1977б), находилась в пределах от нуля до $2,2 \cdot 10^{-4}$. В группу II были включены маркеры с высокой корректируемостью (от $14,3 \cdot 10^{-4}$ до $17,4 \cdot 10^{-4}$). Для остальных центральных маркеров мы не имели данных по корректируемости. Группа III составлена из скрещиваний, в которых участвовал один и тот же центральный маркер *UV200*. В группу IV объединены скрещивания с участием в качестве центральных маркеров мутантов $\alpha 2$ и $\alpha 3$. Эти мутации локализованы близко друг к другу и дают приблизительно одинаковые частоты рекомбинации в трехфакторных скрещиваниях, что говорит об отсутствии существенных различий в корректируемости. На том же основании включены в одну группу (группа V) маркеры *HE122* и $\beta 1$. В эту последнюю группу включены также скрещивания, в которых оба расстояния ($i-j$ и $j-k$) велики, и следовательно, относительный вклад коррекции в частоту $M_{j/ik}$ незначителен.

В программе для ЭВМ поставлено условие общих *A* и *B* для всей совокупности данных и независимых параметров коррекции C_1 , C_2 , C_{III} , C_{IV} и C_V для каждой отдельной группы скрещиваний соответственно. При этом наблюдалось следующее.

При независимых спусках с разных начальных точек достигается

минимальное значение $\Phi_{\text{инт.}} = 0,13-0,14$. Параметры C определяются надежно и значения их в независимых спусках различаются не более, чем во втором знаке. Значения параметров A и B находятся в большинстве случаев около $6 \cdot 10^{-2}$. Однако в ряде случаев наблюдались отклонения от этой величины в 2—3 раза при значении $\Phi_{\text{инт.}}$ около 0,14. Попытка определить сумму параметров $A+B$ не привела к увеличению надежности определения. В то же время, задание условия $A=B$ не препятствовало снижению $\Phi_{\text{инт.}}$ до 0,13.

В одном из спусков с независимыми A и B получены следующие значения параметров: $A=6,6 \cdot 10^{-2}$, $B=5,4 \cdot 10^{-2}$, $C_I=2,6 \cdot 10^{-4}$, $C_{II}=4,1 \cdot 10^{-3}$, $C_{III}=4,6 \cdot 10^{-3}$, $C_{IV}=2,1 \cdot 10^{-3}$, $C_V=8,3 \cdot 10^{-4}$; $\Phi_{\text{инт.}}=0,14$. В другом спуске при условии $A=B$ получены следующие значения параметров: $A=B=6,7 \cdot 10^{-2}$, $C_I=2,6 \cdot 10^{-4}$, $C_{II}=4,1 \cdot 10^{-3}$, $C_{III}=4,6 \cdot 10^{-3}$, $C_{IV}=2,1 \cdot 10^{-3}$, $C_V=8,2 \cdot 10^{-4}$; $\Phi_{\text{инт.}}=0,13$.

В целом результаты проведенного анализа трехфакторных скрещиваний не противоречат модели с перекрестным обменом нитей и коррекцией молекулярных гетерозигот. Сильное снижение минимума $\Phi_{\text{инт.}}(A, B, C)$ после разделения скрещиваний на группы и достоверные различия между параметрами C для разных групп показывают, что параметр C действительно характеризует коррекционный механизм рекомбинации. Более того, значения $C_I=2,6 \cdot 10^{-4}$ и $C_{II}=4,1 \cdot 10^{-3}$ согласуются со значениями корректируемости $\kappa(- \rightarrow +)$, определенными для соответствующих маркеров независимым способом по эффекту сужения карты в двухфакторных скрещиваниях на индикаторных расстояниях (Щербаков и др., 19776).

Выводы

В скрещиваниях типа $i^-j^+k^- \times i^+j^-k^+$ измерены частоты рекомбинации между rII -мутантами фага T4. Данные подразделялись на группы с близкой корректируемостью центрального маркера и с независимыми параметрами корректируемости. С учетом распределения длины гибридной области в молекулярных гетерозиготах, а также вклада двойных статистически независимых событий в частоту рекомбинации, по критерию минимальной интерференции на ЭВМ методом минимизации соответствующей функции найдены наилучшие значения параметра C и показана зависимость величины C от маркера.

ЛИТЕРАТУРА

- Тоомпуу О., Щербаков В., 1975. Изучение количественных закономерностей генетической рекомбинации у фага T4. I. Теория молекулярных моделей типа разрыва-воссоединения для популяционных фаговых скрещиваний с тесно сцепленными маркерами. Изв. АН ЭССР. Биол. 24 : 263—274.
- Тоомпуу О., Сизова С., Ефремова О., Личина М., Плугина Л., Кудряшова Е., Чирков Г., Щербаков В., 1976. Изучение количественных закономерностей генетической рекомбинации у фага T4. IV. Эффект маркера в трехфакторных скрещиваниях. Изв. АН ЭССР. Биол. 25 : 201—207.
- Тоомпуу О. Г., Щербаков В. П., 1976а. Вклад коррекции молекулярных гетерозигот в генетическую рекомбинацию у фага T4. Тезисы II съезда генетиков и селекционеров Эстонии, стр. 52—53. Таллин—Харку.
- Тоомпуу О., Щербаков В., 1976б. Изучение количественных закономерностей генетической рекомбинации у фага T4. II. Анализ данных по стандартным двухфакторным скрещиваниям. Изв. АН ЭССР. Биол. 25 : 106—116.
- Тоомпуу О., Щербаков В., 1976в. Изучение количественных закономерностей генетической рекомбинации у фага T4. III. Анализ данных по трехфакторным скрещиваниям. Изв. АН ЭССР. Биол. 25 : 154—156.
- Чирков Г. П., Сизова С. Т., Ефремова О. И., Гутникова М. Н., Кудряшова Е. А., Волкодав Л. П., Щербаков В. П., 1976. Супрессия недо-

- статочности по ДНК-лигазе и селективный отбор мутантов и рекомбинантов с фенотипом rII у фага T4. Генетика 12 (6) : 95—102.
- Щербаков В. П., Чирков Г. П., Плу́гина Л. А., Кудряшова Е. А., Сизова С. Т., Ефремова О. И., Тоомпуу О. Г., 1977б. Вклад коррекции молекулярных гетерозигот в генетическую рекомбинацию у фага T4, измеряемый по эффекту сужения карты. Генетика (в печати).
- Щербаков В. П., Тоомпуу О. Г., 1977. Количественные аспекты образования полухроматидной хиазмы в качестве промежуточного продукта генетической рекомбинации у бактериофагов. Генетика 13 (8) : 1409—1424.
- Щербаков В. П., Чирков Г. П., Сизова С. Т., Ефремова О. И., Плу́гина Л. А., Кудряшова Е. А., Личина М. В., Гутникова М. Н., Кононова С. Д., Тоомпуу О. Г., 1977а. Исследование аллель-специфичности генетической рекомбинации у фага T4 методом индикаторных скрещиваний. Генетика (в печати).
- Chase, M., Doermann, A. H., 1958. High negative interference over short segments of the genetic structure of bacteriophage T4. Genetics 43 : 352—353.
- Edgar, R. S., Feynman, R. P., Klein, S., Lielausis, I., Steinberg, C. M., 1962. Mapping experiments with r-mutants of bacteriophage T4D. Genetics 47 : 179—186.
- Stahl, F. W., Edgar, R. S., Steinberg, J., 1964. The linkage map of bacteriophage T4. Genetics 50 : 539—552.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР
Институт химической физики
Академии наук СССР

Поступила в редакцию
21/I 1977

Oleg TOOMPUU, Avigeja IVANOVA, Viktor STSERBAKOV

GENEETILISE REKOMBINATSIOONI KVANTITATIIVSETE SEADUSPÄRASUSTE
UURIMINE BAKTERIOFAAGIL T4. V. TEOORIA PARAMEETRITE
OPTIMEERIMINE MUTATSIOONIDE REPAAREERUMISVÕIME ERINEVUSTE ALUSEL

Resümee

Määrati faagi T4 rII mutatsioonide vahelised rekombinatsioonisagedused $i^{-}j^{+}k^{-} \times i^{+}j^{-}k^{+}$ tüüpi ristamistes. Andmed rühmitati tsentraalse markeri repaareerumisvõime järgi, kusjuures igale rühmale anti sõltumatu repaareerumisparameeter C . Arvestades hübriidse piirkonna pikkuse tõenäosusjaotust molekulaarsetes heterosügootides ning statistiliselt sõltumatute rekombinatsioonisündmuste juhuslikku koosinemist, leiti elektronarvutitlga rühma parameetri C väärtus, mis rahuldab minimaalse interferentsi kriteeriumi.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Eksperimentaalbioloogia Instituut
NSV Lüüdu Teaduste Akadeemia
Keemilise Füüsika Instituut

Toimetusse saabunud
21. I 1977

Oleg TOOMPUU, Avigeja IVANOVA, Victor SHCHERBAKOV

THE STUDY OF QUANTITATIVE ASPECTS OF GENETIC RECOMBINATION
IN T4 PHAGE. V. A SEARCH FOR BEST PARAMETERS OF THE THEORY
TAKING INTO CONSIDERATION DIFFERENT REPAIRABILITY OF MUTATIONS

Summary

Recombination frequencies between rII mutants of phage T4 were estimated in $i^{-}j^{+}k^{-} \times i^{+}j^{-}k^{+}$ type crosses. The data were divided into classes according to repairabilities of the central markers, each class having been endowed with independent repairability parameter C . Taking into account the distribution of the length of hybrid region in molecular heterozygotes as well as the contribution of a chance coincidence of statistically independent acts into recombination frequencies, a computer analysis of the data was performed. As a result, for each class a best C value giving minimum interference was found.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Experimental Biology
Academy of Sciences of the USSR,
Institute of Chemical Physics

Received
Jan. 21, 1977

Арви ЛИЙВА, Илло ЭКМАН, Тойво РИННЕ

СПИСОК РАДИОУГЛЕРОДНЫХ ДАТИРОВОК ИНСТИТУТА ЗООЛОГИИ И БОТАНИКИ АН ЭССР

Сообщение VII

Настоящий список содержит датировки, выполненные в лаборатории геобиохимии Института зоологии и ботаники АН ЭССР в 1969—1975 гг. Исследовались геологические образцы из обнажений, размещенных преимущественно в южной части Карельской АССР и частично на северо-западе Ленинградской области (Приладожье).

Измерение активности природного ^{14}C проводилось сцинтилляционным методом. Счетный препарат готовили на синтезированном бензоле в виде жидкого сцинтиллятора, активность которого регистрировали на одноканальной установке. Все датируемые образцы измеряли параллельно на двух независимых счетчиках. Радиоуглеродные датировки рассчитаны исходя из значений периода полураспада ^{14}C , равного 5568 ± 30 годам. За начало отсчета принят 1950 г.

Карельская АССР

ТА-487

Голиковка

$43\ 900 \pm 900$

Древесный торф из шурфа, вскрывшего подморенные отложения на юго-западной окраине г. Петрозаводска, в 500 м к югу от ст. Голиковка. Абсолютная высота кровли погребенного торфяного слоя около 118 м. В разрезе вскрываются: валунные супеси, внизу суглинки (морена) — 170 см; сильно разложившийся торф с обломками древесины — 20 см; крупнозернистый водонасыщенный песок с редким гравием — 10 см и глубже. Образец отобран с глубины 170—190 см, охватывающей всю мощность слоя торфа.

По данным спорово-пыльцевого анализа А. Колканен, господствующей растительной формацией во время накопления торфа были сосновые леса с березой и постоянным присутствием широколиственных пород (дуба, вяза, граба), лещины. Судя по спектрам пыльцы, климат в этот период был теплее, чем в настоящее время для широты г. Петрозаводска. Ботанический состав торфа: преобладают кора и древесина сосны и березы (в сумме до 90% от всех остатков), отмечаются кора ели, остатки кустарничков, пушицы, тростника, сфагнов, семена растений (анализ А. Беловой).

Датировка подтверждает существование второго позднплейстоценового межледниковья (средневалдайского, молодого-шексинского). Полученный возраст, видимо, совпадает с временем климатического оптимума теплого интервала. Разрезы с межледниковыми органогенными отложениями известны также на южной окраине г. Петрозаводска, западнее пос. Ключевая (Экман, 1972).

Образец отобрали в 1972 г. и представили А. Лийва и И. Экман (Институт геологии Карельского филиала АН СССР=ИГ).

Серия Ууксухлаhti I

Исследованный сводный разрез, вскрытый двумя шурфами, находится на северо-восточном побережье зал. Ууксухлаhti (Ладожское озеро), в 2 км к юго-востоку от с. Ала-Ууксу (Питкярантский район). Выработки заложены на поверхности Анциловой террасы (абс. отм. 18—21 м), которая отгорожена со стороны Ладоги береговым валом и дюнами, синхронными суббореальной Ладожской трансгрессии.

В разрезе шурфа, пройденного на поверхности древней озерной террасы близ основания подветренного склона дюны, вскрыты следующие слои: сильно разложившийся торф (от 15 до 35 см) с золовыми песчинками — 70 см; мелкозернистый слюдястый песок с редкими остатками водяных трав — 55 см; средне- и крупнозернистые пески с прослойками, обогащенными остатками осоки, камыша, тростника, встречаются фрагменты древесины, стволы — 35 см и глубже. Спорово-пыльцевой анализ выполнила А. Колканен, диатомовый анализ — М. Травина.

Из приведенного разреза отобрано на радиоуглеродное датирование 3 образца.

ТА-411 Ууксухлаhti Ia 8760±100

Хорошо сохранившаяся древесина из крупного древесного ствола (топляка). Образец отобран с глубины 150—160 см.

ТА-379 Ууксухлаhti Ib 8170±80

Уплотненные хорошо сохранившиеся озерные травы (преимущественно камыш и сокока). Образец отобран из тонких прослоек с глубины 125—130 см.

ТА-417 Ууксухлаhti Iv 7500±90

Сильно разложившийся торф, переходный к гиттии. Образец отобран из нижнего слоя поверхностного торфяника на глубине 65—70 см.

На подветренном склоне дюны непосредственно под золовыми песками вскрыты мелкозернистые пески Анцилового озера (см. описание разреза). В нижней части золы толщ местами встречаются вертикально стоящие стволы мелких деревьев, корневые системы которых располагаются преимущественно в нижележащих анциловых озерных песках.

ТА-256 Ууксухлаhti Ig 4860±80

Хорошо сохранившаяся древесина из нижней, комлевой части ствола березы диаметром около 6 см. Образец отобран в основании толщ золы с глубины 70—90 см.

Результаты спорово-пыльцевого анализа по разрезу Ууксухлаhti I согласуются с радиоуглеродными датировками. Озерные пески накапливались во время господства в древостое сосен и березы, что соответствует бореальному климатическому периоду. По составу диатомовых водорослей можно предположить, что нижняя часть толщ песков формировалась в условиях мелководья, верхняя — в период максимума Анциловой трансгрессии в Ладожской котловине — порядка 8300—8000 лет назад. На рубеже атлантического и суббореального периодов около 4900—4700 лет назад начался крупнейший в течение голоцена этап образования золовых образований, обусловленный развитием суббореальной Ладожской трансгрессии на побережье.

Образцы из разреза Ууксухлаhti I отобрали в 1970—1971 гг. И. Экман (ИГ) и А. Лийва.

ТА-362 Ууксухлаhti II 2175±120

Древесина из шурфа, расположенного в 320 м к югу от разреза Ууксухлаhti I, ближе к берегу Ладоги (юго-восточнее с. Ала-Ууксу). Средне- и мелкозернистые слоистые пески (от 0,5 до 1,3 м), содержащие крупные фрагменты стволов и корней деревьев, перекрыты песчано-галечным валом второй, раннесубатлантической Ладож-

ской трансгрессии. Абсолютная высота ее береговой линии 15—16 м. Остатки древесной растительности толщиной до 10 см занимают вертикальное или близкое к нему положение.

Образец отобран с глубины 50—110 см в 1970 г. и представил И. Экман (ИГ).

Серия Ууксунлахти III

Древесина и торф из неглубокой выработки, заложенной на низкой озерной равнине (абс. отм. 7—9 м), в 300—310 м к югу от разреза Ууксунлахти II, примерно в 220 м от современного абразионного уступа Ладожского озера (юго-восточнее с. Ала-Ууксу). В обнажении под песками мощностью 25—40 см вскрываются две выклинивающиеся к юго-западу слои торфа, каждая мощностью до 3—5 см; ниже залегают мелкозернистые пески. Прослойки торфа разделены мелкими песками мощностью 1—4 см. В органогенный горизонт включен сдавленный ствол дерева (топляк) шириной до 20 см. По спорово-пыльцевым данным торф и нижележащие пески накапливались в первой половине субатлантического периода (анализы М. Гуман).

Образцы отобраны в 1970 г. и представил И. Экман (ИГ).

ТА-363 Ууксунлахти IIIa 2280±70
Торф с глубины 36—42 см.

ТА-364 Ууксунлахти IIIb 2240±80
Древесина из ствола, залегающего на глубине 32—40 см. Топляк легко разбирается на продольные пучки волокон.

Радиоуглеродные датировки серии Ууксунлахти III подтверждают существование второй поздней (субатлантической) трансгрессивной фазы, максимум которой имел место около 2000 лет назад (см. также ТА-362). Ей предшествовала главная (суббореальная) стадия трансгрессии Ладожского озера с наивысшим подъемом уровня воды в северной части котловины около 3000—3100 лет назад (см. ТА-354, 355).

ТА-285 Ристия 8690±100

Древесный торф из шурфа, заложенного на плоской озерной равнине (отметка поверхности около 19 м), в 4 км к юго-востоку от г. Питкяранты. В разрезе под слоистыми тонко- и мелкозернистыми песками мощностью 145 см вскрывается 6-сантиметровый слой торфа; ниже залегает песок. Кровля погребенного торфяного слоя заметно размыта: в подошве перекрывающей толщи песков содержатся его мелкие фрагменты. Результаты спорово-пыльцевого анализа свидетельствуют, что накопление нижнего слоя песка и торфа происходило в первой половине бореального времени, верхней песчаной толщи — во второй половине и завершилось в самом начале атлантического периода (анализы А. Сарв). Нижняя и средняя части толщи песков, лежащих над торфом, характеризуются богатой пресноводной планктонной диатомовой флорой; верхняя — господством комплекса литоральных видов диатомовых (Лак, Экман, 1975). В разрезе озерных песков на основе состава диатомей выделяются осадки трансгрессивного и регрессивного этапов развития водоема.

Материалы исследований подтверждают существование в Ладожской котловине залива Анцилового озера древней Балтики (вторая половина бореального времени). Регрессия водоема завершилась у рубежа бореального и атлантического периодов. Высота максимального уровня Анциловой трансгрессии в районе г. Питкяранта не превышала 21—23 м.

Образец отобран с глубины 155—161 см в 1969 г. и представил И. Экман (ИГ).

ТА-587 Хепоселькя I 7870±110

Хорошо разложившийся травянистый торф из шурфа, заложенного на пляже суббореального Ладожского озера (абсолютные отметки поверхности около 18 м), в 5 км к ЮЮВ от г. Питкяранта. С северной стороны древний пляж огражден от болота береговым валом (высота 2 м) периода максимума Ладожской трансгрессии. В обна-

жении вскрываются (сверху вниз): мелкозернистый тонкослоистый песок — 70 см; галечник — 10 см; разнородные слоистые пески, содержащие обильный переотложенный органический материал из подстилающего торфяника (обломки древесины, линзы, тонкораспыленные частицы торфа и т. д.) — 55 см; сильно разложившийся древесный торф, внизу, возможно, озерный, со слоями мелких песков — 125 см; средне- и мелкозернистые серые пески — 15 см.

Образец отобран из нижней части толщи торфа с глубины 265—270 см от дневной поверхности с учетом растительного слоя толщиной 10 см. Согласно спорово-пыльцевым анализам А. Колканен, образец относится к слою, который образовался на рубеже бореального и атлантического периодов. Датировкой устанавливается возраст конца регрессии Анцилового озера, переход озерной стадии в болотную.

Образец отобран в 1973 г. и представили Н. Горюнова, И. Экман (ИГ).

Серия Хепоселья II

Время максимума Ладожской трансгрессии для Северного Приладожья в обнажении устанавливается радиоуглеродными датировками образцов Хепоселья II, расположенного в 5 км к ЮЮВ от г. Питкяранта. Здесь под береговым валом в благоприятных условиях консервации осадков, почти исключавших их размыв трансгрессировавшим озером, погребена толща торфа мощностью 85—90 см. Этот органогенный слой слагает среднюю часть разреза болота, размещенного севернее вала. Высота подошвы наветренного склона последнего около 18,5 м над уровнем моря. В разрезе выработки, заложенной с гребня вала, вскрываются: почвенно-растительный слой — 10 см; мелкозернистый песок с гравием и мелкой галькой в нижней части слоя — 175 см; среднезернистый песок с галькой — 25 см; среднезернистый песок, сцементированный бурными гидроокисями железа, с редкой галькой — 15 см; песок среднезернистый с редкой мелкой галькой — 30 см; древесный торф с крупными остатками деревьев (стволы, корни и т. д.) — 85 см; разнородные пески с гравием и галькой из местных скарнов — 20 см и ниже.

Образцы отобран в 1969—1970 гг. и представил И. Экман (ИГ). Спорово-пыльцевые анализы выполнила А. Сарв.

ТА-353 Хепоселья IIa 5970±80

Древесно-тростниковый торф с глубины 330—340 см. Датировка показывает возраст торфонакопления на окраине болота, начало формирования которого последовало после регрессии Анцилового озера (см. ТА-587), на рубеже бореального и атлантического периодов.

ТА-286 Хепоселья IIб 4150±90

Древесный торф с глубины около 280—290 см.

ТА-354 Хепоселья IIв 3070±70

Торф из самого верхнего слоя органогенной толщи (глубина 255—260 см). Вторая половина суббореального климатического периода. Датировкой определяется возраст максимума трансгрессии Ладожского озера на северном побережье порядка 3000—3050 лет (Лийва и др., 1971; Экман и др., 1975).

ТА-355 Хепоселья IIг 3245±80

Древесина из ствола, захороненного в верхнем горизонте торфа на глубине 255—265 см. Датировка подтверждает определенное ранее время максимума суббореальной Ладожской трансгрессии (см. ТА-354).

ТА-590 Люсинваара I 7950±110

Древесно-травянистый торф из шурфа, заложенного в заболоченной лагуне Анцилового озера, в 1,6 км к северо-западу от устья р. Ууксунйоки у восточного склона озовой гряды Люсинваара (окрестности с. Ала-Ууксу, Питкярантский район). С вос-

точной стороны лагуна ограждена береговым валом, высотой до 2,3—2,5 м. Отметка поверхности торфяника около 21—22 м над уровнем моря. В обнажении вскрываются: древесный торф с крупными стволами сосны, березы, реже ели, внизу с обильными остатками озерных трав — 177 см; средне- и мелкозернистые слюдистые пески — 38 см и ниже. Образец отобран из самого нижнего горизонта торфяника с глубины 172—177 см. По палинологическим данным А. Колканен, он относится к бореальному климатическому периоду (локальное кратковременное господство в древостое березы). Датировка показывает начало отмирания лагуны в связи с регрессией Анцилового озера.

Образец отобран в 1973 г. и представил И. Экман (ИГ).

Серия Люсинваара II

Погребенный торф из шурфа, заложенного в 110 м восточнее разреза Люсинваара I, на береговом вале, образовавшемся в период суббореальной Ладужской трансгрессии. Высота вала 2,5—2,7 м, абсолютная отметка подошвы около 19 м. Он расположен ниже вала Анцилового озера и параллельно с ним (см. ТА-590). Торф прослеживается непрерывно под береговым валом по его поперечному сечению и выклинивается у подошвы наветренного склона, соответствующей уровню древней Ладоги. В шурфе, пройденном на подветренном склоне вала, вскрывается следующий разрез (восточная стенка): почвенно-растительный слой — 10 см; мелкозернистый, возможно, эоловый песок — 25 см; разнотернистые пески с гравием — 30 см; среднезернистый песок с редким мелким гравием — 20 см; сильно разложившийся мазеподобный торф с редкими и мелкими обломками древесины — 10 см; мелкозернистый песок с остатками органического материала — 12 см; торф, сходный с вышеописанным — 20 см; мелкозернистый слюдистый песок, содержащий мелкий растительный детрит и гальку — 10—25 см; валунная супесь (морена) — 55 см и ниже.

Согласно спорово-пыльцевым определениям А. Колканен, погребенный торф сформировался в суббореальный период. Образцы отобран в 1973 г. и представил И. Экман (ИГ).

ТА-588 Люсинваара IIa 4250±100

Торф с глубины 135—140 см (нижняя часть 2-го сверху слоя торфа). Датировка свидетельствует, по-видимому, о достижении трансгрессировавшим озером высокого уровня, близкого к максимальному, вызвавшего повышение зеркала грунтовых вод и заторфовывание низких участков побережья.

ТА-694 Люсинваара IIб 3590±80

Торф с глубины 120—125 см (верхняя часть 2-го сверху слоя торфа). Полученная датировка показывает возраст перерыва в торфонакоплении, обусловленного, очевидно, кратковременным и незначительным по амплитуде подъемом уровня водоема.

ТА-589 Люсинваара IIв 3560±60

Торф с глубины 100—105 см (нижняя часть верхнего слоя торфа). Датировкой устанавливается возрастная интервал перерыва в торфонакоплении (см. также ТА-694).

ТА-695 Люсинваара IIг 3350±80

Торф с глубины 95—100 см (верхняя часть слоя). Датировкой подтверждается приблизительное время максимума Ладужской трансгрессии (см. ТА-354, 355). Верхние слои торфа размыты.

Серия Ууксунйоки I

Погребенный органический материал из разреза голоценовых отложений на левом берегу р. Ууксунйоки, 1 км севернее устья реки и 150—200 м ниже железнодорожного моста (Питкярантский район). Абсолютные отметки бровки берегового уступа 13,5 м.

В обнажении вскрываются: почвенно-растительный слой — 15 см; разнозернистые нечетко слоистые пески с линзами гравелистого песка и гравия — 60 см; тонко-, мелко- и среднезернистые волнисто-слоистые пески с линзами гравелистых песков в базальной части — 55 см; тонко- и мелкозернистые, преимущественно косослоистые (мелкие, однонаправленные) пески с линзочками и прерывистыми слоями аллохтонного торфа и древесными остатками — 65 см; галечные пески — 5 см; мелко- и тонкозернистые алевритистые серые пески с деформированной ленточновидной слоистостью (озерно-ледниковые) — 175 см; осыпь — 170 см (до уреза реки).

По спорово-пыльцевым определениям М. А. Гуман, озерно-аллювиальные отложения, залегающие на глубине 130—195 см, сформировались в фазу развития в растительном покрове побережья преимущественно ели (суббореальное время), а перекрывающие пески — в фазу господства сосново-березовых и сосновых лесов (субатлантическое время).

Образцы отобран в 1971 г. и представил И. Экман (ИГ).

ТА-418 Уксунйоки Ia 5230±70

Древесина из крупного ствола, захороненного в нижних слоях дельтовых отложений на глубине 182—195 см. Датировкой утверждается нижний возрастной предел развития Ладожской трансгрессии на северном побережье озера (см. также ТА-256). Однако, возможно, что это событие имело место на 100—200 лет позднее. Полученная дата близка данным М. Саарнисто (Saarnisto, 1970) по определению начала трансгрессии, в том числе результатам радиоуглеродного датирования растительных остатков из осадков дельты спуска на р. Вуокса, близ г. Лесогорска (бывш. Яаски).

ТА-419 Уксунйоки Ib 7300±100

Древесина из фрагмента ствола, погребенного в средней части дельтовых отложений на глубине 145—155 см. Радиоуглеродная датировка не согласуется с результатом спорово-пыльцевого определения (суббореальное время). Обломок ствола, очевидно, переотложен из более древних образований.

ТА-422 Уксунйоки Iv 2615±70

Аллохтонный торф с обломками древесины из верхнего горизонта дельтовых отложений (глубина 130—135 см). Датировка свидетельствует о времени конца главной трансгрессивной стадии Ладожского озера, за которой с перерывом около 200—400 лет следовал новый подъем уровня, меньший по амплитуде и продолжительности (см. ТА-362, 363, 364).

ТА-452 Уксунйоки II 5215±70

Обломки древесины из обнажения голоценовых отложений на левом берегу р. Уксунйоки, в 80—85 м вниз по течению от разреза Уксунйоки I (см. выше). Здесь в строении прибрежной равнины, осложненной с поверхности (абс. отм. 12 м) мелкими дюнами, участвуют: тонко- и мелкозернистые озерные пески с волнистой слоистостью ряби — 130 см; галечно-гравийный косослоистый (аллювий, перерыв в накоплении озерных фаций) песок — 30 см; мелкие озерные и озерно-аллювиальные пески, содержащие в базальной части обломки древесины, шишки ели и сосны, прочий органический материал — 110 см; гравелистый песок с галькой — 3 см; позднеледниковый тонкозернистый песок со смятой слоистостью ленточного типа — 55 см; осыпь — 175 см (до уреза реки).

Образец отобран с глубины 265—270 см, из основания нижней толщи озерных и озерно-аллювиальных отложений. Датировкой подтверждается время начального этапа развития Ладожской трансгрессии на северном побережье (см. ТА-418). Полученный возраст этого события является максимальным или несколько более древним.

Образец отобран в 1971 г. и представил И. Экман (ИГ).

Серия Ууксунйоки III

Обнажение находится на левом берегу р. Ууксунйоки, в 25 м вниз по течению от разреза Ууксунйоки I (см. выше). Здесь вскрываются отложения, сходные с описанными в обнажении Ууксунйоки I.

Образцы отобран в 1971 г. и представил И. Экман (ИГ).

ТА-451 Ууксунйоки IIIa 2810±80

Аллохтонный торф из прерывистой органической слойки, залегающей на глубине 220—225 см в нижней части дельтовых отложений. Датировка не согласуется со спорово-пыльцевыми и радиоуглеродными данными по смежным разрезам (см. ТА-418, 452). По неизвестным причинам образец омоложен.

ТА-450 Ууксунйоки IIIб 1710±60

Древесина из комля, погребенного в верхнем горизонте дельтовых осадков, на глубине 170—185 см. Явное омоложение образца. При его отборе в поле отмечалось, что древесина пронизана волосовидными корешками современных деревьев.

Серия Верхний Конец

Обнажение находится на правом берегу р. Мергега, в 1,7 км к ЮЗ (269°) от устья р. Самбатукса, у бывшей дер. Верхний Конец (Олонецкий район). В эрозионном обрыве реки (абс. отм. бровки около 15 м) вскрываются: почвенно-растительный слой — 15 см; мелкозернистый алевритистый нечетко слоистый песок — 105 см; слюдястый алеврит, содержащий редкие обломки древесины — 60 см; алевритистый слюдястый песок — 15 см; торф с редкими древесными остатками — 135 см; алевритистая гиттия с мелкими обломками древесины — 20 см; переслаивание сероцветных алевритов и алевритистых песков, содержащих древесные стволы, их обломки, остатки водных трав — 120 см и ниже.

На основании спорово-пыльцевых данных А. Колканен, нижняя толща озерных осадков формировалась во второй половине атлантического климатического периода; торф накапливался в течение суббореала, верхние озерные слои — в переходный интервал и первой половине субатлантического времени. Диатомовая флора озерных отложений представлена комплексом пресноводных форм, свойственных мелководным водоемам (анализы Г. Лака). Образцы отобран в 1973 г. и представил И. Экман (ИГ).

ТА-602 Верхний Конец - 1 4680±100

Торф с глубины 325—330 см, из нижнего горизонта торфяной залежи. Датировкой определяется время зарастания небольшого озера в среднем течении р. Мергега.

ТА-603 Верхний Конец - 2 2940±120

Торф с глубины 195—200 см, из самого верхнего горизонта торфяной залежи. Полученный возраст показывает время прекращения торфонакопления в связи с достижением Ладожской трансгрессией максимального уровня в Восточном Приладожье (у бывшей дер. Верхний Конец находится древняя дельта р. Мергега).

Серия Мергега

Погребенные органические образования из разреза голоценовых отложений на правом берегу р. Мергега, в 1,1 км к СВ (50°) от моста в центре одноименного селения (Олонецкий район). Обнажение находится в пределах недоразвитой дельты (абс. отм. около 13 м), возникшей при регрессии Ладожского озера. В разрезе вскрываются: тонкозернистый алевритистый песок — 45 см; торфянисто-гумусный слой с растительным детритом — 4 см; грубый серый алеврит с растительным детритом — 15 см; мелкозернистый буровато-желтый песок с оолитами гидроокислов железа — 40 см;

переслаивание тонко- и мелкозернистых слюдястых песков, в различной степени обогащенных тонким органическим веществом, с редкими обломками древесины — 145 см; травянистый торф с редкими древесными остатками — 70 см; алевритистая слоистая гиттия с древесными стволами, их обломками, остатками тростника и камыша — 15 см; тонкий голубовато-серый алеврит, переходящий внизу в мелкий алевритистый песок, содержит остатки травянистой растительности — 65 см и ниже.

Образцы отобраны в 1973 г. и представил И. Экман (ИГ). Спорово-пыльцевой анализ выполнила А. Колканен, диатомовый — Г. Лак.

ТА-604 Мегрега - 1 5510±120

Древесина из крупного ствола ольхи, захороненного на глубине 325—340 см в гиттии и зоне контакта с подстилающим алевритом. Вторая половина атлантического климатического периода. Датировкой утверждается возраст кратковременного затопления понижения в долине р. Мегрега.

ТА-605 Мегрега - 2 4950±120

Торф с глубины 315—320 см, из основания торфяной залежи. Вторая половина атлантического времени. Полученный возраст показывает начало торфонакопления в понижении среднего течения р. Мегрега.

ТА-606 Мегрега - 3 2540±120

Торф из-под осадков Ладожской трансгрессии. Глубина взятия образца 250—255 см. Первая половина суббореального периода. Палинологические данные не согласуются с радиоуглеродной датировкой. Несомненно омоложение образца по неустановленным причинам. Максимум численности планктонной диатомовой флоры совпадает с численностью ее в нижней части ладожских слоев.

ТА-607 Мегрега - 4 3210±70

Древесина из крупного фрагмента ствола, погребенного на глубине около 1,3 м в верхней части толщи слоистых алевритистых песков с тонкораспыленным органическим веществом. Вторая половина суббореального времени. Количественное преобладание в осадках планктонных видов диатомовых. Датировка, по-видимому, подтверждает существование позднесуббореальной трансгрессивной фазы в истории развития Ладоги (Экман и др., 1975).

ТА-608 Мегрега - 5 1600±150

Тонкораспыленное органическое вещество с глубины 105—110 см, из самого верхнего горизонта слоистого алевритистого песка. Суббореальный максимум ели (вторая половина периода). Явное омоложение образца по неизвестным причинам.

Серия Рауда

Обнажение расположено на правом обрывистом берегу ручья Рауда, близ его впадения в низовье р. Обжанка (Олонецкий район). Абсолютные отметки бровки берегового уступа 8—9 м. В разрезе вскрываются: почвенно-растительный слой — 10 см; тонкозернистый слюдястый песок — 25 см; мелкозернистый слюдястый песок — 15 см; тонкозернистый слюдястый песок — 15 см; разнозернистые пески с прерывистой косоволнистой слоистостью — 25 см; крупнозернистый гравелистый песок, переходящий внизу в гравий с галькой — 60 см; алевритистая гиттия — 10 см; полосчато-слоистый песок с растительными остатками — 25 см; торфянистая гиттия со стволами и обломками древесины, корой, остатками трав, растительным детритом — 30 см; тонкий серый алеврит с обильными растительными остатками — 100 см и ниже (обнажение углублено на 70 см ниже уреза ручья).

Образцы отобраны в 1973 г. и представили Н. Горюнова и И. Экман (ИГ). Спорово-пыльцевой анализ выполнила А. Колканен, диатомовый — Г. Лак.

ТА-611 Рауда-1 4920±100

Древесина из крупного ствола, захороненного в слое на контакте между алевритом и торфянистой гиттией (глубина залегания 205—220 см). Алеврит накапливался во второй половине атлантического периода, гиттия — в течение переходного интервала с суббореалом. В осадках присутствует обильная пресноводная диатомовая флора, свойственная небольшим и мелководным водоемам. Датировка, видимо, свидетельствует о начавшемся этапе спада уровня и зарастания изолированного озера в низовье р. Обжанка.

ТА-609 Рауда-2 4600±150

Торф из приконтактной зоны с подстилающей гиттией. Глубина залегания образца 180—185 см. Суббореальное климатическое время. Полученный возраст показывает начало торфонакопления после отмирания озера.

ТА-610 Рауда-3 1310±80

Торф из приконтактного слоя с покрывающими отложениями Ладожской трансгрессии, содержащими богатую по численности пресноводную планктонную диатомовую флору. Образец взят с глубины 160—165 см. Суббореальный климатический период. Несомненное омоложение образца, вероятно, связано с заметным заражением погребенного торфяника радоном.

ТА-416 Койриноя 470±80

Древесный уголь из карьера в районе низовья р. Койриноя (правобережье), близ моста (Питкярантский район). В разрезе вскрываются: мелкозернистый эоловый песок — 30—120 см; почвенный горизонт A_0 с углем (после пожара) — 10 см; средне- и крупнозернистые слоистые (ладожские слои) пески — 110 см; тонко- и мелкозернистые алевритистые пески, переходящие внизу в слоистые алевриты (озерно-ледниковые отложения) — 880 см и ниже.

Образец отобрали в 1971 г. с глубины 100—110 см и представили А. Лийва и И. Экман (ИГ). Датировка показывает время лесного пожара и последовавшего затем переувлажнения песков.

Ленинградская область

ТА-517 Бурная 9450±150

Торфянистая гиттия из толщи болотно-озерных отложений на правом берегу р. Бурная (бывшая Тайпаленйоки), в 1,5 км от устья (Приозерский район). Абсолютная отметка бровки уступа около 14 м. Отложения голоцена, общей мощностью 1,5 м, залегают на размытой поверхности деформированных озерно-ледниковых песков, постепенно переходящих книзу в голубовато-серые алевриты и ленточные глины (видимая мощность толщи 4,6 м).

Образец отобран с глубины 122—126 см, из самого нижнего горизонта торфяно-гиттиевой толщи. Согласно палинологическому определению А. Колканен, образец относится к пребореальному климатическому периоду. В составе диатомовой флоры доминируют пресноводные литоральные виды (анализ Г. Лака). Гиттия накапливалась, очевидно, в мелководном изолированном озерке. В верхней части голоценовых отложений выделяются слои Ладожской трансгрессии.

Образец отобрали в 1972 г. и представили Г. Лак и И. Экман (ИГ).

Серия Вьюн I

Погребенные органические образования из обнажения на правом берегу р. Вьюн (бывшая Вийсийоки), в 150 м вниз по течению от моста по дороге между селами Запорожское и Пятиречье (Приозерский район). Здесь в строении озерной террасы

на 14 м абсолютной высоты вскрываются: суглинок с хорошо окатанной галькой — 25 см; алевроит с обломками древесины — 280 см; торфянистая гиттия — 10 см; древесный торф с прослойками алевроита, содержащего органическое вещество — 30 см; слоистый алевроит с обильными растительными остатками, сверху с прослойками торфянистой гиттии, в алевроите отмечаются горизонты со скоплениями крупных стволов ольхи — 160 см и ниже.

Образцы отобрали в 1972 г. и представили Г. Лак и И. Экман (ИГ).

Из литературы известны спорово-пыльцевые диаграммы и радиоуглеродные датировки болотно-озерных отложений, слагающих вторую озерную террасу в нижнем течении р. Вьюн (Знаменская, Ананова, 1967; Знаменская и др., 1970). Согласно этим данным, нижняя часть толщи осадков, обнажающихся по берегам реки, формировалась в атлантическое время, средняя — в суббореальное и верхняя — в субатлантическое время.

ТА-488 Вьюн Ia 7215±100

Древесина из погребенного на глубине 580—590 см ствола ольхи. Датировка показывает возраст горизонта алевроита со скоплением крупных топляков ольхи на глубине 40—70 см ниже уреза воды (летний межень). Осадки накапливались в мелководном озере, занимавшем понижение в низовье р. Вьюн, близ устья древней речки.

ТА-512 Вьюн Ib 3510±100

Древесный торф с глубины 420—425 см. Полученный возраст свидетельствует о времени начала торфонакопления после отмирания озера в низовье р. Вьюн.

ТА-489 Вьюн Iv 2530±70

Торфянистая гиттия и торф с зоны контакта. Образец отобран с глубины 313—318 см. Датировкой утверждается возраст максимума Ладожской трансгрессии в Юго-Западном Приладожье. Накопление ладожских слоев в низовье р. Вьюн имело место в заливе (типа лагуны), сильно изолированном от открытой Ладоги. Отметка береговой линии здесь составляет около 16 м абсолютной высоты.

Серия Вьюн II

Погребенный органический материал из левобережного разреза болотно-озерных отложений на р. Вьюн, близ моста по дороге между селами Запорожское и Пятиречь, в 100 м вверх по течению от разреза Вьюн I (см. выше). В обнажении вскрываются: суглинок, измененный почвенными процессами, с хорошо окатанной галькой и гравием — 25 см; слоистый алевроит с растительными остатками (обломки древесины и др.) — 160 см; глинистая гиттия с растительными остатками — 25 см; древесный торф — 40 см; переслаивание серого алевроита, торфа и торфянистой гиттии, содержащих обломки древесины и крупные стволы ольхи — 80 см; слоистый серый алевроит — внизу с голубоватым оттенком, содержащий древесные остатки — 95 см; разнозернистые наклоннослоистые пески с гравием (дельтовые) — 12 см; слоистые слоистые голубовато-серые алевроиты с обломками древесины и растительным детритом, внизу с запахом сероводорода — 82 см и ниже.

Образцы отобрали в 1972 г. и представили Г. Лак и И. Экман (ИГ). Водные осадки в изученном разрезе содержат комплекс видов диатомовой флоры, характерный для литоралей и мелководных озер (определения Г. Лака).

ТА-513 Вьюн IIa 6570±70

Обломки древесины с глубины около 500 см (на 30—40 см ниже уреза воды). Датировка свидетельствует о накоплении нижних слоев разреза в атлантическое время голоцена.

ТА-514 Вьюн IIб 2540±110
Гиттия с глубины 200—210 см. Датировкой подтверждается время достижения Ладожской трансгрессивной максимальной береговой линии в вершине сильно изолированного залива Юго-Западного Приладожья (см. ТА-489).

Серия Сясьские Рядки

Погребенные органические образования из обнажения в правобережном склоне р. Сясь, у восточной окраины с. Сясьские Рядки (Волховский район). Отметка бровки берегового уступа около 13 м над уровнем моря. В разрезе вскрываются: мелкозернистый песок с гравием (алювий?) — 25 см; мелкозернистый слюдястый песок с растительным детритом — 25 см; разнородные пески, содержащие гальку в базальной части (трансгрессивное налегание) — 5 см; переслаивание темно-серых тонко- и мелкозернистых слюдястых песков, обогащенных органическим материалом, и серых мелких слюдястых песков — 65 см; темно-бурая глинистая слюдястая гиттия с остатками трав и редкими обломками древесины — 49 см; торф с остатками древесины — 33 см; мелкозернистый слюдястый песок, содержащий остатки трав, с гравием в основании (налегание с перерывом в осадконакоплении) — 30 см; тонко- и мелкозернистые пески, переходящие постепенно книзу в алевроиты и ленточные глины (озерно-ледниковые отложения) — 250 см и ниже уреза реки.

По спорово-пыльцевым определениям А. Колканен, торф и вышележащие озерные слои формировались с конца атлантического климатического периода до позднего голоцена включительно, с кратковременным перерывом в середине первой половины субатлантического времени. Исследования диатомовой флоры подтверждают представления о неоднократных колебаниях уровня в ходе развития Ладожской трансгрессии (Экман и др., 1975).

Мелкозернистые озерные пески, залегающие под торфом на озерно-ледниковых слоях, накапливались, по-видимому, в бореальное время.

Образцы отобраны в 1972 г. и представили Г. Лак и И. Экман (ИГ).

ТА-515 Сясьские Рядки - 1 5025±100

Торф с глубины 227—232 см, из нижнего слоя торфяной залежи. Полученный возраст показывает конец перерыва осадконакопления в низовье р. Сясь.

ТА-516 Сясьские Рядки - 2 4400±70

Древесина с глубины 150—160 см, из верхней части толщи гиттии. Датировка отвечает в Южном Приладожье раннесуббореальной трансгрессивной фазе развития Ладожского озера, с плавным и медленным подъемом уровня его, предшествующим максимальному подъему (Экман и др., 1975).

ЛИТЕРАТУРА

- Знаменская О. М., Ананова Е. Н., 1967. Новые данные по истории западного побережья Ладожского озера. В сб.: История озер Северо-Запада. Л. : 132—140.
- Знаменская О. М., Соколова В. Б., Хомутова В. И., 1970. Сравнительный анализ палеогеографических условий развития южных и западных берегов Ладожского озера. В кн.: История озер, т. 2. Вильнюс : 319—331.
- Лак Г. Ц., Экман И. М., 1975. О трансгрессиях Ладожского озера в голоцене. Докл. АН СССР, 222 (1) : 175—178.
- Лийва А. А., Сарв А. А., Экман И. М., 1971. К истории послеледниковой (голоценового) развития Ладоги по данным новых исследований в Северо-Восточном Приладожье. В кн.: Природа, береговые образования и история развития внутренних водоемов и морей Восточной Прибалтики и Карелии. Петрозаводск : 23—26.
- Экман И. М., Лак Г. Ц., Лийва А. А., 1975. К истории Ладожской трансгрессии. В кн.: История озер в голоцене. Л. : 38—45.

- Экман И. М., 1972. К характеристике органогенных межледниковых отложений в окрестностях г. Петрозаводска. В кн.: Четвертичная геология и геоморфология восточной части Балтийского щита. Тр. Ин-та геол. Карельск. ФАН СССР, вып. 13. Л.: 97—101.
- Saarnisto, M., 1970. The Late Weichselian and Flandrian History of the Saimaa Lake Complex. Soc. Sci. Fennica, Comment. phys.-math. 37.

*Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР*

Поступила в редакцию
8/XII 1976

*Институт геологии Карельского
филиала АН СССР*

Arvi LIIVA, Ilpo EKMAN, Toivo RINNE

ENSV TA ZOOLOGIA JA BOTAANIKA INSTITUUDIS RADIOAKTIIVSE SÜSINIKU MEETODIL DATEERITUD PROOVIDE NIMISTU. VII

Resümees

Artiklis esitatakse ENSV TA Zoologia ja Botaanika Instituudi geobiokeemialaboratooriumis dateeritud 44 geoloogilise proovi dateerimise tulemused. Proovid on võetud Karjala ANSV lõunaosast ja Leningradi oblasti loodeosast. Proovide vanuse arvutamisel on lähtutud poolestusajast 5568 ± 30 aastat, vanused on antud 1950. aastast arvates.

*Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Zoologia ja Botaanika Instituut
NSVL Teaduste Akadeemia
Karjala Filiaali Geoloogiainstituut*

Toimetusse saabunud
8. XII 1976

Arvi LIIVA, Ilpo EKMAN, Toivo RINNE

VERZEICHNIS DER IM INSTITUT FÜR ZOOLOGIE UND BOTANIK DER AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN DER ESTNISCHEN SSR MITTELS DER RADIO- KOHLENSTOFF-METHODE DATIERTEN PROBEN

VII. Mitteilung

Zusammenfassung

Es wird das Verzeichnis mittels der Radiokohlenstoff-Methode datierter 44 geologischer Proben vorgeführt.

Als Halbwertszeit dient der Wert 5568 ± 30 Jahre. Als Anfang der Altersberechnung gilt das Jahr 1950.

*Institut für Geologie und Botanik
der Akademie der Wissenschaften der Estnischen SSR*

Eigegangen
am 8. Dez. 1976

*Institut für Geologie der Karelien-Filiale
der Akademie der Wissenschaften der UdSSR*

Хелле СИММ

ЭВТРОФИРОВАНИЕ ОЛИГОТРОФНЫХ ОЗЕР ЭСТОНИИ

Зависимость характерных признаков озер от свойств их водосборов известна давно. Уже Э. Науманн (Naumann, 1929, 1932) выявил эту закономерность и ввел в лимнологию термин «региональная лимнология». Лимнологи, расширившие и дополнившие в последующем учение Э. Науманна, высказывают по этому поводу различные положения. Среди многочисленных опубликованных трудов ученых разных школ внимание эстонских лимнологов привлекают работы Л. Россолимо и его сотрудников. Представители этой школы считают правильным исходить всегда из типологии озер, независимо от характера решаемой задачи лимнологических исследований. Согласно концепции учения Л. Россолимо (1967), типология должна основываться на особенностях режима озер и их связи с географическими условиями водоемов.

Этой точки зрения придерживается и автор данной статьи при изучении озер Эстонии. В соответствии с этим проведена гидрохимическая типизация озер Эстонии, основывающаяся на двух главных факторах, определяющих формирование важнейших гидрохимических свойств озер, — на характере водосбора и проточности водоемов. По такой типизации все озера Эстонии, различающиеся между собой главными гидрохимическими признаками, разделяются прежде всего по составу и содержанию органических и минеральных веществ в воде. Кроме того, учитывая широкую приспособляемость организмов к условиям среды обитания в соответствии с адаптивной эволюцией, предложенная гидрохимическая классификация отражает и закономерные различия в биологии озер (Симм, 1973). По этим данным составлена лимнологическая типология озер Эстонии (Mäemets, 1974). Выработку типологии озер Эстонии следует считать еще не завершенной, поскольку до сих пор в ней полностью не учтены аспекты антропогенного влияния.

Изменение качества вод под воздействием антропогенного фактора имеет место на протяжении нескольких веков. Однако факт значительного влияния человека на природные воды наблюдается только за последние десятилетия. В Эстонии это выражается в быстрой антропогенной эвтрофикации водоемов, обусловленной преимущественно расширением площади окультуренных земель с широким применением удобрений и развитием животноводства, а также интенсивным использованием берегов озер в качестве зон отдыха. Так как интенсивное воздействие человека парализует естественное развитие озер, этапами которого являются определенные их типы, то становится понятным, что типология озер Эстонии, основывающаяся на естественных факторах, должна быть пересмотрена.

В целях выяснения возможности регулирования эвтрофикации озер, а также уточнения типологии озер Эстонии в лаборатории геобиохимии Института зоологии и ботаники АН ЭССР продолжаются лимнологические работы по исследованию влияния антропогенного фактора на озера различного типа. При исследовании особого внимания заслуживают автохтонные процессы и наличие взаимосвязи между абиотическими и биотическими факторами в водоемах. Изучение охватывает и многие до сих пор не исследованные аспекты, как, например, химию донных отложений, биохимические показатели биопродуктивности водоемов и т. д.

Эти исследования были начаты на олиготрофных озерах. Выяснение антропогенного влияния на олиготрофные озера и принятие мер для их защиты имеют первостепенное значение, так как озера именно этого типа наиболее чувствительны к деятельности человека и в то же время встречаются в Эстонии редко (составляют менее 3% от всех озер).

Изученные олиготрофные озера — Нохипалу Валгеярв, Вийтна Пиккъярв и Линаярв — по природным условиям различаются между собой мало. Все они небольшие (4,5—16,3 га) глухие озера на песчаном, покрытом хвойным лесом водосборе, питающиеся грунтовой водой. Так как химический состав грунтовой воды, питающей озера, формируется путем инфильтрации атмосферных осадков через почво-грунты, бедные карбонатами и органическими веществами, то для этих озер в гидрохимическом отношении характерно крайне малое содержание минеральных веществ ($\Sigma_{\text{и.}} = 10\text{—}25 \text{ мг/л}$) и малая концентрация аллохтонных органических веществ в воде. По гидрохимической типизации озер Эстонии все эти озера относятся к типу С (Симм, 1973). По многим другим абиотическим признакам, а также по биологическим показателям исследованные озера, однако, различаются между собой. Так как природные условия формирования лимнологического режима в них весьма сходные, можно предполагать, что причиной наблюдаемых различий между озерами является различная антропогенная нагрузка.

Наименее нагружено оз. Валгеярв, хотя и оно все больше используется для купания и даже мытья автомобилей. Этому способствуют благоприятный доступ к озеру и созданные в 1960-х годах на берегу озера пляж и стоянка автомобилей (Kukk, 1969). Несмотря на это оз. Валгеярв является и в настоящее время наиболее олиготрофным озером Эстонии, о чем свидетельствуют многие абиотические и биотические признаки его.

В гидрохимическом отношении вода озера мало отличается от воды атмосферных осадков: сумма ионов колеблется сезонно между 10 и 14 мг/л, а содержание органического вещества наименьшее по сравнению с содержанием органического вещества в других изученных озерах Эстонии (перманганатная окисляемость 1,2—5,0, дихроматная — 5,2—16,8 мг O/л). Вода почти бесцветная (цветность 3—4°), прозрачность достигала 8,8 м даже летом.

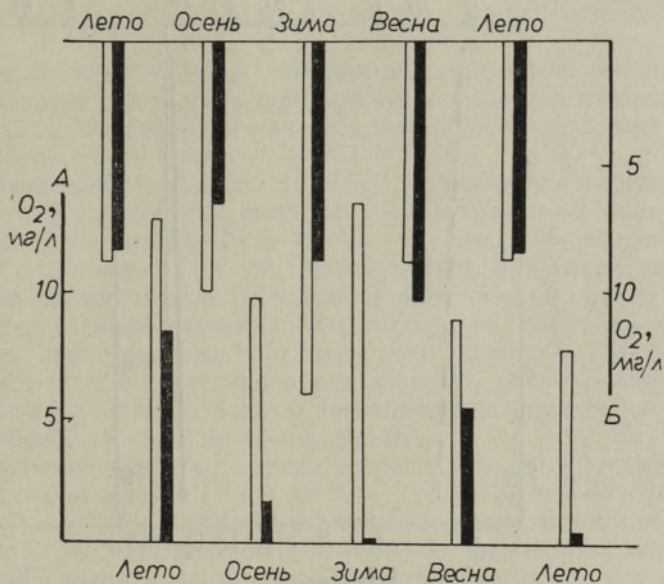
Прибрежная растительность в озере почти отсутствует. Продуцентом органического вещества является главным образом подводная растительность, в особенности мох *Rhynchosstegium* sp., покрывающий почти полностью дно озера. Кроме *Rhynchosstegium* sp., встречаются в литорали типичные кальциофобные виды: сфагновые мхи и *Isoetes lacustris* и *Lobelia dortmanna*.

Видовой состав фитопланктона беден, доминирует сообщество *Chrysophyta-Pyrrophyta**. Его продуктивность в этом озере очень низка:

* Кываск В., Порк М. Фитопланктон и микробентос некоторых олиготрофных озер Эстонии. В кн.: Гидробиологические исследования VII (в печати).

Рис. 1. Изменение содержания растворенного кислорода в придонном (по шкале А) и поверхностном (по шкале В) слоях оз. Валгеярв.

Белые столбцы — данные 1963—1964 гг., черные — 1972—1973 гг. (данные 1972—1973 гг. получены из картотеки сектора гидробиологии Института зоологии и ботаники АН ЭССР).



биомасса фитопланктона составляет в свободный ото льда период в среднем только $0,26 \text{ г/м}^3$. В сезонном изменении биомассы фитопланктона типично однократное весеннее повышение, обусловленное развитием хризифит.

Резервы питательных веществ малы и в донных отложениях, так как дно озера большей частью песчаное, отложения ила встречаются преимущественно в самом глубоком месте озера. Пелоген озера (20-сантиметровый верхний слой), образующийся главным образом из остатков водной растительности, содержит около 75% органического вещества и характеризуется крайне малой концентрацией кальция (0,62% CaO в абсолютно сухом веществе). В пелогене оз. Валгеярв обнаружено также меньше соединений фосфора (0,38% P_2O_5) и азота (2,5% N), чем в других изученных олиготрофных озерах Эстонии (Lindpere, 1977).

Незначительное количество питательных веществ, растворяющихся в воде при минерализации отмерших подводных растений, сразу вовлекается в круговорот веществ, вследствие чего до конца 1960-х годов в озерной воде фосфаты совсем не обнаруживались, а нитраты встречались только в следах. Все слои воды озера были круглый год богаты растворенным кислородом (7,9—14,0 мг $\text{O}_2/\text{л}$, рис. 1). Летом 1963 г. наблюдалось даже пересыщение придонного слоя воды кислородом (на глубине 10 м — 109% насыщения), обусловленное фотосинтезом погруженных растений и фитопланктона. Об этом свидетельствуют данные В. Кываск (1973), согласно которым весной и летом биомасса фитопланктона достигает максимума именно в придонных слоях, а вышележащие слои бедны фитопланктоном. В этот период прозрачность воды озера достигала 7—9 м.

В 1970-х годах отмечаются некоторые сдвиги в гидрохимическом, прежде всего в кислородном, режиме озера. Данные сезонного наблюдения 1972—73 гг. показывают, что придонный слой воды оз. Валгеярв круглый год беден кислородом. На глубине 10 м растворенный в воде кислород зимой совсем не обнаружен (рис. 1), весной его содержание составляло $5,5 \text{ мг } \text{O}_2/\text{л}$ и даже осенью (во время стагнации) только $1,6\text{—}1,8 \text{ мг } \text{O}_2/\text{л}$. Летом, в жаркие дни, наблюдалась стратифи-

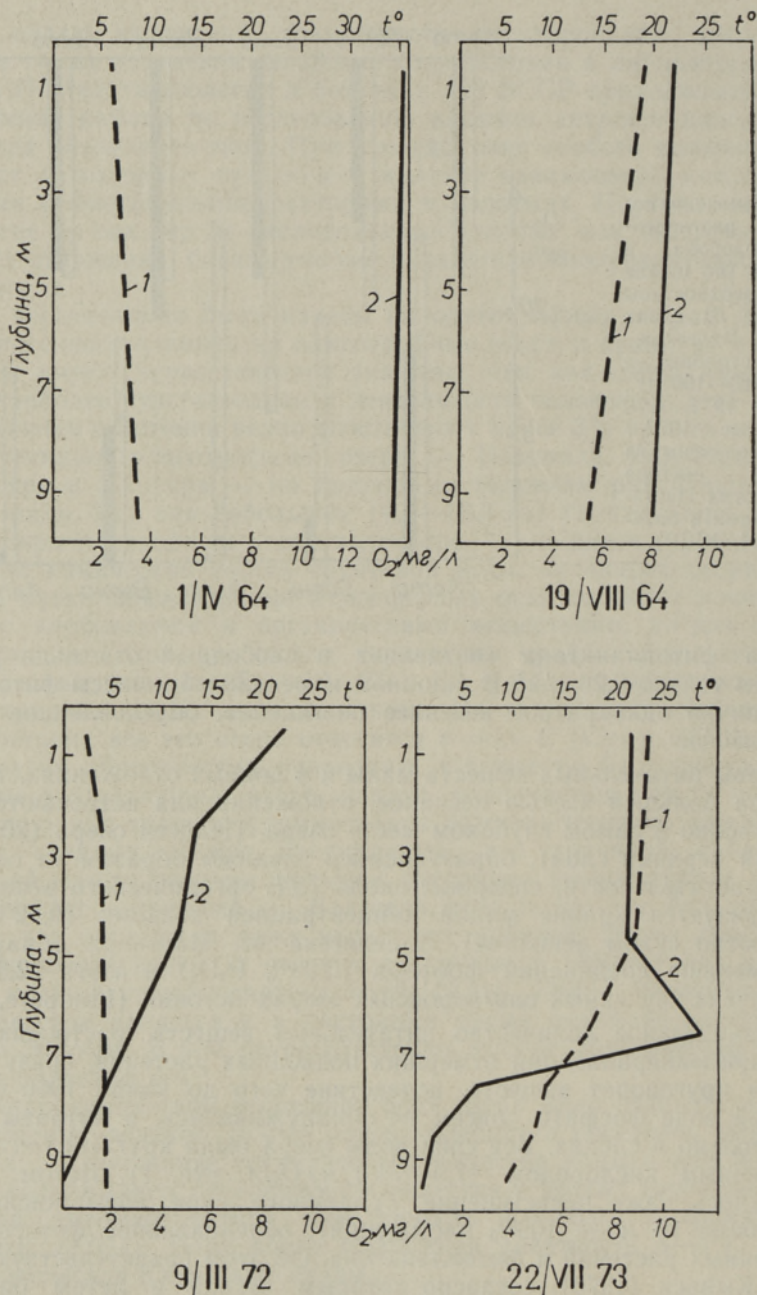


Рис. 2. Изменение температуры (1) и содержание растворенного кислорода (2) в воде оз. Валгеярв (данные 1972—73 гг. получены из картотеки сектора гидробиологии Института зоологии и ботаники АН ЭССР).

кация и резкое падение содержания кислорода в придонных слоях воды. Так, например, в июне 1973 г. (рис. 2) поверхностные слои воды озера были богаты кислородом, а на глубине 7 м даже перенасыщены кислородом (105% насыщенности) благодаря фотосинтезу фитопланктонных организмов. Начиная с глубины 8 м содержание кислорода

резко уменьшалось и на глубине 10 м он обнаружен в концентрации 0,5 мг O_2/l .

Кроме наблюдаемых изменений в кислородном режиме озера, в контрольных пробах поверхностного и придонного слоев воды, взятых в начале сентября 1974 г., обнаружены как соединения азота (соответственно 0,10 и 0,15 мг N/l), так и фосфаты (0,002 мг P/l).

Более заметные изменения, чем в оз. Валгеярв, отмечаются в течение последних 15 лет в гидрохимии и биологии оз. Пиккъярв. В соответствии с данными, полученными в 1956—57 гг., оз. Пиккъярв оказалось очень сходным с оз. Валгеярв. В указанный период оз. Пиккъярв отличалось скудностью фитопланктона и малой концентрацией органических веществ в воде (дихроматная окисляемость не превышала 12 мг O/l). Главными продуцентами органического вещества были покрывающие дно озеро мхи и береговая растительность (Eesti järved, 1968). Вода озера была прозрачна, богата растворенным кислородом, а соединения азота и фосфора в ней не обнаружены.

В 1971—72 гг. соединения азота и фосфора встречались уже круглый год по всему озеру в количестве 0,1—0,5 мг N/l и 0,02—0,008 мг P/l (Starast и др., 1974). Обогащение озера питательными веществами привело к качественному и количественному изменению фитопланктона. Доминирующее раньше в озере характерное для олиготрофных водоемов сообщество *Staurodesmus-Staurastrum* встречается в настоящее время очень редко в литорали; увеличилось и число видов протококковых и т. д.* Наблюдается и увеличение числа пиков биомассы фитопланктона: кроме весеннего, установлено и осеннее повышение биомассы (Milius, Kõvask, 1977). Количество фитопланктона приближается в настоящее время к среднему содержанию его в других исследованных озерах Эстонии.

Вследствие уменьшения прозрачности воды (от 4,0—4,4 до 2,5—3,2 м), подводная луга, которая раньше покрывала почти все дно озера, встречается теперь только местами. В то же время иловые отложения в озере постепенно утолщаются и расширяются.

Донные отложения являются в этом озере значительным запасом питательных веществ, так как по данным А. Линдпере (Линдпере, 1974; Lindpere, 1977) пелоген озера содержит много органического вещества (62—71% в абсолютно сухом веществе) и больше соединений азота (2,8—3,4%) и фосфора (0,45—0,54%), чем в оз. Валгеярв.

В зависимости от сказанного, наблюдается повышение содержания органического вещества в воде оз. Пиккъярв: дихроматная окисляемость в 1971—72 гг. часто превышала 15—20 мг O/l . Установленные здесь в 1971—72 гг. стратификация кислорода и уменьшение его количества зимой в придонном слое воды (на глубине 4—5 м) до 2 мг O_2/l (рис. 3) характерны для эвтрофирующего водоема.

Примером пагубного антропогенного действия на олиготрофные озера является оз. Линаярв, расположенное в 0,5 км от оз. Пиккъярв. Длительное использование озера для замачивания льна и стирки белья привело к обогащению его питательными веществами и способствовало разрастанию водной растительности, что в свою очередь содействовало скоплению толстого слоя ила на дне озера. В настоящее время количество фитопланктона, особенно сине-зеленых водорослей, круглый год обильно. В северной части озера много высших растений.

Толщина ила, богатого органическими и биогенными веществами, превышает 8 м (максимальный слой воды 5,1 м). Как показывают ре-

* Кываск В., Порк М. Фитопланктон и микробентос некоторых олиготрофных озер Эстонии. В кн.: Гидробиологические исследования VII (в печати).

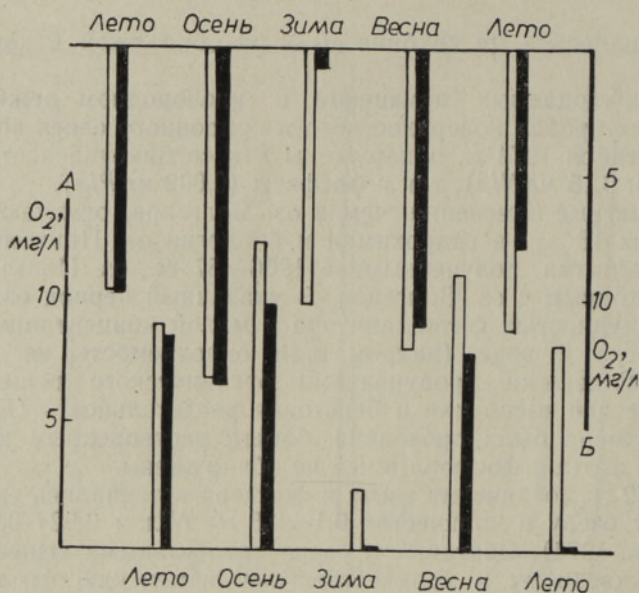


Рис. 3. Изменение содержания растворенного кислорода в придонном (по шкале А) и поверхностном (по шкале Б) слоях воды оз. Пиккъярв (белые столбцы) и оз. Линаярв (черные столбцы) в 1971—72 гг.

зультаты изучения донных отложений озер Эстонии (Lindpere, 1977), пелоген оз. Линаярв отличается от пелогена 10 изученных олиготрофных озер наибольшим содержанием органического вещества (77%), фосфора (0,79%) и азота (4,2%).

Накопившийся в иле резерв органических веществ обеспечивает постоянное обилие автохтонного органического вещества и биогенных элементов в воде озера (дихроматная окисляемость 21,0—48,6 мг О₂/л, 0,1—0,4 мг N/л, 0,002—0,015 мг P/л). О большой роли отмершей водной растительности и ее остатков в иле при обогащении воды питательными веществами говорит максимальное содержание органического вещества в воде озера и в иловой воде в конце вегетационного периода — осенью и зимой. Резерв фосфатов в иловой воде оказался особенно высоким зимой и ранней весной (Simm и др., 1975) и превышал содержание его в озерной воде (0,002—0,003 мг P/л) от десяти до тридцати раз (0,025—0,090 мг P/л).

Вследствие происходящих в иле и в воде окислительных процессов в период стратификации растворенный кислород в придонных слоях воды отсутствует (рис. 3, 4), а зимой дефицит кислорода охватывает все слои воды озера (в поверхностном слое только 2—4% насыщения). Прозрачность воды составляет обыкновенно 0,9—2,0 м, цветность 5—24°.

Из результатов исследования вытекает, что различия в нагрузках антропогенного действия на изученные олиготрофные озера отражаются в различиях их степени эвтрофирования.

В менее нагруженном оз. Валгеярв защищающим от быстрого эвтрофирования фактором является и его большая глубина (максимальная 12,5 м) по сравнению с глубиной других исследуемых озер (максимальная глубина оз. Пиккъярв 5,7 м и Линаярв 5,1 м).

Наблюдаемые на протяжении последних 10—15 лет изменения в кислородном режиме оз. Валгеярв указывают на начинающуюся эв-

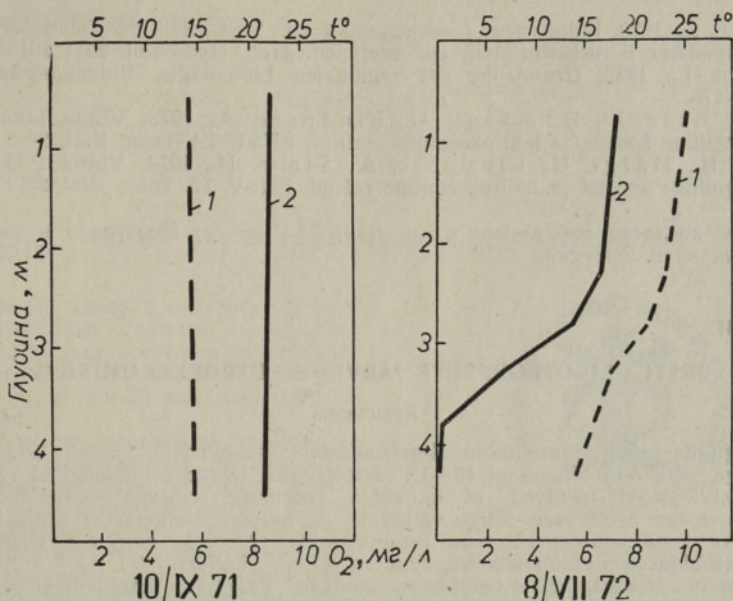


Рис. 4. Изменение температуры (1) и содержания растворенного кислорода (2) в воде оз. Линаярв.

рофикацию этого водоема. Об этом свидетельствует и обнаружение соединений фосфора и азота в его воде осенью 1974 г. Во флоре водорослей оз. Валгеярв отмечены уже ранее (Kukk, 1969) изменения в направлении эвтрофикации.

Оз. Пиккъярв можно считать эвтрофированным олиготрофным озером. Об этом свидетельствуют как качественные, так и количественные изменения в фитопланктоне, повышение в воде концентрации биогенных элементов и органических веществ, уменьшение прозрачности воды и господствующий в настоящее время газовый режим водоема.

По результатам изучения гидрохимического режима оз. Линаярв можно сделать вывод о неизбежной гибели этого озера. Дальнейшее увеличение водной растительности, накопление ила и постоянно углубляющийся дефицит кислорода в нем обеспечиваются уже природным круговоротом веществ. Все эти процессы ускорились после постройки на берегу озера мотеля и бань.

ЛИТЕРАТУРА

- Кываск В. О., 1973. О динамике фитопланктона олиго- и дистрофных озер Эстонии. В кн.: Лимнология Северо-Запада СССР 2. Таллин : 79—82.
- Линдпере А., 1974. Химический состав поверхностного слоя сапротеля озер Виитна. Изв. АН ЭССР. Биол. 23 : 343—347.
- Россолимо Л. Л., 1967. Антропогенный фактор в развитии озер. М. : 3—4.
- Симм Х. А., 1973. Гидрохимическая типизация малых озер Эстонии. Изв. АН ЭССР. Биол. 22 : 58—67.
- Eesti järved, 1968. Tln.: 420—421.
- Kukk, E., 1969. Mis saab Valgjärvest? Eesti Loodus 12 : 56.
- Lindpere, A., 1977. Madala bioloogilise produktiivsusega järvede setete keemilisest ja mineraloogilisest koostisest. ENSV TA Toim. Biol. 26 : 49—55.
- Milius, A., Kõvask, V., 1977. Seasonal variation of phytoplankton biomass, chlorophyll *a* and alkaline phosphatase activity in Lake Viitna Pikkjärv. ENSV TA Toim. Biol. 26 : 120—127.
- Mäemets, A. 1974. On Estonian Lake Types and Main Trends of Their Evolution. Estonian Wetlands and Their Life. Tln.: 29—62.

- Naumann, E., 1929. Einige neue Gesichtspunkte zur Systematik der Gewässertypen mit besonderer Berücksichtigung der Seetypen. Arch. Hydrobiol. 20 : 191—198.
- Naumann, E., 1932. Grundzüge der regionalen Limnologie. Binnengewässer. 11 : 1—176.
- Simm, H., Starast, H., Mälggi, U., Lindpere, A., 1975. Viitna Linajärve vee keemiline koostis ja hüdrokeemiline režiim. ENSV TA Toim. Biol. 24 : 295—308.
- Starast, H., Mälggi, U., Lindpere, A., Simm, H., 1974. Viitna Pikkjärve vee keemiline koostis ja hüdrokeemiline režiim. ENSV TA Toim. Biol. 23 : 164—176.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
21/XII 1976

Helle SIMM

EESTI OLIGOTROOFSETE JÄRVEDE EUTROFEERUMISEST

Resümee

Et selgitada inimtegevuse mõju oligotroofsetele veekeemilistele, korraldati 1972. ja 1973. aastal Valge-, Pikk- ja Linajärvel 10—15 aastat tagasi tehtud limnoloogilisi vaatlusi.

Uurimistulemused näitavad, et inimtegevuse koormuse erinevus peegeldub järvede eutrofeerumisastme erinevuses. Kõige väiksema koormusega Valgejärvel aeglustab eutrofeerumist ka tema suurem sügavus (maksimaalne 12,5 m), võrreldes teiste uuritud järvedega (Pikkjärve maksimaalne sügavus on 5,7 m, Linajärvel 5,1 m).

Viimase 10—15 aasta vältel täheldatud muutused Valgejärve hapnikurežiimis viitavad selle veekeemilise eutrofeerumise algusele. Seda tõendab ka fosfaatide ja lämmastikuühendite leidmine järve veest 1974. aasta sügisel. Valgejärve vetikaflooras täheldas E. Kukk (1969) juba mõni aasta tagasi muutusi eutrofeerumise suunas.

Pikkjärve võib pidada juba eutrofeerunud järveks. Seda tõendavad nii kvalitatiivsed kui ka kvantitatiivsed muutused fütoplanktonis, biogeensete elementide ja orgaanilise aine kontsentratsiooni suurenemine vees, vee läbipaistvuse vähenemine ja järve praegune hapnikurežiim.

Linajärve režiimi uurimisest järeldub, et järv on määratud hävima. Veetaimestiku ja muda edasise rohkenemise ning üha suureneva hapnikudefitsiidi põhjustab selles järves juba looduslik aineriing. Neid protsesse kiirendab järve kaldale ehitatud motelli ja saunade mõju.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Zooloogia ja Botaanika Instituut

Toimetusse saabunud
21. XII 1976

Helle SIMM

ON THE EUTROPHICATION OF ESTONIAN OLIGOTROPHIC LAKES

Summary

During 1950—60, after a lapse of 10—15 years, limnological observations were carried out on three oligotrophic lakes to investigate man-made eutrophication.

The differences in the degrees of man's influence were found to be reflected in the different degrees of eutrophication of the lakes. An essential factor decelerating the process of eutrophication in Lake Valgejärv, which shows the smallest rate of man's influence, is its depth (max. 12.5 m) as compared with Lake Pikkjärv (max. depth 5.7 m) and Lake Linajärv (max. depth 5.1 m).

The changes in the oxygen regime of L. Valgejärv observed during the last 10—15 years point to the beginning of its eutrophication. Finds of phosphates and nitrates in the water in the autumn of 1974 also testify to it. As early as 1969 E. Kukk had noticed some changes in the algal flora showing a tendency to eutrophication.

In L. Pikkjärv the process of eutrophication is more advanced. Qualitative and quantitative changes in the phytoplankton, an increase in the concentration of biogenic elements and organic matter, a decreased transparency of the water and the present oxygen regime of the lake give evidence of it.

The investigation of the regime of L. Linajärv showed that the lake is doomed to perish. A further increase in the amount of water-plants and mud, as well as a constantly growing oxygen deficiency are guaranteed by the natural circulation of matter in this seepage lake. These processes are accelerated by the influence of the motel and the saunas built on the shores.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Zoology and Botany

Received
Dec. 21, 1976

ТРЕТИЙ СЪЕЗД ГЕНЕТИКОВ И СЕЛЕКЦИОНЕРОВ

Пшеничный колос в сплетении хромосомы — эмблема Третьего съезда Всесоюзного общества генетиков и селекционеров имени Н. И. Вавилова, который состоялся с 16 по 20 мая 1977 года в Ленинграде.

Делегаты представляли ведущие научные центры, лаборатории, клиники, вузы страны, где насчитывается около восьми тысяч членов общества, в том числе 180 коллективных членов. Генетики и селекционеры собрались, чтобы обменяться результатами своих работ за минувшее пятилетие, наметить планы и направления новых исследований в свете задач, выдвинутых XXV съездом КПСС.

Отчетный период характеризуется подъемом генетико-селекционных работ в СССР, повышением эффективности научных исследований и укреплением их связи с практикой. За этот период партия и правительство уделяли много внимания развитию генетики и селекции, о чем свидетельствуют принятые постановления ЦК КПСС и Совета Министров СССР, направленные на расширение и углубление исследований в области генетики и селекции: «О мерах по ускорению развития молекулярной биологии и молекулярной генетики и использования их достижений в народном хозяйстве» (1974), «О мерах по дальнейшему повышению эффективности сельскохозяйственной науки и укреплению ее связи с производством» (1976), «О мерах по дальнейшему улучшению селекции и семеноводства зерновых, масличных культур и трав» (1976).

За последние пять лет в результате этого внимание ученых концентрировалось на наиболее актуальных направлениях развития генетики и селекции, существенно укрепилась материальная база научно-исследовательских работ, увеличилось финансирование работ, организовано несколько новых научно-исследовательских институтов, лабораторий и отделов.

Генетика все больше проникает в биологические исследования, являясь теоретическим фундаментом современной медицины и селекции. В последнее время появились новые формы научной работы в отделениях ВОГиС. Например, в Молдавском ОГиС объединены работы ученых разных ведомств по принципу единой проблематики, созданы научно-производственные объединения «Гибрид», «Селек-



ция», «Корду», которые являются коллективными членами Молдавского ОГиС. Сибирским отделением ВОГиС с 1972 года ведется большая работа по координированной программе ДИАС (диаалельные скрещивания пшеницы). В ряде республик, в том числе и Эстонии, все шире практикуются комплексные исследования по важнейшим проблемам в области генетики и селекции с вовлечением заинтересованных научных учреждений.

Съезд открыл президент Всесоюзного общества генетиков и селекционеров член-корреспондент АМН СССР Н. Бочков. С приветствиями к съезду обратились академик-секретарь отделения общей биологии АН СССР М. Гиляров, президент АМН СССР В. Тимаков, действительный член ВАСХНИЛ и АН БССР Н. Турбин, зам. министра высшего и среднего специального образования СССР Н. Егоров, ректор ЛГУ член-корреспондент АН СССР В. Алесковский, председатель секции генетики биологического общества ГДР профессор Р. Хагеманн.

Работа съезда в течение пяти дней проходила на пленарных заседаниях (2), симпозиумах (15) и секционных заседаниях (19), кроме того, были организованы демонстрация работ и лекции (9).

На первом пленарном заседании были заслушаны доклады академика ВАСХНИЛ Д. Брежнева «Пути эффективного использования генофонда растительных ресурсов ВИР в селекции», академика В. Тимакова «Генетика микроорганизмов и медицина», академика Н. Дубинина «Генетика и социальные проблемы».

Дальнейшая работа съезда продолжалась на симпозиумах и секционных заседаниях. Так как названия симпозиумов наилучшим образом характеризуют основные направления работ советских генетиков, то целесообразно привести перечень их.

1. Генетика развития.

Советскими генетиками изучены закономерности активации генов, порядок их включения в онтогенезе и возможность его изменения с помощью ряда факторов.

Интересные доклады на данном симпозиуме сделали Л. Корочкин (Новосибирск) «Роль взаимодействия генов в детерминации и биохимической дифференцировке клеток» и Б. Конюхов (Москва) «Роль генов в пролиферации и дифференцировке клеток у млекопитающих».

2. Популяционная и эволюционная генетика.

В результате исследований по популяционной и эволюционной генетике животных и растений выявлены механизмы поддержания биохимического полиморфизма в естественных популяциях.

Следует отметить доклады Ю. Алтухова (Москва) «Экспериментальное моделирование генетических процессов в подразделенных популяциях» и В. Шевченко (Москва) «Прогнозирование генетических последствий действия ионизирующих излучений на популяции».

3. Проблемы мутагенеза.

Вскрыты цитогенетические причины эмбриональной смертности и механизмы действия мутантных генов на органогенез у млекопитающих. Особую ценность представляют работы по химическому мутагенезу и созданию супермутагенов, широко используемых в селекции растений и промышленных микроорганизмов.

Наибольший интерес вызвали доклады по специфичности и направленному мутагенезу И. Захарова (Ленинград), по мутагенезу и репарации С. Бреслера (Ленинград) и Н. И. Шапиро (Москва). Оригинальный доклад «Возникновение спонтанных мутаций в процессе репарации после действия мутагенов» представил Р. фон Борстел (Канада).

4. Закономерности организации и функционирования генетического аппарата.

Среди докладов этого симпозиума как наиболее примечательные можно отметить доклады А. Прокофьевой-Бельговской (Москва) «Гетерохроматин и полиморфизм хромосом» и Р. Хесина (Москва) «Влияние различных факторов на эффект положения гена и активность X-хромосомы у дрозофилы».

5. Рекомбинация и генетика плазмид.

6. Генетика фагов.

Интересными были работы по генетике плазмид и новых лямбдоидных фагов с целью создания различных типов векторов, по успешному клонированию индивидуальных фрагментов ДНК, получению молекул ДНК *in vitro*. Впервые в нашей стране осуществлены искусственное

соединение вне клеток изолированных разнородных молекул ДНК, введение и размножение их в клетках бактерий, и разработаны методы выделения индивидуальных генов.

7. Генетические основы селекции и микроорганизмов.

Последние годы характеризуются новым подъемом в исследованиях по молекулярной генетике микроорганизмов. Главным направлением этих исследований является генная инженерия. Реальными становятся микробиологический синтез инсулина, интерферона и других белков человека и животных, перенос бактериальных генов азотфиксации в растительные клетки и т. п.

8. Генетические основы селекции растений: биохимическая генетика, мутагенез и генетика хлоропластов.

Наибольшее внимание заслужили доклады Р. Хагеманна (ГДР) и С. Боровича (Югославия). О работе эстонских генетиков в области химического мутагенеза сделал доклад «Результаты и перспективы использования химического мутагенеза в генетике и селекции растений в Эстонской ССР» О. Прийлинн (Таллин).

На симпозиумах:

9. Генетические основы селекции растений: генетика систем размножения и полигенных признаков.

10. Генетические основы селекции растений: частная генетика и цитогенетика растений.

11. Селекция растений.

12. Селекция пшеницы и тритикале.

были рассмотрены достигнутые советскими генетиками и селекционерами результаты по созданию высокопродуктивных сортов сельскохозяйственных растений. С 1971 по 1975 г. в Государственное сортоиспытание было передано 1858 сортов и гибридов, в том числе свыше 400 сортов зерновых, зернобобовых и крупяных культур. На основе результатов испытания районировано более 550 сортов и гибридов, среди них зерновых — 93 сорта. Замечательные успехи достигнуты в селекции озимой пшеницы. По результатам международного испытания такие советские сорта, как 'Безостая 1', 'Кавказ', 'Мионовская 808', завоевали репутацию лучших в мире по своей продуктивности и устойчивости урожая в широком диапазоне варьирования внешних условий.

Внимание заслуживают также сорта озимой пшеницы 'Мионовская 808 — улучшенная', 'Мионовская 10', 'Одесская 66', 'Харьковская 86' и др., а также созданные короткостебельные сорта озимой пшеницы 'Полукарлик 1, 2 и 3', 'Одесская полукарликовая', 'Иссык-Куль-

ская, имеющие потенциальную урожайность до 80—88 ц/га и высокую устойчивость против полегания.

Методом экспериментальной аллоплоидии созданы высокопродуктивные сорта новой зерновой культуры тритикале. В настоящее время лучшие в мире результаты по селекции озимых сортов гексаплоидных тритикале получены А. Шульц и И. Н. М. (Харьков), который доложил о своих результатах в докладе «Преобразование геномов, создание и внедрение в производство новой культуры тритикале». Значительный успех достигнут в создании высоколизиновых гибридов кукурузы — содержание лизина на 45—60% больше в сравнении с обычными. Широкое применение получили в селекции растений генетические приемы экспериментальной полиплоидии и мутагенеза, гетерозиса с использованием ЦМС и генной мужской стерильности. Методом экспериментального мутагенеза (химическим) получены ценные сорта пшеницы, подсолнечника, белого люпина. Полученный белый люпин характеризуется рекордным сбором белка с гектара. Получены сорта подсолнечника с содержанием олеиновой кислоты в масле свыше 70%.

По селекции растений интерес представляли доклады В. Шумного (Новосибирск) «Генетический полиморфизм по системам опыления у растений и его значение в эволюции и селекции», Р. Цильке (Омск) «Диаллельный анализ количественных признаков мягкой пшеницы», Л. Хотылевой (Минск) «Генетический контроль морфофизиологических процессов у яровой пшеницы 'Чайниз Спринг'».

13. Генетика и селекция животных.

Так как работа с животными требует больших временных промежутков, то результаты не так многочисленны, как у растений-животных, но экономическая значимость их велика. Завершены работы по созданию 18 новых заводских линий чернопестрой породы крупного рогатого скота. В свиноводстве повышена мясность, снижены затраты корма на одну единицу продукции. Получены новые породы овец 'Североказахстанского Мериноса', закончены работы по выведению высокопродуктивных кур, индеек, мясных овец, горных карпатских пчел. Значительные успехи достигнуты в области генетики и селекции рыб.

С докладами выступили на этом симпозиуме Г. Стакан (Новосибирск) «Использование характера наследования полигенных признаков и генетических

маркеров при создании кроссбредных овец» и В. Евсиков (Киев) «Гомеостаз плодовитости и некоторые пути повышения воспроизводительных способностей млекопитающих генетико-селекционными методами».

14. Медицинская генетика и генетика человека.

Исследования в этой области направлены на разработку проблем генетики наследственных болезней. Впервые в нашей стране начато систематическое изучение их географического распространения.

В исследованиях по мутационному процессу у человека получены данные по интенсивности спонтанного мутагенеза на хромосомном и геномном уровнях. Проверено большое количество химикатов на мутагенность.

15. Проблемы преподавания генетики в высших учебных заведениях.

Кроме симпозиумов на съезде проводились секционные заседания по генетике поведения, молекулярной генетике, генетике и селекции лесных пород, генетике и селекции мелких сельскохозяйственных и лабораторных животных, генетике человека, цитогенетике человека и генетике соматических клеток и по наследственным болезням. На симпозиумах было заслушано 77 и на секционных заседаниях — 129 докладов.

Большой интерес среди участников съезда вызвали вечерние лекции, которые читали выдающиеся ученые. Особо следует отметить доклад В. Эфрона (Киев) «Некоторые генетические аспекты умственной активности человека». Полезными и содержательными были доклады Д. Эдварса (Великобритания) «Мутации и болезни» и Ф. де Серреса (США) «Использование краткосрочных тестов на мутагенность для оценки вредного действия химических веществ окружающей среды».

На заключительном пленарном заседании с докладом выступил академик Д. Белаяев «Некоторые проблемы генетики стресса».

18 мая состоялось собрание делегатов съезда, на котором был заслушан отчетный доклад Центрального Совета о деятельности ВОГиС в период с 1972 по 1976 г. (Н. Бочков) и проведены выборы центральных органов ВОГиС. Президентом вновь избран Н. Бочков. В президиум ВОГиС как представитель Прибалтийских республик вошел О. Прилини.

Велло КАСК

SISUKORD

K. Rebane. Nõukogude riik tähistab oma 60. aastapäeva	267
Heino Ainson, Eva Ainson. Trjoodtironiini mõjust lümfimoodustumisprotsessidele. <i>Resüme</i>	273
Helgi Kuus, Ilo Sibul, Anna Tamm. Tibu erütrotsüütide ektoapüraase aktiivsuse ealised muutused. <i>Resüme</i>	278
Tarmo Timm. <i>Peipsidrilus pusillus</i> gen. n. sp. n. (<i>Oligochaeta, Tubificidae</i>). <i>Resüme</i>	283
Aare Kirsi puu. Marja valmisega kaasnevast elektroforeetilisest valgufraktsioonist kalade vereseerumis. <i>Resüme</i>	291
Vello Jaaska, Vilve Jaaska, Metsiku ja kultuurodra esteraasi isoensüümid. <i>Resüme</i>	300
Udo Margna. Flavonoidide akumulatsiooni kvantitatiivsed seaduspärasused vegetatiivsetes taimekudedes. <i>Resüme</i>	316
Oleg Toompuu, Avigeja Ivanova, Viktor Stšerbakov. Geneetilise rekombinatsiooni kvantitatiivsete seaduspärasuste uurimine bakteriofaagil T4. V. Teooria parameetrite optimeerimine mutatsioonide reparatuurimisvõime erinevuste alusel. <i>Resüme</i>	324
Arvi Liiva, Ilpo Ekman, Toivo Rinne. ENSV TA Zoologia ja Botaanika Instituudis radioaktiivse süsiniku meetodil dateeritud proovide nimistu. VII. <i>Resüme</i>	336
Helle Simm. Eesti oligotroofsete järvede eutrofeerumisest. <i>Resüme</i>	344

СОДЕРЖАНИЕ

Хейно Айнсон, Эва Айнсон. О влиянии трийодтиронина на процессы лимфообразования	269
Хельги Куус, Ило Сибуль, Анна Тамм. Возрастные изменения эко-апиразной активности эритроцитов цыплят	274
Тармо Тимм. <i>Peipsidrilus pusillus</i> gen. n. sp. n. (<i>Oligochaeta, Tubificidae</i>)	283
Ааре Кирсипуу. О связанной с созреванием икры электрофоретической белковой фракции в сыворотке крови рыб. <i>Резюме</i>	291
Велло Яаска, Вильве Яаска. Изоферменты эстеразы у дикорастущего и культурного ячменя	292
Удо Маргна. Количественная характеристика накопления флавоноидов в тканях вегетативных органов растений. <i>Резюме</i>	316
Олег Тоомпуу, Авигея Иванова, Виктор Щербakov. Изучение количественных закономерностей генетической рекомбинации у фага T4. V. Оптимизация параметров теории с учетом различной корректируемости мутаций	317
Арви Лиива, Илпо Экман, Тойво Ринне. Список радиоуглеродных датировок Института зоологии и ботаники АН ЭССР. Сообщение VII	325
Хелле Симм. Эвтрофирование олиготрофных озер Эстонии	337

ОБЗОРИ

Велло Каск. Третий съезд генетиков и селекционеров	345
--	-----

CONTENTS • INHALT

Helgi Kuus, Ilo Sibul, Anna Tamm. Age dependent changes in ecto-apyrase activity of chick erythrocytes. <i>Summary</i>	278
Tarmo Timm. <i>Peipsidrilus pusillus</i> gen. n. sp. n. (<i>Oligochaeta, Tubificidae</i>)	279
Aare Kirsi puu. On the electrophoretic protein fraction, connected with the maturing of roe in the blood serum of fishes	284
Vello Jaaska, Vilve Jaaska. Esterase isoenzymes in wild and cultivated barley. <i>Summary</i>	301
Udo Margna. Accumulation pattern of flavonoids quantitative phenomenology and some speculations	302
Oleg Toompuu, Avigeja Ivanova, Victor Shcherbakov. The study of quantitative aspects of genetic recombination in T4 phage. V. A search for best parameters of the theory taking into consideration different repairability of mutations. <i>Summary</i>	324
Helle Simm. On the eutrophication of Estonian obligotrophic lakes. <i>Summary</i>	344
Heino Ainson, Eva Ainson. Die Wirkung des Trijodthyronins auf die Lymphbildungsprozesse. <i>Zusammenfassung</i>	273
Arvi Liiva, Ilpo Ekman, Toivo Rinne. Verzeichnis der im Institut für Zoologie und Botanik der Akademie der Wissenschaften der Estnischen SSR mittels der Radiokohlenstoff-Methode datierten Proben. VII. Mitteilung. <i>Zusammenfassung</i>	336

Peatoimetaja M. Raudsepp

Toimetajad H. Kask ja M. Sarv, tehniline toimetaja J. Reier,
korrektorid N. Vassiljeva ja L. Viitol

EESTI NSV TEADUSTE AKADEEMIA

TOIMETISED

ИЗВЕСТИЯ

АКАДЕМИИ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР

BIOLOGIA
БИОЛОГИЯ

26

1 9 7 7

SISUKORD

Entomoloogia

Küllil Kangur. <i>Chironomus plumosus</i> L. vastsete elustoorkaalu, säilitustoorkaalu ja kuivkaalu suhtest. <i>Resümee</i>	158
Aare Kuusik. Suur-kapsaliblika ja väike-kapsaliblika (<i>Pieris brassicae</i> L., <i>P. rapae</i> L.: <i>Lepidoptera</i> , <i>Pieridae</i>) diapauseeruvate nukkude gaasivahe-tustsüklid. <i>Resümee</i>	101
Tarmo Timm. <i>Peipsidrilus pusillus</i> gen. n. sp. n. (<i>Oligochaeta</i> , <i>Tubificidae</i>). <i>Resümee</i>	283

Geneetika

Jaak Kaldma. Pärmseente molekulaargeneetika alane konverents	168
Hilma Peuša, Oskar Priilinn, Tamara Šnaider. Suvinisumutantide pruun-roosteresistentsuse fütopatoloogiline analüüs isogeensete liinide abil. <i>Resümee</i>	63
Hilma Peuša, Tamara Šnaider, Oskar Priilinn. Suvinisumutandi pruun-roosteresistentsuse monosüümanalüüs. <i>Resümee</i>	201
Oleg Toompuu, Avigeja Ivanova, Viktor Štšerbakov. Geneetilise rekombinatsiooni kvantitatiivsete seaduspärasuste uurimine bakteriofaagil T4. V. Teoria parameetrite optimeerimine mutatsioonide repareerumisvõime erinevuste alusel. <i>Resümee</i>	324

Ihtüoloogia ja hüdrobioloogia

Juta Haberman. Peipsi-Pihkva järve ja Võrtsjärve pelagiaali kladotseeride sesoonne dünaamika. <i>Resümee</i>	118
— — Peipsi-Pihkva järve ja Võrtsjärve pelagiaali kopepoodide sesoonne dünaamika. <i>Resümee</i>	224
Aini Lindpere. Madala bioloogilise produktiivsusega järvede setete keemilisest ja mineraloogilisest koostisest	49
Aini Lindpere, Henno Starast. 27 Lõuna-Eesti veekogu hüdrokeemiast	149
— — Saadjärve pindmise settekihi keemiline ja mineraloogiline koostis	225
Anu Milius, Viive Kõvask. Viitna Pikkjärve fütoplanktoni klorofüllil a sisalduse ja aluselise fosfataase aktiivsuse sesoonne dünaamika. <i>Resümee</i>	127
Anu Milius, Maia Pork. Pangodi järve fütoplanktoni biomassi, klorofüllil a sisalduse ja aluselise fosfataase aktiivsuse sesoonne dünaamika. <i>Resümee</i>	136
— — Saadjärve fütoplanktoni biomassi, klorofüllil a sisalduse ja aluselise fosfataase aktiivsuse sesoonne dünaamika. <i>Resümee</i>	48
Aare Mäemets, Ain Raitviir. Eesti järvede klassifitseerimine peakomponentide ja peakoordinaatide analüüsi alusel. <i>Resümee</i>	148
Helle Simm. Eesti oligotroofsete järvede eutrofeerumisest. <i>Resümee</i>	344

Keskkonnakaitse

Kallio Kildema, Oolu Rõõs. Esialgseid andmeid tööstusheitmete mõjust mulla mikrofloorale	233
Ingeborg Veldre, Hilja Norman, Vadim Salijev, Kersti Simm, Svetlana Jõesaar, Heesi Annus. Põlevkivi-generaatoriõli mürgisuse uurimisest. <i>Resümee</i>	94

Loomafüsioloogia ja biokeemia

Heino Ainson, Eva Ainson. Trijoodtüroniini mõjust lümfimoodustumisprotsessidele. <i>Resümee</i>	273
Aare Kirsipuu. Marja valmimisega kaasnevast elektroforeetilisest valgufraktsioonist kalade vereseerumis. <i>Resümee</i>	291

Helgi Kuus, Ilo Sibul, Anna Tamm. Tibu erütrotsüütide ektoopüraasse aktiivsuse ealised muutused. <i>Resümee</i>	278
Ilbo Mesipuu. Organismi funktsionaalse talitluse tagamisest ja lümfi osast plastiliste ainete jaotumises. <i>Resümee</i>	184
Ilo Sibul. Biokeemikute konverents Tallinnas	169
Jüri Vaiga. Tibu rinnalihase kontrakteenruvate valkude sisalduse ja fraktsioonilise koostise postnataalne dünaamika. <i>Resümee</i>	243
Jüri Vaiga, Siiri Vaiga. Broileritibu rinnalihase sarkoplasma ja müofibriillaarsete valgekstraktide RNS ja DNA sisalduse dünaamika varasel postnataalsel perioodil. <i>Resümee</i>	240

Mikrobioloogia

Raivo Vokk. <i>Escherichia coli</i> fosfolipiidide fraktsioonilise koostise muutumine osooni toimel. <i>Resümee</i>	207
---	-----

Mükoloogia

Erast Parmasto. Uurimusi Jakuutia seenestikust. III. Torikulised. <i>Poriaceae</i> s.l. <i>Resümee</i>	27
Ain Raitviir. Perekond <i>Dasyscyphella</i> . <i>Resümee</i>	35

Protozooloogia

Malle Ellamaa, Elmar Rõigas. Eksperimentaalne uurimus <i>Trichomonas vaginalis</i> 'ele, <i>T. hominis</i> 'ele ja <i>T. tenax</i> 'ile spetsiifiliste komplementisiduvate antikehade tekkest ja kadumisest küülikute vereseerumis	56
--	----

Taimefüsioloogia ja -biokeemia

Vello Jaaska, Vilve Jaaska. Metsiku ja kultuurodra esteraasi isoensüümid. <i>Resümee</i>	300
Olav Keerberg. ESNA aastakoosolek Varssavis	169
Udo Margna. Flavonoidide akumulatsiooni kvantitatiivsed seaduspärasused vegetatiivsetes taimekudedes. <i>Resümee</i>	316
Evi Padu. Fenüülalaniinammooniumlääsi (FK 4.3.1.5) aktiivsus kartuli-kidussiga nakatatud kartulitaimedes. <i>Resümee</i>	107
— — Oksüdaaside inhibiitorite toime peremeestaime ja parasiidi suhtele süsteemis kartul — kartuli-kiduss. <i>Resümee</i>	195

Tsütoloogia

Ljudmila Aleksejenko. Kalluse moodustumine maavitsa <i>Solanum laciniatum</i> Ait. koekultuuris <i>in vitro</i> . <i>Resümee</i>	211
--	-----

Viroloogia

Lea Meremaa. Mõnede ¹⁴ C-ga märgistatud taimeviiruste saamine. <i>Resümee</i>	66
--	----

Üldosa

Eesti NSV Teaduste Akadeemia 1976. aasta 9. juuni üldkogu otsus	77
Eesti NSV Teaduste Akadeemia Keemia-, Geoloogia- ja Bioloogiateaduste Osakonna üldkogu otsus 16. novembrist 1976	164
Eesti NSV Teaduste Akadeemia üldkogu 1977. aasta 30. märtsi otsus	253
Arno Kõörna. Eesti NSV Teaduste Akadeemia 1976. aasta tegevusest ja 1977. aasta uurimistööde plaanist	254
Meida Mayer. Keemia-, Geoloogia- ja Bioloogiateaduste Osakonna üldkogu koosolekult	161
Karl Rebane. Akadeemia ülesanded NLKP 25. kongressi ja EKP 17. kongressi otsuste täitmisel	80
— — Nõukogude riik tähistab oma 60. sünnipäeva	267
Marino Tallfelt. Eesti NSV Teaduste Akadeemia üldkogu koosolekult	75
— — Eesti NSV Teaduste Akadeemia aastakoosolekult	247
Eesti NSV Teaduste Akadeemia uusi liikmeid	261

*

Vello Kaavere, Toomas Sutt. Konverents «Baer ja loodusteaduste areng»	73
Arvi Liiva, Ilpo Ekman, Toivo Rinne. ENSV TA Zooloogia ja Botaanika Insti-	

tuudis radioaktiivse süsiniku meetodil dateeritud proovide nimistu. VIII. Resüme	336
Kalju Paaver. Eerik Kumari 65-aastane	172
Oskar Priilinn. Mõningatest põllumajanduse arendamisega seotud bioloogialase uurimistöö tulemustest ja ülesannetest NLKP 25. kongressi otsuste alusel. Resüme	14

СОДЕРЖАНИЕ

Вирусология

Леа Меремаа. Получение некоторых растительных вирусов, меченных ^{14}C	66
---	----

Генетика

Велло Каск. Третий съезд генетиков и селекционеров	345
Хилья Каск, Тойво Орав. II съезд Эстонского общества генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова	166
Тойво Орав. Международный симпозиум по мутагенезу в Варне	167
Хильма Пеуша, Оскар Прийлинн, Тамара Шнайдер. Фитопатологический анализ устойчивости мутантов яровой пшеницы к бурой ржавчине с помощью изогенных линий	63
Хильма Пеуша, Тамара Шнайдер, Оскар Прийлинн. Моносомный анализ устойчивости мутанта яровой пшеницы к бурой ржавчине	197
Олег Тоомпуу, Авигея Иванова, Виктор Щербаков. Изучение количественных закономерностей генетической рекомбинации у фага T4. V. Оптимизация параметров теории с учетом различной корректируемости мутаций	317

Ихтиология и гидробиология

Айни Линдпере. О химическом и минералогическом составе донных отложений озер с низкой биологической продуктивностью. Резюме	54
Айни Линдпере, Хенно Стараост. О гидрохимии 27 водоемов Южной Эстонии. Резюме	156
— — Химический и минералогический состав поверхностного слоя донных отложений озера Саадъярв. Резюме	231
Ану Милиус, Вийве Кываск. Сезонные изменения биомассы, содержания хлорофилла <i>a</i> и щелочной фосфатазной активности фитопланктона в озере Вийтна Пиккъярв. Резюме	127
Ану Милиус, Майа Порк. Сезонные изменения биомассы, содержания хлорофилла <i>a</i> и щелочной фосфатазной активности фитопланктона в озере Пангоди. Резюме	137
— — Сезонные изменения биомассы, содержания хлорофилла <i>a</i> и щелочной фосфатазной активности фитопланктона в озере Саадъярв. Резюме	48
Ааре Мяэметс, Айн Райтвийр. Классификация озер Эстонии на основе анализа главных компонентов и координат. Резюме	148
Эрвин Пиху. Жизнь животных, т. 4, ч. I. Рыбы. М., Изд. «Просвещение», 1971, 655 стр.	69
Хелле Симм. Эвтрофирование олиготрофных озер Эстонии	337
Юта Хаберман. Сезонная динамика веслоногих пелагиали Чудско-Псковского озера и озера Вуртъярв. Резюме	224

Микология

Эраст Пармасто. Исследование грибов Якутии. III. Трутовые грибы. Семейство <i>Poriaceae</i> s. l. Резюме	28
Айн Райтвийр. Род <i>Dasyscyphella</i> . Резюме	35

Микробиология

Райво Вокк. Изменение фракционного состава фосфолипидов <i>Escherichia coli</i> под действием озона	203
---	-----

Общий отдел

Арви Лийва, Ило Эрман, Тойво Ринне. Список радиоуглеродных датировок Института зоологии и ботаники АН ЭССР. Сообщение VII . . .	325
Калью Паавер. 65-летие Э. Кумари . . .	173
Оскар Прийлинн. Некоторые итоги и задачи биологических исследований, направленных на развитие сельского хозяйства, в свете решений XXV съезда КПСС . . .	3

Охрана природы

Ингеборг Велдре, Хилья Норман, Вадим Салнев, Керсти Симм, Светлана Йыэсаар, Хэеси Аннус. Изучение токсичности сланцевой генераторной смолы . . .	91
Каллио Кильдема, Оолу Рыяс. Предварительные данные о влиянии промышленных отходов на развитие микрофлоры почвы. <i>Резюме</i> . . .	238

Протозоология

Малле Элламаа, Эльмар Рыйгас. Возникновение и исчезновение специфических комплементсвязывающих антител в сыворотке крови кроликов, иммунизированных антигенами <i>Trichomonas vaginalis</i> , <i>T. hominis</i> и <i>T. tenax</i> . <i>Резюме</i> . . .	62
---	----

Физиология и биохимия животных

Хейно Айнсон, Эва Айнсон. О влиянии триiodтиронина на процессы лимфообразования . . .	269
Юри Вайга, Сийри Вайга. Динамика содержания РНК и ДНК в саркоплазме и экстрактах миофибриллярных белков грудной мышцы цыплят бройлеров в ранний постнатальный период . . .	240
Юри Вайга. Постнатальная динамика содержания и фракционного состава сократительных белков грудной мышцы цыплят . . .	243
Хельги Куус, Ило Сибуль, Анна Тамм. Возрастные изменения экто-апи-разной активности эритроцитов цыплят . . .	274
Ааре Кирсипуу. О связанной с созреванием икры электрофоретической белковой фракции в сыворотке крови рыб. <i>Резюме</i> . . .	291
Илбо Месипуу. Проблемы обеспечения функций организма и участие лимфы в межсистемном распределении пластических веществ . . .	179

Физиология и биохимия растений

Удо Маргна. Количественная характеристика накопления флавоноидов в тканях вегетативных органов растений. <i>Резюме</i> . . .	346
Эви Паду. Активность фенилаланин-аммиак-лиазы (КФ 4.3.1.5) в растениях картофеля, зараженных картофельной нематодой . . .	102
— — Влияние ингибиторов оксидаз на отношения между растением-хозяином и паразитом в системе картофель — картофельная нематода . . .	185
Велло Яаска, Вильве Яаска. Изоферменты эстеразы у дикорастущего и культурного ячменя . . .	292

Цитология

Людмила Алексеенко. Каллусообразование в культуре тканей <i>in vitro</i> у <i>Solanum laciniatum</i> Ait. . .	208
---	-----

Энтомология

Кюлли Кангур. О соотношении живого, сырого (спиртового) и сухого веса у личинок <i>Chironomus plumosus</i> L. . .	158
Ааре Куузик. Циклы газообмена у диапаузирующих куколок <i>Pieris brassicae</i> L. и <i>P. rapae</i> L. (<i>Lepidoptera</i> , <i>Pieridae</i>) . . .	96
Тармо Тимм. <i>Peipsidrilus pusillus</i> gen. n. sp. n. (<i>Oligochaeta</i> , <i>Tubificidae</i>) . . .	283

CONTENTS * INHALT

Animal physiology and biochemistry * Tierphysiologie und Biochemie

Aare Kirsipuu. On the electrophoretic protein fraction, connected with the maturing of roe in the blood serum of fishes	284
Helgi Kuus, Ilo Sibul, Anna Tam m. Age dependent changes in ecto-apyrase activity of schick erythrocytes. <i>Summary</i>	278
Yuri Vaiga. Dynamics of contractile proteins and fractional content of the breast muscle in early postnatal age of chicks. <i>Summary</i>	243
Yuri Vaiga, Siiri Vaiga. Dynamics of RNA and DNA content in sarcoplasmic and myofibrillar protein extracts of the muscle pectoralis of broiler chicks in the early postnatal period. <i>Summary</i>	240

*

Heino Ainson, Eva Ainson. Die Wirkung des Trijodthyronins auf die Lymphbildungsprozesse. <i>Zusammenfassung</i>	273
Ilbo Mesipuu. Probleme der Funktionengewähr und Rolle der Lymphe bei der Verteilung der plastischen Stoffe im Organismus. <i>Zusammenfassung</i>	184

Cytology

Ludmila Alekseyenko. The formation of callus in <i>Solanum laciniatum</i> Ait. cell cultures <i>in vitro</i> . <i>Summary</i>	211
---	-----

Entomology

Küllil Kangur. About relationship between live wet weight, preserved wet weight and dry weight of <i>Chironomus plumosus</i> L. larvae. <i>Summary</i>	158
Aare Kuusik. Cyclic gas exchange in diapausing pupae of <i>Pieris brassicae</i> L. and <i>P. rapae</i> L. (<i>Lepidoptera, Pieridae</i>). <i>Summary</i>	101
Tarmo Tim m. <i>Peipsidrilus pusillus</i> gen. n. sp. n. (<i>Oligochaeta, Tubificidae</i>)	279

Environmental monitoring

Kallio Kildema, Oolu Rõõs. Some initial data about the influence of the industrial wastes on the development of the soil microflora. <i>Summary</i>	239
Ingeborg Veldre, Hilja Norman, Vadim Saliyev, Kersti Sim m, Svetlana Jõesaar, Heesi Annus. A study of the toxicity of generator shale oil. <i>Summary</i>	95

Genetics

Hilma Peusha, Oskar Priilinn, Tamara Shnaider. Phytopathological analysis of resistance in some mutants of summer wheat using the isogenic lines. <i>Summary</i>	63
Hilma Peusha, Tamara Shnaider, Oskar Priilinn. A monosomic analysis of leaf rust resistance in mutant of common wheat. <i>Summary</i>	202
Oleg Toompuu, Avigeya Ivanova, Victor Shcherbakov. The study of quantitative aspects of genetic recombination in T4 phage. V. A search for best parameters of the theory taking into consideration different repairability of mutations. <i>Summary</i>	324

General part * Allgemeines

Arvi Liiva, Ilpo Ekman, Toivo Rinne. Verzeichnis der im Institut für Zoologie und Botanik der Akademie der Wissenschaften der Estnischen SSR mittels der Radiokohlenstoff-Methode datierten Proben. VII. Mitteilung. <i>Zusammenfassung</i>	336
Oskar Priilinn. On results and tasks of biological investigation aimed at developing agriculture in the light of the resolution of the 25th Congress of the Communist Party of the Soviet Union. <i>Summary</i>	14

*

Ichthyology and hydrobiology

Juta Haberman. Seasonal dynamics of pelagic cladoceranens of Lakes Peipsi-Pihkva and Võrtsjärv	108
— — Seasonal dynamics of pelagic copepods of lakes Peipsi-Pihkva and Võrtsjärv	212

Aini Lindpere. On the chemical and mineralogical composition of the sediments of lakes with a low biological productivity. <i>Summary</i>	54
Aini Lindpere, Henno Starast. On the hydrochemistry of 27 South-Estonian water bodies. <i>Summary</i>	157
— — The chemical and mineralogical composition of the upper layer of sediments of Lake Saadjärv. <i>Summary</i>	232
Anu Milius, Viive Kõvask. Seasonal variation of phytoplankton biomass, chlorophyll <i>a</i> content and alkaline phosphatase activity in Lake Viitna Pikkjärv	120
Anu Milius, Maia Pork. Seasonal variation of phytoplankton biomass, chlorophyll <i>a</i> and alkaline phosphatase activity in Lake Pangodi	128
— — Seasonal variation of phytoplankton biomass, chlorophyll <i>a</i> content and alkaline phosphatase activity in Lake Saadjärv	36
Aare Mäemets, Ain Raitviir. On the classification of Estonian lakes based on the analysis of principal components and coordinates	138
Helle Simm. On the eutrophication of Estonian oligotrophic lakes. <i>Summary</i>	344

Microbiology

Raivo Vokk. Phospholipids composition of ozone-exposed <i>Escherichia coli</i> . <i>Summary</i>	207
---	-----

Mycology

Erast Parmasto. Studies on Yakutian fungi. III. Polypores. <i>Poriaceae</i> s. l.	15
Ain Raitviir. The genus <i>Dasyscyphella</i>	29

Plant physiology and biochemistry * Pflanzenphysiologie und Biochemie

Vello Jaaska, Vilve Jaaska. Esterase isoenzymes in wild and cultivated barley. <i>Summary</i>	301
Udo Margna. Accumulation pattern of flavonoids: quantitative phenomenology and some speculations	302

*

Evi Padu. Die Aktivität der Phenylalaninammoniumlyase (FC 4.3.1.5) in den von der Kartoffelnematode befallenen Kartoffelpflanzen. <i>Zusammenfassung</i>	107
— — Die Beeinflussung der Wirt-Parasit Beziehungen durch die Inhibitoren der Oxydasen im System die Kartoffel — die Kartoffelnematode. <i>Zusammenfassung</i>	196

Protozoology

Malle Ellamaa, Elmar Rõigas. Induction and disappearance of the specific complement-fixing antibodies against <i>Trichomonas vaginalis</i> , <i>T. hominis</i> and <i>T. tenax</i> in the sera of rabbits. <i>Summary</i>	61
---	----

Virusology

Lea Meremaa. Labelling of some plant viruses with ¹⁴ C. <i>Summary</i>	66
---	----

ILMUNUD KIRJANDUST * НОВЫЕ КНИГИ

KASK E. Tee vaikusesse. Muraka soostik. Tln., «Eesti Raamat», 1977. 63 lk.

MÄETALU H. Süsihappegaasirežiim kasvuhoonetes. Tln., «Valgus», 1977.

Metsanduslikud uurimused. XIII. Tln., 1977.

TOHVER V. Uldine biokeemia. Tln., 1977.

VAGANE E. Vitamiinid. Tln., 1977.

*

Адаптивные особенности и эволюция птиц. [Сборник статей]. М., «Наука», 1977. 138 с. (АН СССР, Ин-т эволюц. морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова, Зоол. ин-т).

АНТОМОНОВ Ю. Г. Размышления об эволюции материи. М., «Сов. Россия», 1976. 172 с. (1. Эволюция. 2. Биосфера — Эволюция).

Вирусные болезни и семеноводство картофеля. М., 1976.

ГРАЧЕВА Л. М. Генетические эффекты распада радионуклидов в клетках. М., Атомиздат, 1977. 143 с.

ДЕЖКИН В. В. Профиль равновесия. М., «Мол. гвардия», 1977. 208 с. (1. Охрана окружающей среды).

ИВАНОВА-КАЗАС О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных: Трохофорные, щупальцевые, щетинко-челюстные погонофоры. М., «Наука», 1977. 312 с. (АН СССР, Дальневосточный науч. центр, Ин-т биологии моря).

КУРСАНОВ А. Л. Транспорт ассимиляторов в растении. М., «Наука», 1976. 646 с. (АН СССР, Ин-т физиологии растений им. К. А. Тимирязева).

КИРПИЧНИКОВ М. Э. Русско-латинский словарь для ботаников. Л., «Наука», Ленингр. отд-ние, 1977. 855 с. (АН СССР, Ботанич. ин-т им. В. Л. Комарова).

Микробиология загрязненных вод. (Митчелл Р., Штамм В., Штам-Золлигер Э. и др.) [Пер. с англ.] М., «Медицина», 1977. 320 с.

НЬЮСХОЛМ Э., СТАРТ К. Регуляция метаболизма. [Пер. с англ.] М., «Мир», 1977. 407 с.

Ритмика природных явлений. (Тезисы докладов к III совещ., Ленинград, 30 ноября 1976 г.). Л., 1976. (Географическое о-во СССР).

РУБАН Е. Л. Микробные липиды и липазы. М., «Наука», 1977. 216 с. (АН СССР, Ин-т микробиологии).

1. Липоидный обмен у микроорганизмов.

РУБИН Б. А. Курс физиологии растений. М., 1976.

Санитарная охрана атмосферного воздуха городов. М., 1976.

СЕДОВА Т. В. Основы цитологии растений. Л., «Наука», Ленингр. отд-ние, 1977. 172 с. (АН СССР, Ботанич. ин-т им. В. Л. Комарова).

Теория отбора в популяциях растений. Новосибирск, «Наука», Сибирск. отд-ние, 1976.

ТЕРЕХИН Э. С. Паразитные цветковые растения: Эволюция онтогенеза и образ жизни. Л., «Наука», Ленингр. отд-ние, 1977. 219 с. (АН СССР, Ботанич. ин-т им. В. Л. Комарова).

ТОКИН Б. П. Общая эмбриология. М., «Высшая школа», 1977. 509 с.

ФЛИНТ В. Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М., «Наука», 1977. 183 с. (АН СССР, Моск. о-во испытателей природы).

Человек и биосфера. [Сборник статей]. М., Изд-во Моск. ун-та, 1976. 197 с.

ШАПВИЛЬ Ф. Биосинтез белка. [Пер. с франц.] М., «Мир», 1977. 315 с.