

В. А. АЗАРЯН, Ж. Г. ТАРАСОВА

Изменение содержания углеводов в листьях некоторых древесных и кустарниковых пород ко времени осеннего листопада

В обширной литературе по зимостойкости растений большое значение придается углеводам. Они составляют 85—90% веществ, входящих в состав растительного организма, представляя собой его основной питательный и энергетический материал.

Зимнему покою растения предшествует листопад, который является следствием значительных биохимических изменений в листе и во всем растении.

В немногочисленной литературе по биохимии листопада имеются указания на то, что в опадающих листьях содержится иногда больше сахаров, чем в зеленых (E. Michel-Durand, 1918; H. Dingler, 1902 и др.). Р. Комб и Д. Келер (R. Combes, D. Kohler, 1922) указывают, что содержание нерастворимых, но легко гидролизующихся углеводов увеличивается в листьях к концу вегетации. Это увеличение они приписывают активности гидролитических процессов к концу жизни листа. На основании своих опытов они пришли к выводу, что при отмирании листьев осенью 9/20 их растворимых углеводов опадает вместе с листьями и теряется для растения, 7/20 исчезает при дыхании и под действием дождей и росы и только 4/20 переходит в живые ткани растения.

С наступлением осени в листьях усиливается гидролиз крахмала. С. П. Костычев (1933) указывает, что при оттоке ассимилятов из листа в ситовидных трубках не обнаруживается крахмала, а находятся только растворимые сахара, среди которых преобладает сахароза. В результате же низких температур крахмал может задерживаться в листьях и не оттекает в ткани ствола, так как низкие температуры препятствуют его гидролизу (М. Бюсен, 1961).

С. П. Костычев (1933) отмечает, что в течение первой половины лета в листьях накапливаются сложные углеводы, осенью же преобладают растворимые сахара. Однако он считает, что трудно судить о том, уменьшается или увеличивается количество сахаров в опадающих листьях по сравнению с зелеными, так как углеводы в листьях находятся в подвижном равновесии в силу того, что фотосинтез в них не прекращается вплоть до листопада. Несмотря на это, некоторые исследователи пытались сравнивать содержание углеводов в зеленых и опадающих листьях. Так, Г. С. Король (1963), Л. А. Васильева (1957), М. И. Сулова (1941), А. Г. Амирджанов (1962) находят, что содержание сахаров в листьях

резко увеличивается в конце вегетации. Л. И. Сергеев (1959, 1962) указывает, что при наличии ростовых процессов в тканях растения увеличивается содержание глюкозы и фруктозы, а в покоящихся органах — сахарозы и рафинозы. Растения, закончившие рост, содержат в листьях и коре побегов значительное количество сахарозы, а не закончившие роста — много моносахаров при отсутствии сахарозы.

Мы произвели анализ зеленых и опадающих листьев двадцати видов деревьев и кустарников, выращиваемых в Севанском ботаническом саду (горно-степная зона Армянской ССР с умеренно холодным климатом, высота над ур. м. 1915 м).

В число исследованных нами видов входили местные породы Севанского нагорья (боярышник восточный — *Crataegus orientalis* Pall; дуб восточный — *Quercus macranthera* Fish. et Mey; гордовина — *Viburnum lantana* L.; клен высокогорный — *Acer trautvetteri* Medw.); инорайонные виды относительно северного происхождения (желтая акация — *Caragana arborescens* Lam.; абрикос маньчжурский — *Armeniaca mandschurica* (Scvortz.) Maxim., лещина обыкновенная — *Corylus avellana* L.; клен явор — *Acer pseudoplatanus* L.; дуб черешчатый — *Quercus robur* L.; вяз гладкий — *Ulmus laevis* Pall.; ясень остроплодный — *Fraxinus oxycarpa* Willd; груша лесная — *Pyrus communis* L.) и породы более южного происхождения, также инорайонные (виноград культурный — *Vitis vinifera* L.; вишня магалепская — *Padus mahaleb* (Borkhn) L., шелковица белая — *Morus alba* L.; катальпа овалнолистная — *Catalpa ovata* Don.; акация белая — *Robinia pseudoacacia* L.; аморфа калифорнийская — *Amorpha californica* Nutt.; орех грецкий — *Juglans regia* L.).

Первые две группы растений по ритму развития вполне приспособлены к климату Севана; окончание их вегетации и листопад происходит в основном до наступления холодов и растения не страдают от морозов и заморозков. Представители третьей группы вследствие более длительной вегетации не успевают завершить нормально свою вегетацию (за исключением грецкого ореха) и всегда повреждаются морозами.

Данные породы были подобраны с целью сравнить в разные периоды содержание сахаров в листьях приспособленных и неприспособленных к условиям Севана пород и, на основании этого, попытаться охарактеризовать приспособленность их к местному климату и зимостойкость. При этом предполагалось, что у более южных, менее приспособленных пород, в опадающих листьях будет содержаться больше углеводов в сравнении с породами более северными и местными.

Зеленые листья собирались 13/VII 1962 г. в разгар вегетации, опадающие — поздней осенью, 15—20/X 1962 г., когда большинство видов нормально заканчивало вегетацию. И те и другие собирались из средней части кроны одного и того же экземпляра. Листья фиксировались в парах кипящей воды в течение трех минут, высушивались в сушильном шкафу при температуре 45—50° и измельчались. Анализ сахаров проводился по методу Хаггедорна-Иенсена. В сухом веществе листа определялись глюкоза, сахароза, мальтоза и нерастворимые полисахариды.

Результаты анализов приведены в табл. 1, 2, 3. Данные табл. 1 показывают, что отношение нерастворимых полисахаридов к растворимым сахарам ($\frac{\text{нерастворимые полис.}}{\text{растворимые сахара}}$) в зеленых листьях гораздо выше, чем в опадающих. Это, очевидно, связано с тем, что в опадающих листьях часть полисахаридов (вероятнее всего, крахмал) переходит в растворимые формы, так как к концу вегетации процессы гидролиза начинают преобладать над синтезом. Эти данные согласуются с мнением С. П. Костычева (1933).

Содержание редуцирующего сахара—глюкозы (табл. 3) по нашим данным, как правило, увеличивается в опадающих листьях, за исключением вяза гладкого, у которого оно снижается на 5% по сравнению с зелеными листьями.

Количество нередуцирующих сахаров (сахароза+мальтоза) в большинстве случаев снижается ко времени листопада. Увеличение отмечено лишь у желтой акации (на 16%), у белой акации (на 20%), у груши обыкновенной (на 20%) (табл. 3). Аналогичное уменьшение содержания нередуцирующих сахаров и увеличение редуцирующих в опадающих листьях отмечал также Мишель-Дюран (E. Michel-Durand, 1918).

Из нередуцирующих сахаров особый интерес представляет сахароза, так как многие исследователи (Л. И. Сергеев, 1959, 1961; О. А. Павлинова, М. Б. Туркина, 1959 и др.) утверждают, что в конце вегетации содержание сахарозы в листьях увеличивается. Наши данные не подтверждают увеличения сахарозы в опадающих листьях, которое во всех случаях снижается. Однако, если сравнить содержание сахаров в опадающих листьях различных пород, то заметно, что в опадающих листьях более зимостойких пород остается больше сахаров по сравнению с содержанием их в зеленых, чем у менее зимостойких видов (табл. 2). Так, у зимостойких пород—бархата амурского, ясеня остроплодного, боярышника восточного—в опадающих листьях остается 21—54% сахарозы, имеющейся в зеленых листьях. У таких незимостойких пород, как аморфа калифорнийская, виноград культурный, шелковица белая, в опадающих листьях содержится значительно меньше сахарозы (4—16%) по сравнению с зелеными. Однако некоторые незимостойкие породы ведут себя иначе. Так, катальпа овальнолистная, вишня магалеппская и белая акация содержат в опадающих листьях значительное количество сахарозы, а у белой акации ее даже больше по сравнению с зелеными.

Содержание растворимых сахаров, по нашим данным, уменьшается в опадающих листьях большинства пород, в том числе и зимостойких. Однако у шелковицы белой, катальпы овальнолистной, вишни магалеппской и ореха грецкого, незимостойких в условиях Севана, также замечается снижение содержания растворимых сахаров в опадающих листьях. Последнее, вероятно, можно объяснить тем, что гидролиз крахмала у таких пород идет очень слабо. У аморфы калифорнийской количество растворимых сахаров увеличивается в опадающих листьях. По-видимому, у нее фотосинтез ко времени листопада идет еще на очень высоком

Таблица 1

Содержание сахаров в листьях деревьев и кустарников (в % сухого веса)

Наименование вида	Характер листьев	Растворимые сахара			Всего	Нерастворимые полисахариды	Итого сахаров
		глюкоза	сахароза	мальтоза			
Абрикос маньчжурский	зеленые	3,5±0,15	2,27	2,095	8,11	9,45±0,17	17,56
	оппадающие	10,45±0,05	1,22	3,56	15,23	10,03±0,17	25,31
Аморфа калифорнийская	зеленые	2,9±0	1,86	2,18	6,94	9,90±0,09	16,84
	оппадающие	4,7±0	0,07	2,40	7,16	11,61±0,18	18,77
Бархат амурский	зеленые	7,6±0,1	2,52	2,48	12,6	8,01±0,04	14,04
	оппадающие	8,15±0,05	0,54	2,71	11,4	6,175±0,12	19,575
Белая акация	зеленые	1,15±0,07	0,10	2,18	3,43	9,64±0,93	13,07
	оппадающие	2,67±0,3	0,38	2,48	5,53	9,25±0,48	14,78
Боярышник восточный	зеленые	2,55±0,26	1,72	2,78	7,05	10,08±1,09	17,13
	оппадающие	3,8±0	0,70	3,66	8,16	10,53±0	18,69
Виноград культурный	зеленые	3,7±0	3,39	0,08	7,89	11,34±0,17	19,23
	оппадающие	3,5±0,1	0,37	2,16	6,03	8,01±0,17	14,04
Вишня магадлепская	зеленые	2,7±0	2,06	10,23	14,99	15,35±0,13	30,34
	оппадающие	5,6±0	0,83	6,3	12,73	9,81±0,18	22,54
Вяз гладкий	зеленые	5,09±0,16	5,08	3,10	13,27	13,29±0,3	26,56
	оппадающие	4,86±0,15	0,61	2,8	0,27	9,45±0,17	17,72
Гордовина	зеленые	3,2±0	5,61	2,37	11,18	12,87±0,09	24,06
	оппадающие	4,6±0	1,38	4,76	10,74	9,0±0	19,74
Груша лесная	зеленые	8,6±0,1	0,33	4,51	13,44	17,46±0,09	30,90
	оппадающие	9,75±0,05	0,015	5,825	15,59	15,93±0,09	31,52
Дуб восточный	зеленые	2,14±0,25	2,40	2,23	6,77	11,59±0,02	18,36
	оппадающие	6,3±0	1,25	2,20	9,75	11,29±0,17	21,04
Дуб черешчатый	зеленые	2,35±0,05	3,93	3,06	9,35	12,83±0,05	22,18
	оппадающие	5,57±0,27	1,29	2,31	9,17	9,85±0,13	19,02
Желтая акация	зеленые	3,2±0	2,28	2,19	7,67	12,24±0,099	19,91
	оппадающие	3,7±0	0,71	4,47	8,88	11,61±0	20,49
Катальпа овальцелистная	зеленые	5,0±0	14,41	11,94	31,35	11,025±0,13	42,375
	оппадающие	7,5±0	6,14	5,98	19,62	9,99±0,09	29,61
Клен высокогорный	зеленые	2,0±0,1	1,69	2,11	5,80	11,83±0,12	17,63
	оппадающие	3,75±0,15	0,54	1,63	5,92	9,18±0,09	15,10
Клен явор	зеленые	3,8±0	1,2	2,49	7,49	9,63±0	17,12
	оппадающие	3,9±0,05	0,01	2,59	6,50	8,82±0,09	15,32
Лещина обыкновенная	зеленые	3,8±0	4,54	1,12	9,48	15,30±0	24,78
	оппадающие	5,0±0	0,12	2,50	7,38	9,81±0	17,19
Орех грецкий	зеленые	6,35±0,05	5,89	1,08	13,32	10,17±0,09	23,49
	оппадающие	7,77±0	1,40	1,02	10,19	10,53±0	20,72
Шелковица белая	зеленые	1,6±0	7,33	3,02	11,95	14,67±0,09	26,62
	оппадающие	3,25±0,05	1,16	1,73	6,14	10,08±0	16,22
Ясень остроплодный	зеленые	5,3±0,1	2,03	3,91	11,235	20,07±0,17	31,305
	оппадающие	6,4±0	0,61	3,49	10,52	10,26±0	20,78

Таблица 2

Процентное содержание сахаров в опадающих листьях по сравнению с зелеными

Наименование вида	Растворимые сахара				Нераств.- полисахари- ды	Итого сахаров
	глюкоза	мальтоза	сахароза	всего		
Абрикос маньчжурский	279	170	54	188	106	149
Аморфа калифорнийская	162	110	4	103	117	111
Бархат амурский	107	109	21	91	113	99
Белая акация	232	114	380	161	96	113
Боярышник восточный	149	132	41	115	104	109
Виноград культурный	93	2700	11	78	71	73
Вишня магалеппская	207	62	40	86	64	74
Вяз гладкий	95	90	12	62	71	68
Гордовина	144	201	24	96	70	82
Груша лесная	114	129	5	115	87	91
Дуб восточный	294	98	52	144	98	114
Дуб черешчатый	237	75	32,8	98	77	86
Желтая акация	116	209	31	116	94	103
Катальпа овалнолистная	150	50	43	62	96	70
Клен высокогорный	187	77	32	102	78	85
Клен явор	103	104	0,8	87	92	89
Лещина обыкновенная	132	233	3	78	64	69
Орех грецкий	122	94	24	73	103	89
Шелковица белая	203	57	16	57	69	61
Ясень остроплодный	121	89	31	93	51	67

Таблица 3

Содержание редуцирующих и нередуцирующих сахаров в зеленых и опадающих листьях деревьев и кустарников (в % от сух. веса)

Наименование вида	Зеленые листья		Опадающие листья	
	редуци- рующие сахара	нередуци- рующие сахара	редуцирую- щие сахара	нередуци- рующие сахара
Абрикос маньчжурский	3,75	4,365	10,45	4,78
Аморфа калифорнийская	2,9	3,04	4,7	2,47
Бархат амурский	7,6	5,0	8,15	3,25
Белая акация	1,15	2,28	2,67	2,86
Боярышник восточный	2,55	4,5	3,8	4,36
Виноград культурный	3,7	3,47	3,5	2,53
Вишня магалеппская	2,7	12,29	5,6	9,13
Вяз гладкий	5,09	8,90	4,86	3,41
Гордовина	4,6	7,98	5,3	5,95
Груша лесная	8,6	4,84	9,75	5,815
Дуб восточный	2,14	4,63	6,3	3,45
Дуб черешчатый	2,35	6,99	5,57	3,6
Желтая акация	2,55	4,5	3,8	4,36
Катальпа овалнолистная	5,0	26,35	7,5	12,12
Клен высокогорный	2,0	3,8	3,75	2,15
Клен явор	3,8	3,69	3,9	2,6
Лещина обыкновенная	3,8	5,66	5,0	2,62
Орех грецкий	6,35	6,97	7,77	2,42
Шелковица белая	3,2	10,35	3,2	2,89
Ясень остроплодный	5,3	5,94	6,4	4,12

уровне. У таких зимостойких пород, как желтая акация, абрикос маньчжурский, груша лесная, дуб восточный, боярышник восточный, как и у аморфы, также наблюдается увеличение содержания растворимых сахаров в листьях ко времени листопада. У большинства из них наблюдается и одновременное снижение содержания нерастворимых полиса-

харидов, что указывает на высокую активность гидролитических процессов в листьях и интенсивный отток ассимилятов в ткани стебля.

Количество нерастворимых углеводов в опадающих листьях многих зимостойких пород уменьшается. Незначительное увеличение наблюдается лишь у абрикоса маньчжурского (на 6%), у боярышника восточного (на 4%) и бархата амурского (на 13%). Из незимостойких пород повышение содержания полисахаридов наблюдается у аморфы калифорнийской и грецкого ореха, как видно, в связи с продолжающимся процессом синтеза крахмала.

Общее количество сахаров в листьях большинства видов снижается к концу вегетации. У желтой акации, абрикоса маньчжурского, боярышника восточного (табл. 1 и 2), зимостойких в условиях Севана, наблюдается увеличение общего содержания сахаров в желтых листьях за счет повышения содержания растворимых углеводов. У аморфы калифорнийской общая сумма сахаров повышается за счет увеличения количества полисахаридов, т. е. за счет продолжающихся синтетических процессов.

Итак, анализируя табл. 1, 2, 3, можно заметить, что большинство зимостойких пород—лещина обыкновенная, клен явор, дуб черешчатый, вяз гладкий, гордовина—характеризуются уменьшением в листьях ко времени листопада содержания растворимых и нерастворимых углеводов. У бархата амурского и абрикоса маньчжурского (оба вида дальневосточного происхождения) в опадающих листьях незначительно возрастает количество нерастворимых полисахаридов. Такие же показатели имеет и орех грецкий, хотя он и не достаточно зимостоек. Клен высокогорный и дуб восточный, обе местные породы, снижают к концу вегетации содержание в листьях нерастворимых полисахаридов и увеличивают количество растворимых сахаров. Общее содержание сахаров у них снижается, как видно, по причине активного процесса гидролиза крахмала и оттока ассимилятов из листа.

Надо отметить, что для понимания наших данных наибольший интерес представляет работа Мишель-Дюрана (E. Michel-Durand, 1918). Этот автор исследовал во Франции листья трех пород—бука европейского (*Fagus silvatica* L.), березы бородавчатой (*Betula verrucosa* Ehrh.) и виноградовника пятилисткового (*Ampelopsis quinquefolia* Michx.). Эти породы отличаются по своей зимостойкости. Листья для исследования собрались до, вначале и после пожелтения, а также побуревшие. При анализе табличных данных Мишель-Дюрана обращает на себя внимание обстоятельство, что у относительно более зимостойкого вида—березы бородавчатой—содержание редуцирующих сахаров в опадающих листьях увеличивается в 1,5 раза по сравнению с зелеными, а у менее зимостойкого бука европейского—оно несколько снижается. Содержание нередуцирующих сахаров у березы бородавчатой в опадающих листьях уменьшается в 1,1 раза, а у бука европейского—в 13 раз. Количество растворимых сахаров у березы бородавчатой уменьшается в 1,03 раза, а у бука европейского—в 3 раза. Содержание нерастворимых углеводов у березы бородавчатой изменяется мало, а у бука европейского—умень-

шается почти в 2 раза. Та же картина наблюдается и при сравнении более зимостойкой березы бородавчатой с менее зимостойким виноградником пятилисточковым. Таким образом, у более зимостойких видов в опадающих листьях содержание редуцирующих сахаров увеличивается, а у менее зимостойких—уменьшается, а если и увеличивается, то в значительно меньшей степени, чем у зимостойких. Количество нередуцирующих и растворимых сахаров у более зимостойких видов в опадающих листьях уменьшается в значительно меньшей степени, чем у менее зимостойких. Нерастворимые сахара у более зимостойких видов несколько увеличиваются или почти не изменяются, а у менее зимостойких—довольно сильно снижаются.

Мы сравнили данные по содержанию углеводов в листьях различных по зимостойкости пород, произрастающих в Севане, и заметили, что наши данные в большинстве случаев совпадают с приведенными выше выводами, сделанными нами по материалам работы Мишель-Дюрана, т. е. зимостойкость отдельных пород коррелирует со степенью изменения различных сахаров в листьях к концу вегетации.

В табл. 4 мы сгруппировали исследованные нами породы попарно с целью установить основную тенденцию в изменении углеводного состава листьев к осени. Для каждой пары в первой строке табл. 4 приведены данные по более зимостойкой породе, во второй—менее зимостойкой.

Таблица 4

Уменьшение или увеличение некоторых углеводов в опадающих листьях по сравнению с зелеными (в %)

П о р о д а	Вид сахаров			
	редуцирующие	нередуцирующие	растворимые	нерастворимые
Абрикос маньчжурский	+180%	+10	+88	+6
Бархат амурский	+7	-54	-9	+13
Вишня магадлецкая	+8	-26	-14	-36
Виноград культурный	-5	-27	-22	-29
Белая акация	+132	+26	+61	-4
Аморфа калифорнийская	+62	-19	+3	+17
Орех грецкий	+22	-66	-27	+3
Шелковица белая	0	-72	-43	-31
Дуб восточный	+94	-25	+44	-2
Дуб черешчатый	+137	-89	-2	-23
Лещина обыкновенная	+42	-54	-22	-36
Орех грецкий	+22	-66	-27	-3
Гордовина	+15	-24	-4	-30
Лещина обыкновенная	+32	-54	-22	-36
Абрикос маньчжурский	+180	+10	+88	+6
Вишня магадлецкая	+8	-26	-14	-36

Данные табл. 4 подтверждают как будто, что в условиях Севана по характеру изменения содержания углеводов в листьях к осени абрикос маньчжурский можно считать более зимостойким, чем бархат амурский, вишню магадлецкую можно считать более зимостойкой, чем виноград культурный. В таких же соотношениях находятся такие пары видов, как

акация белая и аморфа калифорнийская, орех грецкий и шелковица белая, гордовина и лещина обыкновенная, дуб восточный и дуб черешчатый, лещина обыкновенная и орех грецкий и т. д. Данные 10-летних наблюдений над зимовкой всех этих пород в Севане полностью подтверждают такую сравнительную группировку.

Результаты проделанной работы разрешают сделать вывод о том, что абсолютное содержание различных сахаров в зеленых и опадающих листьях не дает возможности с уверенностью судить о приспособленности отдельных пород к условиям Севана. Однако характер и степень изменения содержания различных углеводов в опадающих листьях, по сравнению с зелеными, у подавляющего большинства пород совпадает с их зимостойкостью, особенно, если сравнивать более близкие по географическому распространению и родству породы.

Վ. Ա. ԱԶԱՐՅԱՆ, Ժ. Գ. ՏԱՐԱՍՈՎԱ

ԱՄԵԱԶՐԵՐԻ ՊԱՐՈՒՆԱԿՈՒԹՅԱՆ ՓՈՓՈԽՈՒԹՅՈՒՆԸ ՍԻ ՔԱՆԻ ՇԱՌԱԹՓԱՅԻՆ ՏԵՍԱԿՆԵՐԻ ՏԵՐԵՎՆԵՐՈՒՄ ԱՇՆԱՆԱՅԻՆ ՏԵՐԵՎԱԹՓԱԲԻ ԺԱՄԱՆԱԿ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ուսումնասիրվել է Սևանի բուսաբանական այգում աճող 20 տեսակ ծառերի և թփերի կանաչ և թափվող տերևների ածխաջրերի պարունակությունը: Ստացված արդյունքները ցույց են տալիս հետևյալը:

Ցրտադիմացկուն տեսակների տերևներում աշնանը իջնում է ածխաջրերի բնդհանուր քանակը: Ածխաջրերի պարունակության հիման վրա հնարավոր չէ գնահատել այս կամ այն տեսակի հարմարվածությունը Սևանի կլիմային: Միևնույն ժամանակ տարբեր ածխաջրերի փոփոխության բնույթը և քանակական ցուցանիշները թափվող տերևներում, համեմատած կանաչներին, որոշ չափով վկայում են ցրտադիմացկանության մասին, մանավանդ այն դեպքում, երբ համեմատվում են իրար ազգակից և միևնույն աշխարհագրական ծագում ունեցող տեսակները:

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Амирджанов А. Г. Осенняя окраска листьев как показатель углеводного баланса виноградного листа. «Известия Тимирязевской с.-х. академии», № 3, 1962.
Бюсген М. Строение и жизнь наших лесных деревьев. Гослесбумиздат, 1961.
Король Г. С. Физиолого-биохимическое изучение некоторых интродуцированных растений в условиях южного Прибалхашья. «Интродукция растений и зеленое строительство». Алма-Ата, 1963.
Костычев С. П. Физиология растений. Л., 1933.
Сергеев Л. И. Морфо-физиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Научн. конф. по вопр. морфо-физиол. периодичн. и зимостойкости древесн. раст. (рефер. доклады). Изв. БФАН СССР, Уфа, 1959.

- Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К. Морфо-физиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Ин-т биол. БФАН СССР, Уфа, 1962.
- Суслова М. И. Содержание углеводов в листьях миндаля и фисташки. Докл. ВАСХНИЛ, в. II, 1941.
- Ускорение созревания растений перед уборкой. «Природа», № 7, 1962.
- Dingler H. Forstwissensch. Zbl., Jg. 24, Berlin, 1902.
- Combes R., Kohler D. Compte Ren. Acad. Sci., 175, № 15, Paris, 1922.
- Michel-Durand E. Rev. Gen. Bot., 30, 1918.

