

В. О. КАЗАРЯН, П. А. ХУРШУДЯН,
В. А. ДАВТЯН, Р. С. ШАХАЗИЗЯН

К ВОПРОСУ ОБ ИЗМЕНЕНИИ КОРНЕ-ЛИСТОВОЙ ИНТЕГРАЦИИ У РАЗНОВОЗРАСТНОГО ВЯЗА ПЕРИСТОВЕТВИСТОГО ПРИ ВОДНОМ ДЕФИЦИТЕ ПОЧВЫ

В раннем периоде онтогенеза деревья энергично увеличивают общую массу и поверхность полярно расположенных органов, с параллельным усилением обмена веществ между ними [1, 2]. Увеличение массы активных корней приводит к повышению корнеобеспеченности листьев, в силу чего последние больше получают воды, минеральных веществ и корневых метаболитов. При таких обстоятельствах резко повышается функциональная активность листовых серий в акропетальном направлении [3, 4]. Дальнейший рост растений приводит к постепенному удалению кроны от корневой системы, что затрудняет обмен веществ между листьями и корнями. Вследствие этого, после определенного возрастного оптимума происходит уменьшение, в первую очередь, массы активных корней и корнеобеспеченности листьев, приводящее к образованию суховершинности [2], с опусканием зоны ветвления и приближением листового аппарата к корням.

Онтогенетическое смещение акропетального направления физиологически активных полярно расположенных метамеров в базипетальное присуще также корневой системе древесных пород в старческом периоде [5, 6]. В результате корнелистовое расстояние еще больше уменьшается, способствуя усилению обменных реакций между листьями и корнями.

Исследования состояния лесных культур на освободившихся из-под вод грунтов оз. Севан показали, что вследствие снижения зеркала озера существенно ухудшился их водный режим, вызвав ослабление роста, раннее наступление суховершинности и опускание зоны ветвления вплоть до формирования прикорневой поросли [7—9]. В данном случае, в условиях недостаточной влажности почвы, функционируют внутренние адаптивные механизмы, приводящие к поддержанию жизнедеятельности растений на определенном уровне [10]. Отсюда следует, что, в неблагоприятных условиях влажности почвы, морфологические изменения должны сочетаться с определенными сдвигами в росте и функциональной активности полярно расположенных органов деревьев, учитывая, что морфоструктурные изменения являются показателями основных метаболических процессов растений [11]. Исходя из этого, нами сделана попытка выявить коррелятивные связи между ярусноморфологическими изменениями надземных и подземных метамеров и функциональной их активностью в ходе онтогенеза древесных, в связи с ухудшением водного режима севанских почвогрунтов.

В качестве объектов исследований были выбраны разновозрастные деревья вяза перистоветвистого (*Ulmus pinnato-ramosa* Dieckx Koehne), произрастающие на обнаженных песчаных отложениях оз. Севан и находящиеся в следующих возрастных и морфологических состояниях:

двулетние, интенсивно растущие, начало суховершинности, опускание кроны на 1/2, на 3/4 (15-летние) и с высохшими кронами, с прикорневой порослью. Указанные деревья росли на разных опытных площадках с неодинаковым содержанием почвенной влаги. Полная почвенная влагоемкость корнеобитаемой среды опытных деревьев соответственно для двулетних составляла 63,1%, нормально растущих 58,4, суховершинных—43,7 и для деревьев с высохшей на 1/2 и 3/4 кроной и для порослей—30,9%.

В период бурного роста у листьев, взятых с верхнего, среднего и нижнего ярусов, определялась интенсивность фотосинтеза по Чатскому и Славику [12], поверхность листьев—весовым методом [13] и транспирация по Иванову [14].

Для большей достоверности полученных данных сухая масса корневой определялась как по Б. И. Якушеву [15], так и методом полной раскопки [16], разница между данными которых составляла $\pm 4,2\%$ (масса активных корней получена методом полной раскопки).

Содержание азота в активных корнях определялось по Кьельдалю [17], фосфора по Лоури и Лопесу [18], в модификации Хонда [19], а интенсивность поглощения этих элементов—методом изолированного питания отдельных корней [20—22]. Повторность определений 3—4-кратная.

Результаты исследований показали, что ухудшение водного режима почвогрунтов оставляет глубокий отпечаток прежде всего на величину корнеобеспеченности листьев (табл. 1). Этот показатель изменяется по возрастающей кривой, достигая 61,1 у интенсивно растущих 15-летних деревьев. По сравнению с двулетними, общий сухой вес корней возрастал в 6,25, активных корней—3,5, число листьев—2,28, поверхность—3,72 и их сухой вес—в 4,04 раза. Значительно увеличивалась также площадь среднего листа. В данном случае на песчаных отложениях, когда еще деревья не испытывали недостатка почвенной влаги, сильно увеличилась мощность полярно расположенных метамеров, с высоким содержанием сухих веществ в листьях.

Интенсивное нарастание массы корневой системы, являющееся характерным для деревьев вяза [23] в благоприятных условиях бассейна оз. Севан, наблюдалось и позже [24]. В исследованиях с другими лесокультурами выявлено, что с возрастом доля корневой системы в общей сухой массе деревьев падает [25].

Из приведенных в таблице данных видно, что увеличение возраста растений хотя и сопровождалось формированием большей массы активных корней, однако при этом снижались как ее отношение к массе проводящих корней, так и относительная доля в общем сухом весе подземных органов. Вероятно, подобная картина связана с усиленным ростом проводящих корней, происходящим сопряженно с интенсивным ветвлением кроны. Фактически удаление кроны от корневой системы у деревьев третьего варианта являлось причиной также некоторого снижения коэффициента корнеобеспеченности листьев ($5,2 \text{ мг/дм}^2$ или на 8,5%), что при снижении содержания влажности в почвогрунтах привело к возникновению суховершинности. Растения в таких условиях развивают проводящие корни для проникновения в глубокие горизонты песка, формируя там всасывающие разветвления [24]. И. Н. Рахтеенко [26] на примере ряда древесных пород показывает, что постоянное ухудшение водоснабжения почвы намного сокращает продолжительность жизни (примерно в 2 раза) активных корней и их нарастание (в 2—3, а иногда и 5 раз). Следовательно, когда сухие условия сочетаются с чрезмерным удалением кроны от корневой системы, возникновение суховершинности и преждевременное старение деревьев становятся

Корнеобеспеченность вяза перистоветвистого в различных морфологических состояниях

Морфологическое состояние деревьев	Л и с т ь я			К о р н и		Корнеобеспеченность листьев, мг кор./дм ² листа
	Число, тыс. шт.	Площадь, м ²	Сухой вес, г	Общий сухой вес, г	Сухой вес активных корней, г	
Двулетние	0,04	0,036	0,53	0,42	0,12	33,3
Интенсивно растущие	76,69	37,53	3286	15033	229,4	61,1
Начало суховершинности	63,27	24,04	2082	11338	134,4	55,9
Опускание кроны на 1/2	43,26	21,20	1562	9266	133,3	62,9
Опускание кроны на 3/4	21,13	9,93	718	9592	148,3	149,3
Поросль	8,71	4,09	305	6160	109,7	268,2

неизбежными. Вероятно, такое явление имело место и в наших исследованиях (3-й вариант), в результате чего чрезмерное развитие глубоко идущих проводящих корней не сопровождалось активным разветвлением, уменьшалось процентное содержание последних в общей массе корневой системы, которое привело к уменьшению корнеобеспеченности листьев. При опускании кроны на 1/2 и 3/4 от своей первоначальной величины, а также формировании многочисленной прикорневой поросли, рост активных корней окончательно принимает базипетальное направление. В результате вновь нарастает относительная доля активных корней в общей массе корневой системы, постепенно увеличивая корнеобеспеченность листьев. При этом, хотя и число листьев продолжало сокращаться, однако оно сочеталось с тенденцией нарастания их размеров и накопления в них сухих веществ. В данном случае происходило внутреннее саморегулирование обмена веществ между листьями и корневой системой путем опускания зоны ветвления и сокращения тем самым расстояния между ними [2].

Характерной чертой изменений в сфере корневой системы являлось смещение ее физиологически активного центра. Наглядным показателем этого могут являться изменения поглотительной активности разноярусных корней у подопытных деревьев (рис. 1). Как видно из приведенного рисунка, корни трех ярусов двулетних деревьев практически не отличаются друг от друга по интенсивности поглощения азота и фосфора. У нормально растущих и с начавшейся суховершинностью деревьев этот показатель нарастает в направлении терминальных зон скелетных образований. При этом у последних разница между поглотительной активностью у корней терминальных и средних ярусов незначительна. В дальнейшем эта разница становится существенной, и у деревьев с высохшей кроной на 1/2 часть, сравнительно активными оказываются корни средних ярусов, а у последних двух групп интенсивность поглощения азота и фосфора повышается в активных корнях базальных ярусов.

Таким образом, эти данные свидетельствуют о смещении поглотительной активности корней по ярусам в зависимости от морфофизиологического состояния деревьев.

Одним из наиболее наглядных проявлений жизнедеятельности корней, помимо поглотительной, представляет и метаболическая актив-

ность в отношении азота и фосфора [27, 28]. В этом аспекте нами обнаружена определенная связь между поглощением азота и фосфора и содержанием их различных форм в разноярусных активных корнях исследуемых деревьев (табл. 2). Выяснилось, что наиболее активными в отношении накопления и превращения азота и фосфора оказались кор-

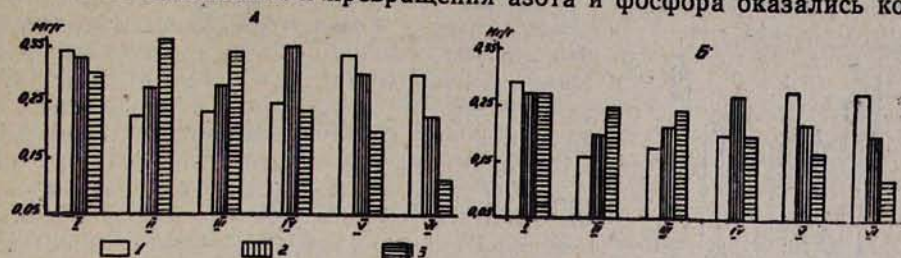


Рис. 1. Интенсивность поглощения азота (А) и фосфора (Б) активными корнями вяза перистоветвистого, находящегося в различных физиологических состояниях: I—двулетние деревья; II—интенсивно растущие; III—начало суховершинности; IV—опускание кроны на 1/2; V—опускание кроны на 3/4; VI—поросль; 1, 2, 3—соответственно корни базальных, средних и терминальных ярусов.

ни тех ярусов, которые интенсивно их поглощали. Если у двулетних деревьев не наблюдаются резкие отличия по содержанию форм азота и фосфора в различных зонах активных корней, то у интенсивно растущих

Таблица 2
Содержание форм азота и фосфора в разноярусных активных корнях вяза перистоветвистого (мг/г сухого веса), $M \pm m$

Морфофизиологическое состояние деревьев	Расположение корней по ярусам	А з о т		Ф о с ф о р	
		общий	белковый	общий	органический
Двулетние	Базальное	$14,19 \pm 0,21$	$8,90 \pm 0,05$	$16,39 \pm 0,06$	$15,79 \pm 0,04$
	Среднее	$14,00 \pm 0,18$	$8,67 \pm 0,05$	$16,21 \pm 0,11$	$15,59 \pm 0,11$
	Терминальное	$14,00 \pm 0,18$	$8,40 \pm 0,03$	$15,95 \pm 0,18$	$15,29 \pm 0,18$
Интенсивно растущие	Базальное	$9,62 \pm 0,08$	$5,39 \pm 0,02$	$12,40 \pm 0,11$	$11,62 \pm 0,12$
	Среднее	$11,65 \pm 0,11$	$6,99 \pm 0,05$	$13,72 \pm 0,15$	$12,92 \pm 0,12$
	Терминальное	$12,12 \pm 0,06$	$8,28 \pm 0,06$	$16,03 \pm 0,18$	$15,33 \pm 0,20$
Начало суховершинности	Базальное	$9,30 \pm 0,13$	$5,02 \pm 0,02$	$11,69 \pm 0,12$	$10,98 \pm 0,12$
	Среднее	$10,15 \pm 0,15$	$6,11 \pm 0,12$	$12,19 \pm 0,15$	$11,52 \pm 0,15$
	Терминальное	$10,50 \pm 0,16$	$6,44 \pm 0,13$	$12,55 \pm 0,11$	$11,91 \pm 0,12$
Опускание кроны на 1/2	Базальное	$8,31 \pm 0,18$	$4,31 \pm 0,05$	$14,39 \pm 0,19$	$13,70 \pm 0,07$
	Среднее	$9,98 \pm 0,07$	$5,78 \pm 0,06$	$18,48 \pm 0,18$	$17,69 \pm 0,12$
	Терминальное	$9,50 \pm 0,12$	$5,19 \pm 0,05$	$15,16 \pm 0,07$	$14,39 \pm 0,13$
Опускание кроны на 3/4	Базальное	$10,70 \pm 0,12$	$6,65 \pm 0,02$	$18,37 \pm 0,21$	$17,58 \pm 0,11$
	Среднее	$9,52 \pm 0,11$	$5,54 \pm 0,03$	$10,05 \pm 0,19$	$9,35 \pm 0,11$
	Терминальное	$9,25 \pm 0,08$	$5,05 \pm 0,03$	$9,0 \pm 0,18$	$8,56 \pm 0,12$
Поросль	Базальное	$10,45 \pm 0,08$	$6,60 \pm 0,03$	$12,69 \pm 0,22$	$12,0 \pm 0,21$
	Среднее	$9,05 \pm 0,21$	$5,01 \pm 0,02$	$11,15 \pm 0,08$	$10,19 \pm 0,14$
	Терминальное	$8,80 \pm 0,12$	$4,40 \pm 0,02$	$10,13 \pm 0,12$	$9,16 \pm 0,12$

и с начавшейся суховершинностью деревьев, эти показатели нарастают в сторону терминальных ярусов. По сути дела, состояние суховершинности как бы является причиной подготовки растений к обратному смещению физиологически активного центра корней. Такое положение наиболее наглядно видно у деревьев, высохших на 1/2 кроны, где количество азот- и фосфорсодержащих веществ преобладает теперь уже во всасывающих корнях среднего яруса. Общий и белковый азот в корнях этого яруса, по сравнению с терминальной, соответственно больше на 5,1 и 11,4%, а общий и органический фосфор—на 21,9 и 22,9%. У деревьев с высохшими на 3/4 кронами, в результате окончательного смещения акропетального направления поглочительной и метаболической активности корней на базипетальное, уже отличаются корни базальных ярусов.

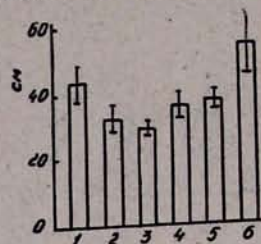


Рис. 2. Годичный рост побегов вяза перистоветвистого, находящегося в различных физиологических состояниях: 1—двулетние деревья; 2—интенсивно растущие; 3—начало суховершинности; 4—опускание кроны на 1/2; 5—опускание кроны на 3/4; 6—поросль.

Таким образом, как мы убеждаемся, в условиях водного дефицита почвы раннее старение древесных проявляется такими же морфофизиологическими изменениями корневой системы, как и в случае возрастного их старения [5].

Результатом таких сдвигов являлось и изменение интенсивности роста побегов при опускании ветвления (рис. 2). Как мы видим, у интенсивно растущих деревьев, по сравнению с двулетними, рост боковых побегов ослабляется с наступлением суховершинности. Этот процесс, по сравнению с таковым у молодых деревьев, ослабляется на 32, и с интенсивно растущими—на 13,1%.

Базипетальная направленность смещения метамеров кроны и активных корней в онтогенезе древесных становится фактором для формирования и роста поросли. Интенсификация процессов роста у последней даже превалировала над таковой у молодых деревьев, которая по среднегодовому показателю составляет 28%. Активация роста поросли объясняется повышенной корнеобеспеченностью ее листьев, сокращением корне-листового расстояния и усилением обмена веществ между этими полярными органами. Следует учесть, что при возникновении суховершинности и опускании зоны ветвления доминирующее влияние верхушечных побегов снимается с ускорением распускания боковых почек и дальнейшего их роста [2].

Параллельно со смещением физиологически активного центра корневой системы происходят соответствующие функциональные сдвиги в листовом аппарате, в первую очередь, в активности фотосинтеза (табл. 3). Интенсивность этого важнейшего для жизнедеятельности процесса у разноярусных листьев осуществляется весьма своеобразной динамикой. У молодых деревьев наиболее активными в этом отношении оказались листья верхнего и среднего ярусов, а у нормально растущих—15-летних, наблюдалась хорошо выраженная акропетальная направленность усиления фотосинтеза. Активность этого процесса у листьев верхнего яруса, по сравнению со средними, превышала в 1,27, а нижними—в 1,84 раза. Возникновение суховершинности и опускание кроны на 1/2 привели к смещению максимума интенсивности фотосинтеза к листьям среднего яруса, возрастание которой по сравнению с листьями верхнего и нижнего ярусов соответственно составляло 2,26, 1,46 и 1,92, 1,15 раза. В данном случае опускание кроны (на 1/2) привело к нивелировке раз-

Таблица 3.

Ярусная изменчивость интенсивности фотосинтеза (мг CO_2 $\text{дм}^2/\text{час}$) листьев вяза перистоветвистого в зависимости от морфофизиологического состояния деревьев, $\text{M} \pm \text{m}$

Морфофизиологическое состояние деревьев	Я р у с	Условия опыта		Интенсивность фотосинтеза
		освещение, тыс. лк.	температура воздуха, $^{\circ}\text{C}$	
Двулетние	Верхний	48,2	24,5	$7,6 \pm 0,20$
	Средний	46,8	24,8	$7,6 \pm 0,33$
	Нижний	46,3	25,5	$5,5 \pm 0,20$
Интенсивно растущие	Верхний	50,4	25,2	$10,3 \pm 0,44$
	Средний	48,6	23,5	$8,1 \pm 0,15$
	Нижний	48,0	23,5	$5,6 \pm 0,10$
Начало сушевершинности	Верхний	49,1	24,2	$3,5 \pm 0,15$
	Средний	48,6	23,3	$7,9 \pm 0,41$
	Нижний	46,8	24,5	$5,4 \pm 0,20$
Опускание кроны на 1/2	Верхний	48,8	24,0	$3,9 \pm 0,12$
	Средний	48,6	24,0	$7,5 \pm 0,35$
	Нижний	46,2	24,0	$6,5 \pm 0,07$
Опускание кроны на 3/4	Средний	47,9	26,0	$7,7 \pm 0,20$
	Нижний	46,2	26,3	$7,6 \pm 0,10$
Поросль		49,2	27,0	$8,7 \pm 0,21$

ности в ассимиляции углекислоты между средними и нижними ярусами. Последнее наиболее четко выявлено у деревьев с высохшей на 3/4 кроной. Формирование поросли еще больше интенсифицировало процесс фотосинтеза.

Ярусное смещение активных корней и зоны ветвления сопровождается также соответствующими сдвигами в транспирационной деятельности разноярусных листьев (табл. 4). Как правило, у молодых двулетних и энергично растущих деревьев интенсивность транспирации листьев повышается начиная с нижних к верхнему ярусу. Однако с началом сушевершинности уже наиболее сильно транспирирующими становятся листья, расположенные в среднем ярусе. Высыхание кроны на 1/2 и 3/4 приводит к выравниванию этого показателя в первом случае у листьев верхних и средних, а во втором—у верхних и нижних ярусов.

Таким образом, как мы видим, в зависимости от уровня водообеспеченности и физиологического состояния деревьев смещение функциональной активности листьев по ярусам происходит не только в отношении фотосинтеза, но и транспирационного расхода воды листьями.

Приведенные данные одновременно показывают, что наивысшие показатели транспирации листьев присущи двулетним деревьям, характеризующиеся сравнительно меньшим корне-лиственным расстоянием. У 15-летних интенсивно растущих и сушевершинных деревьев активность транспирации значительно снижается: по сравнению с двулетними индивидами, в зависимости от ярусного расположения листьев, соответственно в 3,34—3,24 и 4,03—8,57 раза. Причину этого, вероятно, следует искать в том, что в результате нарастания корне-листового рас-

стояния увеличивается сопротивление восходящему току и ухудшается водоснабжение кроны [29]. У деревьев же высохших на 1/2 и 3/4 кроны сокращается расстояние между кроной и корневой системой, транспирация листьев существенно усиливается, достигая максимального значения у поросли.

Таблица 4

Изменение интенсивности транспирации у листьев разных ярусов деревьев вяза перистоветвистого, находящихся в различных морфофизиологических состояниях

Морфофизиологическое состояние деревьев	Ярусное расположение листьев	Интенсивность транспирации, мг дм ² час ($M \pm m$)
Двулетние деревья	Верхнее	1200 $\pm$ 6,0
	Среднее	1075 $\pm$ 47,8
	Нижнее	1015 $\pm$ 33,6
Интенсивный рост	Верхнее	359 $\pm$ 8,3
	Среднее	324 $\pm$ 3,0
	Нижнее	313 $\pm$ 6,4
Начало суховершинности	Верхнее	140 $\pm$ 6,5
	Среднее	267 $\pm$ 6,6
	Нижнее	227 $\pm$ 4,4
1/2 высохшей кроны	Верхнее	632 $\pm$ 10,4
	Среднее	623 $\pm$ 28,5
	Нижнее	326 $\pm$ 7,7
3/4 высохшей кроны	Верхнее	658 $\pm$ 27,6
	Нижнее	649 $\pm$ 20,7
Высохшая крона с многочисленной порослью	Верхнее	710 $\pm$ 31,1

Эти данные свидетельствуют, что в ухудшающихся условиях водного режима почвы в качестве приспособительной реакции происходят высыхание наиболее отдаленных от корней листоносных метамеров и ярусное смещение акропетального направления функциональной активности листьев в базипетальное. Сближение указанных физиологически активных центров полярно расположенных органов способствует взаимному снабжению их продуктами обмена веществ и усилению роста вновь формирующихся метамеров. В этом аспекте прав А. В. Гурский [30], который считает, что суховершинность является защитной реакцией от почвенного водного дефицита и рассматривается как процесс самоомолаживания растений. По наблюдениям этого автора, в богарных условиях Таджикистана акация белая меняет 3—4 раза крону в течение 15 лет.

Таким образом, на основании полученных данных, можно заключить, что процессы преждевременного старения деревьев, произрастающих в неблагоприятных условиях водоснабжения, морфологически и физиологически идентичны с эволюционно сложившимися процессами возрастного старения, в равной мере проявляющиеся в сфере корневой системы и надземной части древесных пород. Далее устанавливается, что с наступлением суховершинности и опусканием зоны ветвления интегрированно усиливаются процессы жизнедеятельности листьев и корневой системы. Общая функциональная активация растений объясняется как повышением их корнеобеспеченности, так и уменьшением расстояния между корнями и листьями.

**ՋՐԱՅԻՆ ԱՆՔԱՎԱՐԱՐՎԱԾՈՒԹՅԱՆ ԴԵՊՈՒՄ ՏԱՐԱՀԱՍԱԿ
ՓԵՏՐԱՃՅՈՒՂԱՎՈՐ ԹԵՂՈՒ ԱՐՄԱՏԱՏԵՐԵՎԱՅԻՆ ԻՆՏԵԳՐԱՑԻԱՅԻ
ՓՈՓՈԽՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ**

Ուսումնասիրվել է Սևանի ավազանոցներում աճող փետրաճյուղավոր թեղու արմատային համակարգի և տերևների ֆիզիոլոգիական ակտիվությունը՝ կախված գրունտների ջրապահովվածությունից: Պարզվել է, որ լճի մակարդակի իջնելու և ավազագրունտներում ջրի պաշարների կրճատման հետևանքով 15 տարեկան ծառերի վերերկրյա և արմատային համակարգերում տեղի են ունենում մորֆոլոգիական և ֆիզիոլոգիական ակտիվության էական փոփոխություններ: Մի կողմից դա արտահայտվում է ակտիվ արմատների զանգվածի կրճատմամբ, տերևների արմատապահովվածության անկմամբ և սաղարթի իջեցմամբ, մյուս կողմից՝ ստորգետնյա և վերերկրյա մետամորֆների ֆիզիոլոգիական ակտիվության հարկային փոփոխությամբ: Մինչև չորագագաթության առաջնալը արմատների կլանող և մետաբոլիկ, ինչպես նաև տերևների ֆոտոսինթետիկ և տրանսպիրացիոն գործունեության ակտիվությունը ըստ հարկերի աճում է կենտրոնախույս, իսկ սաղարթի իջնելու և մացառների առաջանալու դեպքում՝ կենտրոնածիգ ուղղությամբ:

Նզրակացություն է արվում այն մասին, որ անբավարար ջրապահովվածության դեպքում ծառերի վաղաժամկետ ծերացման պրոցեսները մորֆոլոգիական և ֆիզիոլոգիական նույնանման են բնական ծերացման պրոցեսներին:

ЛИТЕРАТУРА

1. Казарян В. О. В сб.: «Доклады Ереванского симпозиума по онтогенезу высших растений». Ереван, 1966.
2. Казарян В. О. Старение высших растений. М., Наука, 1969.
3. Казарян В. О. Тез. докл., представленных XII международному ботаническому конгрессу. Л., 1975.
4. Казарян В. О. Тез. докл. науч. сессии по теории и практике интродукции растений, посвященной 60-летию Великого Октября. Ереван, 1977.
5. Казарян В. О., Шахазизян Р. С. ДАН АрмССР, т. 69, № 3, 1979.
6. Казарян В. О., Шахазизян Р. С. Базипетальное смещение активной зоны корней древесных растений в онтогенезе. Физиол. раст., т. 27, в. 3, 1980.
7. Казарян В. О., Хуршудян П. А. Изв. АН АрмССР, сер. биол. наук, т. 15, № 9, 1962.
8. Казарян В. О., Хуршудян П. А. В сб.: «Общие закономерности роста и развития растений». Вильнюс, 1965.
9. Хуршудян П. А. Биол. ж. Армении, т. 23, № 7, 1970.
10. Казарян В. О., Давтян В. А., Шахазизян Р. С. Тез. докл. Всесоюз. совещ. по вопросам адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск, с. 51—52, 1981.
11. Бузыкин А. И., Пшеничникова Л. С. В сб.: «Метаболизм хвойных в связи с периодичностью их роста». Красноярск, 1973.
12. Чатский И., Славик Б. Biol. plantarum, 2(2), 1960.
13. Ничипорович А. А., Строганова Л. Е., Чмора С. Н., Власова М. П. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. М., Изд. АН СССР, 1961.
14. Пильщикова Н. В. В кн.: «Практикум по физиологии растений», М., Колос, 1972.

15. Якушев Б. И. ДАН БССР, т. 16, № 9, 1972.
16. Кузнецова И. В. В кн.: «Агрофизические методы исследования почв». М., Наука, 1966.
17. Белозерский А. Н., Проскуряков Н. И. Практическое руководство по биохимии растений. М., Советская наука, 1951.
18. Lowry O. H., Lopez J. H. J. Biol. Chem., v. 162, № 3, 1946.
19. Honda S. I. Plant physiol., v. 31, № 1, 1956.
20. Прокушкин С. Г. В сб.: «Общие закономерности роста и развития растений». Вильнюс, 1965.
21. Рубин С. С. Содержание почвы в саду. М., 1954.
22. Sideris C. Plant physiol., № 7, 1932.
23. Савельева Л. С. Устойчивость деревьев и кустарников в защитных лесных насаждениях. М., «Лесная промышленность», 1975.
24. Хуршудян П. А., Габриелян В. Г. Биол. ж. Армении, т. 33, № 1, 1980.
25. Бондаренко В. Д. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол., н., 1974.
26. Рахтеенко И. Н. В сб.: «Общие закономерности роста и развития растений». Вильнюс, 1965.
27. Данилова Н. С. Агрохимия, № 12, 1971.
28. Сытник К. М., Дудченко Л. М. Физиол. растений, т. 19, в. 4, 1972.
29. Абражко М. А. Тез. докл. Всесоюз. совещ. по вопросам адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск. 1981.
30. Гурский А. В. Основные итоги интродукции древесных растений в СССР. Изд-во АН СССР, 1957.