

Э. С. АВУНДЖЯН

ОБ ИЗМЕНЕНИИ АКТИВНОСТИ НЕКОТОРЫХ ОКИСЛИТЕЛЬНЫХ
ФЕРМЕНТОВ В КОРНЯХ И ПАСОКЕ ГРЕЧИХИ
ПО ФАЗАМ РАЗВИТИЯ

Как известно, корневая система растений является не только органом поглощения воды и минеральных элементов, но и одним из главных очагов обмена веществ, продукты которого передаются к другим органам [9, 13, 15, 16, 18]. При удалении корней рост метамерных органов кроны подавляется, хотя доступ воды и минеральных элементов к ним не прекращается через срезы, погруженные в питательный раствор [2, 19, 31].

Среди сложных органических веществ, синтезируемых в корнях [5, 6, 12], особое место занимают ферменты, наличие которых было выявлено в корнях целой группы растений. Среди них были обнаружены уреазы, аспарагиназы, инвертазы, амилазы, протеазы, каталазы, глицерофосфатазы, фитазы и др. [8, 14].

Корневая система отличается весьма интенсивным дыханием [3, 21, 27, 29, 30]. Это является причиной того, что в ней обнаруживается целый ряд дыхательных ферментов: цитохромоксидазы [25], группы карбоксилирующих ферментов — карбоксилазы, щавелеуксусной кислоты [24], карбоксилаза яблочной кислоты [22], карбоксилаза α -кетоглютаровой кислоты [26], карбоксилаза фосфоэнолпировиноградной кислоты [20] и др. Совместная деятельность этих ферментов обеспечивает использование почвенного углекислого газа [9].

Поступая в надземные органы, продукты метаболизма корневой системы в виде пасоки принимают участие в метаболизме веществ. С этой точки зрения исследование состава пасоки является весьма существенным для выявления роли корневой системы в этих процессах. Химический анализ пасоки, впервые проведенный еще в 1923 г. Д. А. Сабининым и его учениками [15], считается одним из наиболее перспективных методов изучения физиологической роли корневой системы в обмене веществ растений. В дальнейших работах было показано, что после того как срезан стебель выделение пасоки длится несколько дней; у многих растений в течение суток выделяется до одного литра пасоки, как это имеет место у тыквенных [10]. Интенсивность выделения пасоки находится в прямой зависимости от дыхания [3] и в связи с этим скорость оттока ассимилятов из листьев к корням усиливает энергию дыхания [2].

Существенный интерес представляет собой также изучение динамики изменения ферментативной активности пасоки [7] в ходе онтогенетического развития растений. Подобное исследование может дать конкрет-

ное представление об активности корневой системы, индикаторами которой является состояние ферментативной системы.

Описанные в настоящем сообщении исследования имели целью выяснить также изменение количества выделенной растением пасоки, начиная с момента декапитации растений и до прекращения опыта.

Объектом наших исследований служила гречиха (*Polygonum orientale* L.). Подопытные растения подвергались декапитации (удалялась верхушечная часть чуть выше корневой шейки) в фазах вегетации, цветения, образования семян и пожелтения листьев, с целью получения из них пасоки. В собранной пасоке, а также во всасывающих и проводящих частях корней была определена активность каталазы, пероксидазы и полифенолоксидазы, что дает представление об активности различных зон корневой системы [1, 11]. Одновременно учитывались длительность выделения растением пасоки и количество последней. Определение активности ферментов проводилось регулярно вплоть до прекращения выделения пасоки. Данные этих анализов приведены в таблицах и кривых.

Активность каталазы была определена по методу Голдблита и Проктора [23], активность пероксидазы и полифенолоксидазы по методу Самнера и Гессинга [28] с некоторыми модификациями. Так, например, в наших определениях субстратом служил 2% раствор пирогаллола взамен 5%. В наших условиях экспозиция равнялась 10 мин. (вместо 5 мин.). Далее эти авторы свои определения вели в водных вытяжках, а мы — в ацетоновых осадках, имея при этом в виду, что значительная часть пероксидазы и полифенолоксидазы в корнях гречихи находятся в водно-нерастворимом состоянии. Данные ферментативной активности, полученные этим способом, всегда были выше, по сравнению с теми, которые получались применением метода вышеуказанных авторов.

Определение ферментативной активности проводилось в фазах вегетативного роста, цветения и образования семян. Пробы для анализа брались в 10 ч. утра, исходя из существующего различия в суточных ритмах поглощающей и синтетической деятельности корней [4, 17].

В табл. 1 приведены данные о динамике выделения пасоки корнями гречихи.

Эти данные показывают, что в фазе образования семян корни выделяют больше пасоки (102,56 мл за 10 суток на одно растение), чем в других фазах. Кроме того, выделение пасоки из корней в этой фазе продолжается значительно дольше (240 ч.), чем в фазе вегетативного роста (120 ч.), в фазе цветения (192 ч.) или в фазе пожелтения листьев (144 ч.). Интересно то обстоятельство, что максимальное количество пасоки выделяется корнями цветущих растений только на вторые сутки после декапитации растений (19,84 мл). Это свидетельствует о том, что в данном периоде растения предъявляют максимальное требование к воде и минеральным элементам для интенсивного формирования и развития генеративных органов (рис. 1).

Данные об изменении активности каталазы в пасоке на разных фазах развития гречихи приведены в табл. 2. Во всех фазах развития гре-

Таблица 1
Динамика выделения пасоки корнями гречихи на разных фазах онтогенетического развития

Сроки определения	Вегетация		Цветение		Образование семян		Пожелтение листьев	
	колич. выделен. пасоки в мл на 1 растение	прод. выделен. пасоки в 1 ч.	колич. выделен. пасоки в мл на 1 растение	прод. выделен. пасоки в 1 ч.	колич. выделен. пасоки в мл на 1 растение	прод. выделен. пасоки в 1 ч.	колич. выделен. пасоки в мл на 1 растение	прод. выделен. пасоки в 1 ч.
1 сутки	7,33	—	15,50	—	12,50	—	7,55	—
2 "	7,14	—	19,84	—	15,86	—	7,00	—
3 "	2,28	—	12,75	—	18,00	—	6,55	—
4 "	1,82	—	9,60	—	13,05	—	5,40	—
5 "	1,63	120	6,02	192	12,25	240	4,80	144
6 "	следы	—	4,85	—	10,64	—	3,00	—
7 "	—	—	4,00	—	9,62	—	следы	—
8 "	—	—	2,67	—	5,34	—	—	—
9 "	—	—	следы	—	3,10	—	—	—
10 "	—	—	—	—	2,20	—	—	—
Всего выделенной пасоки в мл	20,20	—	75,23	—	102,56	—	34,30	—

чихи выделенная пасока отличается содержанием каталазы довольно высокой активности. Нам удалось обнаружить наличие этого «универсального» фермента во всех пробах. Далее, приведенные данные показывают, что активность каталазы в пасоке подвергается значительным изменениям по фазам развития. При этом максимальная активность проявляется в фазе цветения, а минимальная — в фазе образования се-

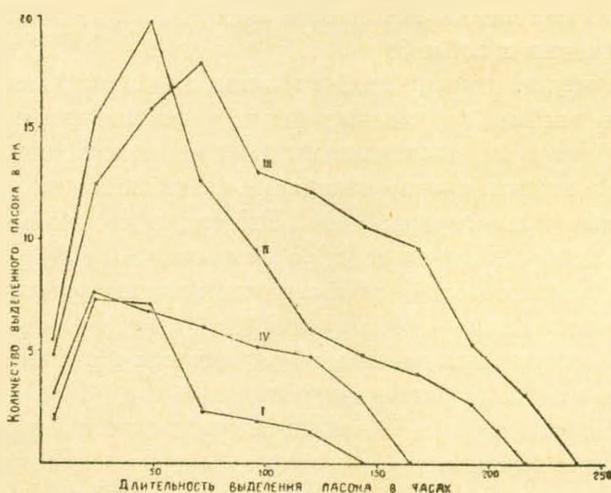


Рис. 1. I — фаза вегетативного роста, II — фаза цветения, III — фаза образования семян, IV — фаза пожелтения листьев.

Таблица 2
Ход изменения активности каталазы в пасоке гречихи на
разных фазах онтогенетического развития

Фаза развития	Сроки взятия проб		
	активность каталазы в мл 0,01N KMnO ₄ на 100 мл пасоки		
	вегетация	цветение	образование семян
1 сутки	242	375	226
2 "	328	399	237
3 "	284	459	272
4 "	263	372	288
5 "	184	287	240
6 "	—	200	205
7 "	—	125	160
8 "	—	126	152
9 "	—	—	158
10 "	—	—	120

мян. Кроме того, в фазе цветения активность каталазы подвергается более резким колебаниям, чем в других фазах. Так, например, на этой фазе максимальная активность каталазы, по сравнению с ее минимальной активностью, в 3,64 раза больше. В фазе же вегетации данное соотношение составляет 1,79, в фазе образования семян 2,4. Кроме того, выясняется, что каталазная активность в пасоке на разных фазах развития достигает максимума за разные сроки: в фазе вегетативного роста максимальная каталазная активность в пасоке обнаруживается на вторые сутки после срезания стебля, в фазе цветения — на третьи, в фазе образования семян — на четвертые сутки (рис. 2).

Данные об изменении активности пероксидазы в пасоке по фазам развития приведены в табл. 3.

Как показывают данные этой таблицы, ход изменения активности пероксидазы в пасоке на разных фазах развития растений протекает почти так же, как и ход изменения каталазной активности, только с той разницей, что в данном случае колебание активности при разных сроках определения выражено гораздо резче. Это видно из того, что в фазе цветения максимальная пероксидазная активность в 24,25 раз превышает ее минимальную активность, в фазе вегетативного роста — в 3,77, а в фазе образования семян — в 4,80 (рис. 3).

В табл. 4 приведены данные об активности полифенолоксидазы в пасоке на разных фазах развития гречихи.

Как показывают данные таблицы, четко выраженная активность полифенолоксидазы проявляется в пасоке в фазе цветения на третий день после декапитации растений. Сравнительно пониженная активность полифенолоксидазы в пасоке обнаруживается в фазе вегетации на третьи и четвертые сутки после декапитации растений. Полифенолоксидазная

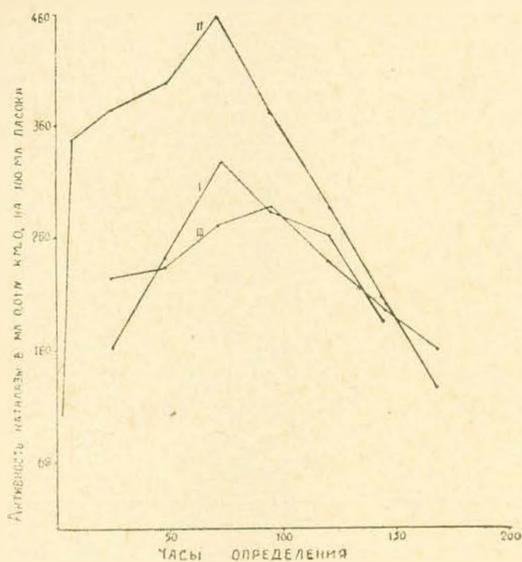


Рис. 2. I — фаза вегетативного роста, II — фаза цветения, III — фаза образования семян.

Таблица 3

Ход изменения активности пероксидазы в пасоке гречихи на разных фазах онтогенетического развития

Сроки взятия пробы	Активность пероксидазы в мг пурпургаллина на 100 мл пасоки		
	вегетация	цветение	образование семян
1 сутки	46	70	13
2 "	49	81	33
3 "	27	97	39
4 "	18	10	48
5 "	13	6	43
6 "	—	4	30
7 "	—	не обнаружено	14
8 "	—	—	16
9 "	—	—	10
10 "	—	—	не обнаружено

активность совершенно не обнаруживается в фазе образования семян. Этот факт, по-видимому, свидетельствует о специфичности полифенолоксидазы у гречихи, по сравнению с каталазой и пероксидазой.

Одновременно с этими анализами были проведены определения активности тех же ферментов во всасывающих и проводящих частях корней. В табл. 5 приведены данные активности каталазы во всасывающих и проводящих частях корней на разных фазах развития гречихи. Данные показывают, что ход изменения активности каталазы во всасывающих и проводящих корнях не одинаковый. Эта разница, в первую очередь, выражается в том, что в первые двое суток у первых наблюдается заметно повышенная активность каталазы, которая после трех суток довольно быстро падает. В проводящих корнях, наоборот, изменение активности

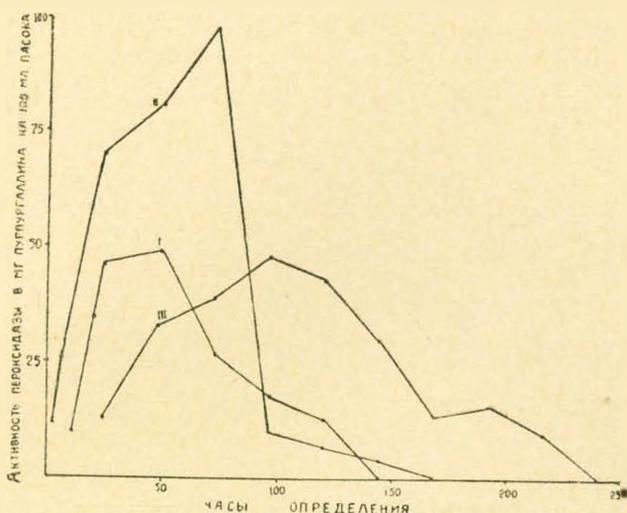


Рис. 3. I — фаза вегетативного роста, II — фаза цветения, III — фаза образования семян.

Таблица 4

Ход изменения активности полифенолоксидазы в пасоке гречихи на разных фазах онтогенетического развития

Сроки взятия пробы	Активность полифенолоксидазы в мг пурпургаллина на 100 мл. пасоки		
	вегетация	цветение	образование семян
1 сутки	не обнаружено	32	не обнаружено
2 "	"	34	"
3 "	7	49	"
4 "	12	37	"
5 "	не обнаружено	32	"
6 "	"	20	"
7 "	"	18	"
8 "	"	не обнаружено	"
9 "	"	"	"
10 "	"	"	"

каталазы происходит более плавно. Так, например, в первые двое суток активность незначительно повышается, а потом сравнительно медленнее падает. Это обстоятельство, по-видимому, можно связать с более быстрым отмиранием всасывающих корней в условиях опыта. Подобная закономерность проявляется и в последующих фазах, хотя выделение пасоки корнями продолжается более длительное время. Активность каталазы в корнях изменяется довольно резко и в зависимости от прохождения отдельных фаз развития растений. При этом максимальная активность всегда проявляется в фазе цветения, когда корни показывают повышенную жизнедеятельность в отношении поглощения воды и минеральных элементов. После временного падения общая активность этого фермента вновь повышается по мере наступления фазы образования семян. В дальнейшем сравнительно повышенная активность обнаружи-

Таблица 5

Изменение активности каталазы во всасывающих и проводящих частях корней гречихи на разных фазах развития

Сроки взятия проб	Активность каталазы в мл 0,01N $KMnO_4$ на 1 г сырого вещества					
	вегетация		цветение		образование семян	
	всасываю- щие	проводящие	всасываю- щие	проводящие	всасываю- щие	проводящие
1 сутки	2993	2800	3660	3297	2927	2863
2 "	3239	2973	3746	3768	3349	3234
3 "	2222	2754	3963	4113	2806	2834
4 "	2010	2542	2310	3090	2213	2615
5 "	1640	2018	1514	2044	1834	2144
6 "	—	—	1063	1864	1310	1865
7 "	—	—	830	1014	1304	1614
8 "	—	—	587	835	1106	1584
9 "	—	—	—	—	984	1114
10 "	343	864	364	615	795	1006

вается и на десятые сутки на этой же фазе после декапитации растений. Изменение динамики активности фермента по фазам развития более наглядно иллюстрировано в приведенной табл. 6 (рис. 4).

В табл. 6 приведены данные активности пероксидазы в корнях у тех же вариантов.

Таблица 6

Ход изменения активности пероксидазы во всасывающих и проводящих частях корней на разных фазах развития гречихи

Сроки взятия проб	Активность пероксидазы в мг пурпургаллина на 1 г ацетонового осадка					
	вегетация		цветение		образование семян	
	всасываю- щие	проводящие	всасываю- щие	проводя- щие	всасываю- щие	проводящие
1 сутки	367	149	278	121	204	69
2 "	430	190	453	211	305	142
3 "	277	214	615	333	133	81
4 "	260	294	314	159	85	74
5 "	204	276	203	140	68	70
6 "	—	—	65	125	49	64
7 "	—	—	45	94	48	66
8 "	—	—	25	62	42	61
9 "	—	—	—	—	40	54
10 "	25	—	не обнаружено	14	30	25

Из этих данных видно, что после первых суток удаления надземной части растений наивысшая активность пероксидазы как во всасывающих, так и в проводящих частях корней проявляется у вегетирующих растений. Начиная со вторых суток картина довольно резко меняется.

Активность пероксидазы во всасывающих и проводящих частях корней цветущих растений продолжает возрастать в течение трех суток, в то время как в корнях вегетирующих и семенообразующих растений после двух суток она начинает падать довольно быстро. В это время корни цветущих растений проявляют максимальную пероксидазную активность. Начиная с четвертого дня наблюдается значительное падение активности пероксидазы во всасывающих и проводящих частях корней цветущих растений. Что касается соотношения активности пероксидазы во всасывающих и проводящих частях корней, то здесь опять-таки наблюдается та же закономерность, как и в отношении активности каталазы. Отличительной чертой пероксидазной активности является ее исключительно резкий темп изменения. Так, например, в фазе цветения максимальная активность во всасывающих корнях в 24,6 раза больше ее минимальной активности. Соответствующие величины во всасывающих корнях составляют для фазы вегетации — 17,2, а для фазы образования семян — 10,17 (рис. 5).

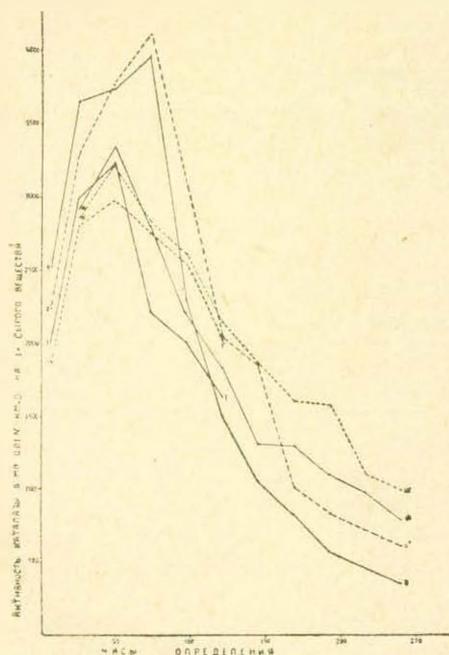


Рис. 4.

I — фаза вегетативного роста, II — фаза цветения, III — фаза образования семян.
— всасывающие части корней, — — — проводящие части корней.

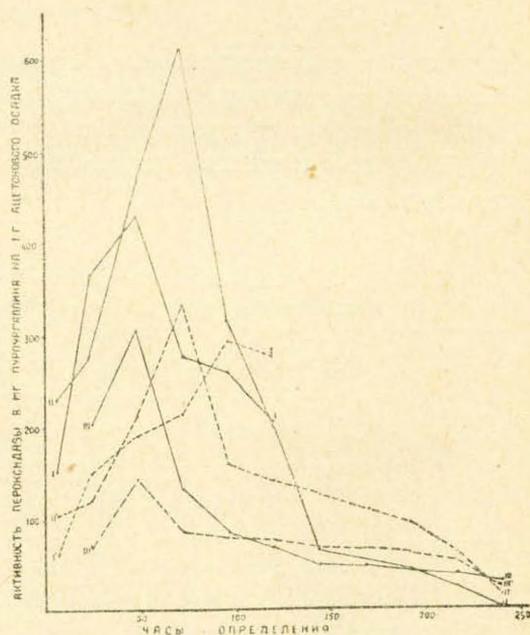


Рис. 5.

В табл. 7 приведены данные изменения активности полифенолоксидазы в корнях на разных фазах развития.

Как показывают приведенные данные, в фазе вегетации в корнях растений с удаленной надземной частью обнаруживается сравнительно низкая активность полифенолоксидазы и то в первые двое суток, после чего этот фермент совершенно не удается обнаружить. В это самое

Таблица 7

Ход изменения активности полифенолоксидазы во всасывающих и проводящих частях корней на разных фазах развития гречихи

Сроки взятия проб	Активность полифенолоксидазы в мг нурпургаллина на 1 г ацетонового осадка					
	вегетация		цветение		образование семян	
	всасываю- щие	проводящие	всасываю- щие	проводящие	всасываю- щие	проводящие
1 сутки	12	15	46	15	10	4,5
2 "	17	29	49	27	13	7
3 "	не обнару- жено	не обнару- жено	62	37	не обнару- жено	не обнару- жено
4 "	"	"	43	45	"	"
5 "	"	"	38	42	"	"
6 "	—	—	36	40	"	"
7 "	—	—	32	39	—	—
8 "	—	—	14	17	—	—
9 "	—	—	не обнару- жено	22	не обнару- жено	не обнару- жено
10 "	не обнару- жено	не обнару- жено	"	14	"	"

время проводящие части корней отличаются более высокой активностью. При сравнении этих данных с данными активности этого же фермента в пасоке (табл. 4) получается довольно интересная картина. Выясняется, что как только полифенолоксидаза исчезает во всасывающих и проводящих частях корней вегетирующих растений, она обнаруживается в пасоке на 3 и 4 сутки после удаления надземной части растений. Вслед за этим полифенолоксидаза совершенно не обнаруживается в корнях. Во всасывающих частях корней цветущих растений этот фермент продолжает сохранять свою высокую активность до трех суток, после чего активность в проводящих частях корней начинает превалировать. В фазе же образования семян полифенолоксидаза в корнях почти полностью отсутствует. Только в первые двое суток удается обнаружить незначительную активность фермента во всасывающих и проводящих частях корней. Последующие определения активности полифенолоксидазы дали отрицательные результаты как во всасывающих и проводящих частях корней, так и в пасоке растений, находящихся на этой фазе развития.

Обсуждение полученных данных приводит нас к следующим основным выводам.

1. Максимальное количество пасоки с растений, при удалении надземной их части, выделяется в фазе образования семян, а минимальное — в фазах вегетативного роста и пожелтения листьев.

2. Активность ряда окислительных ферментов (каталазы, пероксидазы и полифенолоксидазы) в пасоке растений, находящихся на разных фазах развития, следует рассматривать как показатель общей активно-

сти корневой системы. В связи с этим максимальная активность вышеуказанных ферментов обнаруживается в фазе цветения растений.

3. Изменение активности этих ферментов связано с продолжительностью выделения пасоки, причем оно обнаруживается в прямой связи между количеством выделенной пасоки и активностью ферментов. Ферментативная активность усиливается главным образом в среднем периоде выделения пасоки.

4. Активность вышеуказанных ферментов в пасоке изменяется в связи с прохождением разных фаз развития гречихи. При этом максимальная активность проявляется в пасоке, полученной из цветущих, а минимальная — в пасоке, полученной из семенообразующих растений.

5. В фазе образования семян в пасоке совершенно отсутствует полифенолоксидаза.

6. Всасывающие части корней отличаются высокой первоначальной активностью этих ферментов. В дальнейшем, после временного повышения, активность ферментов сильно падает во всасывающих частях корней и становится даже ниже, чем в проводящих частях.

Ботанический институт
Академии наук АрмССР

Поступило 16.XII 1958 г.

Է. Ս. ՀԱՎՈՒՆԶՅԱՆ

ԶԱՐԳԱՅՄԱՆ ՏԱՐՔԵՐ ՓՈՒԼԵՐՈՒՄ ԳՏՆՎՈՂ ՀՆԴԿԱՅՈՐԵՆԻ ԱՐՄԱՏՆԵՐՈՒՄ ՄԻ ՔԱՆԻ ՕՐԳՈՒԱՅՄԱՆ ԶԵՐՄԵՆՏՆԵՐԻ ԱԿՏԻՎՈՒԹՅԱՆ ՓՈՓՈԽՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ու լ մ

Հայանի է, որ արմատային սխտամի կենսագործունեության մասին գաղափար կազմելու համար ժամանակակից բույսերի ֆիզիոլոգիայում գոյություն ունեն մի շարք մեթոդներ: Դրանց շորքին է պատկանում արմատահյութի քիմիական կազմի ուսումնասիրությունը: Ստացված արմատահյութի հետազոտությունները ցույց են տալիս, որ նա պարունակում է ոչ միայն ջրի մեջ լուծված անօրգանական աղեր, այլև բազմաթիվ օրգանական միացություններ, որոնք հանդիսանում են արմատային սխտամի նյութափոխանակության պրոդուկտներ: Այս վերջինների թվին են պատկանում նաև ֆերմենտները, որոնց կենսագործունեությունը արմատահյութի մեջ չափազանց քիչ է ուսումնասիրված:

Ելնելով վերը շարադրվածից, մենք փորձ ենք արել ներկա աշխատության մեջ ավելի սերտորեն մտնելու բույսի կենսագործունեության համար կարևոր նշանակություն ունեցող այս հարցի մի շարք կողմերի պարզաբանմանը: Մեր ուսումնասիրության առարկան եղել է հնդկացորենը: Վեգետատիվ աճման, ծաղկման և սերմակալման փուլերում բույսերը գլխատվել են արմատավիզից և ստացված արմատահյութում տարբեր ժամկետներում կատարվել են կատալազայի, պերօքսիդազայի և պոլիֆենոլ-օքսիդազայի ակտիվու-

թլան որոշումներ: Միաժամանակ նույնանման որոշումներ են կատարվել բույսերի կլանող և փոխադրող արմատներից ստացված նմուշներում:

Ստացված ավալների արդյունքները հեղինակին բերել են հետևյալ հիմնական հզորացումներին:

1. Արմատահյութի առավելագույն քանակն արտադրվում է արմատների կողմից բույսերի սերմավալման փուլում, իսկ նվազագույն քանակը՝ նրանց զարգացման վեգետատիվ աճման և տերեւների զեղման փուլերում:

2. Ջարգացման տարրեր փուլերում գտնվող բույսերի արմատահյութում օքսիդացման ֆերմենտներ՝ կատալազայի, պերօքսիդազայի և պոլիֆենոլօքսիդազայի ակտիվությունը պետք է դիտել որպես արմատային սիստեմի ընդհանուր կենսագործունեության ակտիվության ցուցանիշ: Այս կապակցությամբ վերը նշված ֆերմենտների առավելագույն ակտիվությունը հայտնաբերվել է բույսերի ծաղկման փուլում, երբ արմատները նույնպես ցուցաբերում են բարձր կենսագործունեություն ինչպես օքսիդացման պրոցեսների, այնպես էլ ջրի և հանրային էլեմենտների կլանման տեսակետից:

3. Տվյալ ֆերմենտների ակտիվության փոփոխությունը կապված է նաև արմատներից ստացվող արմատահյութի ժամկետների հետ: Այստեղից, զարգացման տարրեր փուլերում արմատահյութում առավելագույն ֆերմենտատիվ ակտիվություն հայտնաբերվում է տարրեր ժամկետներում ստացված արմատահյութի մեջ:

4. Արմատահյութում կատալազայի, պերօքսիդազայի և պոլիֆենոլօքսիդազայի առավելագույն ակտիվությունը հանդես է գալիս բույսերի զարգացման ծաղկման փուլում:

5. Սերմավալման փուլում արմատահյութում չի հայտնաբերվում պոլիֆենոլօքսիդազայի ներկայությունը:

6. Կլանող արմատները տարբերվում են նշված ֆերմենտների սկզբնական բարձր ակտիվությամբ: Սակայն հետագայում, նրանց ակտիվությունը, ժամանակավոր աճից հետո, ուժեղ կերպով ընկնում է, իսկ փոխադրող արմատներում ստացվում է համեմատաբար բարձր ակտիվություն:

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеев А. М., Васильева И. М. и Старцева А. В. О роли главного корня в обмене веществ у красного клевера. Тез. докл. делег. съезда Всес. бот. о-ва, 1957.
2. Винокур Р. Л. Рост околицованных побегов лимона под влиянием корней, не получающих минеральных питательных веществ. ДАН СССР, 93,357, 1953.
3. Войтенко М. В. О деятельности корневой системы в зависимости от аэрации. Дисс. МГУ, 1937. (цит. Сабининым, 1955).
4. Гунар И. М., Крастина Е. Е., Петров-Спиридонов А. Е. Брюшкова К. А. и Беликова Е. М. Суточные ритмы поглощающей и синтетической деятельности корней. Тез. докл. делег. съезда Всес. бот. о-ва, 1957.
5. Дагис М. К. Витамины группы „В“ в пасоке березы и клена. Тез. докл. делег. съезда Всес. бот. о-ва, 1957.
6. Ильин Г. С. Жизнедеятельность корня табака и биосинтез никотина. Докл. делег. съезда Всес. бот. о-ва, 1957.
7. Красильников Н. А. Выделение ферментов корнями высших растений ДАН СССР, 87, 2, 1952.

8. Купревич В. Ф. Воздействие высших растений на субстрат с помощью ферментов, выделяемых корнями. *Вопр. Бот.*, 1, 91, 1954.
9. Курсанов А. Л. Корневая система растений как орган обмена веществ. *Физ. раст.*, 4, 6, 1957.
10. Литвинов Л. С. К вопросу о химизме пасоки растений. *Изв. биол. н.-иссл. ин-та при Пермск. гос. ун-те*, 5, 8, 1927.
11. Обручева Н. В. Физиологическая характеристика тканей корня. Тез. докл. делег. съезда Всес. бот. о-ва, 1957.
12. Потанов Н. Г. Корень как орган синтеза сложных органических соединений. Тез. докл. делег. съезда Всес. бот. о-ва, 1957.
13. Ратнер Е. И. Метаболическая активность корней и ее роль в усвоении растениями элементов минерального питания. Тез. докл. делег. съезда Всес. бот. о-ва, 1957.
14. Ратнер Е. М. и Самойлова С. А. Внеклеточная фосфатазная активность корней. *Журн. Физ. раст.*, 2, 1, 1955.
15. Сабинин Д. А. Физиологические основы питания растений. Изд. АН СССР, 1955.
16. Трубецкова О. М. Исследования над поступлением воды и минеральных веществ в растениях. *Уч. зап. МГУ*, вып. 4, 1935 (цит. Сабининым, 1955).
17. Трубецкова О. М. Суточная периодичность деятельности корневой системы и механизм плача растений. Тез. докл. делег. съезда Всес. бот. о-ва, 1957.
18. Туева О. Ф. Азотный обмен в корневых системах, как фактор использования фосфора растениями. Тез. докл. делег. съезда Всес. бот. о-ва, 1957.
19. Чайлахян М. Х. О роли корней в фотопериодической реакции растений. *ДАН СССР*, 72, 201, 1950.
20. Bandurski R. Further studies on the enzymatic synthesis of oxalacetate from phosphorylenolpyruvate and carbon dioxide. *J. Biol. Chem.* 217, 137, 1955.
21. Cerighelli R. Recherches physiologiques sur la respiration de la racine. *Libr. Ferr. jeun. Mars. 1921* (Цит. Курсановым, 1957).
22. Conn E., Vennesland B. and Kraemer L. M. Distribution of a triphosphopyridine nucleotide—a specific enzyme catalyzing the reversible oxidative decarboxylation of malic acid in higher plants. *Arch. Bioch.*, 23, 179, 1949.
23. Goldblith S. A. and Proctor B. E. Photometric determination of catalase activity. *J. Biol. Chem.* 187, 705, 1950.
24. Gollub M. and Vennesland B. Fixation of carbon dioxide by a Plant oxalacetate carboxylase. *J. Biol. Chem.* 169, 223, 1947.
25. Miller G. and Evans H. The influence of salts on the activity of particulate cytochrome oxidase from roots of higher plants. *Plant Physiol.* 31, 407, 1957.
26. Ochoa S. Biosynthesis of tricarboxylic acids by carbon dioxide fixation. III Enzymatic mechanisms. *J. Biol. Chem.* 174, 133, 1948.
27. Ordín L. and Jacobson L. Inhibition of ion absorption and respiration in barley roots. *Plant Physiol.* 30, 21, 1955.
28. Sumner J. B. and Gjessing E. C. *Arch. Biochem.* 2, 291, 1943.
29. Ulrich A. Metabolism of organic acids in excised barley roots—as influenced by temperature, oxygen tension and salt concentration. *Amer. Jour. Bot.* 29, 220, 1942.
30. Webster G. The effect of carbon monoxide on respiration in higher plants. *Plant Physiol.* 29, 399, 1954.
31. Went F. Specific factors other than auxin affecting growth and root formation. *Plant Physiol.* 13, 55, 1938.