

Э. С. АВУНДЖЯН

ВЛИЯНИЕ ВОДНОГО РЕЖИМА НА СОДЕРЖАНИЕ АЛКАЛОИДОВ В КОРНЯХ И ЛИСТЬЯХ ТАБАКА ПО ФАЗАМ РАЗВИТИЯ

Весьма мало изучен вопрос влияния водного режима на обмен никотиновых и других алкалоидов в растениях. Из существующих работ [1—6] видно, что при недостаточном снабжении растений табака водой содержание никотина (суммы алкалоидов) в листьях значительно увеличивается.

Недостаток воды в растениях вызывает в первую очередь усиленный гидролитический распад крахмала и других полисахаридов, приводящий к накоплению большого количества растворимых сахаров. При продолжительном, остром дефиците воды в растениях начинается интенсивный распад белков, с образованием большого количества аминокислот. Увеличение содержания алкалоидов при недостатке воды является, очевидно, следствием обогащения растений сахарами и аминокислотами, служащими источниками углеродных и азотистых остатков никотиновых алкалоидов, производных пиридина. Участие глюкозы и других углеводов в образовании углеродного скелета никотиновых алкалоидов было доказано ранее [7—8]. Вовлечение определенных аминокислот—глутаминовой кислоты, орнитина, аргинина, лизина, пролина—в пирролидиновое кольцо никотина или норникотина и в пиперидиновое кольцо анабазина установлено работами многих авторов с помощью изотопов углерода C^{14} и азота N^{15} [9—19].

В литературе остается пока много неясного в отношении влияния водного режима на обмен никотина и его аналогов в растениях табака; не изучены особенности метаболизма алкалоидов в корнях табака при недостаточном снабжении растений водой. Наша задача состояла в том, чтобы выяснить значение водного режима на образование никотина и его превращения в корнях и листьях табака в процессе развития растений. Параллельно велись определения содержания суммы свободных и связанных аминокислот, а также количества глутаминовой кислоты, аргинина, лизина, пролина и серина+глицина. Вследствие плохого разделения на хроматограммах или незначительного количества метионина и орнитина нам не удалось проследить за количественными изменениями этих двух аминокислот, играющих активную роль в образовании никотиновых алкалоидов.

Для проведения опыта, растения, находящиеся на разных фазах развития, разделялись на три группы, в каждой группе по 8—10 растений, по возможности одинакового роста и вегетативной мощности. Расте-

ния первой группы служили контролем и поливались в размере $\frac{4}{5}$ от полной влагоемкости почвы. Растения II и III групп выращивались при умеренном и сильном недостатке воды и поливались соответственно в размере $\frac{2}{3}$ и $\frac{1}{3}$ от контроля. Все остальные условия вегетации растений (режим питания, температура, освещение и пр.) сохранялись на более или менее постоянном уровне в оранжерее. Растения поливались дистиллированной водой. Опыт считался законченным после 15-дневного выращивания растений в указанных условиях полива. Разделение и определение количества аминокислот и алкалоидов осуществлялось хроматографическим способом [20]. Общее содержание свободных и связанных аминокислот определялось колориметрически [21]. Полученные данные приведены в 4 хроматограммах и 6 табл.

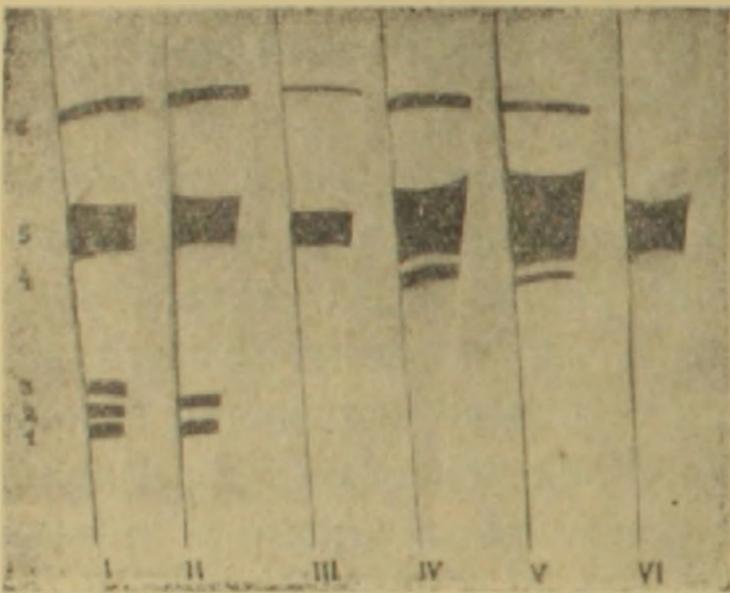


Рис 1. Влияние водного режима на содержание алкалоидов в фазе вегетативного роста. I, II, III — корни соответственно контрольных растений и растений, получивших воду в размере $\frac{2}{3}$ и $\frac{1}{3}$ от контроля; IV, V и VI — листья соответственно контрольных растений и растений, получивших воду в размере от $\frac{2}{3}$ и $\frac{1}{3}$ контроля, 1 X₁, 2 X₂, 3 миосмин, 4 норникотин, 5 никотин, 6 анабазин.

Как видно из хроматограммы 1, качественный состав алкалоидов менялся в корнях и листьях табака, находящегося в фазе вегетативного роста и имеющего 4—5 пар листьев, в результате недостаточного снабжения растений водой. В условиях умеренного водного дефицита, т. е. при поливе растений в размере $\frac{2}{3}$ по сравнению с контролем, из корней исчез норникотин, а при более резком сокращении даваемой растениям нормы воды ($\frac{1}{3}$ от контроля) алкалоиды X₁ и X₂ также не обнаруживались в корнях. В листьях резкий водный дефицит вызывал исчезновение норникотина и анабазина.

Данные табл. I показывают, что водный дефицит приводил к уменьшению суммы и отдельных видов алкалоидов в корнях и листьях молодых растений. Заметный эффект

режима полива растений на состав и содержание алкалоидов наблюдается только при резком сокращении нормы воды ($\frac{1}{3}$ часть от контроля); при небольшом дефиците воды ($\frac{2}{3}$ от контроля), какого-либо заметного различия в составе и содержании алкалоидов не наблюдается.

Состав алкалоидов корней и листьев не одинаков; в первых обнаруживались алкалоиды X₁ и X₂, миосмин и никотин, а у вторых—норникотин, никотин и анабазин. Количество никотина в листьях молодых растений табака, находящихся в фазе вегетативного роста, оказалось в 1,6 раза больше, чем в корнях. В обоих органах резкий водный дефицит вызвал существенное изменение в составе и содержании алкалоидов: в корнях наблюдалось полное исчезновение редких алкалоидов—X₁, X₂ и миосмина и сильное уменьшение содержания никотина. Засуха вызвала

Таблица 1

Влияние водного режима на содержание алкалоидов в корнях и листьях табака в фазе вегетативного роста

Наименование алкалоидов	Содержание алкалоидов в ‰ к абсолютно сухому веществу					
	в корнях			в листьях		
	I	II	III	I	II	III
.....	0,02	0,02	—	—	—	—
.....	0,04	—	—	—	—	—
Миосмин	0,05	0,04	—	—	—	—
Норникотин	—	—	—	0,10	0,04	—
Никотин	0,65	0,63	0,42	1,06	1,26	0,71
Анабазин	—	—	—	0,08	0,06	—
Сумма	0,76	0,69	0,42	1,24	1,36	0,71

I — контроль; II — норма полива 2/3 и III — 1/3 контроля.

снижение содержания суммы алкалоидов корней и листьев молодых растений табака больше чем в два раза. По данным С. Е. Шпинеля [6], в начале засухи происходило увеличение содержания алкалоидов в растениях рода *Nicotiana*, но при более продолжительном недостатке воды содержание их падало.

Таблица 2

Влияние водного режима на содержание алкалоидов в корнях и листьях табака в фазе цветения

Наименование алкалоидов	Содержание алкалоидов в ‰ к абсолютно сухому веществу					
	в корнях			в листьях		
	I	II	III	I	II	III
Х ₁	—	—	0,01	—	—	—
Х ₂	—	0,02	0,03	—	—	—
Миосмин	—	—	—	0,01	0,02	0,03
Норникотин	—	—	—	—	0,07	0,10
Никотин	0,46	0,51	0,79	0,72	0,91	1,71
Анабазин	—	0,08	0,12	—	0,06	0,16
Сумма	0,46	0,61	0,95	0,73	1,06	2,00

Как видно из хроматограммы 2 и табл. 2, цветение табака приводило к значительному снижению содержания никотина и суммы алкалоидов в листьях и особенно в корнях контрольных растений, что указывает на торможение синтеза алкалоидов в корнях табака при цветении растений. Водный дефицит оказывал противоположное влияние на изменение состава и содержания алкалоидов цветущих растений, по сравнению с вегетирующими. В условиях водного дефицита корни и листья цветущих растений отличались большим содержанием алкалоидов.

Кроме того, водный дефицит приводил к появлению новых алкалоидов в корнях и листьях контрольных растений, произрастающих в условиях полного обеспечения водой, обнаруживался только никотин в заметном количестве, при водном дефиците набор алкалоидов в них расширялся. Неодинаковая реакция к недостатку воды растений табака, находящихся на разных фазах развития, была обнаружена также польским ученым Матусевичем [22]. По данным этого автора, недостаточное снабжение растений водой в первый период их роста сильно тормозило развитие и удлиняло вегетационный период. Водный дефицит в период от бутонизации до цветения привел, наоборот, к ускорению развития и сокращения вегетационного периода растений. В свете этих данных легче представить закономерность, обнаруженную в наших опытах.

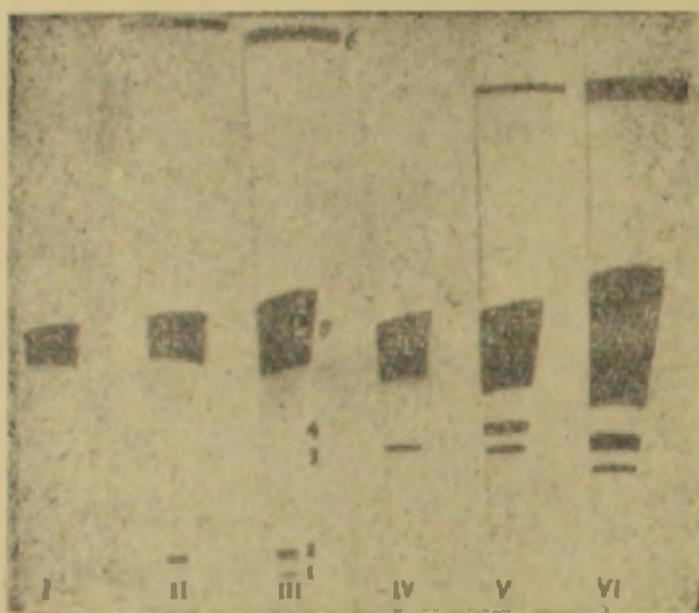


Рис. 2. Влияние водного режима на содержание алкалоидов в фазе цветения. Обозначения те же, что и на рис. 1.

таминовая кислота— C^{14} , могут служить источником для образования пирролидинового кольца никотина или пиперидинового кольца анабазина. Из наших данных также видно, что появление в листьях анабазина, при недостатке воды и его накопление сопровождалось соответствующим уменьшением содержания глютаминовой кислоты, аргинина, лизина и других аминокислот, участвующих в образовании пирролидинового кольца никотина (табл. 6). Нужно полагать, что вышеназванные аминокислоты в условиях водного дефицита вовлекались в образование пиперидинового кольца анабазина.

Образование анабазина путем открытия пирролидинового кольца никотина, с образованием пиперидинового по схеме Войвуда, является, по нашему мнению, менее вероятным. Этот вопрос был более детально разобран Н. И. Жуковым [23], Г. С. Ильиным [24], Мотесом [25] и Шрейтером [26]. Возможно, что особенности образования пирролидинового или пиперидинового колец у табака из аминокислот, служащих предшественниками, с участием сахаров—доноров углеродных остатков—обусловлены работой растительных ферментов. Интересно отметить, что венгерский ученый Эгри [27] приводит данные, согласно которым ско-

Данные табл. 2 показывают, что водный дефицит вызывал увеличение количества алкалоидов в корнях и особенно резко в листьях, страдавших больше от недостатка воды. Заслуживает внимания появление анабазина в корнях и листьях растений, испытывавших недостаток воды и никотина в листьях. Анабазин, как известно, является главным алкалоидом *N. glauca*. Работы разных авторов, проведенных с целью выяснения путей биосинтеза этого алкалоида, показывают, что одни и те же меченые аминокислоты, например, орнитин- C^{14} или глю-

Способность превращения никотина в норникотин находится в корреляции с активностью полифенолоксидазы. Частичным подтверждением наших данных может служить богатство анабазином или норникотином некоторых диких видов *Nicotiana* и сортов табака, произрастающих в условиях недостаточной обеспеченности водой [28].

В другом опыте мы изучали действие вершкования и пасынкования табака на особенности обмена алкалоидов при водном дефиците. С этой

Таблица 3

Влияние водного режима на содержание алкалоидов в корнях и листьях вершкованных растений табака

Наименование алкалоидов	Содержание алкалоидов в ‰ к абсолютно сухому веществу					
	в корнях			в листьях		
	I	II	III	I	II	III
X ₁	0,03	0,03	0,03	—	—	—
X ₂	0,03	0,03	0,03	—	—	—
Миосмин	—	—	—	0,03	0,03	0,04
Норникотин	—	—	—	0,04	0,03	0,03
Никотин	0,63	0,65	0,68	1,43	1,29	1,32
Анабазин	0,03	0,03	0,03	0,04	0,05	—
Сумма	0,72	0,74	0,77	1,54	1,40	1,39

целью одна группа растений подверглась вершкованию начиная с появления на растениях первых бутонов, а другая—глубокому вершкованию с пасынкованием. Полученные данные, приведенные в табл. 3, показывают что вершкование приводило к усилению синтеза алкалоидов в корнях; количество их в корнях и листьях контрольных растений значительно больше. Кроме того, при вершковании растений влияние водного дефицита на состав и содержание алкалоидов скрадывалось, было менее заметным. Так, водный дефицит не вызывал никакого изменения в качественном составе алкалоидов корней, а в листьях приводил к исчезновению алкалоида X₁ при небольшом дефиците воды и анабазина при резком дефиците (рис. 3). Будучи расположены дальше от источника воды, листья несомненно резче реагируют на всякое изменение нормы полива, чем корни, соприкасающиеся с почвенным раствором.

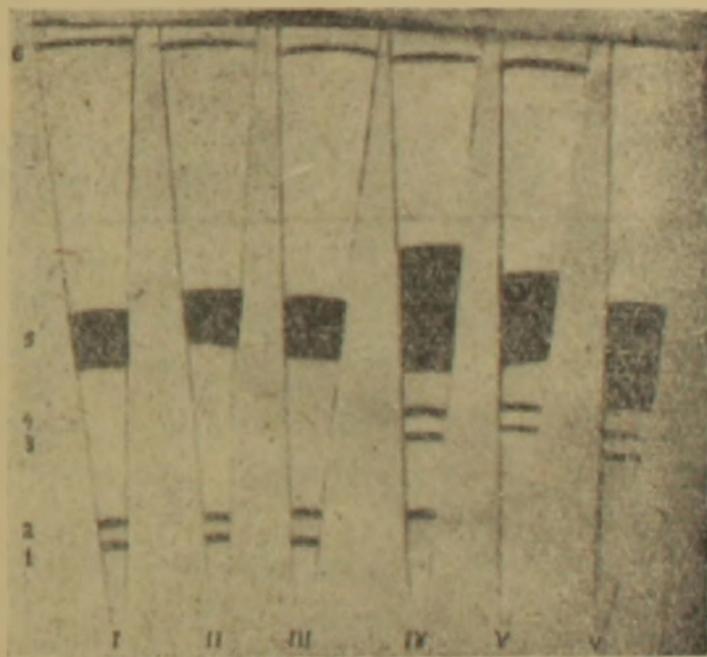


Рис. 3. Влияние водного режима на состав алкалоидов вершкованных растений. Обозначения те же, что и на рис. 1

Данные табл. 4 показывают, что водный дефицит приводил к зна-

чительному увеличению суммы алкалоидов в листьях, в том числе никотина, анабазина и норникотина. Обращает на себя внимание чрезмерное накопление анабазина в листьях этих растений в условиях резкого дефицита воды. В связи с этим интересно отметить, что Шмит и Шми [28] находят, что у многих диких видов *Nicotiana*, а также у гибридов с табаком главным алкалоидом является не никотин, а какой-то сопутствующий ему алкалоид, например, анабазин или норникотин.

Таблица 4

Влияние водного режима на содержание алкалоидов в корнях и листьях глубоко вершкованных-пасынкованных растений табака

Наименование алкалоидов	Содержание алкалоидов в % к абсолютно сухому веществу					
	в корнях			в листьях		
	I	II	III	I	II	III
X ₂	0,01	0,01	0,02	—	—	—
Мносмин	0,04	0,03	0,02	—	—	—
Норникотин	—	—	0,05	—	—	0,10
Никотин	0,45	0,65	0,76	1,50	1,69	2,41
Анабазин	0,02	0,04	0,07	—	0,08	0,24
Сумма	0,52	0,73	0,92	1,50	1,77	2,77

В наших опытах ставилось целью изучение роли аминокислот в синтезе алкалоидов. Поэтому параллельно с определением никотиновых алкалоидов определялось количество общей суммы свободных и связанных аминокислот, а также некоторых аминокислот, являющихся наиболее вероятными предшественниками никотиновых алкалоидов. Результаты этих анализов приведены в табл. 5 и 6. Как видно из данных табл. 5, действие водного дефицита на содержание свободных и связан-

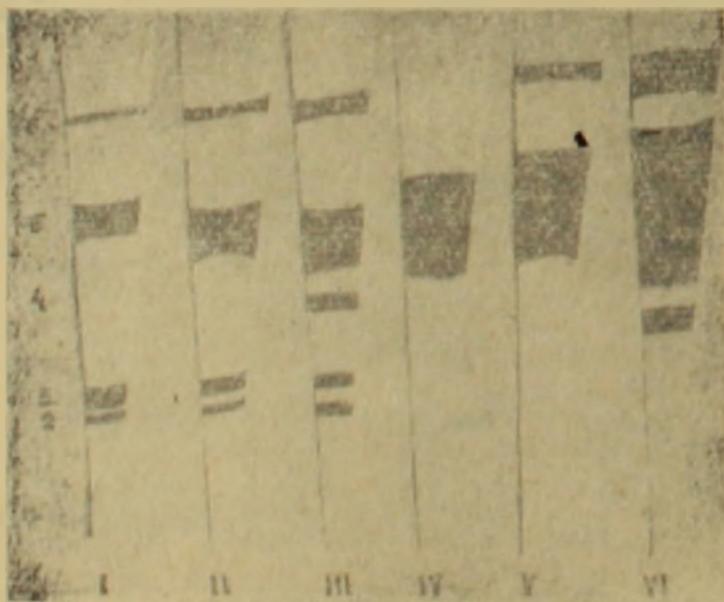


Рис. 4. Влияние водного режима на состав алкалоидов глубоко вершкованных и пасынкованных растений.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

ных аминокислот в различных органах табака связано с прохождением отдельных фаз развития. Так, в фазе вегетативного роста умеренный водный дефицит ($\frac{2}{3}$ от контроля) не вызывал существенного изменения в содержании свободных и связанных аминокислот. Но при резком сокращении нормы воды ($\frac{1}{3}$ от контроля) наблюдалось уменьшение содержания свободных аминокислот в тканях вегетирующих растений табака, обусловленное в основном уменьшением количества алкалоидов. У этих растений водный дефицит приводил к некоторому снижению соотношения свободных аминокислот к связанным. Это

следует объяснить тем, что в данной фазе преобладающая направленность ферментов системы протеаз является синтетической.

В фазе цветения водный дефицит вызывал противоположный эффект в отношении изменения количества свободных и связанных аминокислот. При этом наблюдается увеличение содержания свободных и уменьшение связанных аминокислот, приводящее к значительному возрастанию соотношения свободных и связанных аминокислот. Подобное поведение связано с усиленным гидролизом белков, вызванным засухой. Сопоставляя эти данные с вышеприведенными, выясняется, что возрастание со-

Таблица 5

Влияние водного дефицита на содержание свободных и связанных аминокислот в корнях и листьях табака по фазам развития (в % от сухого веса)

Варианты (обеспеченность водой в частях от полной влагоемкости почвы)	Органы	Виды аминокислот	Фаза развития			
			вегетационный рост	цветение	вершкованные	глубокое пасынкование
Контроль (4/5 от полной влагоемкости почвы)	корни	I	0,42	0,33	0,46	0,54
		II	1,24	1,45	1,56	1,60
		III	0,34	0,23	0,29	0,34
	листья	I	0,46	0,43	0,56	0,54
		II	1,20	1,31	1,57	1,34
		III	0,38	0,33	0,36	0,40
2/3 от контроля	корни	I	0,40	0,36	0,42	0,56
		II	1,23	1,21	1,43	1,50
		III	0,34	0,29	0,29	0,36
	листья	I	0,48	0,46	0,50	0,58
		II	1,22	1,28	1,54	1,26
		III	0,38	0,36	0,32	0,46
1/3 от контроля	корни	I	0,32	0,51	0,42	0,50
		II	1,20	1,17	1,32	1,28
		III	0,27	0,44	0,32	0,39
	листья	I	0,41	0,64	0,52	0,66
		II	1,22	1,10	1,50	1,20
		III	0,33	0,58	0,34	0,55

I—свободные аминокислоты; II—связанные аминокислоты, III—I/II

отношения свободных/связанных аминокислот, происходящее в условиях засухи, совпадает с увеличением содержания алкалоидов в фазе цветения. В фазе же вегетативного роста наблюдается противоположная картина.

Анализ данных табл. 6 показывает, что увеличение в содержании общей суммы свободных аминокислот, а также никотиновых алкалоидов, вызываемое водным дефицитом, сопровождалось почти соответствующим снижением в содержании ряда аминокислот—предшественником алкалоидов, производных пиридина. Приведем примеры: некоторому накоплению глютаминовой кислоты, аргинина, лизина, пролина

Таблица 6

Влияние водного дефицита на содержание глютаминовой кислоты, аргинина, лизина, серина + глицина и пролина в корнях и листьях табака по фазам развития (в мг % от сухого веса)

Наименование аминокислот	Вегетативный рост						Цветение						Вершкованные растения						Глубоко-вершкованные-пасыкованные растения					
	корни			листья			корни			листья			корни			листья			корни			листья		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Глютаминовая кислота	19,4	19,8	20,1	21,2	18,8	26,6	23,3	20,4	16,5	33,6	24,4	10,8	31,8	30,2	19,9	36,8	28,7	10,4	22,6	23,1	22,8	38,8	39,2	37,8
Аргинин	16,6	16,8	20,4	20,6	12,4	22,8	21,4	22,6	18,7	26,5	22,7	14,6	18,8	17,6	12,1	26,8	21,4	8,5	18,8	19,6	17,8	21,4	20,8	19,8
Лизин	12,4	12,8	13,1	15,8	16,2	17,1	18,7	16,6	12,5	20,4	18,7	14,6	14,4	14,3	12,1	16,8	15,1	12,4	20,3	19,8	20,4	21,6	20,8	20,9
Серин + глицин	24,4	24,8	26,6	27,3	28,7	26,5	18,5	18,4	18,8	18,7	16,5	13,7	18,7	17,6	12,4	26,8	18,8	10,5	21,4	19,8	18,8	24,4	25,1	23,8
Пролин	5,6	6,8	7,3	18,4	19,3	20,8	12,6	14,5	16,1	18,9	17,4	12,3	16,4	15,3	14,4	20,6	16,6	14,4	16,7	16,9	17,3	26,6	27,3	26,2

Обозначения римских цифр те же, что и в табл. 1.

и серина-глицина в корнях и особенно резко в листьях растений, страдавших от недостатка воды, соответствовало снижению количества никотиновых алкалоидов. У взрослых растений (цветущих или вершкованных—пасынкованных) водный дефицит вызывал противоположный эффект—уменьшение количества аминокислот типа глютаминовой кислоты, сопровождаемое соответствующим увеличением количества никотиновых алкалоидов. При этом наибольшему колебанию подвергалось содержание глютаминовой кислоты, что, наверное, указывает на важнейшую роль этой аминокислоты в синтезе никотиновых алкалоидов.

В корнях и листьях табака (особенно цветущих) нам удалось обнаружить большой набор аминокислот. В большом количестве были выявлены альфа-аланин, дикарбоновые аминокислоты и их амиды, аргинин, гамма-аминомасляная кислота, валин, серин, лизин, пролин и глицин; в умеренном количестве—треонин, лейцины и бета-аланин; в небольшом количестве—фенилаланин, тирозин, триптофан, метионин, орнитин, оксипролин, неидентифицированная аминокислота ($R_f=0,48$, дающая розовый оттенок с нингидрином и розово-фиолетовый с изатинном), два аминсахара ($R_f=0,14$ и $0,18$). Увеличение количества алкалоидов при дифференцированном водном режиме растений почти всегда сопровождалось увеличением количества почти всех вышеназванных аминокислот, кроме глютаминовой кислоты, аргинина, пролина, лизина, серина-глицина, орнитина и метионина, содержание которых, наоборот, уменьшалось.

В ы в о д ы

1) Влияние водного режима на обмен алкалоидов в корнях и листьях табака в значительной степени было обусловлено их возрастом и фазой развития. При водном дефиците в тканях молодых растений, находящихся в фазе вегетативного роста, количество алкалоидов уменьшалось, а в тканях взрослых растений (цветущих)—увеличивалось.

2) Увеличение количества алкалоидов в корнях и листьях табака сопровождалось соответствующим уменьшением содержания ряда аминокислот—предшественников алкалоидов (глютаминовой кислоты, аргинина, лизина, пролина и серина-глицина, с увеличением количества почти всех остальных аминокислот.

3) Вершкование и пасынкование табака приводили к усилению синтеза алкалоидов в корнях, что указывает на тормозящее действие цветков в отношении способности корней к синтезу алкалоидов.

4) Водный дефицит приводил к образованию в корнях и особенно в листьях взрослых растений, подвергшихся вершкованию—пасынкованию значительного количества анабазина и норникотина. Влияние водного дефицита на интенсивность образования этих алкалоидов оказалось тем сильнее, чем глубже производилось вершкование и пасынкование растений.

Է. Ս. ՀԱՎՈՒՆՋՅԱՆ

ՋՐԱՅԻՆ ՌԵԺԻՄԻ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ԲՈՒՅՍԻ ԱՐՄԱՏՆԵՐՈՒՄ ԵՎ
ՏԵՐԵՎՆԵՐՈՒՄ ԱՎԱՎՈՒԻՆԵՐԻ ՊԱՐՈՒՆԱԿՈՒԹՅԱՆ ՎՐԱ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ինչպես հայտնի է, նիկոտինի և նրա անալոգների բիոսինթեզը հանդիսանում է ծխախոտի բույսի նյութափոխանակության բնորոշ գիծը, ուստի այդ ալկալոիդների առաջացման ու ձևափոխման ուղիների պարզաբանումը ծխախոտի անհատական զարգացման պրոցեսում էական նշականություն ունի հասկանալու համար այն ֆիզիոլոգիական դերը, որ խաղում են ալկալոիդները ալկալոիդակիր բույսերի էվոլյուցիայում:

Ալկալոիդների պարունակությունը և տեղափակումը բույսերի մոտ հիմնականում պայմանավորված են նրանց տեսակային կամ սորտային առանձնահատկություններով, հասակով և արտաքին միջավայրի պայմաններով, սակայն համեմատաբար քիչ է ուսումնասիրված ջրային ռեժիմի ազդեցությունը նիկոտինային ալկալոիդների նյութափոխանակության վրա: Առանձնապես քիչ են ուսումնասիրված նիկոտինին ուղեկցող մյուս ալկալոիդների դերն ու նշանակությունը ծխախոտի զարգացման պրոցեսում: Տվյալ աշխատությունը հիմնականում նվիրված է այդ հարցին: Ալկալոիդների ու ամինոթթուների բաժանումը և քանակների որոշումը կատարվել են քրոմոսոպրաֆիական եղանակով: Ստացված տվյալներից կարելի է անել հետևյալ եզրակացությունները:

1. Ծխախոտի արմատներում և տերևներում ջրային դեֆիցիտի ազդեցությունը նիկոտինային ալկալոիդների պարունակության վրա կախված է բույսի զարգացման փուլից: Վեգետացիայի շրջանում ջրային դեֆիցիտը առաջացնում է նիկոտինային ալկալոիդների քանակի նվազում, իսկ գեներատիվ զարգացման փուլերում՝ ավելացում:

2. Ջրային դեֆիցիտը ավելի ուժեղ է ազդում տերևների նիկոտինային ալկալոիդների պարունակության վրա, համեմատած արմատների հետ: Նրկատվել է ուղիղ համեմատականություն նիկոտինային ալկալոիդների պարունակության ու ազատ ամինոթթուների հարարերության միջև, և հակադարձ համեմատականություն առաջինների ու որոշակի ամինոթթուների (գլյուտամինաթթու, արգինին, օրնիտին, լիզին, գլիցին և մեթիոնին) պարունակության միջև:

3. Ենթադրվում է, որ միոսմինը, և ալկալոիդներ X_1 -ը և X_2 -ը հիմնականում առաջանում են արմատներում:

4. Մերատումը որոշ չափով նվազեցնում է ջրային դեֆիցիտի ազդեցությունը նիկոտինային ալկալոիդների նյութափոխանակության վրա:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Huter R. Rev. Rom.-Agric. Viticult. et Arboculture 8 (5), 36, 1952.
2. Bavel C. H. M. Van, Agron. J. 45, 611, 1953.
3. Puzilli M. Tobacco 58, 656, 1954.
4. Postiglione L. Tobacco 62, 688, 1958.

5. Parups E. V., Nielsen K. F. and Bourget S. J. *Can. J. plant Sci.* 40, 516, 1960.
6. Шпинеля С. Е. *ДАН СССР*, 141, 751, 1961.
7. Aronoff S. *Plant Physiol.* 31, 355, 1956.
8. Ильин Г. С. *ДАН СССР*, 119, 544, 1958; *Физиол. раст.* 7, 57, 1960.
9. Brown S. A. and Byerrum R. U. *J. Amer. Chem. Soc.* 74, 1523, 1952.
10. Dewey L. I. Byerrum R. U. and Ball C. D. *Biochem. biophys. acta* 18, 1954. *J. Amer. Chem. Soc.* 76, 3997, 1955.
11. Byerrum R. U., Hamill R. L. and Ball C. D. *Jour. biol. chem.* 210, 615, 1954.
12. Leete E. *Chem. and industry* 19, 537, 1955; *J. Amer. Chem. Soc.* 780, 3529, 1956.
13. Leete E. and Siegfried K. *Jour. amer. Chem. Soc.* 79, 4529, 1957.
14. Leete E. and Nemeth P. E. *Amer. Jour. Chem. Soc.* 82, 6055, 1960.
15. Lamberts A. L., Dewey L. J. and Byerrum R. U. *Biochem. Biophys. Acta* 33, 22, 1959.
16. Poisson J. *Annee biol.* 34, 395, 1958.
17. Solt M. L., Dawson R. F. and Christman D. R. *Plant physiol* 35, 887, 1960.
18. Tso T. C. and Jeffrey R. N. *Arch. biochem. and biophys.* 92, 253, 1961.
19. Tso T. C., Jeffrey R. N. and Sorokin T. P. *Arch. biochem. and biophys.* 92, 241, 1961.
20. Авунджян Э. С. *ДАН АрмССР*, 33, 79, 1961; *Изв. АН АрмССР (биол. науки)*, 15, 89, 1962.
21. Авунджян Э. С. и Карапетян С. А. *Изв. АН АрмССР (б. н.)*, 14, 4, 1961.
22. Matusiewicz I. E. *Prace Komits. nauk roln, i lesn Poznanskié towarz. przyjaciól* 3, II, 36, 1957.
23. Жуков Н. И. *ДАН СССР*, 22, 116, 1939.
24. Ильин Г. С. *ДАН СССР*, 59, 1325, 1948.
25. Mothes K. *Ann. rev. plant physiol*, 6, 393, 1955.
26. Schroter H. *Naturforsch.* 12b, 334, 1957.
27. Egri L. *Rev. internat. tabac* 34, 311, 1959.
28. Smith H. H. and Smith C. R. *J. agric. res.* 65, 347, 1942.