

В. О. КАЗАРЯН, В. А. ДАВТЯН

СОПРЯЖЕННОЕ ИЗМЕНЕНИЕ ПОВЕРХНОСТИ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ ЛИСТЬЕВ И ВСАСЫВАЮЩИХ КОРНЕЙ В ОНТОГЕНЕЗЕ РАСТЕНИЙ

Сохранение жизнедеятельности и развитие высших растений определяется в основном непрерывным обменом веществ между корнями и листьями. Поглощая из почвы воду и минеральные вещества, и подвергая последние метаболическому превращению, корни передают листьям разнообразные аминокислоты [4, 9, 11, 15, 16], белки, амиды и нуклеиновые кислоты [7, 22], множество ферментов [6, 8] и другие соединения для роста и нормального функционирования листьев. Последние же взамен направляют к корням углеводы [10, 18], физиологически активные соединения, гормоны роста [12, 19, 23] и др. вещества, обеспечивающие их развитие и метаболическую деятельность.

В ходе онтогенетического развития растений указанные полярно расположенные синтезирующие метамерные органы увеличиваются численно. Параллельно с этим повышается общая их функциональная активность, выражающаяся в усилении фотосинтеза, дыхания, транспирации, поглотительной и метаболической активности, и других процессов жизнедеятельности. Дальнейший ход онтогенеза характеризуется сокращением листоносных и корневых метамеров, ослаблением их функциональной активности, что приводит к старению и отмиранию растений в целом.

Подобное изменение физиолого-биохимических процессов, происходящих в листьях и корнях, может осуществляться лишь в результате сопряженного параболического изменения общей поверхности и активности полярно расположенных систем. Целостность высших растений, как основа проявления жизнедеятельности, обеспечивается в результате строгой корне-лиственной корреляции.

Наряду с этим мы исходили из того основного положения, что ход главных процессов онтогенеза высших растений, т. е. развития и старения, определяется именно активностью корне-лиственной связи. Сопряженное усиление последней, т. е. увеличение количества поступающей в листья воды, минеральных элементов и корневых метаболитов и параллельное улучшение питания корней ассимилятами и физиологически активными веществами с одной стороны, увеличение массы листьев и всасывающих корней — с другой, обеспечивает рост и развитие. Наоборот, затухание этой связи приводит к сокращению корневой и листовой поверхностей, а затем старению растений в целом. Задача настоящей ра-

боты заключается именно в экспериментальном доказательстве этого положения на примере подсолнечника сорта «Гигант-549».

Опытные растения были выращены в 10-литровых глиняных вазонах с садовой почвой до появления 7 пар листьев. Затем они были разделены на 4 группы, в каждой по 30—40 экземпляров. Первая группа растений служила контролем, у остальных трех была удалена $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$ и $\frac{3}{4}$ общего числа листьев. Спустя 5 дней после указанной операции, начиная с фазы вегетации и в дальнейшем во всех фазах онтогенетического развития, производились следующие определения: площадь всех листьев весовым методом — высечек [14], общая и рабочая поглотительная поверхность корней по Колосову [5], интенсивность фотосинтеза с применением аппарата Чатского и Славика [17], количество выделенной пасоки с одного растения за 6 суток и сухой вес 100 мл пасоки. Определялись также различные формы азота в пасоке, в корнях и листьях по Кьельдалю, различные формы фосфора в пасоке по Лоури и Лонес [21] и углеводов по Хагедорну-Ненсену [2].

Для выяснения коррелятивной сопряженности процессов жизнедеятельности, происходящих в полярно расположенных органах-корнях и листьях, мы попытались в первую очередь проследить за ходом увеличения общей площади листьев и всасывающих корней в период развития и старения в зависимости от степени сокращения листовой площади (табл. 1).

Полученные данные наглядно показывают, что площадь всех листьев и общая поглотительная поверхность корней в онтогенезе контрольных растений изменяется сопряженно по одновершинной кривой. Эти показатели роста полярно расположенных метамеров увеличиваются до наступления фазы цветения, а затем резко уменьшаются до полного отмирания растений.

Иначе изменялось соотношение поверхности корней и листьев в ходе онтогенеза. В фазе бутонизации это соотношение у подопытных растений уменьшается, а потом вновь увеличивается, хотя и не достигает величины, отмеченной в фазе вегетации. Это, по-видимому, связано с тем, что в период бутонизации и цветения общая площадь листьев увеличивалась, в то время как общая и рабочая поглощающая поверхность корней почти не изменялась. Временное ослабление роста корней по сравнению с ростом листьев, видимо, следует объяснять бутонизацией—формированием корзинок, требующим огромного количества ассимилятов для своего осуществления. В этом периоде развития рост корней существенно подавляется в силу перераспределения ассимилятов между корнями и растущими корзинками.

Удаление $\frac{1}{4}$ и $\frac{1}{2}$ листовой поверхности почти не вызывает изменения общей и рабочей поглотительной поверхности корней в фазе вегетации, что способствует дальнейшему росту листовой поверхности.

Сокращение листовой поверхности сначала приводит к резкому увеличению отношения рабочей поглощающей поверхности корней к общей площади листьев. В дальнейшем, вследствие ослабления роста листьев,

ответственно уменьшается соотношение поверхности корней и листьев. Эта величина у растений, лишенных $1/2$ и $3/4$ листьев, нарастает начиная фазы бутонизации. Соотношение сухого веса корней и листьев у всех групп растений изменяется более слабо. Оно больше единицы у растений, находящихся в начальных (фаза вегетации) и конечных фазах развития (пожелтение листьев). У вегетирующих экземпляров удаление листьев привело к увеличению величины этого соотношения. В связи с этим в

Таблица 1
Изменение общей и рабочей поглотительной поверхности корней по фазам развития подсолнечника в зависимости от сокращения площади листьев

Варианты опыта	Листья		Корни			Отношение по общей поверхности в квм	Корни по рабочей поглотительной поверхности в квм	Листья по сухому весу в г
	площадь в дм ²	сухой вес в г	общая поверхность в квм	рабочая поглот. поверхность в квм	сухой вес в г			
Фаза вегетации								
Контроль	13,6		5,55	2,80	7,03	40,9	20,6	1,4
Удалена 1/4 листьев	11,6		5,25	3,10	7,62	40,5	26,2	2,4
• 1/3 •	8,1		4,96	2,88	5,40	61,2	35,7	1,9
• 3/4 •	5,4		2,50	1,10	3,95	46,4	20,4	2,8
Бутонизация								
Контроль	30,0	11,90	5,97	2,88	11,50	19,9	9,6	1,0
Удалена 1/4 листьев	20,2	7,50	4,46	2,27	5,71	27,1	11,2	0,7
• 1/2 •	19,7	6,95	4,56	2,20	5,20	13,1	11,2	0,7
• 3/4 •	12,9	5,38	4,73	2,00	3,00	36,8	15,5	0,5
Цветение								
Контроль	28,1	10,70	7,34	3,68	11,0	26,1	13,1	1,0
Удалена 1/4 листьев	19,8	6,95	6,73	3,02	7,76	34,0	15,3	1,1
• 1/2 •	15,8	5,90	5,20	2,67	6,43	44,2	22,7	1,1
• 3/4 •	8,4	3,11	3,97	1,64	3,32	47,2	19,5	1,0
Созревание семян								
Контроль	14,2	6,11	3,05	0,85	7,23	21,4	6,0	1,1
Удалена 1/4 листьев	13,1	5,64	2,27	1,05	6,14	17,3	8,0	1,1
• 1/2 •	6,3	3,93	1,20	0,80	2,56	19,0	12,4	0,6
• 3/4 •	6,0	3,11	2,12	0,71	2,42	35,4	11,9	0,7
Пожелтение листьев								
Контроль	4,9	2,50	1,83	0,71	6,73	37,2	14,4	2,6
Удалена 1/4 листьев	4,8	1,82	1,54	0,67	4,89	34,0	13,9	2,6
• 1/3 •	4,2	1,46	1,16	0,65	3,34	27,7	15,5	2,3
• 3/4 •	1,8	0,83	1,01	0,48	2,17	60,5	25,9	2,6

дальнейшем ускорилось формирование новых листьев и восстанавливалось тем самым прежнее соотношение сухой массы указанных органов. У растений же, находящихся в постфлоральном периоде, увеличение указанного соотношения явилось следствием пожелтения, а затем постепенного старения нижележащих листьев

У контрольных растений были получены более интересные данные по фазам развития. Площадь листьев и поглотительная поверхность корней, а также сухой вес указанных органов изменяется параболической кривой, вершина которой соответствует фазам бутонизации и цветения (рис. 1, 2).

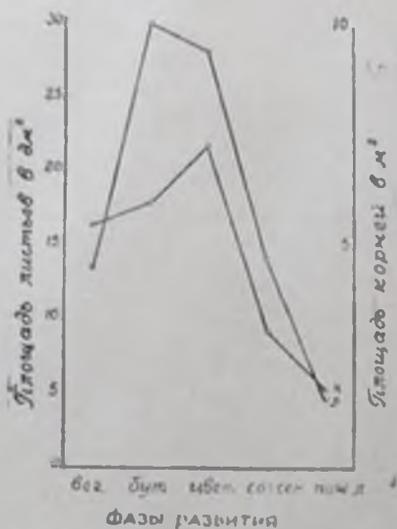


Рис. 1. Изменение площади листьев (Л) и общей поглотительной поверхности корней (К) у контрольных растений по фазам развития.

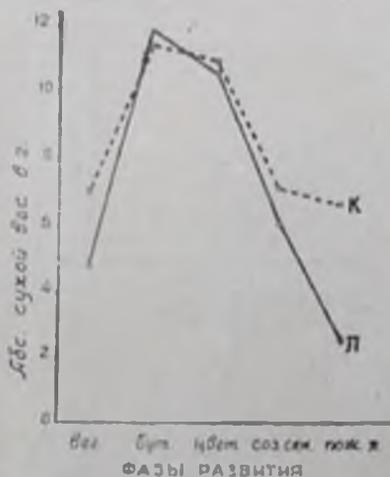


Рис. 2. Изменение сухого веса листьев (Л) и корней (К) у контрольных растений по фазам развития.

Приведенные данные показывают сопряженность изменения как общей поверхности, так и сухой массы листьев и корней в онтогенезе растений. Искусственное сокращение массы одной из этих систем нарушает эту корреляцию ненадолго. Спустя некоторое время вновь восстанавливается прежнее соотношение массы указанных органов в результате усиленного формирования новых листьев и ослабления роста корней.

Аналогичные данные были получены при определении фотосинтетической продуктивности растений (табл. 2). Независимо от числа оставленных на растении листьев, у всех подопытных групп активность фотосинтеза оказалась почти одинаковой. В противоположность этому количество ассимилированной листом углекислоты в пересчете на дм² рабочей поглотительной поверхности корней оказалось больше у растений с меньшим числом листьев. Это связано с тем, что такие растения обладают меньшей корневой поглотительной поверхностью по сравнению с листовой. В результате на единицу последней приходится большее количество поглощенной из атмосферы растениями углекислоты. Более четко проявляется это у растений, находящихся в фазе созревания семян. Несмотря на ослабление фотосинтеза в этой фазе количество ассимилированной углекислоты в пересчете на дм² корневой поверхности увели-

чивалось по причине сильного уменьшения рабочей поглощающей поверхности корней.

Аналогичная картина обнаружена по содержанию различных форм углеводов в листьях и корнях подопытных растений. Это показывают

Таблица 2
Среднедневная интенсивность фотосинтеза у растений, носящих различное число листьев

Варианты	Фаза развития	Интенсивность фотосинтеза в мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2$ час	Поглощение в мг $\text{дм}^2/\text{листовой площади}$	
			приходящееся на дм^2 общей поглощающей площади корней	приходящееся на дм^2 рабочей поглощающей площади корней
Контроль		8,5	0,015	0,031
Удалена 1/4 листьев	цветения	9,3	0,019	0,032
• 1/2 •		9,8	0,020	0,034
• 3/4 •		8,6	0,029	0,066
Контроль	бутонизация	12,9	0,022	0,045
Удалена 1/4 листьев		14,9	0,026	0,064
• 1/2 •		14,7	0,031	0,065
• 3/4 •		15,1	0,032	0,072
Контроль	цветение	17,2	0,023	0,047
Удалена 1/4 листьев		18,1	0,028	0,062
• 1/2 •		18,8	0,036	0,071
• 3/4 •		19,4	0,050	0,119
Контроль	созревание семян	14,4	0,047	0,170
Удалена 1/4 листьев		13,5	0,060	0,128
• 1/2 •		12,9	0,108	0,162
• 3/4 •		12,5	0,060	0,176
Контроль	пожелтение листьев	1,7	0,009	0,023
Удалена 1/4 листьев		1,5	0,010	0,023
• 1/2 •		1,4	0,012	0,027
• 3/4 •		1,3	0,012	0,027

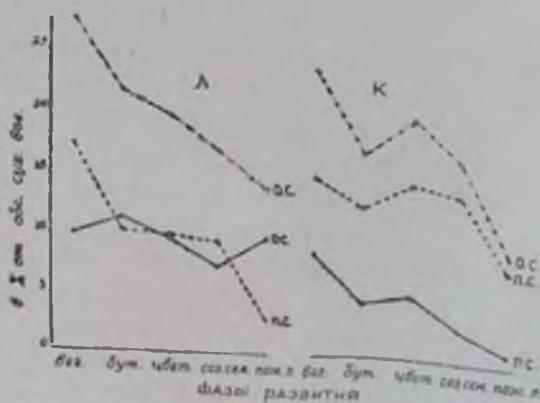


Рис. 3. Изменение содержания углеводов в листьях (Л) и корнях (К) контрольных растений по фазам развития.

кривые, полученные для контрольных (рис. 3) и одной из подопытных групп (рис. 4) растений.

Что касается количества исследованных форм углеводов в листьях и корнях, то оно оказалось почти одинаковым у контроля и подопытных растений. В результате сопряженности фотосинтетических и ростовых процессов удаление половины листьев не вызывало изменения в содержании углеводов.



Рис. 4. Изменение содержания углеводов в листьях (Л) и корнях (К) по фазам развития растений с удаленными на $\frac{1}{2}$ листьями.

Такие же данные были получены относительно количества различных форм азота в листьях и корнях контрольных и опытных (удаление $\frac{1}{2}$ листьев) растений (рис. 5 и 6) по фазам развития. Содержание общего и белкового азота оказалось больше в корнях и листьях контрольных растений. Из этого не следует, что их корни проявляют повышенную

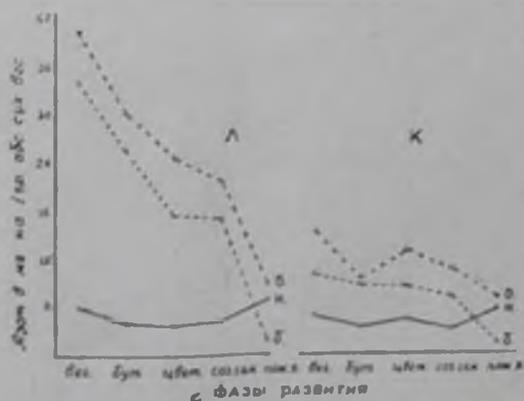


Рис. 5. Изменение содержания различных форм азота в листьях (Л) и корнях (К) контрольных растений по фазам развития.

метаболическую активность, синтезируя и направляя к листьям больше белкового азота. Повышенное содержание указанной формы азота в листьях и корнях этих растений можно объяснить лишь тем, что при уменьшенной листовой поверхности значительно улучшилось снабжение

листьев корневыми продуктами, в том числе и азотом. Это объяснение полностью подтверждается данными последующих двух таблиц, показывающих изменение содержания различных форм азота и фосфора в 100 мл пасоки (табл. 3).

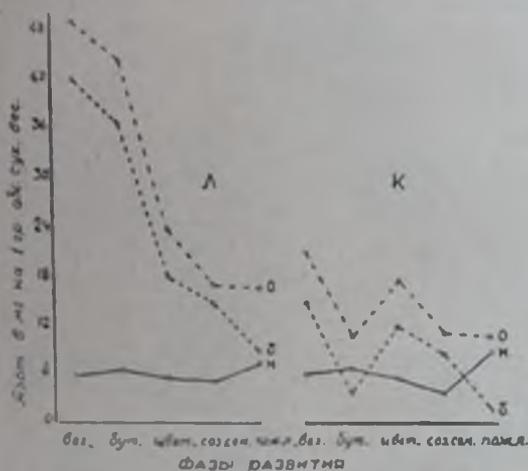


Рис. 6. Изменение содержания различных форм азота в листьях (Л) и корнях (К) по фазам развития у растений с удаленными на $\frac{1}{2}$ листьями.

Таблица 3
Содержание разных форм азота и фосфора в мг на 100 мл пасоки у подсолнечника, носящего различное число листьев

В а р и а н т ы	Фаза развития*	А з о т			Ф о с ф о р		
		общий	белковый	небелковый	общий	органический	неорганический
К о н т р о л ь Удалена 1/4 листьев	Вегетация	5,63	1,39	4,24	8,48	1,80	6,68
		4,56	1,30	3,26	6,08	1,14	5,74
		4,15	1,12	3,03	5,28	0,68	4,60
		4,02	0,98	3,04	5,28	0,62	4,68
К о н т р о л ь Удалена 1/2 листьев	Бутонизация	16,90	7,08	9,82	9,28	2,68	6,60
		10,52	4,20	6,32	8,00	2,07	5,93
		9,10	3,83	5,27	6,36	1,46	4,90
		8,42	3,51	4,91	5,92	1,04	4,88
К о н т р о л ь Удалена 3/4 листьев	Цветение	18,60	8,99	9,61	9,92	3,26	6,66
		13,30	5,75	7,55	9,56	1,34	8,22
		11,90	4,64	7,26	7,52	1,92	5,60
		10,10	4,61	5,49	7,60	1,61	6,56
К о н т р о л ь Удалена 1/4 листьев	Созревание семян	15,99	6,21	9,78	5,92	1,14	4,78
		11,50	2,51	8,96	5,12	0,98	4,14
		10,24	2,66	7,58	5,12	0,56	4,56
		9,12	1,71	7,41	5,28	0,39	4,89

Количество органических форм азота и фосфора в пасоке, будучи результатом метаболической деятельности корней всегда ниже у растений с уменьшенным числом листьев. В данном случае вновь обнаруживается строгое соответствие между листовой площадью и метаболиче-

кой активностью корней. Имеет место также закономерное изменение той корреляции у корней по фазам развития растений. Синтетическая активность изменяется параболической кривой, вершина которой приурочивается к периоду цветения.

Весьма своеобразными оказались данные о количестве выделенной капитированными растениями пасоки (рис. 7) и сухом весе последней (рис. 8). Количество пасоки, выделенной срезанной поверхностью стеблей контрольных растений, оказалось примерно в 2 раза больше по срав-

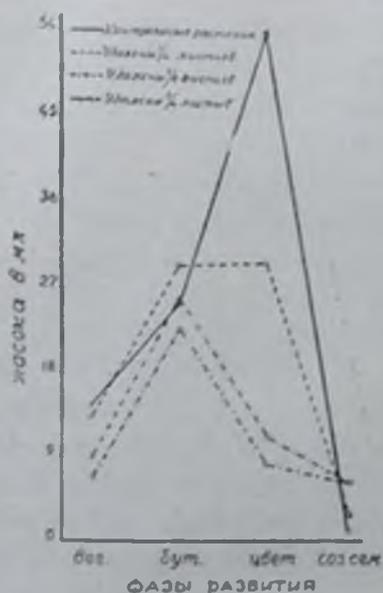


Рис. 7. Изменение количества выделенной корнями пасоки по фазам развития растений в связи с сокращением числа листьев.

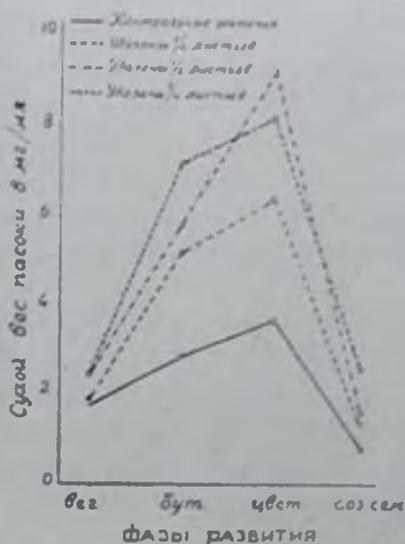


Рис. 8. Изменение сухого веса пасоки по фазам развития растений в зависимости от сокращения числа листьев.

нению с опытными растениями. Меньше всего пасоки выделяли растения, у которых была оставлена $\frac{1}{4}$ часть листьев, что свидетельствует о прямой связи между листовой поверхностью и выделенной пасокой. Кроме того выяснилось, что максимальное количество пасоки у двух первых групп растений (контроль и удаление $\frac{1}{4}$ листьев) получено в фазе цветения, а у двух последних групп (удаление $\frac{1}{2}$ и $\frac{3}{4}$ листьев) при бутонизации. Это, по всей вероятности, связано с более интенсивным старением листьев растений последних групп.

В отношении сухого веса единицы объема пасоки получены противоположные данные. Оказалось, что сухими веществами богата пасока растений последней группы, а беднее растения первой группы. Отсюда следует, что искусственное сокращение листовой поверхности влечет за собой лишь ослабление всасывания корнями воды, в то время как поглощательная способность в отношении минеральных элементов почти не изменяется.

Изложенные выше данные наглядно показывают, что параллельно с нарастанием числа листьев и корней в фазе вегетации усиливается обмен веществ между ними, т. е. интенсифицируется корне-лиственная функциональная связь. С наступлением же фазы цветения уменьшаются как общая листовая и корневая поверхности, так и обмен веществ между ними. При этом искусственное сокращение поверхности листьев не нарушает указанной тенденции. Сначала восстанавливается прежнее соотношение, затем изменяется масса как листьев и корней, так и функциональная связь между ними. Подобная сопряженность водного режима и ряда показателей обмена веществ между листьями и корнями установлена А. М. Алексеевым и Л. А. Шишкиной [1].

Функциональная связь и активность корней и листьев представляют собой диалектическое единство, как это проявляется для формы и функции любого отдельного органа. Подобно тому как развитие данного органа начинается с изменения его функции, увеличение общей поверхности полярно активных метамеров также начинается с усиления их активности и функциональной связи между ними. За изменением массы корней и листьев в онтогенезе растений всегда следует аналогичное изменение активности функциональной связи между ними. Таким образом, непосредственной причиной как развития (увеличения массы полярно расположенных органов), так и старения (сокращения числа последних путем их отмирания) является изменение активности функциональной связи между ними. В пользу этого положения говорят также следующие факты. Известно, что формированию листьев у семян всегда предшествует образование корней; удаление последних вызывает прекращение роста, дальнейшего появления новых листьев и роста почек [13—24]. Отсюда следует, что рост листьев и побегов осуществляется с непосредственным участием корневых метаболитов. Корни же растут и функционируют, будучи обеспеченными листовыми ассимилятами. Так, например, установлено, что удаление корней укорененных листьев приводит к подавлению фотосинтеза [20]. Эти факты показывают, что рост и функционирование одной из полярно расположенных метаболических систем определяется деятельностью противоположной полярной системы.

Наступление старения растений также определяется изменением активности корне-лиственного обмена. Применением радиоактивного изотопа фосфора для установления направления передвижения ассимилятов в стеблях однолетних растений на разных фазах развития показано, что с наступлением цветения прекращается двусторонняя корне-лиственная функциональная связь: корни перестают получать листовые ассимиляты и в результате постепенно подавляется их рост, поглотительная и метаболическая активность [3]. Синтезирующиеся и имеющиеся в тканях растений ассимиляты в данной фазе развития тратятся лишь на образование семян, что приводит к отмиранию растения. Старение в данном случае следует рассматривать как процесс затухания корне-лиственной функциональной связи, которая является основой роста, развития и старения растений. Интенсификация этой связи, коррелятивное увеличение

количества поступающих в листья корневых продуктов и улучшение снабжения корней ассимилятами, а с другой стороны — увеличение массы листьев и всасывающих корней приводят к росту и развитию растений. Затухание же этой связи вызывает старение. В обоих периодах онтогенеза изменения, происходящие в листьях и корнях, осуществляются взаимосвязанно и взаимообусловленно в диалектическом единстве.

В ы в о д ы

1. Корневая и листовая поверхности и их функциональная активность в онтогенезе растений изменяются по параболической кривой, вершина которой соответствует фазе цветения. Удаление части листьев не нарушает взаимосвязанность указанных изменений. Вслед за сокращением листовой поверхности постепенно восстанавливается прежняя сопряженность изменения общей площади листьев и рабочей поглотительной поверхности корней, а также функциональная активность этих систем.

2. Удаление части листьев не вызывает существенного изменения активности фотосинтеза, содержания различных форм углеводов и азота в полярно расположенных метамерных органах. В ходе онтогенеза растений эти показатели изменяются сопряженно, независимо от удаления той или иной части листовой поверхности.

3. Удаление части листьев приводит к значительному уменьшению количества выделенной растением пасоки. В противоположность этому обнаруживается значительное различие в количестве метаболитических продуктов и сухом весе пасоки у растений, имеющих различное число листьев.

4. Старение растений происходит в результате прогрессивного затухания корне-лиственной функциональной связи, влекущего за собой сопряженное сокращение массы листьев и корней, путем их отмирания.

Ботанический институт АН АрмССР

Поступило 12.VII 1965 г.

Վ. Հ. ՂԱԶԱՐՅԱՆ, Վ. Ա. ԳԱԼՔՅԱՆ

ՏԵՐԵՎՆԵՐԻ ԵՎ ԱՐՄԱՏՆԵՐԻ ՄԱԿԵՐԵՍՆԵՐԻ ՀՈՒՆԿՅՈՒՆԱԿ
ԱԿՏԻՎՈՒԹՅԱՆ ԿՈՐԵԼԱՅՎԱԾ ՓՈՓՈԽՈՒԹՅՈՒՆԸ ՐՈՒՅՍԵՐԻ ՕՆՏՈԳԵՆԵՉՈՒՄ

Ա Վ Փ Ո Փ Ո Վ

Թարձրակարգ բույսերի կյանքը՝ նորմալ աճն ու զարգացումը, ինչպես հայտնի է, հիմնականում պայմանավորված է արմատա-տերևային ֆունկցիոնալ կապով: Արմատները տերևներին անընդհատ մատակարարում են հանրային նյութեր, չոր և նյութափոխանակության բազմաթիվ արգասիքներ (ալկալոիդներ, սպիրտակուցներ, նուկլեինային թթուներ, օրգանական ֆոսֆոր,

Ֆերմենտներ և այլն): Գրա փոխարեն արմատները տերևներից ստանում են ասիմիլյատներ և ֆիզիոլոգիական ակտիվ նյութեր (աճման հորմոններ, վիտամիններ և այլն): Նշված արմատա-տերևային նյութափոխանակության շնորհիվ ապահովվում է բույսերի աճը և ակտիվ կենսագործունեությունը:

Բույսերի օնտոգենեզի ընթացքում այդ բևեռային մետամեր օրգանների աճը և ֆունկցիոնալ կապը փոփոխվում են պարարտիկ կորագծով: Նույնիսկ, բստ երևույթին, երբ խախտվում է նրանց զանգվածների՝ հարարերակցությունը զուղատնտեսական պրակտիկայում կիրառվող մի շարք ֆիտոտեխնիկական միջոցառումների կիրառման ժամանակ (ղեկորատիվ ծառերի և պտղատուների կտրում և խուզում, դաղոնների խուզում, ծխախոտի տերևահավաք և այլն), նորից արագությամբ վերականգնվում են նրանց զանգվածների փոխհարարերությունը և ֆունկցիոնալ կապը: Ելնելով զրանից, մենք մի շարք փորձեր ենք դրել արևածաղկի «Ֆիզանտ 549» օրոտի վրա, նպատակ ունենալով պարզարանելու բևեռային մետամեր օրգանների կենսագործունեության և ֆունկցիոնալ կապի զուգակցված օնտոգենեզիկական փոփոխությունը, բույսերի տերևների մի մասի հեռացման դեպքում:

Կատարված փորձերը հեղինակներին բերել են հետևյալ հիմնական եզրակացություններին.

1. Միամյա բույսերի արմատա-տերևային ֆունկցիոնալ ակտիվությունը և նրանց զանգվածը օնտոգենեզի ընթացքում փոփոխվում են պարարտիկ կորագծով, որի զագաթը համրկնում է ծաղկման փուլին: Տերևների որոշ մասի հեռացումը չի առաջացնում նշված կոոելյացված փոփոխությունների խախտում: Տերևների զանգվածի կրճատմանը հաջորդում է արմատա-տերևային նախկին զանգվածների հարարերության և նրանց կապի ակտիվության վերականգնումը:

2. Տերևների մի մասի հեռացումը զգալի փոփոխություններ չի առաջացնում ֆոտոսինթեզի ակտիվության և բևեռային մետամեր օրգաններում ազոտի ու ածխաջրատների քանակական կազմի մեջ: Նշված ցուցանիշները, բույսերի օնտոգենեզում փոփոխվում են զուգահեռաբար, անկախ տերևային զանգվածի մի մասի հեռացումից:

3. Տերևների մի մասի հեռացումը զգալի շափով ազդում է արմատահյուսի քանակի վրա, սակայն նրա մեջ պարունակվող մետարոլիտների քանակը ստ եղած տերևային մակերեսի չի փոփոխվում:

4. Բույսերի ծերացումը իրականացվում է արմատա-տերևային ֆունկցիոնալ կապի թուլացման նախապարհով, որը տանում է դեպի այդ օրգանների անգվածի կրճատումը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Алексеев А. М., Шишкина Л. А. Изв. Казанского филиала АН СССР, сер. биол. наук, вып. 8, 129, 1963.
- Белозерский А. Н. и Проскуряков Н. И. Практическое руководство по биохимии растений, М., 1951.
- Казарян В. О. и Балагезян Н. В. ДАН СССР, т. 103, 2, 337, 1955.
- Колосов И. И. и У х и н а С. Ф. Физиология растений, т. 1, 1, 37, 1954.
- Колосов И. И. Поглощительная деятельность корневых систем растений, М., 1962.
- Красильников Н. А. ДАН СССР, т. 87, 2, 309, 1952.
- Кретович В. Л., Евстигнеев З. Г., Асеева К. В., Совкина И. Г. Физиология растений, 6, 1, 13, 1959.

8. Куревич В. Ф. Сб. Вопросы ботаники, т. 1, 91, 1954.
9. Курский А. Л., Известия АН СССР, сер. биол., 6, 689, 1957.
10. Курский А. Л. Взаимосвязь физиологических процессов в растениях. Тимирязевск. чт., XX, 1960.
11. Литкинов Л. С. Изв. биол. научно-иссл. ин-та при Пермском Гос. ун-те, т. 5, 311, 1927.
12. Максимов П. А. и Гоголишвили М. М. Изв. Батумск. субтр. бот. сада, 3, 49, 1937.
13. Мирошниченко К. Г. О влиянии корневой системы на рост стеблей, ДАН СССР, 83, 6, 933, 1962.
14. Ничипорович А. А., Стратанова Л. Е., Чмора С. Н., Власова М. П. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах, М., 1961.
15. Потанов Н. Г., Соловьева О. И., Иванченко Н. П. Труды комиссии по ирригации, Изд. АН СССР, вып. 8, 1, 49, 1936.
16. Потанов Н. Г. Вестник с. х. науки, Агротехника, вып. 2, 71, 1940.
17. Чатский Н. и Сланник Б. *Biologia Plantarum*, 2 (2), 107, 1960.
18. Angoff S. and Vernon. *Arch. Biochem. and Biophys.*, 36, 383, 1952.
19. Boyen-Jensen P. *Planta*, 37, 108, 1948.
20. Humphries E. C. and Thorne G. N. *Annals of Botany*, vol. 28, 11, 391, 1964.
21. Lowry O. H. and Lopez J. A. *J. Biol. Chem.* 162, 421, 1946.
22. Pawluta J., *Bull. Acad. Polon. Sci. ser. biol.*, 8, 539, 1960.
23. Went F. W. and Thimann K. V., *Phytohormones*, N. J. 1937.
24. Went F. W. *Plant Physiol.*, 13, 55, 1938.