

В. С. ШАЙДУРОВ, В. Е. ВОСКАНЯН

## СОДЕРЖАНИЕ ПЛАСТИДНЫХ ПИГМЕНТОВ В ЛИСТЬЯХ РАСТЕНИЙ ВЕРХНЕЙ ЧАСТИ АЛЬПИЙСКОГО ПОЯСА ГОРЫ АРАГАЦ

Альпийская растительность характерна для верхнего пояса Арагаца. Альпийский пояс начинается с высоты в среднем 2800 м над ур. м. [6, 12]. С высоты 3200—3300 м и до самой вершины Арагаца (4096 м над ур. м.) простирается субнивальный пояс, важнейшей формацией которого являются альпийские ковры [13].

Мелколистные приземистые розеточные растения в сочетании со злаковыми и спалерными растениями образуют сплошной ковер. В альпийских коврах Арагаца в основном встречаются виды: *Campanula tridentata* Schreb., *Chamaesciadium acaule* (Bieb.) Boiss. *Sibbaldia parviflora* Willd., *Taraxacum stevenii* (Spr.) DC., *Veronica gentianoides* Vahl., *Myosotis alpestris* Schmidt., *Bellardiachloa polychroa* (Trautv.) Roshev., *Primula algida* Ad. *Cerastium cerastoides* (L.) Britt., *Gnaphalium supinum* L. Флора осыпей, россыпей, камеников (чингиллов), скал и других местобитаний характеризуется отсутствием сомкнутого покрова. Растения произрастают здесь в условиях разреженного холодного воздуха, очень высокой интенсивности солнечного света и повышенной интенсивности ультрафиолетового излучения.

В период вегетации иногда выпадают снег, крупа и град, температура ночью часто спускается ниже нуля, растения замрзают, становятся хрупкими и после оттаивания продолжают свой рост и развитие.

Нами изучался качественный и количественный состав пластидных пигментов и их соотношение у разных видов растений верхнеальпийского пояса г. Арагац. Впервые содержание пигментов в листьях высокогорных растений исследовал Боннье [15], выяснивший увеличение содержания хлорофилла и количества хлорофилловых зерен по мере повышения высоты над уровнем моря. М. Генрици, наоборот, обнаружила, что альпийские растения образуют значительно меньше хлорофилла, чем равнинные [16]. Низкое содержание хлорофилла у альпийских растений, по сравнению с равнинными отмечает также Монтфорт [17]. К такому же выводу пришла И. А. Попова [7], изучавшая растения Восточного Памира на высотах 3860—4700 м над ур. моря. Исследования мы проводили на Арагацком стационаре Ботанического института АН АрмССР (3250 м над ур. м.).

В течение вегетационного периода 1963 г. исследовано содержание пигментов у 57 видов растений, представляющих более или менее полную флору верхнеальпийского пояса южного склона г. Арагац. По сравнению

с другими годами 1963 г. в условиях верхне-альпийского пояса г. Арагац отличался более обильными осадками; из-за медленного таяния снежного покрова растения позже обычного вышли из-под снега. По данным метеорологической станции, на г. Арагац количество осадков в виде снега за первые 7 месяцев 1961 г. достигло 535 мм, в 1962—592 мм, в 1964—694 мм, а в 1963 г. равнялось 1027 мм.

Определение пигментов производилось методом бумажной хроматографии в модификации Д. И. Сапожникова с сотр. [9, 10, 11]. Величина пробы для анализа у нас колебалась от 0,2 до 1,5 г. Для нейтрализации клеточного сока при растирании листьев добавляли несколько капель насыщенного раствора бикарбоната натрия. Пигменты экстрагировались смесью этанола с петионом в отношении 1 : 3. На хроматографическую бумагу наносилось 2 мл этой вытяжки. Разделение пигментов производилось в смеси бензола с низкокипящей фракцией петролейного эфира в отношении 3 : 1.

Концентрацию отдельных пигментов, извлеченных спиртом из хроматограмм, определяли на фотоэлектроколориметре ФЭК-М, с последующим пересчетом по коэффициентам в абсолютные величины. Коэффициенты представляют собой котангенсы угла наклона прямых калибровочного графика [1].

Как видно из приведенной таблицы, общей характерной чертой пигментного комплекса арагацских растений является низкое содержание

Содержание пигментов в листьях растений верхнеальпийского пояса г. Арагац м/кг сырого веса

Название видов	Хлорофил- ли	Каротин	Лютенин	Виаоксан- тин	Цианин- эпоксида	Каротино- иды	Соотношение пигментов				
							a	b	x	l	
							b	x+c	c	v	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
<i>Sedum tenellum</i> Bleb. . . . .	258,0	18,1	24,0	11,4	3,6	57,1	3,6	4,5	2,2	2,1	
<i>Gentiana pontica</i> Solt. . . . .	369,5	34,9	43,6	13,1	0	91,6	4,0	4,0	1,8	3,3	
<i>Androsace raddeana</i> Somm. et Lev. . . . .	490,5	29,4	46,1	21,3	0	96,8	4,4	5,1	2,3	2,2	
<i>Pedicularis armena</i> Boiss. et Huet . . . . .	635,7	31,8	68,2	43,0	0	143,0	3,3	4,1	3,5	1,4	
<i>Ajuga orientalis</i> L. . . . .	730,5	49,5	83,4	45,1	0	178,0	2,8	4,1	2,6	1,9	
<i>Gagea anisanthos</i> C. Koch. . . . .	763,2	54,3	78,0	56,7	15,9	201,9	3,4	3,7	2,8	1,4	
<i>Draba brunifolia</i> Stev. . . . .	768,6	49,7	62,0	28,2	0	139,9	3,8	5,5	1,8	2,2	
<i>Euphrasia juzepczukii</i> Denissova . . . . .	797,0	54,6	116,2	41,6	23,4	235,8	4,1	3,4	3,3	2,8	
<i>Doronicum oblongifolium</i> DC. . . . .	817,0	50,6	57,2	23,8	9,7	141,3	4,0	5,8	1,8	2,4	
<i>Saxifraga sibirica</i> L. . . . .	856,0	49,8	70,4	57,3	23,7	201,2	2,8	4,3	3,0	1,2	
<i>Pedicularis sibthorpii</i> Boiss. . . . .	865,0	57,3	94,0	61,0	12,5	227,8	3,8	3,8	3,0	1,5	
<i>Cirsium esculentum</i> C. A. Mey. . . . .	887,0	61,4	88,7	64,6	0	217,7	3,3	4,1	2,4	1,1	
<i>Campanula aucheri</i> A. DC. . . . .	888,0	58,7	72,0	60,2	0	190,9	3,4	4,7	2,3	1,2	
<i>Pedicularis crassirostris</i> Bunge . . . . .	907,0	68,7	115,5	72,4	18,3	274,9	2,8	3,3	2,1	1,6	
<i>Rumex acetosa</i> L. . . . .	979,0	44,8	77,9	45,4	13,0	181,1	3,7	5,4	3,0	1,7	
<i>Nepeta supina</i> Stev. . . . .	1002,0	63,5	81,6	41,5	11,5	208,5	3,7	4,8	2,3	1,6	
<i>Scorzoneria seidlitzii</i> Boiss. . . . .	1025,0	72,3	89,3	58,8	12,1	232,5	3,1	4,4	2,2	1,5	
<i>Cirsium obvallatum</i> (Bieb.) DC. . . . .	1045,0	47,6	108,3	61,8	0	217,7	3,1	4,8	3,6	1,8	
<i>Veronica gentianoides</i> Vahl . . . . .	1090,5	75,7	115,0	65,8	0	256,5	3,6	4,3	2,1	1,7	
<i>Pulsatilla albana</i> (Stev.) Bercht et Presl. . . . .	1091,0	79,8	101,4	90,7	7,5	279,4	2,3	3,8	2,5	1,1	

Продолж. таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Erigeron pulchellus</i> (Willd.) DC. . . . .	1177,0	81,5	115,1	79,3	17,8	293,7	2,9	1,0	2,6	1,5
<i>Ranunculus aragazii</i> Grossh. . . . .	1190,5	71,0	122,5	87,3	0	280,8	3,1	1,2	3,0	1,4
<i>Primula algida</i> Ad. . . . .	1193,0	86,6	116,2	45,7	0	248,5	3,3	1,8	1,7	2,5
<i>Alchemilla grossheimii</i> Juz. . . . .	1205,0	80,5	125,7	70,6	0	276,8	3,2	4,4	2,1	1,8
<i>Gentiana dzhimilensis</i> C. Koch. . . . .	1211,0	81,0	134,3	75,2	0	290,5	2,9	4,2	2,6	1,8
<i>Tripleurospermum subnivale</i> Pobed. . . . .	1239,0	86,5	131,6	85,5	0	303,6	3,1	4,1	2,5	1,5
<i>Campanula tridentata</i> Schreb. . . . .	1280,6	89,1	111,9	81,1	31,7	320,1	3,3	4,0	2,6	1,1
<i>Chamaesctadium acaule</i> (Bleb.) Boiss . . . . .	1286,0	98,0	122,3	88,2	0	308,5	3,3	4,1	2,1	1,1
<i>Myosotis alpestris</i> Schmidt. . . . .	1315,0	87,0	124,7	101,0	0	312,7	2,6	4,2	2,6	1,2
<i>Sibbaldia parviflora</i> Willd. . . . .	1339,0	95,5	88,0	51,6	21,4	256,5	3,6	5,2	1,7	1,7
<i>Delphinium foetidum</i> Lomak. . . . .	1365,0	72,5	111,0	104	33,0	320,5	2,8	4,3	3,4	1,1
<i>Poa alpina</i> B. . . . .	1386,5	102,2	136,2	93,1	0	331,8	3,5	4,2	2,2	1,5
<i>Bellardiachloa polychroa</i> (Trautv.) Roshev. . . . .	1409,4	118,0	131,5	99,4	41,6	391,5	4,4	3,6	2,4	1,4
<i>Taraxacum stevenii</i> (Spr.) DC. . . . .	1422,3	90,3	111,0	79,4	17,6	298,6	4,5	4,8	2,3	1,4
<i>Hyoscyamus niger</i> L. . . . .	1446,0	103,5	145,0	121,6	52,9	423,0	3,6	3,4	3,1	1,2
<i>Potentilla gelida</i> C. A. Mey. . . . .	1555,0	140,0	180,0	122,7	37,2	479,9	2,3	3,2	2,3	1,5
<i>Trifolium ambiguum</i> Bleh. . . . .	1570,0	113,0	152,0	92,2	32,3	389,5	3,6	4,0	2,4	1,6
<i>Gnaphalium supinum</i> L. . . . .	1570,0	117,0	180,0	93,8	24,5	415,3	3,8	3,8	2,5	1,9
<i>Jurinea subcaulis</i> Fisch. et C. A. Mey. . . . .	1604,0	57,6	133,0	87,3	0	277,9	2,8	3,8	3,8	1,5
<i>Chelidonium persica</i> (Bory) Matten. . . . .	1608,0	112,0	221,0	73,6	53,6	463,2	2,9	3,5	3,1	3,0
<i>Campanula steveni</i> Bleb. . . . .	1612,0	55,0	141,6	62,6	26,8	286,0	3,9	5,6	4,2	2,3
<i>Erysimum gelidum</i> Bunge . . . . .	1615,0	108,3	161,7	93,2	0	363,2	3,2	4,5	2,4	1,7
<i>Heracleum schelkovnikovii</i> Woron. . . . .	1664,0	96,5	140,0	99,6	43,9	386,0	2,3	4,3	3,0	1,4
<i>Veronica kurdica</i> Benth. . . . .	1682,0	116,0	145,0	70,3	30,8	362,1	3,8	4,7	2,1	2,1
<i>Oxytropis cyanea</i> Bieb. . . . .	1698,0	119,0	192,0	111,4	0	422,4	3,9	4,0	2,5	1,6
<i>Carum causticum</i> Boiss. . . . .	1724,0	69,4	167,0	94,4	0	330,8	3,1	5,2	3,8	1,8
<i>Urtica dioica</i> L. . . . .	1740,0	85,0	178,6	84,5	35,2	383,3	3,1	4,5	3,2	1,1
<i>Polygonum aviculare</i> L. . . . .	1821,0	115,0	180,5	116,0	18,0	489,5	3,3	3,7	3,3	1,2
<i>Helichrysum lavandulaefolium</i> (Willd.) . . . . .	1881,0	108,0	203,0	120,7	63,3	495,0	3,6	3,8	3,6	1,7
<i>Cerastium cerastoides</i> (L.) Britt. Boiss. . . . .	1970,0	131,2	218,6	244,0	0	593,8	2,9	3,3	3,2	0,9
<i>Zerna adjarica</i> (S. et L.) . . . . .	1970,5	146,5	239,0	140,6	52,7	578,8	3,7	3,4	2,7	1,7
<i>Cardamine uliginosa</i> Bleh. . . . .	1989,5	111,0	176,0	102,5	71,6	461,1	3,2	4,3	3,2	1,7
<i>Thymus rariflorus</i> C. Koch. . . . .	2019,0	83,0	193,2	171,1	0	447,3	3,1	4,5	4,4	1,1
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L. . . . .	2043,0	152,0	169,0	143,1	0	461,1	2,9	4,4	2,1	1,2
<i>Potentilla raddeana</i> (Th. W.) Juz. . . . .	2055,0	123,5	170,0	110,3	0	404,0	2,8	5,0	2,3	1,5
<i>Festuca violacea</i> Schlecht. . . . .	2313,0	163,8	242,0	214,0	0	619,8	2,8	3,8	2,8	1,1
<i>Nardus glaberrimis</i> Sacalo . . . . .	2447,0	187,0	251,6	195,5	0	634,1	2,7	3,9	2,4	1,3

хлорофилла и высокое содержание каротиноидов (главным образом, ксантофиллов). На широте Ленинграда (60° с. ш.) содержание хлорофилла в листьях растений колеблется в пределах 0,8–4,0 г на кг сырого веса. Подавляющее большинство растений (77,5%) содержит от 2,1 до 3,0 г/кг. На широте Крыма (45° с. ш.) содержание хлорофилла находится в пределах 0,8 до 5,0 г на кг сырого веса и половина (50,5%) растений содержит среднее количество (2,1 до 3,0 г/кг) хлорофилла [4]. Между тем содержание хлорофилла у араганских растений колеблется в пределах от 258,0 до 2447,0 мг на кг сырого веса. Подавляющее большинство (91,2%) видов содержит до 2000 мг/кг хлорофилла. Содержание хлорофилла у памирских растений колеблется в пределах 0,7–2,6 мг/г сырого веса, причем у половины исследованных видов оно не превышает 1 мг/г сырого веса [7].

Содержание каротиноидов в листьях растений Арагаца ниже, чем у растений Памира. У арагацских растений оно колеблется в пределах от 57,1 до 634,1 мг/кг сырого веса, у памирских растений—от 252 до 890 мг/кг сырого веса.

Большие колебания содержания пигментов у растений Арагаца, по-видимому, надо объяснить большим разнообразием жизненных форм растений. Отношение зеленых пигментов к желтым  $\left(\frac{a+b}{x+c}\right)$  у арагацских видов составляет от 3,2 до 5,8, тогда как у растений Памира оно равняется 1,9—3,7 [7]. Повышенное отношение  $\left(\frac{a+b}{x+c}\right)$  у арагацских растений объясняется относительно низким содержанием каротиноидов в их листьях по сравнению с памирскими.

Интересно отметить, что у арагацских растений, пересаженных в условия Москвы (Главный ботанический сад), произошло повышение отношения зеленых пигментов к желтым (исследовано 12 видов). У выращенных из семян растений, это соотношение было выше, чем у пересаженных. Растения, которые в условиях Москвы «неузнаваемо» изменили свой габитус, приобрели высокий стебель и крупные листья (*Alchimilla grossheimii*, *Zerna adjarica*, *Myosotis alpestris*), также резко, повысили содержание хлорофилла и снизили содержание каротиноидов. И наоборот, виды, которые в условиях Москвы чувствуют себя угнетенно, сохранили присущее им на г. Арагац соотношение пигментов или даже снизили количество хлорофилла. К таким видам относятся *Sibbaldia paviflora*, *Saxifraga sibirica*, *Taraxacum stevenii*. По-видимому, среди арагацских видов встречаются как фотостабильные, так и фотолabile растения [17].

Для выяснения вопроса о влиянии условий высокогорий на соотношение пигментов особое значение имеют опыты над памирскими репродукциями ячменя Нутанс, выращиваемыми ежегодно на экспериментальном участке Памирской биологической станции. Содержание хлорофилла в листьях ячменя, выращенного из завозных семян, было гораздо больше, чем из семян памирских репродукций (1,73 мг/г против 1,05—0,93 мг/г сырого веса у 3—4 репродукций [7]).

Такое снижение содержания хлорофилла в последующих репродукциях ячменя Нутанс нельзя рассматривать как ухудшение качества, поскольку оно сопровождалось усилением интенсивности фотосинтеза [14].

Таким образом, можно констатировать, что сильная интенсивность солнечного света, достигающая до 1,6 кал/см<sup>2</sup> мин., вызывает снижение содержания хлорофилла и отношение хлорофилла к каротиноидам.

Несмотря на то, что растения находятся в одинаковых условиях освещения, разные виды имеют значительные различия в содержании пигментов. Если расположить виды в порядке возрастания содержания хлорофилла, то окажется, что почти в таком же порядке позрывает и содержание каротиноидов. Параллелизм в накоплении этих двух групп пигментов, отмеченный Вильштеттером и Штолем [18], Любименко [5],

Эйлером [19], Зейбольдом и Эгле [21], Годневым [3] указывает на генетическое родство этих пигментов.

Представляет интерес отношение хлорофилла а к хлорофиллу в  $\left(\frac{a}{b}\right)$ . У светолюбивых растений это отношение больше, чем у теневыносливых. Можно было ожидать значительных сдвигов в сторону хлорофилла а. Однако у арагацских растений, также как и у памирских отношение а к в находится почти в тех же пределах, что и у растений равнин.

У арагацских растений отношение  $\frac{a}{b}$  колеблется в пределах от 2,3 до 4,5, причем у 36 видов из 57 исследованных это отношение равно 3—4.

У памирских растений отношение хлорофилла  $\frac{a}{b}$  колеблется в пределах от 1,6 до 3,4. По данным Зейбольда и Эгле, это отношение у альпийских растений равняется 5,1, а у равнинных равняется 3,6 [20].

Пигментный комплекс пластид у высокогорных растений, помимо количественных имеет и качественные особенности. И. А. Попова [7] при хроматографировании пигментов памирских растений между лютеином и виолаксантинном обнаружила узкую полоску еще одного ксантофилла. По спектральной характеристике он очень похож на виолаксантин и тараксантин. Впоследствии этот пигмент был идентифицирован как лютеин-эпоксид [8].

Половина исследованных нами растений для спектрального определения в достаточном количестве содержит лютеинэпоксид. У некоторых видов содержание лютеин-эпоксида составляет половину количества виолаксантина, например, у *Helichrysum lavandulaefolium*, *Hieracleum schelkovnikovii*, *Cardamine uliginosa*.

Отношение ксантофиллов к каротину  $\left(\frac{x}{c}\right)$  и лютеина к виолаксантину  $\left(\frac{l}{v}\right)$  у арагацских растений несколько повышено по сравнению с памирскими. У арагацских растений отношения  $\frac{x}{c}$  лежит в пределах 1,6—4,4.  $\frac{l}{v}$  1,1—3,3.

Интересно проследить зависимость содержания пигментов от филогенетической продвинутости, поскольку известно, что растения древних семейств содержат меньше хлорофилла, чем растения прогрессивно эволюционирующих семейств [2]. Сделать такой анализ довольно трудно, так как помимо наследственной природы вида на содержание пигментов большое влияние оказывают и микроусловия, которые в альпийском поясе г. Арагац сильно изменчивы. Во всяком случае сравнение по семействам надо проводить на фоне одинаковых типов местообитания.

Виды, обитающие в мезофильных коврах, где больше влаги в почве, содержат больше пигментов, чем виды на осыпях, скалах и россыпях. Растение сухих местообитаний — *Gentiana pontica* содержит 369,5 мг/кг хлорофилла, тогда как обитающая во влажных местах *Gentiana dshimilensis* — 1211,0 мг/кг сырого веса. Та же картина наблюдается и у видов рода *Pedicularis*. Растущий на сухих местах *Pedicularis armena* содержит меньше пигментов, чем *P. sibthorpii*, растущий ниже по склону в коврах. *P. crassirostris* произрастает в более влажных местах и содержит еще больше пигментов, чем указанные виды.

Отсюда можно заключить, что низкое содержание хлорофилла у альпийских растений, помимо светового фактора, зависит также и от влажности почвы.

Отметим также, что виды *Urtica dioica*, *Hyoscyamus niger* и *Polygonum aviculare*, содержащие много пигментов, не являются альпийскими аборигенами, а поднялись туда из лесной зоны лишь в последние годы.

Высоким содержанием зеленых и желтых пигментов отличаются представители злаковых, в частности, виды *Nardus glaberrima*, *Festuca violacea*, а также *Anthoxanthum odoratum*, *Zerna adjarica*.

Ботанический институт  
АН АрмССР

Поступило 18.VI 1965 г.

Վ. Ս. ՇԱՅԳՈՒԲՈՎ, Վ. Ն. ՈՍԿԱՆՅԱՆ

ՊԼԱՍՏԻԴԱՅԻՆ ՊԻԿՄԵՆՏՆԵՐԻ ՊԱՐՈՒՆԱԿՈՒԹՅՈՒՆԸ ԱՐԱԿԱՆ ԼԻՒԱՆ  
ՎԵՐԻՆ ԱՎԻՍԿԱՆ ԳՈՏՈՒ ԹՈՒՅՍԵՐԻ ՏԵԲԵՎՆԵՐՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Արագած լեռան վերին ալպիական գոտու (ծովի մակարդակից 3250 մ բարձրություն) բույսերի տերևներում ուսումնասիրվել է պլաստիդային պիգմենտների՝ բլորոֆիլի, կարոտինի, լյուտեինի, վիոլաբասանտինի և լյուտեինէպոքսիդի քանակությունը:

Շեղինակների կողմից իրամատողրաֆիայի եղանակով կատարված 57 տեսակ բույսերի վերլուծության արդյունքները ցույց են տվել, որ ալպիական բույսերը պարունակում են քիչ քանակությամբ բլորոֆիլ և համեմատաբար մեծ քանակությամբ կարոտինոիդներ:

Քլորոֆիլի պարունակությունը Արագածի բույսերի տարբեր տեսակների 1 կգ թարմ տերևի մեջ տատանվում է 258,0—2,117 մգ-ի սահմաններում:

Քլորոֆիլի ցածր պարունակության տեսակներից Արագածի ալպիական բույսերը պետք է դասել ծայրագույն լուսասեր բույսերի շարքին:

Կարոտինոիդների պարունակությունը տարբեր տեսակների մոտ 1 կգ թարմ տերևներում տատանվում է 57,1—634,1 մգ-ի սահմաններում:

Ուսումնասիրված տեսակներն իրարից դանազանվում են պիգմենտների

պարունակութեան մեծ տարրերութեամբ, որը արդունք է Արագածի վերին ալպիական դառու բույսերի կենսական ձևերի բազմազանութեան:

Հետաքրքրություն է ներկայացնում նաև ընդհանուր առմամբ Ձ-ի և Ե-ի հարաբերությունը: Հուսանք բույսերի մոտ այդ հարաբերությունը մեծ է, քան սովորաբարների մոտ: Ասիայի ինչպես Պամիրի [7], այնպես էլ Արագածի ալպիական բույսերի մոտ այդ հարաբերությունը տատանվում է զրեթե նույն սահմաններում, ինչ սահմաններում տատանվում է այն հարթավայրային բույսերի մոտ:

Ասումնասիրելով պիգմենտների քանակությունը մինևույն ցեղի տարրեր տեսակների մոտ, պարզվել է, որ այն ալպիական բույսերի տերիներում, բացի լուսային զործոնից, կախված է նաև հողի խոնավությունից: Մեկոֆիլ զործոնում տարածված տեսակները պարունակում են ավելի մեծ քանակությամբ պիգմենտներ, քան շրջաններում կամ քարացրոններում աճող անտակները:

Պիգմենտների առատությամբ աչքի են ընկնում առավելապես հացադրիների ներկայացուցիչները:

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Бажанова Н. В., Маслова Т. Т., Попова И. А., Попова О. Ф., Сапожников Д. И., Эйдельман З. М. Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования. Изд. АН СССР, М.—Л., 1964.
2. Благовещенский А. В. Биохимические основы эволюционного процесса у растений. Изд. АН СССР, М.—Л., 1950.
3. Годнев Т. И. Тимирязевские чтения, VI, 1947.
4. Любименко В. И. Зап. МП, 8 серия, т. 33, 12, 1916.
5. Любименко В. И. Избранные труды, т. 1—2. Киев, 1963.
6. Магакьян А. К. Растительность АрмССР, Изд. АН СССР, 1941.
7. Попова И. А. Бот. журнал, т. XLIII, 11, 1958.
8. Попова И. А. Разработка и применение метода хроматографии на бумаге для исследования свойств и физиологической роли пигментов пластид. Автореф. канд. дисс., 1965.
9. Сапожников Д. И., Бронштейн М. А. и Красовская Т. А. Биохимия, 20, 3, 1955.
10. Сапожников Д. И., Красовская Т. А., Маенская А. И., Попова И. А. Физиология растений, т. 3, в. 5, 1956.
11. Сапожников Д. И., Маенская А. И., Попова И. А. Физиология растений, т. 6, в. 3, 1959.
12. Тахтаджян А. Л. Тр. Ботанического ин-та АрмФАН, т. II, 1941.
13. Федоров Ли. А. Советская ботаника, т. XIII, 4, 1945.
14. Шахов А. А., Шищенко С. В., Станко С. А., Шайдуrow В. С., Голубкова Б. М. Проблемы космической биологии, т. IV, 1965.
15. Bonnier G. Ann. sci. nat. bot., Ser. 7, 20, 1895.
16. Hentzel M. Verh. d. Naturforsch. Ges. 30, 43, 1919.
17. Monnier C. Zeitschr. f. Naturforsch., 5b, 4, 1918.
18. Willstätter R. und A. Stoll. Untersuchungen über das chlorophyll. 1913.
19. Euler H. Enzyme, Bd. 1, 1925.
20. Seybold A. und Egle K. (Шп. по Рабиновичу, Фотосинтез, 1951). Jahrb. wiss. Botan., 86, 50, 1938.
21. Seybold A. und Egle K. Bot. Arch., 40, 4, 1940.