

ПАМЯТНЫЕ ДАТЫ

А. Г. АРАРАТЯН

О ПАРАТОНИЧЕСКИХ ЧУВСТВИТЕЛЬНО-ДВИГАТЕЛЬНЫХ
СИСТЕМАХ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

(К столетию выхода в свет книги Н. Ф. Леваковского «О движении
раздражимых органов растений», Харьков, 1867 г.)

Приблизительно 23 века назад Аристотель писал, что растения, как и камни, не способны к «ощущениям» [2]. Почти через 21 век после него К. Линней развивал ту же мысль: «Растения растут и живут, животные растут, живут и чувствуют». Мнение о том, что растения не чувствуют, кажется настолько очевидным, что все еще держится среди широких кругов. Однако в настоящее время показано, что эта с точки зрения здравого смысла «очевидная истина» оказывается несостоятельной. Уже в первой половине XIX века некоторые ученые (Дютроше и др.), наблюдая движение листьев мимозы, высказались за то, что и растения могут чувствовать. Но и эти явно «животные» движения «чувствительных» растений долго еще, даже в начале XX века объяснялись тургорными явлениями, гидростатическими и иными механическими причинами. Известные физиологи растений последней четверти XIX и начала XX веков [34—36] не допускали мысли, что движения растений могут быть истолкованы как реакция живого на раздражение.

Во второй половине XIX века в отношении разбираемого вопроса на верном пути были два самобитных исследователя. Русский ученый Николай Федорович Леваковский в своей вышедшей в 1867 г. книге на основании экспериментальных данных показал, что у некоторых «чувствительных» растений (мимоза, венерина мухоловка, барбарис, василек и др.) движение органов осуществляется сокращением клеток их определенных участков. Им впервые было показано принципиальное сходство основных функций этих органов и мышц животных [17, 18, 26]. Несколькими годами позже, в 1880 г. вышла в свет книга Чарлза Дарвина о способности растений к движениям [11, 29]. В этом, как и во многих его трудах последовательно проводится мысль, что между животными и растениями нет принципиальной разницы, даже в явлениях раздражимости и движения. Книга Дарвина после ее выхода в свет была резко раскритикована Визнером [36]. Несколько позже то же самое сделал Сакс [35]. Оба они исходили из механистических концепций и явно не смогли понять суть установки Дарвина. Правильность последней была экспериментально

подтверждена в конце XIX века работами русских физиологов растений [15, 25].

В течение более чем трех десятилетий нашего века индийским физиком и ботаником Дж. Ч. Босом была проведена серия исследований. На основании глубоко продуманных и тонких экспериментов ему удалось создать оригинальное учение о раздражимости и нервном механизме растений. Бос самостоятельно пришел к выводам, сделанным Леваковским почти полвека до него [5].

Раздражимость, движение и связанные с ними явления принадлежат к основным свойствам не только животных, но и растений. Они являются одними из основных связывающих звеньев, с одной стороны, между организмом и средой, с другой, между отдельными частями организма. Нужно полагать, что их изучение может иметь не только познавательное, но и практическое значение.

Настоящая статья публикуется в порядке обсуждения.

Обычно у высших растений различают несколько типов движения. Мы остановимся на индуцированных или паратонических движениях — тропизмах и настигах [3, 13, 14, 22, 23, 31, 32, 34].

Тропизмы — векторные движения растущих органов растений. Эти органы изгибаются по направлению к источнику раздражения или в обратную сторону, иногда в поперечном направлении (положительные и отрицательные тропизмы, диатропизмы). В зависимости от действующего агента различают следующие виды тропизмов: геотропизм, фототропизм, гидротропизм, электротропизм (гальванотропизм) и т. д.

Первичным в тропизмах является раздражение живых тканей внешними агентами. Оно от рецептора, верхушки органа, передается к месту ответной реакции при помощи ростовых гормонов [12, 28]. Притом последние являются не просто передающим звеном, но они выполняют также другие высокоприспособительные функции. Здесь ростовые гормоны работают как специфическое преобразующее реле, одновременно резко усиливающее полученную путем раздражения первичную информацию. Как и во всякой автоматически действующей системе, здесь особую роль выполняет обратная связь. При тропизмах воздействие раздражителя продолжительное и реакция на раздражение в данном случае изгиб органа длится довольно долго и скрытый период выражается в десятках минут, часах.

Как известно, орган растения (корень, побег) от вершины к основанию постепенно стареет (количество клеточного сока увеличивается, оболочки клеток утолщаются и древеснеют, повышается процент неживых тканей и т. д.) и параллельно падает суммарная жизнеспособность тканей. В связи с этим как местные раздражения, так и гуморальная передача и связанные с ней реакции живой ткани у растений вдоль по органу закономерно слабеют [1]. При тропизмах рецепторы и эффекторы на теле растения не имеют постоянного места и по мере роста и старения органа все более удаляются от их основания: через некоторое время бывший рецептор реагирует как эффектор, а затем с прекращением

роста в длину этого участка, вовсе теряет способность к движению. Постаревший участок органа выходит из сферы тропизмов, а последняя передвигается, все время оставаясь связанной с молодой, растущей верхушечной частью органа. Особенность растения быть прикрепленным к постоянному месту и связанный с нею аддитивный рост являются основными условиями существования тропизмов. Направление ростового изгиба на растении можно изменить, меняя положение растения по отношению к источнику раздражения и наоборот. Однако при этом успех может быть получен, пока место изгиба не потеряло способности к росту. Из вышесказанного можно вывести, что тропизмы — это приспособление органов растений принимать в пространстве правильную ориентировку, т. е. наиболее выгодное для выполнения ими основных жизненных функций положение.

Если в учении о тропизмах основные вопросы в какой-то мере выяснены и в нем замечается некоторая стройность, то того же нельзя сказать о настиях. Настии — другой природы чувствительно-двигательные явления у высших растений. В качестве их характерной особенности в большинстве основных руководств по физиологии растений указывается, что при настиях возбудитель не является направленным, а равномерно распределен в окружающей среде. Такая трактовка не совсем ясна. Она не согласуется с законом раздражения Дюбуа-Реймона, по которому возбуждение вызывается не действием абсолютной силы раздражителя, а ее быстрым изменением от одной величины до другой [4]. Об изменении раздражения говорится только у некоторых авторов [22]. Да и по законам термодинамики вряд ли возможно предположить, что равномерно распределенный агент может вызвать раздражение.

В качестве примера возьмем наиболее изученные виды настий — фотонастию (никтинастию), термонастию и сеймонастию. Если даже допустим (вопреки сказанному выше), что для первых двух видов настий равномерное распределение воздействующего фактора в окружающей среде может иметь раздражающее значение, то к сеймонастии оно явно не приложимо, так как в качестве раздражителя здесь действует удар или сотрясение, которые имеют векторность и не могут быть равномерно распределены в окружающей среде. Важно не то, как распределен возбуждающий агент в пространстве: скорее нужно признать, что для настий, в отличие от тропизмов, внешняя векторность не имеет значения. Гораздо важнее, чтодвигающийся орган имеет специфическое строение и обладает такими анатомо-физиологическими свойствами, что при всяком надпороговом внешнем воздействии он движется всегда в одном и том же, по отношению к другим частям растения, заранее определенном, направлении. Отсюда можно сделать вывод, что и при настиях имеется векторность, но она присуща самому двигательному органу и потому не зависит от пространственного распределения раздражителя. Таким образом, характерная особенность настий — это свойственная органу внутренняя векторность. Например, вследствие раздражения лист мимозы, не-

зависимо от направления воздействующей силы, во всех случаях движется в одном и том же направлении—листочки приподнимаются, черешки сходятся, а главный черешок вместе со всем листом опускается.

Упомянутые три вида настий можно разделить на две группы. Одну группу составляют фотонастиа и термонастиа: в основе их лежат ростовые процессы. Сейсмонастические движения составляют другую группу. Они происходят вследствие сокращения протоплазмы и связанных с ним вторичных процессов, в том числе падения тургора. Еще Сеченов утверждал, что в исходной форме жизни чувствительность связана с сократимостью тела [27]. Это утверждение дает нам основание предположить, что сократительные движения у растений развились собственным путем, независимо от развития ростовых движений, и потому эти два типа движений филогенетически также резко различны.

Ростовые настии, хотя и имеют внутреннюю векторность, тем не менее по механизму движения близки к тропизмам. Они также приурочены к молодым растущим частям и по мере старения и потери способности к росту постепенно слабеют и наконец прекращаются. Некоторые из них обладают ритмичностью. Они действуют не только под влиянием непосредственного раздражения, но и в силу выработанной в течение очень длительного времени свойства к суточным, так называемым циркадным, движениям. Это обстоятельство усложняет изучение их зависимости от воздействующих факторов. Замечательно, что у некоторых растений, например, у фасоли и других бобовых, листовой черешок стареет и древеснеет неравномерно и небольшие участки на его концах продолжают оставаться молодыми (подушечки или суставы). Благодаря последним никтинастические, т. е. связанные с суточным ритмом циркадные движения листа, продолжают довольно долго.

Совершенно иной характер имеют сократительные (или, так называемые, тургорные) настии. Движущей силой здесь является сокращение протоплазмы. В противоположность ростовым, сократительные движения свойственны не самым начальным фазам развития органа, а несколько более поздним. Притом свойством движения эти органы обладают за все время своего существования. Сократительные настии, по причине их внутренней векторности, могут быть вызваны не только сейсмическими явлениями, ударом и сотрясением (как можно предположить, исходя из данного им названия—сейсмонастиа), но и воздействием других агентов—высокой температурой, сильным светом, ранением, ожогом, гальваническим или индукционным током и т. д. На все эти воздействия орган отвечает свойственной им одной и той же реакцией, например, у мимозы опущением листа (см. выше).

Возбуждение и реакция движением при сократительных настиях носят импульсный характер, почему и чувствительно-двигательный акт протекает за секунды, время недостаточное для перемещения на такое же расстояние какого-либо вещества по живым клеткам или даже по сосудам. Ясно, что передача возбуждения от рецептора к эффектору осу-

ществляется в основном «нервным» способом, т. е. раздражение распространяется по живым тканям—от клетки к клетке. Через некоторое время после сократительного акта, в нормальных условиях обычно за 10—15 мин., первоначальное состояние двигательного органа, без какого-либо вмешательства извне, самопроизвольно, восстанавливается, после чего орган вновь становится способным к возбуждению и движению. За время своего существования такой сократительный орган может быть возбужден много раз. Следует отметить, что у этих органов наблюдаются характерные явления утомления [5]. За последние десятилетия подтверждено сделанное приблизительно 100 лет назад наблюдение, что в самом типичном сократительном органе,—в подушечке мимозы,—возникают такие же биоэлектрические потенциалы, как и в мышцах животных [5, 17]. В последние годы показано также сходство биохимических процессов, протекающих в подушечке мимозы и в мышцах. Оно касается также превращений АТФ [20, 21].

Проведем небольшое сравнение между двигательными аппаратами высших растений и животных. Основной двигательный орган у вторых, мышца, действует только сокращением: какими бы способами не воздействовать на мышцу, направление движения всегда постоянно и определяется строением и расположением миофибрилл [4]. Используя принятый в физиологии растений термин, можно сказать, что в основе движения животных лежат «сократительные настии». И хотя мышца животного многим отличается от самого типичного сократительного органа у растений, подушечки черешка мимозы, и по сравнению с ней развита очень высоко, тем не менее в основном они сходны: оба органа, как мышца, так и подушечка мимозы работают одинаково, сокращаясь и расслабляясь.

У животных наблюдаются движения, аналогичные тропизмам растений, например, приближение руки к какому либо предмету или отдергивание от него. Ведь эти движения похожи на положительный и отрицательный тропизмы растений. Однако сходство здесь лишь внешнее. Дело в том, что «тропизмы» животных на самом деле являются рефlekсами, которые осуществляются на основе все тех же «настий» мышц, только в этом случае действует система в определенном порядке расположенных и в закономерной последовательности сокращающихся мышц. Следовательно, рефlekсы лишь по результату отдаленно напоминают тропизмы растений, на самом же деле между ними нет ничего общего. Из вышесказанного ясно, что из трех групп паратонических движений высших растений только сократительные настии более или менее похожи на нервно-мышечную деятельность животных.

Принимая за основу вышеизложенное, нам кажется более правильным выделить все случаи движения у высших растений, известных под названием сейсмонастий, в самостоятельную группу и разбираемые три группы представить по следующей схеме:

Ростовые движения

Сократительные движения

 Тропизмы Настии

Кроме того, во избежание путаницы, нам кажется целесообразным для сократительных движений не употреблять слова **настии**. Тогда высказывание о том, что как тропизмы, так и настии являются ростовыми движениями [22], более бы соответствовало действительному положению вещей.

В физиологии нервно-мышечной системы животных употребляются два сродственных понятия: раздражимость и возбудимость [4]. Раздражимость—общее свойство живого. Суть ее заключается в том, что живая система на внешние и внутренние воздействия реагирует усилением жизненных процессов—обмена веществ, роста и т. д. На базе раздражимости возникла возбудимость некоторых специализированных тканей в основном мышечной и нервной. Таким образом, если под раздражимостью понимать общую реактивность живых клеток, то возбудимость—это свойство некоторых тканей быстро схватить внешние и внутренние воздействия и так же быстро реагировать на них. И первая и вторая имеют приспособительное значение [27].

У растений также можно найти примеры не только раздражимости, но и возбудимости. На основании сказанного вполне ясно, что при тропизмах мы имеем дело с раздражимостью. В настиях, эволюционно более высоких формах чувствительно-двигательных явлений у растений, имеется возбудимость. Особенно ярким примером являются растения с сократительными движениями.

В сравнительной физиологии животных известно несколько ступеней развития чувствительно-двигательных систем [16, 30]. Мы рассмотрим три основных ступени. В наинизшей из них имеется диффузное распределение чувствительно-двигательных элементов. Имеется понятие «независимых эффекторов», которые не только способны к движениям, но также воспринимают раздражения, т. е. одновременно выполняют функции как эффектора, так и рецептора. Еще в середине XIX века Гофмейстер пришел к заключению, что все молодые ткани растений способны воспринимать раздражения и отвечать на них [11]. По И. П. Павлову, функция нервной системы у растений разлита по всем клеткам [24].

На следующей ступени две упомянутые функции,—восприятие раздражения и ответ движением,—у животных распределены по отдельным участкам, находящимся на некотором расстоянии друг от друга. В связи с их пространственным разделением появляется новый элемент, связывающий оба концевых органа. Основная его функция—передача раздражения от рецептора к эффектору. В развитой форме—это нерв [16].

У растений обычны случаи, когда чувствительные и связанные с ними двигательные участки пространственно разобщены. Еще Ч. Дарвин, изучая совместно со своим сыном Френсисом ростовые движения кончика корня и верхушки стебля, предположил, что, по-видимому, в их концевых частях вырабатываются особые вещества, которые, передвигаясь по

направлению к основанию, на некотором расстоянии от верхушек вызывают ростовые изгибы. Общеизвестно, что гениальная догадка Ч. Дарвина о гуморальной связи между рецептором и эффектором впоследствии была полностью подтверждена. Другим, более ярким, примером может служить лист стыдливой мимозы. Здесь также имеется схема: раздражение—передача—движение, однако передача осуществляется «нервным», вернее «нервногуморальным» путем.

Наивысшей ступенью развития чувствительно-двигательных систем у животных является рефлекторная дуга, состоящая из пяти звеньев. Здесь налицо характерные для второй ступени рецептор и эффектор. Кроме них, появляется новое важное звено—центр переработки восприятий, в наиболее развитом виде—мозг. В связи с появлением центра, проводящий путь усложняется: взамен одного нервного пути возникают два—афферентный, ведущий от рецептора к центру, и эфферентный, направляющийся от центра к эффектору.

На первый взгляд кажется неправдоподобным, чтобы у растений имелась рефлекторная дуга. Проблематичным здесь является вопрос о наличии центра переработки восприятий. В пользу данного вопроса служит положение, что ведь и центр рефлекторной дуги у животных имел свою эволюцию и прошел длинный путь развития со множеством ступеней, начиная от очень примитивных. Само собой разумеется, что если у растений и есть какой-то центр, то он может быть самым примитивным. Из вышеизложенного о трех группах чувствительно-двигательных систем у высших растений можно вывести, что речь о наличии у них рефлекторной дуги может вестись только в отношении сократительных движений.

Бос описывает рефлекторную дугу у стыдливой мимозы [5]. В главном черешке листа мимозы с четырьмя вторичными черешками от каждого из них идет по сосудистому пучку. В подушечке главного черешка эти четыре пучка приближаются друг к другу, но не соединяясь и даже не касаясь. Сторонники гидростатического толкования передачи возбуждения полагали, что проводящую функцию выполняет ксилема [34]. Однако по этому вопросу было высказано и другое мнение: еще в самом начале нашего столетия функцию проведения возбуждения Габерландт приписывал не ксилеме, а флоеме [33]. Бос экспериментально подтвердил второе предположение [5]. Возбуждение идет по удлинненным трубчатым живым клеткам флоемы, поперечные перегородки которых действуют как синаптические мембраны, и в этих местах между клетками, по-видимому, имеется гуморальная связь. Возможно здесь происходит не только передача раздражения, но и его усиление, как предположено для перехватов Ранвье на нервах животных. В подушечке главного черешка, предположительно являющейся центром описываемой дуги, импульс от одного нервного пути (центростремительного) переходит в близлежащую часть другого пути (центробежного), по которому возбуждение идет в обратном направлении к другому подчерешку, и здесь листочки попарно складываются. По всей вероятности, в месте передачи импульса от одного «нерва» к другому возбуждение не только не ослабевает, но даже усили-

вается. Так, в опытах Боса раздражение от места воздействия дошло до подушечки за 18 секунд, между тем как обратный путь от подушечки до другого подчерешка, приблизительно равное расстояние, было покрыто за 3 секунды. По-видимому, в подушечке мимозы происходит не простая передача импульса, но также его переработка.

Не все элементы чувствительно-двигательных систем у растений развиты одинаково. Сравнительно самым развитым является двигательный узел. Может быть именно поэтому двигательная часть систем бросается в глаза особенно сильно. По той же причине все случаи чувствительно-двигательных явлений в руководствах по физиологии растений рассматриваются в главах о росте или о движениях. В редких случаях очень небольшое развитие получают и рецепторы, обычно являющиеся диффузными [33]. Что же касается центра, вопрос о нем изучен весьма слабо и предположение Боса, очень оригинальное, нуждается в проверке и подтверждении. Само собой разумеется, что у растений должны быть хотя бы весьма примитивные «нервные» пути, иначе не было бы и сократительных движений.

Много неясных и малоисследованных вопросов имеется в физиологии чувствительно-двигательных явлений у растений. В последние годы наблюдается повышенный интерес к некоторым из этих вопросов [6—10, 19].

Поступило 23.X 1967 г.

Ա. Գ. ԱՐԱՐԱՏՅԱՆ

ԲԱՐՃՐԱԿԱՐԳ ԲՈՒՅՍՆԵՐԻ ՊԱՐԱՏՈՆԻԿ ԶԳԱՑՈՂԱԿԱՆ-ՇԱՐԺՈՂԱԿԱՆ ՍԻՍՏԵՄՆԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ա. մ. փ. ո. փ. ո. մ.

Բարձրակարգ բույսերի պարատոնիկ շարժումներն են տրոպիզմները և նաստիանները: Նրկու տիպի շարժումներն էլ վեկտորային են: Տրոպիզմների վեկտորությունը կախված է արտաքին գրգռիչի դիրքից տարածության մեջ: Որպես ունեցատոր (ընկալիչ) է գործում օրգանի զագաթնային մասը, որտեղից նրա մի կողմով դանդաղ իջնում կամ բարձրանում են աճման հորմոնները և որոշակի տեղում միակողմանի ուժեղացնում հյուսվածքի աճումը: Օրգանն ուղղվում է գրգռիչի ուղղությամբ (դրական կամ բացասական) կամ լայնակի (դիատրոպիզմ): Աճման հորմոնները ոչ միայն փոխադրում են գրգռները, այլև ալն վերափոխում և ուժեղացնում են: Այստեղ մեծ դեր է խաղում նաև հետադարձ կապը:

Նաստիանների վեկտորությունը կախված չէ միջավայրից, այն պայմանավորվում է շարժվող օրգանի կառուցվածքով և նրա մեջ տեղի ունեցող պրոցեսներով: Նաստիաններն ունեն իրենց հատուկ, միշտ կայուն ներքին վեկտորություն: Շարժման բնույթի հիման վրա նրանք բաժանվում են երկու ենթախմբի՝ աճման և կծկման նաստիաններ: Առաջին ենթախմբի նաստիանները շատ

մոտ են կանգնած տրոպիզմներին. երկու դեպքում էլ շարժման (թեքման) պատճառը միակողմանի աճումն է: Կծկման նաստիաները խիստ տարբերվում են աճման նաստիաներից:

Նրանց շարժման պատճառը պրոտոպլազմայի կծկումն է: Այդ նաստիաները միայն երիտասարդ մասի հետ չէ, որ կապված են և օրգանի ծերացմանը զուգընթաց չեն վերանում: Նաստիաները գործում են օրգանի ամբողջ կյանքի ընթացքում, ունեն իմպուլսային բնույթ: Գրգիռն այստեղ փոխադրվում է «ներվա-հումորալ» եղանակով՝ կենդանի (հյուսվածքներով, ուստի և փոխադրման պրոցեսը կատարվում է շատ արագ, վայրկյանների ընթացքում: Կծկված օրգանը մոտ 10—15 րոպեում վերականգնվում և ընդունակ է դառնում նորից կծկվելու: Կծկման օրգանը կարող է գործել բազմաթիվ անգամներ:

Բարձրակարգ բույսերի այս երեք խմբերի շարժումներից միայն կծկման նաստիաներն են, որ շատ թե քիչ նման են մկանային շարժումներին:

Վերոհիշյալի հիման վրա նպատակահարմար ենք գտնում կծկման նաստիաները առանձնացնել մյուս նաստիաներից որպես մի հատուկ խումբ անվանելով կծկման շարժումներ: Տրոպիզմները և մյուս նաստիաները հարկավոր է միավորել մեկ խմբի մեջ և անվանել աճման շարժումներ:

Վերջին տարիներին աճել է հետաքրքրությունը բույսերի զգացողական-շարժողական երևույթների նկատմամբ: Մի շարք գիտնականներ ներկայումս զբաղվում են այդ երևույթների ուսումնասիրությամբ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Արարատյան Ա. Գ. Բույս և էլեկտրականություն, Երևան, 1966:
(Արատյան А. Г. Растение и электричество, Ереван, 1966, на арм. языке).
- Аристотель. О возникновении животных, 1940.
- Арциховский В. Раздражимость и органы чувств у растений, 1912.
- Беритов И. С. Общая физиология мышечной и нервной систем, т. 1, 1947.
- Бос Дж. Ч. Избранные произведения по раздражимости растений, т. I и II, 1964.
- Горчаков В. В. Сб. Физико-химические основы происхождения биопотенциалов, стр. 155—158, 1964.
- Гунар И. И. Известия ТСХА, 2, стр. 3—26, 1953.
- Гунар И. И. и Синюхин А. М. Известия ТСХА, 4, стр. 7—22, 1959.
- Гунар И. И. и Синюхин А. М. ДАН СССР, т. 142, 4, стр. 954—956, 1962.
- Гунар И. И., Синюхин А. М., Сална Л. Я., Царева Л. А. Известия ТСХА, 2, стр. 7—19, 1961.
- Дарвин Ч. Сочинения, т. 8, 1941.
- Зёдинг Г. Ростовые вещества растений, 1955.
- Ивановский Д. И. Физиология растений, 1919.
- Иост Л. Физиология растений, 1914.
- Қалмыков К. Труды инст. истории естеств. и техн., т. 32, стр. 58—90, 1960.
- Коштоянц Х. С. Основы сравнительной физиологии, т. II, 1957.
- Леваковский Н. Ф. Записки Ак. наук, т. IX, кн. II, стр. 102—120, 1866.
- Леваковский Н. Ф. О движении раздражимых органов растений, 1867.
- Лоу-Чень-хо. Журнал общей биологии, т. 19, 5, 1958.
- Любимова М. Н. Сб. Молекулярная биология (проблемы и перспективы), стр. 250—259, 1964.
- Любимова М. Н., Демяновская Н. С., Файн Ф. С., Чумакова Л. П. Журнал эволюционной биохимии и физиологии, т. II, 2, стр. 139—144, 1966.
- Максимов Н. А. Краткий курс физиологии растений, 1958.
- Молиш Г. Физиология растений как теория садоводства, 1933.

24. Павлов И. П. Полное собрание сочинений, 1951.
25. Ротерт В. А. Труды об-ва естествоисп. при Казанском ун-те, т. 26, 5, 1893.
26. Рязанская К. В. Труды инст. истории естеств. и техн., т. 14, 2, стр. 428—458, 1957.
27. Сеченов И. М. Избранные произведения, т. 1, 1952.
28. Холодный Н. Г. Фитогормоны, 1939.
29. Холодный Н. Г. Чарлз Дарвин и учение о движениях растительного организма. В книге Чарлз Дарвин, сочинения, т. 8, стр. 5—34, 1941.
30. Buddenbrock W. Vergleichende Physiologie, 1953.
31. Bünning E. Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanzen, 1953.
32. Haberlandt G. Sinnesorgane im Pflanzenreich, 1901.
33. Haberlandt G. Physiological plant anatomy, 1904.
34. Pfeffer W. Pflanzenphysiologie, bd. II, 1904.
35. Sachs J. Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie, 1887.
36. Wiesner J. Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, 1881.