

В. О. КАЗАРЯН, Г. Е. ВАРТАНЯН

## О ВЛИЯНИИ МОЩНОСТИ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ И УСЛОВИЙ КОРНЕОБИТАЕМОЙ СРЕДЫ НА АЗОТНЫЙ ОБМЕН ЛИСТЬЕВ

В работе изучалось содержание различных форм азота, аминокислот и амидов в листьях некоторых растений после частичного удаления корней. Установлено, что параллельно с уменьшением общей массы корней усиливается распад белков и увеличивается содержание аминокислот, амидов и аммиачного азота в листьях. Этот процесс отмечался и при создании в корнеобитаемой среде экстремальных температурных условий. Содержание аммиака в листьях существенно уменьшается при формировании на растениях воздушных корней. Делается вывод о том, что корни участвуют в метаболической реутилизации промежуточных продуктов азотного обмена в надземных органах, в первую очередь в листьях.

При изучении различных аспектов корне-лиственной корреляции роста и обмена веществ часто прибегают к прививке и другим фитотехническим приемам [1—4]. С помощью подобной методики установлена непосредственная зависимость мощности и энергии роста одной из полюсно расположенных систем от другой. Подобная взаимообусловленность выявлена и в отношении активности обменных реакций, протекающих в корнях или листьях [5]. Одним из наиболее характерных показателей коррелятивного влияния корней на жизнедеятельность листьев может служить азотный обмен.

При обрезке надземных метамеров или корней существенно повышается потребность растений в азоте для восстановления утраченных органов путем синтеза важнейших клеточных структур—нуклеиновых кислот, нуклеопротеидов, белков, хлорофилла и пр. При глубокой обрезке корневой системы резко сокращается ее поглотительная поверхность, и в этом случае основным источником азота остаются внутренние резервы тех органов, которые не подвергались обрезке. В этом случае скорость восстановления утраченных частей в существенной степени должна зависеть прежде всего от мобильности азотсодержащих соединений клетки листьев и других жизнедеятельных органов.

Для экспериментальной иллюстрации степени готовности листьев к снабжению регенерирующих корней азотом, а также роли последних в подавлении регрессивного азотного обмена в листьях в течение 1974—1976 гг. был проведен ряд исследований. Некоторые результаты этих опытов, проведенных с подсолнечником сорта Гигант 549, кукурузой сорта Картули круги, бирючины и других растений, приводятся ниже.

Методика первого опыта заключалась в следующем: из почвы выкапывались вегетирующие растения, у которых удалялась часть корней—у одной группы примерно 50, у другой—90%, оставшаяся часть последних погружалась в дистиллированную воду для исключения азотного питания. Вода регулярно аэрировалась с помощью пульверизатора. Спустя 48 час. определялись формы азота в листьях по Кьельдалю [6], содержание аминокислот модифицированным методом для тонкостойной целлюлозы [7] и аммиачный азот [8].

Согласно полученным данным, содержание общего и белкового азота в листьях опытных растений подсолнечника и кукурузы (табл. 1) намного ниже, чем в контроле.

Таблица 1  
Количественные изменения форм азота в листьях в связи с уменьшением массы корней

Объекты	Варианты	Азот, мг/г сухого вещества				Белковый азот, % от общего
		общий	небелковый	белковый	белковый неоселковый	
Подсолнечник	контроль	34,36	11,08	23,28	2,09	67,7
	удалено 50% корней	32,90	16,12	16,78	1,04	51,0
	удалено 90% корней	20,50	16,42	4,08	0,25	19,9
Кукуруза	контроль	22,40	13,44	8,96	0,66	40,0
	удалено 50% корней	21,80	15,05	6,75	0,44	30,0
	удалено 90% корней	18,90	17,14	1,76	0,10	9,3

У подопытных растений обнаруживается параллелизм между массой корней и указанными формами азота. При этом весьма характерно, что убыль общего азота у растений со срезанными корнями осуществляется исключительно за счет уменьшения белкового азота. В отношении же небелкового выявлена противоположная картина: его содержание увеличивается, что свидетельствует об энергичном гидролизе белков и передвижении аминокислот к корневой системе для участия в восстановлении утраченных частей.

Уменьшение белкового азота в листьях растений подсолнечника с 50% корней составляет 27,92%, а в листьях растений с 10% корней—78,61%. В отношении кукурузы эти показатели соответственно составляют 24,67 и 73,91%.

Такое усиление гидролитической деятельности ферментов листьев, видимо, следует объяснить резким сокращением общей массы корней и в связи с этим подавлением их жизнедеятельности. Не имея возможности поглощать азот, они получают его из надземных органов, в силу чего происходит энергичный распад белковых молекул листьев и, по всей вероятности, увеличивается содержание аминокислот и амидов, которые затем передвигаются к корням для удовлетворения потребности в них.

Это предположение иллюстрируется в следующей таблице, где приводятся данные об изменении содержания отдельных аминокислот и амидов в листьях контрольных и опытных растений (табл. 2).

Таблица 2

Изменение содержания аминокислот и амидов в листьях вследствие сокращения общей массы корней растений, мг/г сухого вещества

Состав аминокислот	Подсолнечник			Кукуруза		
	варианты опыта					
	контроль	удалено 50% корней	удалено 90% корней	контроль	удалено 50% корней	удалено 90% корней
Лизин	0,09	0,14	0,12	0,18	0,05	0,22
Аргинин	0,12	0,30	0,53	0,37	0,35	0,39
Гистидин	0,12	0,26	0,74	0,31	0,40	0,54
Аспарагин	2,24	5,34	9,06	12,65	22,25	13,74
Глутамин	1,04	1,19	1,28	4,37	5,00	4,66
Серин + глицин	0,10	1,20	0,74	1,13	1,89	2,24
Треонин	0,10	0,08	0,32	0,18	0,26	0,26
Аланин	0,11	0,27	0,28	0,11	0,17	0,16
Пролин*	++	++	++	—	—	—
Метионин	0,15	0,35	0,70	0,28	0,48	0,46
Валин	0,47	1,89	1,86	1,50	1,41	1,79
Фенилаланин	0,71	2,18	1,02	1,02	1,20	3,72
Лейцины	0,43	1,32	1,32	0,34	0,90	0,80
Сумма аминокислот	5,68	13,52	19,54	22,34	24,36	28,79
Сумма амидов	3,28	6,53	10,34	17,02	17,24	18,40

\* Пролин обнаружен в листьях подсолнечника, притом в весьма незначительном количестве.

Как показывают приведенные цифры, сокращение массы корней привело к увеличению содержания аминокислот и амидов в листьях, что особенно наглядно видно при сравнении общей суммы аминокислот и амидов в листьях опытных вариантов.

В листьях подсолнечника, имеющих лишь 10% корневой системы, общая сумма аминокислот в 3,44 раза больше таковой контроля. У кукурузы эта разница составляет 1,28. В отношении амидов получены примерно аналогичные данные, однако в отличие от остальных аминокислот их содержание довольно высоко.

Столь заметное нарастание количества аминокислот в листьях, особенно амидов, является наглядным показателем гидролитической активности протеаз вследствие повышенной потребности регенерирующих корней в азоте. В этом отношении интересны результаты тех исследований, которые показывают, что лишь с восстановлением массы нормального корнелистового соотношения начинается рост листьев и прекращается распад белков в них [5, 9].

Следует полагать, что гидролиз белков не ограничивается лишь образованием аминного азота. Регрессивный азотный обмен в связи с корневой недостаточностью, видимо, продолжается до выделения аммиака. Действительно, определение содержания аммиака спустя 2 дня после обрезки корней привело к подтверждению этого предположения (табл. 3).

Примененный фитотехнический прием, при котором в существенной степени сокращается поглотительная и метаболическая поверх-

Таблица 3

Изменение содержания аммиачного азота в листьях в связи с уменьшением общей массы корней

Объекты	Варианты	Аммиак, мг/г сырого вещества		Увеличение, % от исходного
		исходное количество	спустя 2 дня	
Подсолнечник	контроль	0,014	0,019	135,7
	удалено 50% корней	0,014	0,026	185,7
	удалено 90% корней	0,014	0,43	307,1
Кукуруза	контроль	0,010	0,013	130,0
	удалено 50% корней	0,010	0,020	200,0
	удалено 90% корней	0,010	0,033	333,0

ность корней, казалось бы должна была привести к наиболее полному использованию имеющихся в листьях азотистых соединений. Однако выявлена противоположная картина—усиление регрессивного азотного обмена и выделение аммиака, что отмечалось ранее [10].

В целом ряде исследований приводятся экспериментальные данные в пользу высказанного ранее Курсановым [10] предположения о специфической функции корней—метаболической реутилизации промежуточных продуктов листового обмена, в первую очередь азотистых соединений [11—13]. При резком сокращении общей поверхности корней существенно подавляется указанная функция, и продолжается распад промежуточных продуктов азотного обмена листьев до образования аммиака. Этим именно объясняется энергичное пожелтение и отмирание листьев при их изоляции от растений или проведении кольцевого надреза на ветвях [14, 15], тогда как укорененные листья даже при погружении в дистиллированную воду сохраняют жизнедеятельность достаточно долгое время [16].

Роль корневой системы в процессах азотного обмена и в связи с этим подавление процессов распада азотсодержащих соединений наиболее ярко проявились в опытах с седумом (*Sedum rubrotinctum*). Одна из приспособительных реакций этого растения к засушливым условиям заключается в образовании на его побегах и от основания толстых листочков воздушных корешков в условиях засухи или при исключении подачи воды. Изолированные побеги этого растения обнаруживают длительную жизнеспособность именно в результате формирования на них воздушных корешков, тогда как непрерывное их удаление ускоряет высыхание побегов.

Учитывая это свойство, мы попытались выяснить роль воздушных корешков в азотном обмене листьев изолированных побегов. При этом предполагалось, что в зависимости от наличия или удаления указанных корешков содержание аммиака в листочках должно быть неодинаково.

Подобрав идентичные по мощности растения, носящие примерно одинаковое число листочков, мы разделили их на 3 группы: растения I группы были оставлены в качестве контроля; у растений II группы

срезались стебли, которые переносились в стеклянные сосуды без воды, а вновь образующиеся воздушные корни регулярно удалялись. У последней группы корни сохранялись. На 15-й и 27-й дни опыта брались листочки из всех групп растений, в которых определялось содержание аммиака (табл. 4).

Таблица 4  
Содержание аммиака в листьях опытных растений с воздушными корнями и без них, мг/г сырого вещества

Группы растений	Содержание аммиака			
	15-й день		27-й день	
	мг	%	мг	%
Контрольные растения, лишенные корней	0,024	100,0	0,084	100,0
Изолированные стебли, лишенные корней	0,055	229,2	0,175	203,4
Изолированные стебли с воздушными корнями	0,020	83,3	0,043	50,3

Полученные цифровые данные наглядно показывают, во-первых, существенное увеличение содержания аммиака в листьях растений, лишенных воздушных корней. Удаление последних у контрольных растений с материнокими корнями привело к увеличению количества этого соединения в листьях примерно в 3,5 раза. Видимо, материнские корни оказались не в состоянии обеспечить нормальный азотный обмен в листьях вследствие, с одной стороны, сравнительно большого расстояния между листьями и корнями, с другой—слабой представленностью последних. Таким образом, воздушные корешки, отходящие непосредственно от основания листочков, сыграли более существенную роль в метаболической реутилизации промежуточных азотсодержащих звеньев листового обмена, нежели материнские корни. Этим лишь можно объяснить, что на 12-й день прирост аминокислот в корнях I группы растений составлял 350, а в листьях III группы—215%.

У растений, лишенных воздушных корней, метаболическая реутилизация промежуточных продуктов азотного обмена приходится на материнские корни, к которым направляются разнообразные азотсодержащие соединения из надземных органов по флоэме [16—18]. Если создать экстремальные условия для функционирования корней, передвижение к ним указанных соединений прекратится и, так же как у скольцованных растений, по всей вероятности, начнется распад белков вплоть до выделения аммиака в листьях. С целью иллюстрации этого предположения нами были предприняты опыты с различными растениями.

В первом опыте молодые растения подсолнечника (сорт Гигант 549) и кукурузы (сорт Картули круги), выращенные в 5-литровых глиняных вазонах, делились на 5-групп по 5 растений в каждой, которые в течение 25 дней дифференцированно пол-

вались: растения I группы—ежедневно, II—через день, III—через 2 дня, IV—через 3 дня, V—через 4 дня. При каждом поливе использовалось одинаковое количество воды.

В условиях подобного водного режима на 25-й день опытные растения резко различались по общей вегетационной мощности как надземных органов, так и корневой системы.

Учитывая существенное влияние водного режима на ферментативный гидролиз листьев [19], приводящий к нарушению азотного обмена [20—23], а также усилению распада нуклеиновых кислот [24—26] и подавлению поступления ассимилятов к корням [27, 28], мы полагаем, что все эти коренные перестройки в обменных реакциях, а также сокращение массы корней должны привести к распаду белков до выделения аммиака. Действительно, определение содержания аммиака в листьях привело к подтверждению этого предположения (табл. 5).

Таблица 5  
Влияние водного дефицита на содержание аммиака в листьях,  
мг/г сырого вещества

Группа растений	Режим полива	Подсолнечник		Кукуруза	
		мг	%	мг	%
I	ежедневно	0,007	100,0	0,010	100,0
II	через день	0,015	214,2	0,015	150,0
III	через 2 дня	0,018	257,1	0,016	160,0
IV	через 3 дня	0,019	271,1	0,028	280,0
V	через 4 дня	0,030	428,5	0,031	310,0

Как следует из приведенных в таблице данных, по мере уменьшения частоты полива и, следовательно, ухудшения водного режима растений и сокращения общей поглотительной и метаболической площади корней нарастает содержание аммиака в листьях. Аналогичным образом реагируют растения, корни которых подвергаются влиянию экстремально повышенной температуры. Эта зависимость показана в опытах с томатом (сорт Ереван 14) и подсолнечником (сорт Гигант 549).

Из почвы выкапывались молодые растения, корни их промывались водопроводной водой и затем погружались в дистиллированную воду, в одном варианте имеющую температуру 30°, в другом—50°. Спустя 3 и 6 час. определялось содержание аммиака в листьях (табл. 6).

Как видно из приведенных данных, повышенная температура корнеобитаемой среды уже через 3 час. вызывает заметное изменение в азотном обмене листьев. Если за 3 час. в условиях 30° содержимое аммиака в листьях подсолнечника повысилось лишь в 3 раза, то за это же время при 50° оно повысилось более чем в 5 раз. Эти показатели сравнительно ниже у томата. Видимо, видовые особенности растения играют существенную роль. Томат, как известно, является многолетником. В хозяйственном отношении однолетность обуславливается лишь наступлением неблагоприятных условий зимы. В связи с много-

Таблица 6  
Зависимость содержания аммиака в листьях растений  
от температуры корнеобитаемой среды,  
мг/г сырого вещества

Температура среды	Экспозиция, час	Подсолнечник	Томат
30°	3	0,006	0,020
30°	6	0,016	0,028
50°	3	0,025	0,033
50°	6	0,030	0,040

летним образом жизни листья их характеризуются более повышенной устойчивостью белков и могут долго жить во влажной атмосфере, как это установлено в отношении листьев лимона [29].

Мы располагаем экспериментальными данными о влиянии повышенной температуры на усиление гидролитической активности белков [30—35]. Однако в наших опытах воздействию высокой температуры подвергались корни, а определение аммиака проводилось в листьях. В данном случае регрессивный азотный обмен в листьях был обусловлен подавлением жизнедеятельности корней.

Зависимость активности выделения аммиака листьями от температуры корнеобитаемой среды более наглядно выявляется у укорененных листьев, имеющих более непосредственную связь с отходящими от них корнями. Поэтому создание повышенных температурных условий в корнеобитаемой среде, разумеется, должно привести к быстрому нарушению обмена азотистых веществ в клетках листовой пластинки и в связи с этим выделению аммиака.

Ускоренные листья хризантемы (*Chrysanthemum carinatum*), герани (*Pelargonium zonale*), узумбарской фиалки (*Saintpaulia ionantha*) корнями погружались в сосуды с водой различной температуры (21°—контроль и 50°—опытный), листовые же пластинки находились в условиях 28—30°. Это достигалось созданием двух различных камер с теплоизоляционной перегородкой. Верхнее отделение, где находились листовые пластинки, и нижнее, с корнями, оказались в различных температурных условиях. Спустя 3 дня определялось содержание аммиака в листьях (табл. 7).

Полученные данные, в отличие от предыдущих, свидетельствуют о более заметном влиянии повышенной температуры корнеобитаемой среды на регрессивный азотный обмен в листьях. В условиях 50° содержание аммиака в листьях хризантемы увеличилось в 4, у герани в 2,2, фиалки—в 1,5 раза. Среди этих растений многолетними являются фиалка и герань, которые более устойчивы к регрессивному азотному обмену в условиях нарушения функциональной связи между двумя полярными органами. Именно эта биологическая специфичность обуславливает скорость дезаминирования азотных соединений при подавлении деятельности корней влиянием экстремально высоких температур.

Таблица 7  
Влияние дифференцированного температурного режима  
корнесобитаемой среды на выделение аммиака  
лиственной пластинкой

Объекты	Температура среды	Содержание аммиака	
		мг/г сырого вещества	%
Хризантема	21°	0,019	100,0
	50°	0,057	400,0
Гераль	21°	0,024	100,0
	50°	0,053	220,0
Фиалка	21°	0,011	100,0
	50°	0,017	163,6

Азот, один из необходимых и трудно добываемых растением элементов минерального питания, непрерывно находится в большом круговороте [36]. При этом значение корней, как следует из вышеизложенных результатов, экспериментов других исследователей и некоторых теоретических положений, заключается именно в метаболической реутилизации промежуточных звеньев азотного обмена листьев, в результате которой круговорот азота в корне-лиственной среде становится биологически необходимым для растения в целом.

Исследованиями, проведенными в последние десятилетия, выявлена одна из важнейших физиологических функций корней—биохимическое превращение поглощенных ими минеральных веществ и синтез разнообразных метаболитов, необходимых для нормального функционирования листьев и роста растений. Корни подвергают метаболизму даже минеральные вещества внекорневого поглощения. Из листьев они поступают в корни и, подобно другим поглощенным ими элементам минерального питания, вовлекаются в метаболизм [37—40].

Тот факт, что при обрезке или подавлении функциональной деятельности корней усиливается ферментативный распад белков [41—43] и нуклеиновых кислот [44, 45 и др.], уже дает основание считать, что корни участвуют не только в синтезе, но и в обновлении белков в листьях, поскольку распад начинается именно с прекращением обновления.

Следует полагать, что одним из путей качественного изменения белков является их самообновление, при котором после полного обновления молекул меняется и качество, соответственно новым условиям и стадиям развития растения в целом, данного органа или клетки. При таком допущении вправе думать, что многие аминокислоты, высвобожденные из молекул белков в ходе их обновления, не могут вновь принять участие в этом непрерывном процессе. Они возвращаются к корням и путем дез- и переаминирования принимают участие в образовании иных аминокислот, необходимых для построения новых или обнов-

ления молекул существующих белков. По всей вероятности, с этим обстоятельством связан непрерывный круговорот азота в корне-лиственной сфере растений.

Исходя из этих теоретических предпосылок, теперь уже нетрудно объяснить механизм образования аммиака в листьях при удалении или подавлении жизнедеятельности корней. При отсутствии корней, как неоднократно отмечалось [41—43], начинается ферментативный распад белков с образованием аминокислот и амидов. Эти промежуточные продукты азотного обмена накапливаются в листьях или поступают в другие растущие части, но в связи с отсутствием иных корневых метаболитов, а также исключением роста [46—48] не вовлекаются в синтез или в процесс обновления белков. При таких условиях продолжается распад аминокислот и амидов до образования аммиака, который как ядовитое соединение отравляет не только лист, но и другие органы. При наличии корней осуществляются нормальный синтез и обновление белков в листьях и других надземных органах, а образовавшиеся промежуточные продукты азотного обмена, не принимающие участия в этих процессах, возвращаются к корням для повторного метаболизма и образования качественно новых аминокислот. Таким образом, как мы видим, выявляется новая биологическая особенность корневой системы, которая заключается в метаболической реутилизации промежуточных продуктов азотного обмена листьев.

Институт ботаники АН АрмССР

Поступило 2.VIII 1977 г.

Վ. Հ. ՂԱԶԱՐՅԱՆ, Գ. Ե. ՎԱՐԴԱՆՅԱՆ

**ԱԶՈՏԱՅԻՆ ՇՐՋԱՆԱՌՈՒԹՅԱՆ ՎՐԱ ԱՐՄԱՏԱՅԻՆ ՍԻՍՏԵՄԻ  
ԵՎ ԱՐՄԱՏԱՐԵԱԿ ՄԻՋԱՎԱՅՐԻ ՊԱՅՄԱՆՆԵՐԻ  
ԱԶԴԵՑՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ**

**Ա մ փ ո փ ո լ մ**

Բույսերում ազոտական շրջանառությունը, ինչպես հայտնի է, սկսվում է արմատների կողմից կլանված հանքային նյութերի նյութափոխանակությունից: Սակայն արմատների դերը նշված պրոցեսներում դրանով չի սահմանափակվում: Կատարված փորձերը, որոնք դրվել են տարբեր արմատային զանգվածով, օդային արմատներ ունեցող և արմատակալված տերևների վրա, ցույց են տվել, որ արմատների մի մասի հեռացումը, կամ արմատային միջավայրում էքստրեմալ շերտային պայմանները նպաստում են տերևներում ազոտի ռեգրեսիվ նյութափոխանակությանը մինչև ամոնիումի անջատումը: Բույսերի վրա օդային արմատների առկայությունը՝ ընդհակառակը, զգալի չափով նվազեցնում է տերևներից ամոնիումի անջատումը:

Կատարված փորձերի, ինչպես և այլ հեղինակների ուսումնասիրությունների արդյունքները բերել են այն եզրակացության, որ արմատները մասնակցում են տերևների ազոտային նյութափոխանակության միջանկյալ պրոդուկտների մետաբոլիկ վերամշակմանը:

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Сагайдак И. Н. Сельскія і семенаводства, 5, 1952.
2. Любинский Н. А., Загороднец А. И. и Сытник К. М. Взаємодія надземных і падземных органаў раслін. Кіў, 1963.
3. Молотковский Г. Х. и Костышин С. С. Вестн. с/х науки, 9, 1964.
4. Узенбаев Е. Х. и Салиментов Х. Вестн. с/х науки, Алма-Ата, 6, 1966.
5. Казарян В. О., Давтян В. А. Биологический журнал Армении, 19, 1, 1966.
6. Белозерский А. Н. и Проскуряков И. И. Практическое руководство по биохимии растений. М., 1951.
7. Маркосян Л. С. Изв. АН АрмССР, 11, 12, 1958.
8. Плешков Б. П. Практикум по биохимии растений. М., 1968.
9. Казарян В. О., Давтян В. А. Биологический журнал Армении, 20, 11, 1967.
10. Курсанов А. Л. Тимирязевские чтения, XX, М., 1960.
11. Казарян В. О., Абрамян А. Г., Вартамян Г. Е. ДАН АрмССР, 54, 5, 1972.
12. Казарян В. О., Абрамян А. Г. Мат-лы I Закавказ. конф. по физиологии растений, Баку, 1967.
13. Казарян В. О., Абрамян А. Г. ДАН АрмССР, 47, 1, 1968.
14. Винокур Р. Л. ДАН СССР, 93, 2, 1953.
15. Некрасова Т. В. Физиология растений, 5, 6, 1958.
16. Казарян В. О. Старение высших растений., М., 1969.
17. Цветкова И. В., Воронина И. Н. Тез. докл. конф. по физиологии и устойчивости растений, 3—7 марта. М., 1959.
18. Oghoghorle C. G. Pate L. S. Planta, 104, 1974.
19. Сисакян Н. М. Биохимическая характеристика засухоустойчивости растений. М., 1940.
20. Mothes K. Angew. Bot., 30, 4, 1956.
21. Петиков Н. С., Берко Н. Ф. Физиология растений, 12, 1, 1963.
22. Логунов А. П. Сб.: Обмен веществ и питание растений. Минск, 1972.
23. Савицкая Н. Н. Физиология растений. 19, 4, 1972.
24. Жолкевич В. Н. Тр. Ин-та физиол. растений им. К. А. Тимирязева, 9, 1955.
25. Жолкевич В. Н. Сб.: Биол. основ. орошаемого земледелия. М., 1957.
26. Gates C. T., Bonner L. Plant, 34, 1959.
27. Алексеев А. М. Физиологические основы влияния засухи на растения, уч. зап. Казанск. гос. ун-та, 997, 5—6, 1937.
28. Максимов П. А. Успехи совр. биологии, 11, 1, 1939.
29. Салыгин Г. А., Матвеева Н. М. Физиол. раст., 8, 1, 1961.
30. Алатергот В. Ф. Изв. АН СССР, 1, 1936.
31. Алатергот В. Ф. Тр. Ин-та физиологии им. К. А. Тимирязева, 1, 2, 1937.
32. Алатергот В. Ф. Тез. докл. XII Отчет научн. сессии, Зап. сибирск. фил. АН СССР. Новосибирск, 1958.
33. Алатергот В. Ф. Тез. докл. конференции по физиол. устойчивости растений, 13—17 марта. М., 1959.
34. Сухоруков К. Т. Физиология иммунитета растений. М., 1952.
35. Тарчевский И. А. Уч. зап. Казанск. гос. ун-та, 118, 1, 1958.
36. Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растениях. М., 1976.
37. Nelson C. D., Gorham P. R. Kanad. Journ. Bot., 37, 3, 1959.
38. Nelson C. D., Gorham P. R. Kanad. Journ. Bot., 37, 3, 1959.
39. Nelson C. D., Claus H., Martimer D. C., Gorham P. R. Plant Physiology., 3, 6, 5, 1961.
40. Gorski M., Sokot W. Roczn. Globoznawerl, 12, 1962.
41. Chibnall A. C. Protein metabolism in the Plant New Haven, 1939.
42. Mothes A. Naturwissenschaften, 15, 1960.
43. Кулаева О. Н., Воробьева И. П. Физиол. растений, 9, 1962.

44. *Wallgehn R.* Flora, 151, 1961.
45. *Osborne D.* Plant. Physiol., 37, 1962.
46. *Ropp R. S.* De Ann. Bot., 10, 37, 1946.
47. *Ropp R. S.* De Ann. Bot., 10, 40, 1946.
48. *Мирошниченко К. Г.* ДАН СССР, 83, 6, 1952.