

О ПРИРОДЕ ДЕЙСТВИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ФОРМ ГУМИНОВЫХ КИСЛОТ И ДРУГИХ СТИМУЛЯТОРОВ РОСТА РАСТЕНИЙ

Л. А. ХРИСТЕВА, доктор сельскохозяйственных наук

Между действием физиологически активных форм гуминовых кислот и других стимуляторов роста есть очень много общего: 1) растворимые гуматы и различные стимуляторы усиливают рост и развитие растений только в концентрации тысячных и десятитысячных долей процента, большие дозы угнетающе действуют на растения; 2) эффективность растворимых гуматов зависит от уровня минерального питания. Она наиболее заметна при низких или очень высоких нормах NPK, особенно при условии преобладания азота над фосфором [26, 36, 37, 70]. При изучении сочетания минерального фона со стимуляторами роста к таким же выводам пришли другие авторы [21, 22, 27, 28, 29, 33]; 3) растворимые гуматы повышают сопротивляемость растений неблагоприятным внешним условиям, в частности воздушной засухе [14, 38], высоким температурам [37], ядам (Рипачек, 1963), а некоторые их фракции действуют даже на животные организмы, повышая сопротивляемость последних радиации (Толпа, 1963; Чижевский, 1963). На повышение стойкости растений под влиянием разных стимуляторов указывают другие исследователи (И. В. Юркевич, 1963); 4) как показали работы [1, 20, 23, 39, 41], проведенные в разных районах Советского Союза, под влиянием гуминовых удобрений растения скорее созревают, у них быстрее дифференцируются и формируются зачаточные органы репродукции. Об ускоряющем влиянии на развитие растений обычных стимуляторов роста указывается в ряде работ [28, 29]; 5) гуминовые вещества и другие стимуляторы влияют на биохимические процессы в растениях и в частности на синтез сахаров, хлорофилла, белка и особенно на окислительные процессы; 6) влияние гуматов на анатомическое строение растений описано в работах ряда авторов [15, 59, 64, 66]. По другим стимуляторам имеется также немало литературы, которую приводить сейчас не имеет смысла. Для интересующихся назовем лишь книгу Р. Х. Турецкой [35], в которой приводится большая сводка таких работ.

Все это наталкивает нас на мысль, что в действии гуминовых веществ и других стимуляторов роста должен быть какой-то единый механизм несмотря на их зачастую совершенно различное химическое строение.

Попытке вскрыть в какой-то мере механизм действия гуминовых кислот и некоторых других веществ почвенного перегноя и удобрений посвящена настоящая работа.

ГЛАВНОЕ В ПРИРОДЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ДЕЙСТВИЯ РАСТВОРИМЫХ ГУМАТОВ И ДРУГИХ АКТИВАТОРОВ РОСТА

Ростовые процессы являются одним из главных проявлений жизни, так как именно в этих процессах клетка воспроизводит самое себя. Можно предположить, что главное в ростовых процессах — это синтез

белков: белков-ферментов и белков-конституентов, и что интенсивность этого синтеза в значительной степени и будет определять рост клеток и тканей организма.

Отсюда, очевидно, чем ближе будут к оптимуму условия для синтеза белка, тем быстрее будет рост клеток.

Действительно, наблюдения над бактериями показали, что на полной питательной среде они начинают быстрый рост сразу, на обедненной наблюдается период индукции, в течение которого роста почти нет. Это объясняется тем, что на бедной среде происходит депрессия множества ферментов, создающих основные метаболиты, и только после того, как созданы все необходимые ферменты, клетка переходит в состояние стационарного роста. Это и понятно, так как в природе существуют механизмы регулирования на уровне самих ферментов, которые в свою очередь управляют всей сложной системой обмена веществ в клетках.

Но ферменты — это белки. Значит, пытаясь отыскать что-то главное и единое в природе действия ускоряющих рост веществ, мы должны предположить, что оно, это главное, должно заключаться прежде всего в регулировании синтеза белка.

В последнее время благодаря применению новейших методов исследования в изучении химии белка и понимании путей его синтеза имеются большие достижения. Из этих достижений на первое место следует поставить открытие кибернетических функций нуклеиновых кислот, которые осуществляют информацию при построении белка.

«Процесс жизни требует непрерывного потока энергии, веществ и информации» [2]. Отсюда интенсивность синтеза нуклеиновых кислот должна быть одной из важнейших предпосылок быстрого роста тканей, а стимуляторы роста — оказывать влияние на этот процесс.

Считают, что «запись» информации о составе белка осуществляется в ядре при помощи ДНК*, а ее передача к белкам — при помощи РНК, которая является как бы ее «репликой». Синтез же белков идет в рибосомах, где концентрируется 90% всей РНК клетки и которые на 60% состоят из нуклеиновых кислот и на 40% — из белков.

Известно, что количество ДНК для одного и того же вида животного или растения весьма постоянно, тогда как количество РНК колеблется в зависимости от быстроты роста клеток, быстроты синтеза белка и от условий питания организма. Однако опыты, в которых микробные клетки выращивали на среде с тяжелыми изотопами C^{13} и C^{15} , показали, что РНК рибосом оказалась метаболически очень устойчивой.

Наиболее лабильной оказалась информационная форма рибонуклеиновых кислот *m*РНК, блестяще постулированная Жакобом и Моно [60], которая является промежуточным продуктом-матрицей в синтезе белка. «Различие же в скорости синтеза белка, — указывает С. Е. Бреслер, — объясняется разным количеством параллельно работающих матриц».

Установлено также, что существуют и другие формы РНК, резко отличающиеся по степени стабильности. Все формы РНК принимают участие в синтезе белка и поэтому замедление синтеза их наиболее лабильных форм и, прежде всего *m*РНК, должно сказаться на белковом метаболизме и ростовых процессах. Поскольку физиологически активные вещества оказывают влияние на растения очень быстро, они должны в первую очередь влиять на синтез тех форм РНК, которые

* Условные обозначения, которыми мы пользуемся в настоящей статье: ДНК — дезоксирибонуклеиновая кислота; РНК — рибонуклеиновая кислота; *s*РНК — растворимая РНК; *m*РНК — информационная РНК; АТФ — аденозинтрифосфорная кислота; ГТФ — гуанинтрифосфорная кислота; АМФ, ГМФ, УМФ, ЦМФ — аденозин-, гуанин-, урацил-, цитозилмонофосфорные кислоты.

отличаются максимальной лабильностью, т. е. прежде всего на *m*РНК.

На увеличение содержания белков в растениях под влиянием гуматов и других стимуляторов указывают В. Г. Котлюба, Г. А. Ронсаль (см. статьи в этом сборнике), А. А. Землянухин [11, 12].

Для того чтобы экспериментально проверить предположение о том, что стимуляторы роста усиливают синтез нуклеиновых кислот и, прежде всего ее наиболее лабильных форм, главным образом *m*РНК, мы воспользовались методом дифференцированных ингибиторов. Метод основывается на том, что некоторые вещества угнетают синтез определенных разновидностей нуклеиновых кислот, не оказывая влияния на синтез остальных их форм. Например, Гро и Хиатт [13] ввели в среду 5-фторурацил. В опытах Шантрена [42] 8-азогуанин входил в состав РНК, искажая матрицу, и либо прекращал синтез белков совсем, либо, если клетки своевременно переносились на нормальную среду, менялось качество белков.

Используя этот метод, провели ряд опытов с машем, семена которого проращивали на стимуляторах, дифференцированных ингибиторах и воде с последующей пересадкой на другую среду (методика намачивания А. В. Благовещенского и А. Ю. Кологривовой) [3]. Проростки измеряли несколько раз. В конце опыта в них определяли газометрически активность каталазы.

Таким образом, мы попытались сопоставить влияние стимуляторов роста и дифференцированных ингибиторов на скорость ростовых процессов и качество ферментных белков.

В таблицах 1 и 2 приведены результаты наиболее характерных опытов, в которых изучалось влияние 8-азогуанина на эффективность действия гумата натрия и янтарной кислоты. Все опыты ставили в трехкратной повторности, их повторяли 10 раз и они дали сходные результаты. Поэтому приведенные данные можно считать вполне достоверными.

Из таблиц 1 и 2 видно, во-первых, что 8-азогуанин ингибировал ростовые процессы и изменял качество каталазы; во-вторых, пересадка

Таблица 1. Влияние 8-азогуанина и растворимых гуматов на рост корешков маша и активность каталазы (опыт 1964 г.)

Схема опыта		Длина корня, мм			Активность каталазы, мг О ₂ за 1 час на 1 г
среда проращивания семян	среда, на которую пересаживали проростки	через 48 часов после намачивания	после пересадки		
			через 72 часа	через 96 часов	
Вода	Вода	18,8	39,6	53,4	72,0
Гумат натрия, 0,005%	Гумат натрия, 0,005%	24,8	55,0	77,8	108,0
8-азогуанин, 10 ⁻³ М	8-азогуанин, 10 ⁻³ М	11,9	19,8	20,8	60,0
8-азогуанин, 10 ⁻³ М	Вода	11,9	34,2	44,6	74,0
8-азогуанин, 10 ⁻³ М	Гумат натрия, 0,005%	11,9	43,2	54,0	84,0

проростков на растворы стимуляторов роста, в том числе и на гумат натрия, в значительной степени снимала это ингибирование и сказывалась благоприятно не только на длине корешков, но и на активности каталазы.

Принципиально аналогичные результаты дают АТФ, а также некоторые витамины (табл. 3).

Следует указать, что на результаты опытов такого типа очень влияет время намачивания семян в ингибиторе, время после пересадки проростков на стимулятор, а также вид растения.

Таблица 2. Влияние 8-азогуанина и янтарной кислоты на рост проростков маша и активность каталазы (опыт 1964 г.)

Схема опыта (концентрация растворов, моль/л)		Длина корня, мм			Длина стебля после пересадки, мм	Активность каталазы, мм О ₂ за 1 час на 0,5 г навески листа
среда проращивания семян	среда, на которую пересаживали проростки	через 24 часа после замачивания	после пересадки			
			через 72 часа	через 96 часов		
Вода	Вода	26,6	86,0	109,0	85,5	49,0
Янтарная кислота, 0,0002	Янтарная кислота, 0,0002	30,0	87,6	104,0	82,5	52,0
8-азогуанин, 10 ⁻³	8-азогуанин, 10 ⁻³	22,1	53,2	59,0	17,5	46,0
8-азогуанин, 10 ⁻³	Вода	22,1	74,9	66,0	27,0	48,0
8-азогуанин, 10 ⁻³	Янтарная кислота, 0,0002	22,1	80,5	68,5	35,5	51,0

Таблица 3. Влияние АТФ, гумата натрия, некоторых витаминов и 8-азогуанина на рост проростков маша (опыт 1965 г.)

Схема опыта (концентрация растворов, моль/л)		Длина стебля		Длина корня		Активность каталазы, мм О ₂ за 1 час на 1 г
среда замачивания семян	среда, на которую пересаживали проростки	мм	к контролю, %	мм	к контролю, %	
						Вода
АТФ, 1,4 · 10 ⁻⁵	АТФ, 1,4 · 10 ⁻⁵	133	122,0	79	109,7	500
Гумат натрия, 3,1 · 10 ⁻⁵	Гумат натрия, 3,1 · 10 ⁻⁵	129	118,3	81	112,5	320
Витамин В ₂ , 1,5 · 10 ⁻⁵	Витамин В ₂ , 1,5 · 10 ⁻⁵	130	119,3	82	113,9	450
Витамин РР, 4 · 10 ⁻⁵	Витамин РР, 4 · 10 ⁻⁵	139	127,5	85	118,0	570
8-азогуанин, 10 ⁻⁴	8-азогуанин, 10 ⁻⁴	49	100,0	9	100,0	180
8-азогуанин, 10 ⁻⁴	Вода	70	142,8	32	355,5	630
8-азогуанин, 10 ⁻⁴	АТФ, 1,4 · 10 ⁻⁵	69	140,8	34	377,7	300
8-азогуанин, 10 ⁻⁴	Гумат натрия, 3,1 · 10 ⁻⁵	95	139,8	39	433,3	540
8-азогуанин, 10 ⁻⁴	Витамин В ₂ , 1,5 · 10 ⁻⁵	74	151,0	55	611,1	420
8-азогуанин, 10 ⁻⁴	Витамин РР, 4 · 10 ⁻⁵	76	155,1	36	400,0	580

В том, что действие яда, ингибирующего синтез информационной РНК и других ее лабильных форм, в значительной степени снимается стимуляторами роста, мы усматриваем подтверждение предположения, что центральным местом приложения действия стимуляторов роста является влияние их на синтез наиболее лабильной формы РНК, ведающей передачей информации при синтезе белка.

Подтверждение концепции о природе действия стимуляторов роста находим и в некоторых других экспериментальных фактах, которые ранее не находили объяснения. Как уже указывалось, малые дозы стимуляторов роста, в том числе и растворимых гуматов, действуют лучше при достаточном уровне азотного питания и даже в какой-то мере снимают токсическое действие высоких доз азота.

В свое время [37] мы объясняли этот факт тем, что физиологически активные гуматы активизируют дыхание, в результате чего увеличивается энергетический потенциал растения и накапливаются кислоты

цикла Кребса, которые связывают аммиак. Теперь, в свете всего вышеизложенного, нужно предположить, что не только количество С-4-дикарбоновых кислот и недостаток энергии лимитировали синтез белка при больших дозах азота, а и несоответствие между скоростью потока информации и количеством азота, которое растение должно превратить в белок за единицу времени.

О БИОХИМИЧЕСКОМ МЕХАНИЗМЕ ДЕЙСТВИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ НА СИНТЕЗ НУКЛЕИНОВЫХ КИСЛОТ

Итак, по нашему предположению, главное в действии биологически активных веществ состоит в том, что они усиливают поток информации, необходимый для активного синтеза белков, и, прежде всего белков-ферментов, каталитическая функция которых в обмене веществ общеизвестна.

Каким же путем физиологически активные вещества осуществляют свое влияние на усиление кибернетического аппарата растения или, другими словами, каков может быть биохимический механизм действия этих веществ, в результате чего синтез нуклеиновых кислот ускоряется?

Прежде чем ответить на этот вопрос, рассмотрим, как осуществляется синтез этих кислот в клетках.

Синтез РНК в клетке, как и синтез ДНК, по последним представлениям [67] осуществляется энзиматически, путем конденсации нуклеозидтрифосфатов с выделением свободного пирофосфата.

Основными строительными единицами при биосинтезе нуклеиновых кислот, по мнению Вейса [67], являются активизированные нуклеозид-5-трифосфаты, которые образуются при биосинтезе пуринов и пиримидинов. Нуклеозидтрифосфаты в свою очередь образуются при реакции нуклеозидмоно- или нуклеозиддифосфата с активированной пирофосфатной группой АТФ. Эти простейшие мономеры используются также для биосинтеза коферментов.

Коренбергом выделен фермент полимеризации ДНК, а Вейсом — РНК. Обе эти реакции подчиняются одним и тем же правилам, а именно: 1) для синтеза полимера необходимо присутствие всех четырех нуклеозидтрифосфатов; 2) реакция идет только при наличии затравки — матрицы из ДНК; 3) нормальный ход процесса требует щелочной реакции (рН 7,5) и присутствия ионов магния.

Гидролизуются ДНК и РНК ферментами ДНК- и РНК-нуклеазами, а также некоторыми фосфоэстеразами. Кроме того, наличие больших количеств пирофосфатов смещает реакции синтеза нуклеиновых кислот в сторону гидролиза.

С. Е. Бресслер [2] описывает опыт, в котором, опираясь на эти положения, удалось достичь стимуляции в образовании РНК. К конечному рибосомному бактериальному препарату, не освобожденному от ДНК, прибавляли все 4 нуклеозидтрифосфата, необходимые для тотального синтеза РНК, т. е. АТФ, ГТФ, УТФ и ЦТФ. Исключение хотя бы одного из них приводило к снятию стимулирующего эффекта. Это также достигалось разрушением ДНК при помощи ДНК-азы.

Г. И. Семенов и Л. А. Красильникова [34], используя продукты гидролиза РНК, меченные по Р³² и С¹⁴ в кратковременных опытах с горохом и пшеницей, показали, что нуклеотиды ГМФ, УМФ, АМФ и ЦМФ включаются в РНК проростков гороха и созревших семян гороха и пшеницы.

А. И. Опарин [24, 25] с сотрудниками установили, что в искусственных кооцерватных каплях можно вызывать ферментативные процессы — гидролиз РНК на мононуклеотиды и синтез полинуклеотидов из нуклеозиддифосфатов.

Все эти опыты свидетельствуют об универсальности подготовительных этапов синтеза белка и системы информации, а также о лабильности этого процесса.

С последней точки зрения большой интерес представляет работа Г. И. Зайцевой, Нго Кэ Сьонга и А. Н. Белозерского, которые, исследуя нуклеиновый обмен при синхронном развитии азотобактера (*Azotobacter vineland*), показали, что количество нуклеотидов метаболического фонда резко меняется в этом процессе. Ими же высказывается мысль, что, возможно, свободные нуклеотиды метаболического фонда выполняют роль регуляторов биосинтеза нуклеиновых кислот в синхронной культуре азотобактера.

Из литературы также известно, что синтез нуклеозидполифосфатов и нуклеиновых кислот коррелируется с ритмом окислительного фосфорилирования. В то же время можно считать доказанным, что физиологически активные формы гуминовых кислот так же, как и другие стимуляторы роста, прежде всего активизируют дыхание у растений и повышают их энергетический потенциал.

Сопоставляя все эти данные, в поисках разгадки природы воздействия стимуляторов роста на биосинтез нуклеиновых кислот мы предположили, что главная причина такого их действия кроется в увеличении энергетических возможностей клеток для этого синтеза. Но синтез нуклеиновых кислот из мононуклеотидов подчиняется реакциям Коренберга—Вейса. Значит, действие этих веществ должно затрагивать эту реакцию.

Учитывая, что для непрерывного синтеза нуклеиновых кислот необходима постоянная регенерация мононуклеотидов из дифосфатов в трифосфаты, есть основания допустить, что активаторы роста, влияя на окислительное фосфорилирование и накопление макроэргов, стимулируют регенерацию нуклеозидтрифосфатов из нуклеозиддифосфатов, увеличивают их фонд. Это в свою очередь ускоряет реакцию Коренберга—Вейса.

Для того чтобы получить экспериментальное доказательство выдвинутых положений, разграничили вопрос на две части и заложили две серии опытов. Первая серия имела целью установить, действительно ли активаторы роста затрагивают реакцию Коренберга—Вейса, вторая — имеет ли здесь место связь этой реакции с окислительным фосфорилированием и энергетическим потенциалом организма.

Известно, что синтетические реакции в организме регулируются автоматически и что кинетика этих процессов определяется наличием ферментов. Но существуют механизмы регулирования на уровне ферментов. Это будет прежде всего механизм синтеза самих ферментов. Здесь чаще всего срабатывает такая обратная связь: под влиянием ферментов образуется какое-то вещество, затем этого вещества накапливается достаточное количество, после чего образование фермента прекращается. Практика биохимических исследований показала, что подавление синтеза ферментов конечным продуктом реакции — явление обычное. Установлено, что при реакции Коренберга — Вейса образуются пирофосфаты и что их избыток ингибирует ее. Поэтому, чтобы доказать влияние физиологически активных веществ на эту реакцию, воспользовались ее специфическим ингибитором.

Результаты опыта, в котором изучали совместное действие пирофосфата и растворимых гуматов, представлены в таблице 4, а с янтарной кислотой — в таблице 5 (методика и многократность этих опытов такая же, как и с 8-азогуанином).

Полученные данные показывают, что теоретические рассуждения совпадают с результатами эксперимента. Но, если физиологически активные вещества оказывают влияние на реакцию Коренберга—Вейса, то они должны оказывать влияние и на жизнедеятельность потомства,

Таблица 4. Влияние пирофосфата натрия и растворимых гуматов на рост проростков маша (опыт 1964 г.)

Схема опыта		Длина корня, мм			Активность каталазы, мМ O ₂ за 1 час на 1 г
среда проращивания семян	среда, на которую пересаживали проростки	после намачивания через 48 часов	после пересадки		
			через 72 часа	через 96 часов	
Вода	Вода	18,0	39,6	53,4	72,0
Гумат натрия, 0,005%	Гумат натрия, 0,005%	24,8	55,0	77,8	108,0
Пирофосфат натрия, 10 ⁻³ М	Вода	14,5	34,2	44,6	74,0
Пирофосфат натрия, 10 ⁻³ М	Пирофосфат натрия, 10 ⁻³ М	14,5	35,6	42,4	76,0
Пирофосфат натрия, 10 ⁻³ М	Гумат натрия, 0,005%	14,5	56,2	69,2	84,0

Таблица 5. Влияние пирофосфата натрия и янтарной кислоты на рост проростков маша (опыт 1964 г.)

Схема опыта		Длина корня, мм			Длина стебля после пересадки, мм	Активность каталазы, мМ O ₂ за 1 час на 1 г
среда проращивания семян	среда, на которую пересаживали проростки	после намачивания через 24 часа	после пересадки			
			через 72 часа	через 96 часов		
Вода	Вода	26,6	86,0	100,0	80,5	49,0
Янтарная кислота, 0,001%	Янтарная кислота, 0,001%	30,0	87,6	104,0	82,5	52,0
Пирофосфат натрия, 10 ⁻³ М	Пирофосфат натрия, 10 ⁻³ М	22,0	50,2	58,0	20,5	42,0
Пирофосфат натрия, 10 ⁻³ М	Вода	22,0	60,6	67,5	29,5	44,0
Пирофосфат натрия, 10 ⁻³ М	Янтарная кислота, 0,001%	22,0	80,7	71,0	30,5	52,0

так как этой реакции подчиняется и синтез ДНК, являющейся носителем кода наследственности. Действительно, опытные наблюдения подтвердили это предположение. Они приводятся в статье Р. Л. Дынкиной, также публикуемой в этом сборнике.

Сошлемся еще на один экспериментальный факт, подтверждающий положение, что стимуляторы роста оказывают влияние и на генетический аппарат растений.

Ю. М. Кара в статьях сообщает, что внекорневые подкормки винограда и многолетних эфиромасличных культур раствором гумата натрия оказали положительное влияние на урожай не только в год опрыскивания, а и в последующий, т. е. имели последствие. Этот, на первый взгляд, парадоксальный факт (ведь листья, получившие подкормку, опали в том же году) легко находит свое объяснение, если допустить, что физиологически активные формы гуминовых кислот оказывают влияние на генетические свойства плодовых почек, которые, как известно, закладываются к осени.

Приведем экспериментальные данные, подтверждающие, что главным путем воздействия так называемых стимуляторов роста на биосинтез нуклеиновых кислот является влияние их на энергетику организма и увеличение фонда нуклеозидтрифосфатов.

Казалось бы, для характеристики энергетических возможностей растительного организма проще всего определить количество АТФ и других, богатых энергией, форм фосфорных соединений. Однако

многолетние исследования форм фосфора в растениях особенно тех, которые растворяются в трихлоруксусной кислоте, привели к убеждению, что эти показатели настолько мобильны, что меняются даже в течение дня.

Основываясь на новейших представлениях о природе биотоков и переносе ионов, для характеристики энергетического потенциала растения воспользовались определением биоэлектрического потенциала (БЭП). В этих опытах семена различных растений в течение суток намачивали в соответствующих стимуляторах и затем в проростках определяли БЭП (методика подробно описана в нашей статье «Влияние гуминовых кислот на биоэлектрический потенциал у растений») и способность тканей листа поглощать кислород (газометрически в аппарате Варбурга).

Из огромного числа стимуляторов роста отобрали несколько, нарочито взяв самые отдаленные по химическому строению. Кроме того, в опыт была введена АТФ, которая служила как бы дополнительным контролем. Результаты этого эксперимента приведены в таблице 6.

Таблица 6. Влияние стимуляторов роста и АТФ на БЭП и поглощение кислорода у проростков (опыт 1963 г.)

Среда проращивания семян	Проростки в возрасте 4—5 дней					
	пшеницы		ячменя		кукурузы	
	поглощено O_2 за 1 мин., мл	БЭП, мв	поглощено O_2 за 1 мин., мл	БЭП, мв	поглощено O_2 за 1 мин., мл	БЭП, мв
Вода	85	96	79	88	147	88
Гумат натрия, 0,001%	142	123	130	119	178	137
Янтарная кислота, $10^{-5}M$	223	196	216	122	213	163
Гетероауксин, $10^{-5}M$	250	164	275	125	283	148
2,4-Д, $10^{-5}M$	230	200	285	132	320	157
НРВ, 0,001%	192	142	184	116	215	137
АТФ, 0,001%	324	160	287	127	310	138

Эти данные показывают, что все стимуляторы роста независимо от их химического строения действительно увеличивают БЭП и поглощение кислорода. Однако следует отметить, что максимальное поглощение кислорода не всегда сопровождается максимальным увеличением БЭП.

Если считать, что величина БЭП отражает свободную энергию, а таковую, пользуясь уравнением Нернста—Гельмгольца, можно рассчитать, то из этих данных нужно сделать вывод, что не вся энергия, выделенная за счет активирования дыхания стимуляторами роста, аккумулируется и используется для увеличения энергетических возможностей растительного организма. Возможно, что в данном случае имеет место явление, открытое Люмисом и Липманом еще в 1948 г. и названное ими «разобщением дыхания от фосфорилирования».

Но, если физиологически активные вещества повышают свободную энергию биохимических систем, то мы должны получить и ферменты с большим запасом энергии.

Первый закон термодинамики универсален, поэтому нужно допустить, что такие ферменты окажутся более активными при низких температурах, чем, может быть, и следует объяснить повышение зимостойкости растений, удобренных гуминовыми удобрениями, замеченное многими исследователями. Для проверки этого предположения был проведен опыт, в котором семена намачивали в воде и в растворе гумата натрия, выдерживали при разных температурах, проращивали и в их листьях определяли активность каталазы. Результаты этого опыта приведены в таблице 7.

Таблица 7. Активность каталазы в листьях семидневных проростков кукурузы

Среда проращивания семян	Температура проращивания			
	20°		10°	
	активность каталазы, мл O ₂ за 1 час на 1г	увеличение по сравнению с контролем	активность пероксидазы, мл O ₂ за 1 час на 1г	увеличение по сравнению с контролем
Вода	240	1,0	155	1,0
Гумат натрия, 0,005%	348	1,4	276	1,7

Эти данные показывают, что влияние гумата натрия на активность каталазы было выше при низких температурах. В этом же опыте было установлено, что стабильность активности этого фермента под влиянием гуматов увеличивается.

А. Н. Старостин в нашей лаборатории показал, что растворимые гуматы понижают порог активации ферментов дыхательного цикла (статья «О термодинамических процессах в растениях и влияние на них некоторых физиологически активных веществ»). На снижение порога активации ферментов под влиянием так называемых биогенных стимуляторов указывалось и ранее [4, 5].

Все эти данные подтверждают, что под влиянием стимуляторов роста увеличиваются энергетические возможности организма растений, но они не могут служить прямым доказательством того, что под влиянием стимуляторов роста нуклеозиддифосфаты регенерируют в нуклеозидтрифосфаты. Не имея пока возможности поставить опыты с радиоактивной меткой, поставили ряд других, имеющих целью подтвердить эту мысль хотя бы косвенно. При этом рассуждали так. Если стимуляторы роста оказывают влияние на окислительное фосфорилирование, и энергия, конденсирующаяся при этом в АТФ, используется организмом на синтез нуклеиновых кислот, должно наблюдаться усиление роста примерно такое же, как и при добавлении АТФ. Если же ингибировать окислительное фосфорилирование, то и ростовые процессы должны замедляться. Для этого взяли 2,4-динитрофенол, так как Люмис и Липман [55] показали, что он, активизируя дыхание, препятствует образованию богатых энергией фосфорных соединений, благодаря чему освобождающаяся в клетках энергия не полностью аккумулируется в макроэргических фосфорных связях и выделяется в виде тепла.

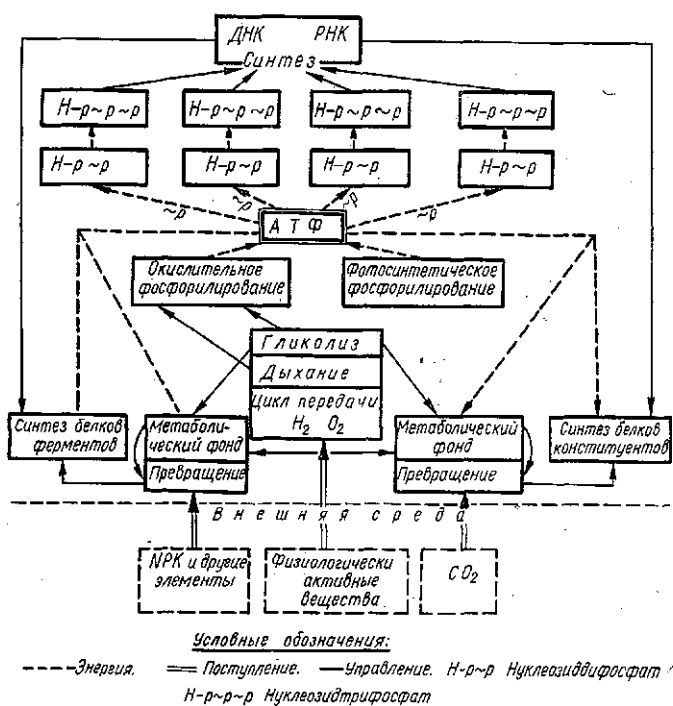
Результаты опыта с машем приведены в таблице 8.

Таблица 8. Влияние АТФ, 2,4-динитрофенола и гумата натрия на рост корешков маша

Среда проращивания семян	Средняя длина корешка через 24 часа после намокания, мм	Проростки пересажены на		
		воду	гумат натрия	2,4-ДНФ
		средняя длина корешка через 72 часа после пересадки, мм		
Вода (контроль)	13,5	30,9	45,1	17,9
Гумат натрия, 0,005%	18,3	55,8	49,2	20,5
АТФ, 0,001%	19,5	42,0	48,9	14,9
2,4-ДНФ, 10 ⁻³ М	4,0	22,2	34,5	6,6

Семена, пророщенные на растворе 2,4-динитрофенола, росли плохо, а на АТФ и гумате натрия — гораздо лучше. Пересадка же проростков

с 2,4-динитрофенола на гумат натрия почти снимала ингибирующее влияние первого на ростовые процессы, хотя и не ликвидировала его вредного последствие. Аналогичные результаты получены и в опытах с витаминами В₂ и РР.



Обобщая все вышеизложенное, в порядке рабочей гипотезы для дальнейших исследований приведена данная схема действия физиологически активных веществ. Следует отметить, что в литературе имеется ряд указаний на связь между действием стимуляторов роста и гербицидов с нуклеиновым обменом в растениях [8, 9, 16, 17, 31 и др.], однако они даются в несколько ином аспекте.

О ПУТЯХ МЕТАБОЛИЗАЦИИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ И ИХ БИОХИМИЧЕСКИХ ФУНКЦИЯХ

Понятие «метаболизация», т. е. включение в обмен веществ, прежде всего предусматривает поступление этих веществ в растение. В науке установилось мнение, что растения усваивают только минеральные, но не органические вещества. Это мнение совершенно устарело, так как целым рядом работ доказано обратное. Так, еще И. С. Шулов в своих знаменитых опытах в стерильных условиях показал, что аминокислоты среды корневого питания могут использоваться растением. К аналогичным выводам пришел и Г. М. Шавловский [40], который в опытах использовал аминокислоты, содержащие радиоактивный изотоп серы, а также другие авторы [6, 56].

Об усвоении органических соединений, содержащих фосфор, говорят работы ряда авторов [32, 7 и ряд других].

Ранее было [18, 19, 68] доказано поступление в растение антибиотиков и инсектицидов.

О поступлении гуминовых кислот в растение говорят работы Л. А. Христовой [36, 37], Прата и Поспишела [61], причем последние использовали растворимые гуматы, меченные по С¹⁴. Усвоение продук-

тов полураспада соломы и лигнина, а также синтетических веществ фенольного характера, содержащих C^{14} , показали в своих работах ряд авторов [43, 44, 69, 65, 45].

Следует указать, что последние работы в области теории так называемого «активного транспорта» объясняют поступление веществ среды в клетку на основе ферментативных реакций на мембране, сопровождающихся затратой энергии АТФ. Они не только не противоречат мысли о возможности усвоения органических веществ корнями растений, а даже подтверждают ее.

Таким образом, мнение о том, что в растение поступают только минеральные вещества, нужно считать устаревшим, а вопрос о возможности использования растением органических веществ среды — доказанным.

В отношении биохимических функций физиологически активных веществ и путей их метаболизации наиболее изучены витамины, гуминовые кислоты и вещества фенольного характера, которые Фляйг и многие другие [46—54] рассматривают как «модельные» фрагменты гуминовых кислот.

Работами польских [57, 58], чешских (Рипачек, 1963), указанных выше немецких, а также советских ученых показано влияние гумусовых и близких к ним веществ на ферментативный аппарат растительных клеток, дыхание, фотосинтез, углеводный обмен и физико-химическое состояние протоплазмы.

Что же из всех этих факторов считать главным?

Мы на основании многолетних работ главным образом с физиологически активными формами гуминовых кислот, а также с битумами и витаминами А, D, B₁, B₂, PP и С пришли к выводу, что первой причиной действия этих веществ нужно считать влияние их на биоэнергетику растительного организма путем улучшения кислородного питания.

Известно, что энергетической основой, обуславливающей ход обмена веществ в клетках растительного организма, является процесс аэробного дыхания. Именно в этом процессе освобождается и трансформируется в удобную для усвоения клеткой форму та энергия, которая была накоплена при фотосинтезе.

И не случайно параллельно с эволюцией белка шел отбор и формирование таких сложных химических соединений, как витамины, принимающих самое непосредственное участие в наиболее ответственных этапах аэробного обмена. Однако даже при наличии достаточного количества кислорода в среде клетка часто оказывается не подготовленной к его восприятию.

Очень часто на некоторых этапах своего развития — в начале и в периоды особого напряжения биохимических процессов, а также, когда внешние условия резко отклонены от нормы, — растения не справляются с синтезом сложных органических соединений, являющихся компонентами окислительно-восстановительных ферментативных систем. В таких случаях растительные клетки страдают от кислородной недостаточности, которая будет более острой как в случае недостатка кислорода в среде, например, в почвенном воздухе при плохой аэрации, так и тогда, когда для преодоления неблагоприятных внешних условий нужен повышенный ритм дыхания, или если эти условия сами по себе вызывают такой ритм.

В борьбе с этим растения усваивают из почвы или из органических удобрений ряд органических соединений, которые затем используют для усиления ферментативного аппарата клетки, ведающего окислительно-восстановительными реакциями. Это снимает кислородную недостаточность, что в свою очередь приводит к повышению энергетического потенциала организма и соответствующему физиологическому эффекту,

вплоть до повышения урожая и ускорения созревания (факты доказанные).

Однако на протяжении онтогенеза и в связи с биологическими особенностями растений удельное значение отдельных ферментативных систем в кислородном питании клеток меняется. Поэтому все эти усилители кислородного обмена будут действовать неодинаково и в физиологическом эффекте проявлять в какой-то мере свою индивидуальность.

Индивидуальность активирующих рост веществ в смысле воздействия на ростовые процессы отдельных органов будет зависеть также и от скорости поступления и передвижения их в растении. Так, например, более громоздкие молекулы гуминовых кислот или большие осколки их молекул, которые получаются при гидролизе этих кислот, должны передвигаться медленнее (факт медленного передвижения гумусовых кислот по растению установлен экспериментально академиком Пратом [62] при помощи C^{14}) и метаболизироваться главным образом в корнях, тогда как другие вещества могут быстрее доходить до листа и метаболизироваться там.

Различная проницаемость клеток, наличие энергии для переноса физиологически активных веществ, размер их молекул и наличие в них таких химических группировок, которые позволяют им включаться в оксидативный обмен, при условии, что в этом есть биологическая необходимость, — вот те факторы, которые, по нашему мнению, должны определять метаболизацию их и степень влияния на физиологические процессы.

Эти положения пока являются гипотетическими и лишь частично подтверждаются экспериментальным материалом, который приводится в статье Р. Л. Дынкиной, публикуемой в этом сборнике.

Другую схему действия, причем во многих частях экспериментально подтвержденную, предлагает профессор Фляйг. Он считает, что главное в этом механизме действия физиологически активных ростовых веществ состоит в том, что они разобщают дыхание от окислительного фосфорилирования. В том случае, если физиологически активные вещества даются растению в умеренно малых дозах, такое разобщение высвобождает некоторое количество неорганического фосфата, который стимулирует гликолиз и индуцирует цикл Кребса. Увеличение поглощения кислорода тканями таких растений, экспериментально доказанное многими исследователями, Фляйг рассматривает не как причину, а как следствие, так как активация гликолиза и превращения веществ в цикле Кребса должна сопровождаться повышенным сгоранием водорода, а следовательно, и увеличенным расходом кислорода.

В случае же, когда эти вещества вносят в слишком малых дозах, они не оказывают никакого существенного физиологического эффекта, а в больших — расстраивают этот механизм настолько, что активаторы роста проявляют себя как гербициды.

ВЫВОДЫ

1. Главным в действии растворимых гуматов и других физиологически активных веществ почвенного перегноя и органических удобрений является влияние их на биоэнергетику растительного организма и создание условий для ускорения синтеза наиболее лабильных форм РНК и прежде всего *m*РНК, являющейся матрицей, на которой осуществляется синтез белка.

2. Создание в клетке условий для ускоренного синтеза белка в свою очередь должно сказаться на образовании биологически наиболее важных форм белка — ферментов. Образовавшаяся гамма ферментов включается в каталитические процессы и стимулирует весь ход

обмена веществ, в том числе и синтез нуклеиновых кислот, без которых невозможно не только накопление белков-конституентов, а и деление клеток с передачей генетической информации.

3. Если предположить, что в растительном организме есть два круга обмена веществ — один большой, охватывающий все процессы ассимиляции и диссимиляции, и другой малый, который ведает управлением этих процессов, — то нужно думать, что стимуляторы роста в отличие от обычных удобрений, которые влияют на большой круг, оказывают влияние на малый круг, т. е. на управляющий аппарат, и таким образом ускоряют рост клеток, тканей и всего растения.

Индивидуализация же физиологического действия стимуляторов роста, по-видимому, связана с различной способностью их проникать в растение, и передвигаться в нем и с различной способностью метаболизироваться. Последнее связано с их химическим строением, потребностью клеток в данный момент в определенных химических группировках и условиями внешней среды.

Все затронутые в этой статье вопросы продолжают изучаться.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аболина Г. И., Лалоян А., Ташходжаев А. Т. Повышение урожая картофеля при внесении гуминовых удобрений и гумофоса. «Вестник сельскохозяйственной науки», 1964, № 1.
2. Бресслер С. Е. Введение в молекулярную биологию. М.—Л., Изд. АН СССР, 1963.
3. Благовещенский А. В., Кологривова А. Ю. Активирование каталазы биогенными стимуляторами. Докл. АН СССР, т. X. М., Изд. АН СССР, 1945.
4. Благовещенский А. В., Чикало И. И. Протеолитический фермент из ростков хлопчатника. Докл. АН СССР, т. X. М., Изд. АН СССР, 1949.
5. Благовещенский А. В. Биохимия обмена азотсодержащих веществ растений. М., Изд. АН СССР, 1958.
6. Власюк П. А., Манорик А. В. Поступление радиоактивных P^{32} , S^{35} и C^{14} в растение из органических и минеральных форм их соединений. «Научные труды Украинского института физиологии растений», т. XV. К., Изд. АН УССР, 1958.
7. Власюк П. А., Климовицкая З. М., Косматый Е. С. Использование метода меченых атомов для изучения условий питания и биосинтеза растений. «Научные труды Украинского института физиологии растений», т. XIII. К., Изд. АН УССР, 1958.
8. Гунар И. И., Крастина Е. Е., Брюшкова К. А. Влияние 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты на обмен веществ у подсолнечника при различных температурах. Докл. АН СССР, LXXXIV. М., 1952, № 1.
9. Елсакова Г. Н. Биология нуклеинового обмена у растений. М., Изд. «Наука», 1964.
10. Зайцева Г. И., Нго Кэ Сынг, Белозерский А. Н. Обмен нуклеиновых кислот и мононуклеотидов при синхронном развитии *Azotobacter vinelandii*. «Биохимия», т. XXVIII, вып. 1, 1963.
11. Землянухин А. А. Влияние аскорбиновой кислоты на рост и обмен веществ растений. Сб. «Рост растений», Львов, Изд. Львовского ун-та, 1959.
12. Землянухин А. А. Действие органических кислот на физиологические процессы и урожай. «Вестник сельскохозяйственной науки», 1964, № 1.
13. Гро Ф., Хнатт Х. 5-й Международный биохимический конгресс, 1-й симпозиум. М., Изд. АН СССР, 1961.
14. Кононова М. М., Дьяконова К. В. Органическое вещество почвы и вопросы питания растений. «Почвоведение», 1960, № 3.
15. Колесник Л. В. Влияние гуминовой кислоты на виноградную лозу. Сб. «Гуминовые удобрения. Теория и практика их применения», ч. I. Харьков, Изд. Харьковского ун-та, 1957.
16. Кулаева О. Н., Воробьева И. П. К вопросу о механизме действия кинетина на синтез белка. «Физиология растений», т. IX, вып. 1, 1962.
17. Калинин Ф. Л., Мережинский Ю. Г. Влияние физиологически активных веществ на нуклеиновый обмен растений. Сб. «Регуляторы роста растений». К., Изд. «Наукова думка», 1965.
18. Красильников Н. А. Усвоение корнями растений продуктов жизнедеятельности микробов. Докл. АН СССР, Новая серия. М., Изд. АН СССР, 1951.
19. Козлова Е. Н. О проникновении органических инсектицидов в ткани растений. Докл. ВАСХНИЛ, вып. 3. М., 1950.
20. Ларина В. А., Мирошниченко Л. А., Киструсская Т. В. Опыт

- применения углеуминовых удобрений в условиях Восточной Сибири. Сб. «Гуминовые удобрения. Теория и практика их применения», ч. II. К., Госсельхозиздат, 1962.
21. Мажаева М. М. Эффективность стимуляторов роста при различном уровне фосфорного питания растений. Докл. АН СССР, т. LXXX, 1951, № 5.
 22. Мацков Ф. Ф. Внекорневое питание растений. К., Изд. АН УССР, 1957.
 23. Назарова Н. И., Можаяева В. И., Корымшаков М., Петрик Г. К. Влияние гуминовых удобрений на урожай сахарной свеклы и капусты в Киргизии. Сб. «Гуминовые удобрения. Теория и практика их применения», ч. II. К., Госсельхозиздат, 1962.
 24. Опарин А. И., Серебровская К. Б., Ауэрман Т. Л. Синтезирующее действие полинуклеотидфосфорилазы *Micrococcus lysodrieticus* в растворе и в коацерватных системах. «Биохимия», т. XXVI, 1961.
 25. Опарин А. И., Серебровская К. Б., Панухава С. Н. Ферментативный синтез полифениловой кислоты в коацерватных каплях. «Биохимия», т. XXVIII, вып. 4, 1963.
 26. Пивоваров Л. Р. Некоторые пути повышения эффективности гуминовых удобрений. Сб. «Гуминовые удобрения. Теория и практика их применения», ч. II. К., Госсельхозиздат, 1962.
 27. Ракитин Ю. В. Образование молодых клубней на старых клубнях картофеля. «Природа», 1953, № 3.
 28. Ракитин Ю. В., Крылов А. В. Применение стимуляторов роста на культуре помидоров. М., Изд. АН СССР, 1955.
 29. Ратнер Е. И., Акимочкина Т. А. О влиянии стимуляторов роста на плодообразование у томатов в связи с условиями минерального питания. Докл. АН СССР, т. XXIV. М., Изд. АН СССР, 1951.
 30. Ракитин Ю. В., Крылов А. В. К вопросу о распределении и превращении стимуляторов роста в растении. «Физиология растений», 1954, № 2.
 31. Ракитин Ю. В., Потапова А. Д. Проникновение гербицидов в растения и их влияние на поступление фосфора. «Физиология растений», 1959, № 5.
 32. Ратнер Е. И., Самойлова С. А. Усвоение растениями органических соединений ортофосфорной кислоты в связи с внеклеточной фосфатной активностью корней. «Физиология растений», т. II, вып. 6, 1955.
 33. Скрипицина Н. Е. Влияние 2,4-дихлорфеноксисуксусной кислоты на томаты при различных вариантах минерального питания. Докл. АН СССР, т. XXV, № 3. М., Изд. АН СССР, 1950.
 34. Семенов Г. И., Красильникова Л. А. Включение меченых P^{32} и C^{14} рибонуклеотидов в рибонуклеиновую кислоту проростков гороха и созревающих семян гороха и пшеницы. «Биохимия», т. XXVIII, вып. 5. М., Изд. АН СССР, 1963.
 35. Турецкая Р. Х. Физиология корнеобразования у черенков и стимуляторы роста. М., Изд. АН СССР, 1961.
 36. Христева Л. А. Влияние гуминовых кислот на рост растений при различном соотношении питательных веществ в начале развития. Докл. ВАСХНИИ, № 10, 1947.
 37. Христева Л. А. О природе влияния гуминовых кислот на способность растений переносить избыточные нормы азота и высокие температуры. Сб. «Гуминовые удобрения. Теория и практика их применения», ч. II. К., Госсельхозиздат, 1962.
 38. Христева Л. А., Ярчук И. И., Кузько М. А. Физиологические принципы технологии гуминовых удобрений. Сб. «Гуминовые удобрения. Теория и практика их применения», ч. I. Харьков, Изд. Харьковского ун-та, 1957.
 39. Христева Л. А., Лукьяненко Н. В. Роль физиологически активных веществ почвы — гуминовых кислот, битумов и витаминов B_2 , C, PP, A и D — в жизни растений и пути их пополнения. «Почвоведение», 1962, № 10.
 40. Шавловский Г. М. Участие микроорганизмов ризосферы в снабжении растений органическими соединениями серы. Докл. АН СССР, т. XC, № 5. М., Изд. АН СССР, 1963.
 41. Ярчук И. И., Кухаревский Г. В., Пивоваров Л. Р. Эффективность гуминовых удобрений под картофель и овощи на юге УССР. Сб. «Гуминовые удобрения. Теория и практика их применения», ч. I. Харьков, Изд. Харьковского ун-та, 1959.
 42. Chantrenne H. Arch. intern. physiol. of biochem. 69, 6, 1961.
 43. Dannerberg K. Synthese von C^{14} markierten Abbauprodukten des Lignins und ein Beitrag Zuderch Einwirkung auf den pflanzlichen Stoffwechsel. Dipl. Arbeit TH Braunschweig, 1959. (Цитировано по докладу Фляйга на Международном Конгрессе по торфу, Л., 1963).
 44. Freudenberg K. Über die Biosynthese und Konstitution des Lignins. Chem. Ber. 92, LXXXIX, 1959.
 45. Führ F. Untersuchungen Zur Aufnahme von Kohlendioxyd und Arohabbauprodukten durch die Pflanzenwurzel. Dissertation universität, Bonn, 1962. (Цитировано по докладу Фляйга на Международном Конгрессе по торфу, Л., 1963).
 46. Flaig W., Otto H. Zur Kenntnis der Huminsäuren III untersuchungen über die Einwirkung einiger chinone als Modellsbstanzten der Aufund Abbauprodukte von

Huminsäuren sowie einiger Redoxsubstanzen auf das Wachstum von Pflanzenwurzeln
Zandw. Forsch, 3, 66, 1951.

47. Faludi B., Daniel A., Kovacs E., Balint A. Biol. Kozl. 1959, N 12.

48. Flaig W., Saalbach E. Zur Kenntnis der Huminsäuren XIII Untersuchungen über die Beeinflussung der Anfangsentwicklung von Getreide in Neubauerschalen durch Thymohydrochinon als Modellschubstanz von Vorstufen bzw. Abbauprodukten von Huminsäuren. Z. Pflanzenernähr. Düng, Bodenkunde, 72, 7, 1956.

49. Flaig W., Saalbach E., Zur Kenntnis der Huminsäuren XII Mitteilung. Untersuchungen über den Einfluss von Thymohydrochinon als Modellschubstanz von Vorstufen, bzw. Abbauprodukten von Huminsäuren auf die Atmung von Getreide Z. Pflanzenernähr. Düng, Bodenkunde, 1956, 72, N 1, 1—7.

50. Flaig W., Scharrer K., Scholl G. Zur Kenntnis der Huminsäuren XV Mitt. Über den Einfluss von Thymohydrochinon als Modellschubstanz von Humusstoffen auf den Kohlenhydratstoffwechsel von Getreide. Z. Pflanzenernähr, Düng, Bodenkunde, 76, 193, 1957.

51. Flaig W., Scharrer K., Scholl G. Zur Kenntnis der Huminsäuren XIII Mitt. Über den Einfluss von Thymohydrochinon als Modellschubstanz von Humusstoffen auf die Aktivität verschiedener Enzyme des Roggens. Z. Pflanzenernähr, Düng, Bodenkunde, 76, 201—209, 1957.

52. Flaig W. Die Chemie organischer Stoffe im Boden und deren physiologische Wirkung. Verhandlungen der II und IV Kommission der Internationalen Boden-Kundlichen Gesellschaft. Bd. II, 1958.

53. Flaig W. Über den Einfluss von Verbindungen aus gerottetem Stroh auf den pflanzlichen Stoffwechsel — Studies about Humus — Symposium. Humus and plant, Praga and Brno, 28.IX—6.X 1961, 67—73, 1962.

54. Flaig W., Otto K., Küster E., Reinemund K. Über die Einwirkung von chemischen Verbindungen von Huminsäurenverbindungen auf das Zangenwachstum von Wurzeln. Overdruk uit het Landbouwkundig Tijdschrift, 66, ste, Faargang, N 616, 1959.

55. Loomis W., Lipmann F. J. Biol. Chem. 195, 215, 1948.

56. Mietinen J. Assimilation of aminoacids in higher plants. Symp. Soc. Exp. Biol. Nr. 13, 210, 1959.

57. Niklewski B. Über den Einfluss von Kolloidstoffen auf die Entwicklung einiger Kulturpflanzen. Jahrb. Niss. Bot. 78, 431—482, 1933.

58. Niklewski B. Bodenkunde und Pflanzenernährung. H. 5/6. Bd. 4 (49), 1937.

59. Prat S. The effect of Humus Substances on Regeneration of Plants. Studies about Humus. Symposium Humus and Plant, Praga, 1962.

60. Парди А., Жакоб Ф., Мано. J. mol. Biol. I, 1965 (1959).

61. Prat S., Pospisil F. Humic acids with C¹⁴, Biol. Plantarum. I, 71, 1959.

62. Prat S. Uliv humusovych látek (kapucinu) na rasy. Cs. Biologie, 4, 1955.

63. Saalbach E. Einfluss von Humusstoffen auf den Stoffwechsel der Pflanzen., Vbe. Congr. Internat. Sei Sol (Paris) III, 107, 1956.

64. Sladki V. Über den Einfluss einiger Humusfraktionen auf den anatomischen Bau der Pflanzen. „Studies about humus“, Praga, 1962.

65. Schönbeck F. Weitere Untersuchungen über die Veränderungen der chemischen Zusammensetzung von Pflanzen durch Aufnahme phenol und comtrartiger Verbindungen aus Nährlösungen und Boden. Z. Pflanzenernähr, Düng, Bodenkunde, 98, 126—136, 1962.

66. Ripatschek W. Der Einfluss isolierter Humusstoffe auf einige physiologische Eigenschaften der Pflanzenzelle „Studies about humus“, Symposium Humus and plant, Praga and Brno, 28.IX—6.X 1961, 235—243, 1962.

67. Weiss S., Nakamoto T. Prve Naf. Ae. Sci, 47, 1400, 1961.

68. Winter A., Willeche Z. Über die Aufnahme von Antibiotika durch höhere Pflanzen und ihre Stabilität in natürlichen Böden. Naturwiss, 38, 457, 1951.

69. Winter A., Preuss H., Schönbeck F. Untersuchungen über die Aufnahme organischer Substanzen durch die Wurzelnhöhere. Pf. lanzen. I. Phenolische Verbindungen II. Phenol. Naturwiss, 46, 1959.

70. Chamina de R. Influence de la matiere organique humifique sur l'efficacite de l'azote. Ann. Agron. Paris. 9. 167 (1958).

Проблемная лаборатория по гуминовым удобрениям при Днепропетровском сельскохозяйственном институте.