

ТОЛЕРАНТНОСТЬ ЛИСТВЕННИЦЫ ГМЕЛИНА К ГИПОТЕРМИИ

С.Г. Прокушкин, А.П. Абаимов

Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50; e-mail: stanislav@ksc.krasn.ru

На основании литературного обзора и многолетних исследований авторов обсуждается толерантность лиственницы Гмелина [*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.] к гипотермии. Показано, что её устойчивость связана с рядом приспособительных реакций на всех известных уровнях организации организма: клеточном, тканевом, органогенном, организменном, ценопопуляционном и популяционном. Весь комплекс отмеченных изменений у лиственницы Гмелина рассматриваются как адаптивные для данного вида, способствующие успешному её функционированию при гипотермии.

Ключевые слова: лиственница Гмелина, гипотермия, уровни адаптации, толерантность

Results of long-term research of authors and review of literature are addressed to demonstrate resistance of Gmelin's larch [*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.] to lower temperatures (hypothermic conditions). Changes of cells, tissues, organs, organisms, populations and ecosystem functions of larch trees as responses to environmental conditions of permafrost zone are discussed. The entire combination of changes found in *Larix gmelinii* is considered to be adaptive reaction of larch promoting its successive functioning under hypothermia.

Key words: *Larix gmelinii*, hypothermia, adaptation levels, tolerance

ВВЕДЕНИЕ

При рассмотрении устойчивости лиственницы Гмелина [*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.] к гипотермии, прежде всего следует отметить, что устойчивость растительных организмов к низким температурам подразделяют на холодостойкость (гипотермия) и морозоустойчивость. Считается, что холодостойкость – «это устойчивость растений к низким положительным температурам на протяжении непродолжительного времени» (Усманов, 1989; Усманов, Рахманкулова, Кулагин, 2001). Растения, в зависимости от их принадлежности к той или иной экологической группе, имеют разный уровень холодостойкости. В частности, хлопчатник, как теплолюбивое растение, не выдерживает температуры ниже +3°C, какао – +10°C, а предел холодостойкости у водорослей тропических морей составляет +14°C. В то время как растения высоких широт и высокогорий успешно произрастают при более низких температурах, оптимум для которых не превышает +8-10°C (Пахомова, 1992, 1995; Усманов, Рахманкулова, Кулагин, 2001).

Известно, что устойчивость любого организма к неблагоприятным условиям заключается в его способности с минимальным ущербом для жизнедеятельности противостоять воздействию внешних факторов, что в конечном итоге приводит к выживанию вида. В настоящее время на основании многочисленных исследований сформировалось новое представление о формах устойчивости растений к экстремальным факторам среды на анатомо-морфологическом, физиолого-биохимическом, феноритмическом, регенерационном, ценогическом и популяционном уровнях, каждый из которых имеет свои специфические особенности (Александров, 1975; Хочачка, 1988; Пахомова, Чернов, 1996; Усманов, Рахманкулова, Кулагин, 2001; Levitt, 1972). Основная «стратегия жизни» любого организма - это способ-

ность использования прежних, ранее возникших и закреплённых признаков и возникновения новых (фенотипических или «индивидуальных адаптаций» организма), часть из которых в результате мутаций закрепляется во внутриклеточных структурах и переходят в генотипическую, а в ходе отбора - в эволюционную» (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1977; Реймерс, 1991). Данная изменчивость, как отмечает Н.В. Тимофеев-Ресовский и др. (1977), в природных популяциях встречается намного чаще, чем можно заключить на основании морфологической изменчивости.

В целом, в настоящее время адаптацию рассматривают как достижение организмом определенного состояния, при котором организм обеспечивает оптимальное решение для выживания в новых или возникших экстремальных условиях. Поэтому устойчивость организмов к изменяющимся условиям обусловлена его способностью к адаптациям на всех уровнях его организации, которые приводят к установлению между средой и организмом новых саморегулирующихся взаимодействий (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1977; Удовенко, 1979; Розенберг, 1984; Юсуфов, 1996).

Согласно современным представлениям при всем разнообразии индивидуальной адаптации к экстремальным условиям (в том числе и стрессам) ее развитие характеризуется общими чертами. В частности, у большинства адаптационных реакций прослеживается два этапа: начальная или срочная (несовершенная) и последующая - более совершенная долгосрочная адаптация (Пахомова, 1995).

Срочный этап адаптационной реакции возникает непосредственно после начала действия раздражителя и, следовательно, может реализоваться лишь на основе ранее сформировавшихся физиолого-биохимических механизмов. Важнейшая черта этого этапа адаптации у растений заключается в

резком снижении всей функциональной активности (Селье, 1960).

Долгосрочный же этап адаптации возникает постепенно, в результате длительного или многократного действия на организм факторов среды. По существу она развивается на основе многократной реализации срочной адаптации и характеризуется тем, что в результате количественного накопления определенных изменений, организм за счет мутаций и естественного отбора приобретает новые качественные свойства, связанные с рядом структурно-функциональных перестроек в клетках: стабилизация мембран, переход митохондрий в напряженное состояние, появление изоферментов и увеличение активности ферментов и функциональных систем (Удовенко, 1979; Генкель, 1982; Пахомова, 1992, 1995; Levitt, 1972). Благодаря этим изменениям возрастает его устойчивость к данному фактору.

Таким образом, пути адаптации растений к экстремальным условиям среды многообразны, и у каждого из них ответная реакция на различные стрессы проявляются в изменении темпов роста, накоплении и распределении биомассы по отдельным органам, продолжительности жизни, особенности размножения и плотности популяции. Устойчивость лесных фитоценозов при действии дестабилизирующих природных или антропогенных факторов – это сложное свойство, отражающее способность системы поддерживать и сохранять оптимальную структуру, ростовые и генеративные процессы, биоразнообразие, ресурсный и экологический потенциал (Розенберг, 1984).

В криолитозоне основной лесобразующей породой является лиственница Гмелина. Её ареал почти полностью совпадает с зоной сплошного распространения многолетней мерзлоты в Средней и Восточной Сибири и она занимает 81.3 % лесопокрываемой территории (Лесной фонд, 1991). При этом в древесном ярусе абсолютная доминирование видов из рода *Larix* Mill., как наиболее адаптированных к условиям вечной мерзлоты. Таким образом, здесь лиственничные леса, имея огромный дефицит биологически активных температур, обладают высокой терморезистентностью и представляют собой довольно устойчивые экологические системы. Однако причины их высокой толерантности к экстремальным условиям среды не совсем ясны. Вероятно, она, как и у других организмов, определяется рядом приспособительных реакций на разных уровнях организации: субклеточном, клеточном, тканевом, органогенном, организменном, ценопопуляционном, популяционном и видовом. Выяснение их роли в этом процессе и посвящено данное сообщение.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

В качестве объектов исследования использовались насаждения лиственницы Гмелина [*Larix Gmelinii* (Rupr.) Rupr.] в криолитозоне Центральной Эвенкии. В результате анализа литературных данных и непосредственно выполненных многолетних исследований по выявлению её анатомо-

морфологических, физиолого-биохимических и ценопопуляционных особенностей объясняются причины высокой устойчивости (толерантности) лиственницы этого вида к экстремальным условиям рассматриваемого региона.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

На основании анализа литературных данных (Карпель, 1969; Карпель, Медведева, 1977; Поздняков, 1975; Абаимов, 2005, 2007; Абаимов и др., 1997; Прокушкин и др., 2004; Zyryanova, Shitova, 1999) можно считать, что у лиственницы Гмелина на ценопопуляционном и популяционном уровнях в криолитозоне Средней Сибири имеются следующие специфические особенности ее адаптации к экстремальным условиям:

- Относительно невысокое разнообразие формационной и типологической структуры лесных экосистем, среди которых на изучаемой территории выявлено 137 основных типов и групп типов лесных сообществ, среди которых преобладающими являются лиственничные ассоциации;
- Высокий полиморфизм природных популяций лиственницы, позволяющий ей в неблагоприятных условиях поддерживать высокий уровень фенотипической изменчивости, что обеспечивает устойчивость насаждений к экстремальным условиям среды;
- Специфичность половой структуры, связана не только с перестройкой репродуктивной стратегии насаждения, но и с половым диморфизмом деревьев;
- Особенность пространственной структуры древостоев, их замедленное изреживание, увеличение изменчивости таксационных показателей (высот, диаметра стволов, размеров крон, охвоенности), отражающих их участие в процессе адаптации к условиям произрастания;
- Сильная изреженность древесного полога, практически исключающая в этих условиях конкуренцию за свет и приводящая к увеличению продуктивности фотосинтеза;
- Наличие сильного фитогенного поля как у отдельных особей лиственницы и её групп, так и у фитоценоза в целом, создающего оптимальную среду для нормального формирования и функционирования этого вида.

На организменном, органогенном и тканевом уровнях организации, включающих анатомо-морфологические и физиолого-биохимические формы адаптации, также существует несколько путей приспособления растений к неблагоприятным условиям:

Способность организма регулировать температуру своего тела в условиях холода (Лархер, 1984; Хочачка, 1988). При этом у растений холодного пояса недостаток тепловой энергии может восполняться за счет избытка световой (Шахов, 1958), Однако, для корней растений этот путь адаптации к пониженным температурам в ризосфере не велик, так как лишь на поверхности почвы их температура всего на 0.4-4 °С выше, чем в нижних горизонтах,

где она всегда совпадает с температурой почвы (Радченко, 1966).

Возможность переноса необходимого количества энергии из других частей растений для поддержания процессов жизнедеятельности поврежденного органа или ткани. Подобная перестройка энергетического обмена была отмечена А.Л. Курсановым (1976) для отдельных участков флоэмы. У холодоустойчивых растений самовосстановление флоэмного транспорта через поврежденный холодом участок достигается за счет усиленного притока в него АТФ из других частей растений.

Образование более узких водопроводящих тканей (трахеид), снижающих возможность разрыва водной нити в стволе и нарушения водного обмена и обеспечивающих непрерывный водоток от корней к кроне (Бенькова, Бенькова, 2006).

Накопление в отдельных органах и тканях энергетического материала в виде отдельных форм азота, фосфора, углеводов, ростовых веществ и синтеза ряда новых холодостойких ферментов. Кроме того, происходит коренная перестройка структуры и функции клеточных мембран и их метаболизма (Альтергот, Бухольцев, 1970; Александров, 1975; Сергеев, Сергеева, 1977; Титов, 1978; Дроздов, и др., 1980; Алексеев, , 1987; Судачкова и др., 1990, 1997; Прокушкин, 1992; Судачкова, Семенова, 1995, 2000; Милютин и др., 1998; Пахомова, Чернов, 1996; Судачкова, Милютин, Семенова, 2001).

Часть из отмеченных выше приспособительных изменений у лиственницы Гмелина ещё не выявлены, однако это не означает их отсутствие у неё. Вполне вероятно, что со временем они будут обнаружены и у северных видов древесных растений.

Одной из важных приспособительных особенностей лиственницы Гмелина к экстремальным условиям Севера является способность ее семян сохранять жизнеспособность в течение нескольких лет непосредственно в шишках в кронах деревьев, что приводит к увеличению продолжительности ее возобновления (Абаимов, 1997). При этом динамика прорастания семян лиственницы кроме общеизвестных закономерностей характеризуется и видовой специфичностью. В частности, в процессе прорастания у семян сибирских лиственниц, также как и у семян многих растений, прослеживается трехфазное поступление воды. Однако, если у многих растений эти этапы проходят обычно за несколько часов, то у лиственниц - за 3-4 суток. При этом, семена лиственницы Гмелина при переменных температурах (+12-24 °C и +12-32 °C) обладают более высокой энергией прорастания и более продолжительной способностью к прорастанию, чем семена лиственницы сибирской. Эти особенности, а также их более низкая оводненность в период прорастания, свидетельствуют о высокой устойчивости вида к экстремальным условиям Севера, где часто происходят резкие перепады температур и влажности верхнего слоя субстрата (Короткий, Прокушкин, Каверзина, 2002).

Экологические условия произрастания лиственниц оказывают существенное влияние и на ка-

чественный состав запасных азотистых соединений. В жизнеспособных семенах северных популяций лиственниц Гмелина (Центральная Эвенкия) и сибирской (Талнах) содержание белкового азота значительно выше, чем в семенах южных климатипов (соответственно – Читинская область и Богучанский район). Для них характерно высокое содержание водо-солеорастворимых и нерастворимых фракций белков. При прорастании семян степень и скорость использования запасных веществ также различна. Так, если оптимальная температура для прорастания семян лиственницы Гмелина и сибирской (+24 °C) вызывает у них сходные изменения в содержании отдельных форм азота, то переменные (контрастные) температуры - (+12-24 °; +12-32 ° C) у прорастающих семян лиственницы Гмелина приводят к более интенсивному гидролизу белков (в основном глобулинов и глютелинов) с одновременным увеличением проламинов, нерастворимых белков и азота свободных аминокислот. При этом в семенах лиственницы Гмелина, в отличие от лиственницы сибирской, содержание альбуминов в семенах на всех стадиях прорастания постоянно выше. Отмеченное свидетельствует о более интенсивном использовании запасных азотистых веществ, а данный показатель может служить одним из адаптационных признаков лиственницы Гмелина к экстремальным температурам среды на ранних этапах её онтогенеза (Садилова, Прокушкин, 2007).

Известно, что значительная роль в адаптационном процессе также принадлежит и корням, которые, осуществляя динамическую связь надземных органов с почвой и оказывая глубокое воздействие на их развитие, контролируют и обеспечивают как устойчивость всего организма к неблагоприятным условиям среды, так и его продуктивность (Сабинин, 1949). На мерзлотных почвах их формирование и функционирование происходит при неблагоприятных температурных условиях, но эти процессы и механизмы их устойчивости к ним почти не известны.

Однако, прежде чем рассматривать возможные пути адаптации корней лиственницы к гипотермии следует указать о каком виде адаптации идёт речь.

В частности, в условиях многолетней мерзлоты действие низких положительных температур в течение вегетации на подземные органы относится к экстремальному фактору с длительным периодом влияния, принципиально отличающимся от стресса с коротким временным интервалом. В ризосфере криолитозоны в течение всей вегетации не наблюдается резких и кратковременных флюктуаций температур и корни постоянно функционируют при низких положительных температурах (от +2-3 ° до +8-10 ° C). Поэтому в этих условиях вряд ли проявляется так называемая “реакция Селье”, характерная для кратковременных стрессов. Здесь терморезистентность корней определяют молекулярно-генетические механизмы, возникшие в результате мутаций при постоянном и многолетнем действии данных температур – “долговременный этап адаптации”, обеспечивающий глубокие и направленные структурно-функциональные изменения в них

(Дроздов и др., 1977; Пахомова, 1995; Пахомова, Чернов, 1996; Судачкова, 1998; Усманов, Рахманкулова, Кулагин, 2001).

Выявление путей приспособления корней лиственницы Гмелина и их структурно-функциональных особенностей в экстремальных условиях Севера показало, что одной из специфических приспособлений подземных органов в этих условиях является способность их роста при низких температурах, который в верхних горизонтах почвы (0-5 см) начинается в конце 2-ой - начале 3-ей декады июня, а в нижних – в июле-августе при температуре $+1-3^{\circ}\text{C}$ и заканчивается лишь в конце первой декады сентября, когда температура почвы снижается до $+1-2^{\circ}\text{C}$. Максимальный же их прирост происходит в 3-ей декаде августа, когда в ризосфере еще достаточно высокая температура ($+6^{\circ} - 12^{\circ}\text{C}$) и составляет 0,03 – 0,07 мм/сут в сфагново-кустарничковом лиственничнике и 0,4 – 0,6 мм/сут - в хорошо прогреваемом в этих условиях - шикшево – толокнянковом. При отсутствии дефицита влаги рост корней в течение всей вегетации идет равномерно и нет длительных периодов его прекращения. В этом случае динамика роста корней определяется в основном лишь температурой в ризосфере и физиологическим состоянием дерева (Прокушкин, Каверзина, Прокушкин, 1996).

Кроме того, в криолитозоне, в связи с температурным градиентом мерзлотных почв наиболее интенсивный рост корней лиственницы и формирование придаточных корней идет в верхних горизонтах, что способствует формированию поверхностной корневой системы с сильно развитой сетью толстых скелетных корней. С удалением от ствола значительная их часть поднимается к поверхности и занимает повышенные и хорошо прогреваемые места, проявляя тем самым положительный термотропизм. Стержневой корень слабо развит и, достигая мерзлоты, принимает горизонтальное направление или, образуя новые горизонтальные корни, погибает (Прокушкин, Каверзина, Прокушкин, 1996; Абаимов и др., 1997).

Некоторая же часть физиологически активных корней (преимущественно ростовых) встречается непосредственно в мерзлой почве. Это связано с тем, что в годы с большим количеством летних осадков (как это наблюдалось в июле и первой декаде августа 1993, 1996, 2000 и 2001 гг.) корни проникают в оттаявшие горизонты, которые со временем снова переходят в мерзлое состояние. Проникшие же сюда корни находятся в течение нескольких лет (в нашем случае до 2-3 лет) в анабиозе, сохраняя при этом свою жизнеспособность. Роль этих корней особенно велика в послепожарный период, когда большая часть поверхностных физиологически активных корней повреждена огнем (Прокушкин, 2004).

Другой особенностью лиственничников в условиях криолитозоны является формирование несколько иного соотношения отдельных органов в дереве. Здесь биомасса подземных органов, в отличие от более южных регионов, значительно выше и составляет от 32 до 45 % от массы всего дерева.

При этом у них наблюдается очень высокое содержание самых тонких физиологически активных корней (≤ 2 мм), количество которых в среднем достигает 11,1 % от всей биомассы дерева и около 24 % от массы всех его корней (Прокушкин и др., 2000; Прокушкин, 2004).

Корневые системы на холодных почвах за счет разнокачественной специализации могут эффективно использовать температурный градиент в почве. Поэтому корни, функционируя в верхней части почвенного профиля, с более высокой температурой, осуществляют синтетические процессы, в то время как поглотительные функции выполняются в нижних горизонтах, где преобладают более низкие температуры (Дадыкин, 1952; Коровин, 1972).

Имеются сведения, что корни растений криолитозоны способны поглощать холодную (талую) воду (Дадыкин, 1952), которая за счет своего «квазикристаллического» состояния (ди- и тригидрофильной структуры, т.е. вода с увеличенным количеством водородных связей) близка к связанной воде клеток. Поэтому эта вода, с ее упорядоченной структурой, может непосредственно участвовать в биохимических процессах без перехода из свободного в связанное состояние. Кроме того, она, создавая оптимальное соотношение водородных связей между ферментом и водой, способствует лучшему структурному сочетанию связанной воды с молекулами энзимов. Следствием этого является активизация ряда ферментов, участвующих в биохимических процессах (Гусев, 1974; Дузу, 1980; Привалов, 1968; Швецов, 1981). Позднее оттаивание почв и подтягивание талых вод с нижних горизонтов в течение всей вегетации является мощным стимулятором биологических процессов у растений (в том числе и лиственницы), произрастающих на мерзлотных почвах (Поздняков, 1986).

Кроме того, корни растений криолитозоны могут поглощать углерод и азот из почвенных растворов в органических формах и непосредственно использовать их в метаболизме, тем самым, минуя их ассимиляцию, повышая тем самым энергетический потенциал всего растения (Nasholm, 1998; Friend, 2000;).

В этих условиях отмечена высокая экскреторная деятельность корней, которая в процессе эволюции стала одной из приспособительных функций растений к неблагоприятным почвенным условиям и средством защиты от конкуренции, вредителей и болезней Гродзинский, 1965; Райс, 1978; Прокушкин, Каверзина, 1988).

Четкая реакция на изменение термических условий в ризосфере отмечена и в анатомическом строении ростовых корней лиственницы. Прежде всего, различная степень прогревания ризосферы, даже в пределах одного региона, приводит к существенному изменению диаметра ростовых корней, толщины коровой паренхимы, диаметра клеток и величины межклетников в ней (Прокушкин и др., 2000). Так, в сфагново-кустарничковом лиственничнике с более низкими температурами в ризосфере (средняя за июль - $+3 - +5^{\circ}\text{C}$) наблюдается увеличение диаметра ростовых корней, диаметра

клеток коровой паренхимы, утолщение коровой паренхимы и размеров межклетников. Одновременно с этим, за счет существенного уменьшения количества клеток в экзодерме, снижается ее толщина. В условиях многолетней мерзлоты клеточные стенки ростовых корней обычно очень тонкие и их утолщение отмечается лишь в кустарничково-сфагновом лиственничнике, что связано с его сильным переувлажнением – гипоксией, которая и вызывает их утолщение (Гринева, 1975).

При сравнении анатомических параметров ростовых корней лиственницы Гмелина и сибирской (южный климатип) выявлено, что лиственница Гмелина формирует более толстые ростовые окончания с более толстой экзодермой и коровой паренхимой и большим диаметром клеток и величиной межклетников в них. Однако у ростовых ее корней клеточные стенки значительно тоньше. Все эти изменения в анатомическом строении корней способствуют более интенсивному поглощению элементов питания, воды и преодолению анаэробно-анаэробного периода вегетации.

Таким образом, толерантность лиственницы Гмелина к низким температурам в ризосфере связана и с особенностями перестройки морфолого-анатомического строения её корней: развитие поверхностной корневой системы, изменение соотношения между различными типами корней, изменение сроков и темпов корнеобразования и роста, формирование придаточных корней, увеличение диаметра ростовых корней, величины межклетников и диаметра клеток коровой паренхимы.

Кроме того, низкие температуры в ризосфере влияют и на содержание и распределение отдельных метаболитов в органах лиственницы Гмелина. Так, более высокое содержание общего и белкового азота, свободных аминокислот, органических кислот и углеводов наблюдается в её физиологически активных корнях. В целом, интенсивное использование корнями поступивших из надземных органов ассимилятов и поглощенного из почвы азота свидетельствует о высокой метаболической активности подземных органов лиственницы Гмелина и о специфичности их ответных реакций на низкие положительные температуры в ризосфере (Прокушкин, Каверзина, Прокушкин, 1996; Прокушкин, 2004).

В то время как запасающие ткани скелетных и толстых проводящих корней содержат незначительное количество белка, они являются аккумулятором и резервуаром углеводов, главным образом крахмала (Судачкова и др., 1996; Милютин и др., 1998; Судачкова, Милютин, Семенова, 2003). При этом его количество в лубе корней лиственницы Гмелина всегда в несколько раз выше, чем в корнях и стволах сосны обыкновенной и лиственницы сибирской, что особенно характерно для условий северной тайги. Существенные различия в накоплении крахмала в корнях лиственницы Гмелина отмечены в зависимости от условий ее произрастания и четко выражены в насаждениях северной популяции. Здесь его содержание достигает 18%, в то время как в ее южных климатипах всего – 8-9% (Судачкова, Милютин, Семенова, 2003). При сравне-

нии содержания белка в скелетных корнях хвойных северных и южных популяций выявлено его снижение на севере, особенно у лиственницы Гмелина. Для этого вида, как отмечают авторы, для большинства тканей характерна наибольшая величина отношения суммы неструктурных углеводов к содержанию белка, что может свидетельствовать о способности лиственницы Гмелина экономно использовать небольшие резервы азота криогенных почв для произрастания в условиях Севера.

Помимо указанных адаптивных реакций у корней лиственницы на низкие температуры в ризосфере, к ним следует отнести и накопление низкомолекулярных углеводов, увеличение растворимых фракций в белках и резкое снижение уровня свободного пролина (Судачкова и др., 1996, 1997; Судачкова, Милютин, Семенова, 2000, 2001, 2003).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом отмечено, что толерантность лиственницы Гмелина к экстремальным условиям среды определяется рядом приспособительных реакций на всех известных уровнях организации – клеточном, тканевом, органогенном, организменном, ценопопуляционном, популяционном и видовом. Существенная роль в этом процессе принадлежит и корням, в которых выявлен ряд изменений в структурно-функциональной организации, обеспечивающих жизнедеятельность дерева при гипотермии. В целом, весь комплекс отмеченных изменений в надземных и подземных органах у лиственницы Гмелина можно рассматривать как адаптационные реакции к гипотермии, способствующие ее нормальному функционированию в этих экстремальных условиях.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Абаимов, А.П. Особенности и основные направления динамики лесов и редколесий в мерзлотной зоне Сибири / А.П. Абаимов // Сиб. экол. журн.,— 2005.- № 4 – С. 663-675.
- Абаимов, А.П. Особенности формирования и функционирования лиственничных лесов на мерзлотных почвах / А.П. Абаимов и др. // Лесоведение.— 1997. -№5. — С. 13-23.
- Абаимов, А.П. Лиственничные леса и редколесья севера Сибири (Разнообразие, особенности экологии и лесообразовательного процесса): автореф. дисс... д-ра биол. наук / А.П. Абаимов, 03.00.16 и 03.00.05. — Новосибирск, 1997. — 537 с.
- Александров, В.Я. Клетки, макромолекулы и температура / В.Я. Александров, —Л.: Наука, 1975.— 329 с.
- Алексеев, В.Г. Криобелки и адаптация растений севера к низким температурам / В.Г. Алексеев, Т.Д. Беленкова, Т.М. Щербакова // Физиол. раст.— 1987. - Т.34, вып.6. — С. 1140-1148.
- Альтергот, В.Ф. Типы защитных реакций вегетирующих растений против холода / В.Ф. Альтергот, А.Н. Бухольцев // Физиол. и биохимия культ. раст.— 1970. - Т.2, вып.2. — С. 148-153.
- Бенькова, В.Е. Особенности строения древесины северных популяций сибирских видов лиственниц / В.Е. Бенькова, А.В. Бенькова // Лесоведение.— 2006.- № 4.— С. 28-36.

- Генкель, П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений / П.А. Генкель, — М.: Наука, 1982. — 278 с.
- Гринева, Г.М. Регуляция метаболизма у растений при недостатке кислорода / Г.М. Гринева, М.: Наука, 1975. — 279 с.
- Гродзинский, А.М. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ / А.М. Гродзинский, — К.: Наукова думка, 1965. — 200 с.
- Гусев, Н.А. Состояние воды в растениях / Н.А. Гусев, — М.: Наука, 1974. — 134 с.
- Особенности поведения растений на холодных почвах / В.Н. Дадькин, — М.: Изд-во АН СССР, 1952. — 279 с.
- Дроздов, С.Н. Эколого-физиологические аспекты устойчивости растений к заморозкам / С.Н. Дроздов и др., — Л.: Наука, 1977. — 227 с.
- Криобиохимия / П. Дузу, — М.: Мир, 1980. — 283 с.
- Карпель, Б.А. О покое семян западной формы лиственницы даурской / Б.А. Карпель // Некоторые вопросы биохимии, физиологии и генетики животных и растений. — Якутск. 1969. — С. 52-53.
- Карпель, Б.А. Плодоношение лиственницы даурской в Якутии / Б.А. Карпель, Н.С. Медведева — Новосибирск. Наука, 1977. — 117 с.
- Коровин, А.И. Роль температуры в минеральном питании растений / А.И. Коровин, — Л.: Наука, 1972. — 282 с.
- Короткий, Т.И. Влияние температуры на поглощение воды и содержание азота в прорастающих семенах лиственницы Гмелина и сибирской / Т.И. Короткий, С.Г. Прокушкин, Л.Н. Каверзина // Лесоведение. — 2002. - № 5. — С. 53-60.
- Курсанов, А.Л. Транспорт ассимилятов в растении / А.Л. Курсанов, — М.: Наука, 1976. — 646 с.
- Лархер, В. Экология растений / В. Лархер, М.: Мир, 1978, — 384 с.
- Лесной фонд. Статистический сборник Госкомитет СССР по лес. (Ред. М.М. Дрожалов). — М.: Госкомитет СССР, 1991. — Т. II. — 1021 с.
- Милютин, И.Л. Рост и обеспеченность метаболитами лиственницы Гмелина на мерзлотных почвах Центральной Сибири / И.Л. Милютин и др. // Лесоведение. — 1998. - № 5. — С. 18-25.
- Пахомова, В.М. Об адапционном значении увеличения проницаемости мембран при обратимой альтерации клеток отсеченных корней / В.М. Пахомова // Физиол. и биохимия культ. растений. — 1992. - Т. 24, № 6. — С. 568-572.
- Пахомова, В.М. Основные положения современной теории стресса и неспецифической адаптационный синдром у растений / В.М. Пахомова // Цитология. — 1995. - Т. 37, N1/2. — С. 66-91.
- Пахомова, В.М., Некоторые особенности индуктивной фазы специфического адаптационного синдрома растений / В.М. Пахомова, И.А. Чернов // Известия РАН. Серия биологическая. — 1996. - № 6. — С. 705-715.
- Поздняков, Л.К. Даурская лиственница / Л.К. Поздняков, — М.: Наука. 1975. — 312 с.
- Поздняков, Л.К. Мерзлотное лесоведение / Л.К. Поздняков, - Новосибирск: Наука, 1986. — 192 с.
- Привалов, П.Л. Вода и ее роль в биологических системах / П.Л. Привалов // Биофизика. — 1968. - Т. 13, вып. 1. — С. 166-177;
- Прокушкин, С.Г. Корневые экзометаболиты и сапролины сосны обыкновенной / С.Г. Прокушкин, Л.Н. Каверзина — Красноярск: Институт леса и древесины СО АН СССР, 1988. — 129 с.
- Прокушкин, С.Г. Метаболизм корней и продуктивность лиственницы на мерзлотных почвах Центральной Эвенкии / С.Г. Прокушкин, Л.Н. Каверзина, А.С. Прокушкин // Материалы Межд. Конф. «Эколого-физиологические аспекты ксилогенеза хвойных». — Красноярск, Россия, 1996. — С. 100-102.
- Прокушкин, С.Г. Морфолого-анатомическая реакция корней лиственницы Гмелина на гипотермию / Прокушкин С.Г и др. // Лесоведение. — 2000. - № 2. — С. 14-22.
- Прокушкин, С.Г. Роль корней в адаптации лиственницы Гмелина к гипотермии / С.Г. Прокушкин // Материалы Всесоюзной конф., посвященной 60-летию ИЛ им. В.Н. Сукачева СО РАН «Структурно-функциональная организация и динамика лесов. Изд. СО РАН, ИЛ СО РАН. — Красноярск, 2004. — С. 192-194.
- Прокушкин, С.Г. Роль фитогенного поля лиственниц допозарной генерации в формировании эдафических условий на гари / С.Г. Прокушкин и др. // Известия АН. Серия биол., — 2004. -1. — С. 49-58.
- Прокушкин, С.Г. Эколого-физиологические особенности функционирования корней сосны обыкновенной на холодных почвах: автореф. дис... док-ра биол. наук / С.Г. Прокушкин, 03.00.12 и 03.00.16. — Красноярск, ИЛ СО РАН, 1992. — 432 с.
- Радченко, С.И. Температурные градиенты среды и растения / С.И. Радченко, — М.-Л.: Наука, 1966. — 389 с.
- Райс, Э. Аллелопатия / Э. Райс, — М.: Мир, 1978. — 391 с.
- Реймерс, Н.Ф. Популяционный биологический словарь / Н.Ф. Реймерс, — М.: Наука, 1991. — 539 с.
- Розенберг, Г.С. Модели в фитоценологии / Г.С. Розенберг, — М.: Наука, 1984. — 265 с.
- Сабинин, Д.А. О значении корневой системы в жизни растений / Д.А. Сабинин // Тимирязевское чтение. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. - Т. I.X. — 48 с.
- Садилова, М.Ю. Содержание азота и посевные качества семян хвойных пород Сибири / М.Ю. Садилова, С.Г. Прокушкин // Сиб. экол. журн.—2007.- № 1. — С. 13-17.
- Селье, Г. Очерки об адаптационном синдроме / Г. Селье, — М.: Медицина, 1960. — 254 с.
- Сергеев, Л.И. Структурно-метаболические механизмы адаптации древесных растений к неблагоприятным факторам среды / Л.И. Сергеев, К.А.Сергеева сб.ст.-// Сезонные структурно-метаболические ритмы и адаптация древесных растений — Уфа, 1977. — С.11-36.
- Судачкова, Н.Е. Белки вегетативных органов сибирских видов хвойных как потенциальный кормовой ресурс / Н.Е. Судачкова, Г.П. Семенова // Растительные ресурсы. — 1995. - Вып. 4. — С. 20-25.
- Судачкова, Н.Е. Белки и свободные аминокислоты древесины сосны обыкновенной, лиственницы сибирской и лиственницы Гмелина в Центральной Сибири / Н.Е. Судачкова, И.Л. Милютин, Г.П. Семенова // Химия растительного сырья. — 2000. - № 1. — С. 69-76.
- Судачкова, Н.Е. Биохимические индикаторы стрессового состояния древесных растений / Н.Е. Судачкова и др.. — Новосибирск: Наука, 1997. — 175 с.
- Судачкова, Н.Е. Влияние экологических стрессов на состав метаболитов в сеянцах сосны обыкновенной / Н.Е. Судачкова и др. // Лесоведение. — 1990. - № 4. — С. 49-56.
- Судачкова, Н.Е. Метаболическая обеспеченность ксилогенеза лиственницы Гмелина в условиях вечной мерзлоты / Н.Е. Судачкова и др. // Материалы межд. конф.- Красноярск, 1996. — С.44-49.
- Судачкова, Н.Е. Особенности депонирования и использования резервных веществ северными популяциями сибирских видов хвойных / Н.Е. Судачкова, И.Л. Милютин, Г.П. Семенова // Сиб. экол. журн.— 2003. - №6. — С. 721-726.

- Судачкова, Н.Е. Оценка запасующих функций флоэмы и древесины ствола *Larix Gmelinii* (Pinaceae) в условиях низкотемпературного и гипоксического стрессов в ризосфере / Н.Е. Судачкова, И.Л. Милютин, Г.П. Семенова // Бот. журн.— 2001.- Т. 86. № 1.— С. 89-98.
- Судачкова, Н.Е. Состояние и перспективы изучения влияния стрессов на древесные растения / Н.Е. Судачкова // Лесоведение. — 1998. - № 2.— С. 3-9.
- Тимофеев-Ресовский, Н.В. Краткий очерк теории эволюции. / Н.В. Тимофеев-Ресовский, Н.Н. Воронцов, А.В. Яблоков— М.: Наука, 1977. — 214 с.
- Титов, А.Ф. Полиморфизм ферментных систем и устойчивость растений к экстремальным (низким) температурам / А.Ф. Титов, // Успехи совр. Биологии — 1978.- Т.85, №1. — С.63-70.
- Удовенко, П.В. Механизмы адаптации растений к стрессам / П.В. Удовенко // Физиол. и биохимия культ. растений.— 1979.- вып.11, № 2. — С.99-107.
- Усманов, И.Ю. Функциональный анализ типов адаптационных стратегий растений: автореф. дисс. на соиск. докт. биол. наук / И.Ю. Усманов, 03-00-12 – физиология растений. К.: Ин-т ботаники АН УССР им. Н.Г. Холодного., 1989. — 43 с.
- Усманов, И.Ю. Экологическая физиология растений. / И.Ю. Усманов, З.Ф. Рахманкулова, А.Ю. Кулагин — М.: Логос, 2001. — 223 с.
- Хочачка, П. Биохимическая адаптация / П. Хочачка, Дж. Сомеро. — М.: Мир, 1988,— 568 с.
- Шахов, А.А. Фототермическое приспособление растений на Крайнем Севере / А.А. Шахов // Изв. Карельск. и Кольск. филиалов АН СССР.— 1958. -№ 5.— С. 76- 83.
- Швецов, П.Ф. Живая вода в недрах Севера / П.Ф. Швецов, — М.: Наука, 1981.— 84 с.
- Юсуфов, А.Г. Лекции по эволюционной физиологии растений / А.Г. Юсуфов, — М.: Высшая школа, 1996.— 255 с.
- Friend, A.L. Plenary adress: Applications of belowground forest biology : Pap. Frontiers of Forest Biology: Proceedings of the Joint Meeting of the North American Forest Biology Workshop and the Western forest Genetics Association, 1998 / A.L. Friend // J. Sustainable Forest.— 2000.- 10, N 3-4. — P. 199-212.
- Levitt, I. Responses of plant to environmental stresses / I. Levitt, // Academic press N.-J and London. 1972. — 697 p.
- Nasholm, T. Boreal forest plants take up organic nitrogen / T. Nasholm et. al. // Nature (Gr.Brit.). — 1998. — 392, N 6679.— P. 914-916.
- Zyryanova, O.A. Spartial distribution regularities of the Central Evenkain larch forests: a cartographic model / O.A. Zyryanova, S.A. Shitova // Proc. of the 4th symposium on the joint Siberian permafrost studies between Japan and Russia in 1995. Ed. M. Fukuda. — Sapporo, Japan.— 1999. — P. 65-69.

Поступила в редакцию 4 марта 2008г.
Принята к печати 27 августа 2008 г.