

СВЕТО-ТЕМПЕРАТУРНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕЯНЦЕВ БЕРЕЗЫ ПУШИСТОЙ *BETULA PUBESCENS* (BETULACEAE)*

© С.Н. Дроздов, д-р биол. наук, проф.
Е.С. Холопцева, канд. биол. наук, ст. науч. сотр.

Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук,
ул. Пушкинская, 11, г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185610
E-mail: holoptseva@krc.karelia.ru

Т.А. Сазонова, д-р биол. наук, вед. науч. сотр.

Институт леса Карельского научного центра Российской академии наук,
ул. Пушкинская, 11, г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185610
E-mail: alt86@rambler.ru

Представители рода *Betula* являются одной из основных лесообразующих пород в РФ и занимают более половины всей площади, находящейся под листовыми древесными породами. В связи с тем, что береза дает высококачественное сырье для разных отраслей народного хозяйства, в первой половине XX в. началось целенаправленное изучение биологии ее развития. В настоящее время еще недостаточно исследованы вопросы экологии ее выращивания.

Поэтому в регулируемых условиях среды с помощью планируемого многофакторного эксперимента при трех уровнях температуры почвы (15, 20, и 25 °С) нами изучена свето-температурная характеристика двухлетних сеянцев березы пушистой. Показано, что экофизиологическая характеристика интактных растений зависит от всех исследуемых факторов внешней среды. Наибольшего потенциального максимума нетто-фотосинтеза сеянцы березы пушистой достигают при температуре почвы 15 °С, воздуха 26,3 °С и освещенности 57,3 клк и имеют широкий диапазон температурного (20,0...32,5 °С) и светового (41,3...73,2 клк) оптимума, обеспечивающего 90 %-й уровень нетто-фотосинтеза. Повышение температуры почвы до 20 °С и выше ведет к снижению потенциального уровня видимого фотосинтеза и сужению свето-температурного оптимума при естественном содержании в воздухе CO₂. С повышением температуры воздуха сеянцы березы достигают максимума нетто-фотосинтеза при более высокой освещенности.

Ключевые слова: *Betula pubescens* Ehrh., многофакторный планируемый эксперимент, CO₂-обмен, свето-температурная характеристика.

В послеледниковый период в процессе развития растительного покрова широкое распространение получили березовые формации. К настоящему времени представители рода березы занимают обширный ареал в умеренных и арктических зонах Европы и Северной Америки [8]. В РФ ими занято более половины всей площади, находящейся под листовыми древесными породами. В европейской части России наиболее распространены береза повислая (*Betula pendula* Roth) и береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.). По занимаемой площади береза стоит на третьем месте после лиственницы и сосны, являясь одной из основных лесообразующих пород. Ее ценность определяется пластичностью, неприхотливостью, способностью расти и возобновляться в различных лесорастительных условиях [10]. Она дает высококачественное сырье для разных отраслей народного хозяйства, причем все ее части – почки, ветки, листья, береста, сок и, особенно, древесина с давних пор широко используются человеком. Кроме того, она имеет огромное санитарно-гигиеническое значение. В последнее время береза привлекает все большее внимание лесоводов и ученых в плане улучшения различных ее качеств для использования в конкретных регионах страны [2, 6].

Целенаправленное изучение биологии березы началось в первой половине XX в. Несмотря на значительное внимание к ней как в России, так и за рубежом [9], многие вопросы, особенно касающиеся экологии ее выращивания на ранних этапах развития и имеющие большое значение при получении посадочного материала, изучены недостаточно. Практически не исследовано

* Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект №13-04-00827_а).

влияние температуры почвы на сеянцы березы [22]. В тоже время возрастание роли экологических показателей в решении конкретных практических вопросов требует перевода их из качественного описания в количественное. Последнее стало возможно в результате развития фитотроники и вычислительной техники, разработки методики проведения многофакторных планируемых экспериментов [11]. При этом надо учитывать фактор времени, который связан со значительными изменениями растений в процессе роста и развития. Поэтому для оценки их реакции на действие условий внешней среды в активном эксперименте наиболее удобным интегральным показателем является первичный процесс продуктивности – CO_2 -обмен, быстро реагирующий на изменения параметров среды и доступный для регистрации без контакта с растением, дистанционно и непрерывно [17, 18].

Целью данного исследования являлось изучение свето-температурной характеристики двухлетних сеянцев березы пушистой путем определения в планируемом многофакторном эксперименте параметров внешней среды, обеспечивающих достижение потенциального максимума нетто-фотосинтеза исследуемых растений при естественном содержании в воздухе углекислого газа.

Исследования проводили в Институте биологии Карельского научного центра РАН (ИБ КарНЦ РАН) на экспериментальном материале, предоставленном сотрудниками Института леса Карельского научного центра РАН. Объектами изучения являлись двухлетние саженцы березы пушистой. В качестве посевного материала использовали сертифицированные семена от контролируемого опыления фирмы «Forelia OY» (Финляндия). В первый год исследования семена проращивали на фильтровальной бумаге в чашках Петри, пикировали в стаканчики с песком, затем подросшие растения пересаживали в грунт, в условия теплицы на территории Агробиологической станции Карельского научного центра РАН. На второй год сеянцы переносили на грядки. По завершении второго года развития растения выкапывали из грунта и помещали по одному в пластиковые сосуды, сохраняя корневую систему. В течение недели сосуды с сеянцами находились в факторостатных условиях под светоустановкой с люминесцентными лампами при температуре воздуха 20,0/18,0 °C (день/ночь), освещенности 10...12 клк и 16-часовом фотопериоде.

Для проведения многофакторного эксперимента по 3 сосуда с растениями помещали в установку для исследования CO_2 -обмена с регулируемыми условиями среды, позволяющую обеспечивать интенсивность освещенности в пределах 0...40 клк, температуру воздуха и почвы – соответственно 5,0...40,0 °C и 15...30 °C [11], где в двухкратной повторности (в течение трех дней каждая) проводили двухфакторный эксперимент [4, 13] при различной температуре почвы T_n – соответственно в 1-й день – 15, во 2-й – 20, в 3-й – 25 °C (табл. 1).

Таблица 1

Точки плана эксперимента по изучению зависимости интенсивности нетто-фотосинтеза растений березы пушистой от переменных факторов среды

| № опыта | T_n , °C | E , клк |
|---------|------------|-----------|
| 1 | 12,0 | 15 |
| 2 | 12,0 | 25 |
| 3 | 20,0 | 15 |
| 4 | 20,0 | 25 |
| 5 | 20,0 | 40 |
| 6 | 28,0 | 25 |
| 7 | 28,0 | 40 |

Примечание. Здесь и далее, в табл. 2, T_n – температура воздуха, E – интенсивность освещенности по плану эксперимента.

При определении концентрации CO_2 использовали оптико-акустический инфракрасный газоанализатор Infracal IV (Германия, фирма «Junkalog»), включенный по дифференциальной схеме. После 40-минутной экспозиции на каждой ступени плана газообмен растения определяли по разности концентраций CO_2 на входе и выходе ассимиляционной камеры установки и скорости поступления наружного воздуха и пересчитывали на единицу сухой массы целых растений. Далее рассчитывали ассимиляцию углекислоты растениями на каждой ступени плана.

Обработка полученных данных методом множественного регрессионного анализа позволила получить ряд уравнений, отражающих зависимость интенсивности нетто-фотосинтеза интактных сеянцев березы от факторов среды (свет и температура воздуха) при трех уровнях температуры почвы:

$$NP = b_0 + b_1E + b_2T_v + b_3ET_v + b_4E^2 + b_5T_v^2,$$

где NP – интенсивность нетто-фотосинтеза, мг CO₂/(г·ч);

b_0, \dots, b_5 – коэффициенты, вычисленные по экспериментальным данным.

Достоверность коэффициентов уравнений проверяли по критерию Фишера (во всех вариантах $F_{расч} > F_{табл.}$), самих уравнений – по коэффициенту множественной детерминации $R^2 > 0,8$ (при $p < 0,05$).

При анализе уравнений связи определяли максимальные значения интенсивности нетто-фотосинтеза растений, области оптимума (90 %) и уровни интенсивности света и температуры, обеспечивающие их.

Таблица 2

Потенциальный максимум (max) и оптимум (opt) нетто-фотосинтеза сеянцев березы пушистой и свето-температурные условия среды, обеспечивающие их достижение при разных уровнях температуры почвы

| № опыта | $T_{п.}, ^\circ\text{C}$ | NP, мг CO ₂ /(г·ч) | | Условия max | | Условия opt | |
|---------|--------------------------|-------------------------------|------|------------------|--------------------------|------------------|--------------------------|
| | | max | opt | $E, \text{ клк}$ | $T_{в.}, ^\circ\text{C}$ | $E, \text{ клк}$ | $T_{в.}, ^\circ\text{C}$ |
| 1 | 15 | 5,13 | 4,87 | 57,3 | 26,3 | 41,3...73,2 | 20,0...32,5 |
| 2 | 20 | 3,97 | 3,74 | 43,7 | 22,2 | 31,5...55,8 | 17,5...26,9 |
| 3 | 25 | 3,69 | 3,39 | 41,4 | 15,4 | 30,5...52,2 | 8,4...22,4 |

Как показал анализ полученных данных (табл. 2), наибольшего потенциального максимума нетто-фотосинтеза растения двухлетних сеянцев березы пушистой достигают при температурах почвы 15 °С, воздуха 26,3 °С и освещенности 57,3 клк. При этом оптимум их нетто-фотосинтеза лежит в широком свето-температурном диапазоне и обеспечивает 90 % от уровня продуктивности, что соответствует фоновой зоне, в пределах которой изменение интенсивности фактора не влияет на устойчивость растения [7, 23]. При более высокой температуре почвы (20...25 °С) потенциальный максимум нетто-фотосинтеза сеянцев березы значительно ниже, чем при температуре почвы 15 °С, и достигается при более низких значениях температуры воздуха и освещенности. Снижение видимого фотосинтеза при повышении температуры почвы, возможно, происходит в результате возрастания дыхания корневой системы [19]. Ранее, в работе финских коллег [22], показано, что низкие температуры почвы (5...10 °С) отрицательно сказываются на росте трехлетних сеянцев березы повислой, снижая их фотосинтез, сухой вес листьев и изменяя ряд физиологических показателей. Это, вероятно, связано с тем, что локальное охлаждение корневой системы, как было показано на пшенице, вызывает закаливающий эффект всего растения [3].

На рис. 1 приведены графики, отражающие влияние температуры воздуха на видимый фотосинтез интактных растений сеянцев березы при трех уровнях температуры почвы и разной интенсивности освещенности: на уровне потенциального максимума и из областей предполагаемого оптимума с учетом экспериментальных точек.

Анализ полученных графиков свидетельствует о значительном влиянии всех исследуемых факторов среды на видимый фотосинтез сеянцев. При температуре почвы 15 °С (рис. 1, а), обеспечивающей достижение максимума нетто-фотосинтеза, наиболее сильное влияние на него оказывает температура почвы, о чем свидетельствует угол наклона кривых при всех рассматриваемых уровнях освещенности и их сближенность, особенно при низких температурах воздуха. При этом во всем диапазоне исследованных температур воздуха повышенная

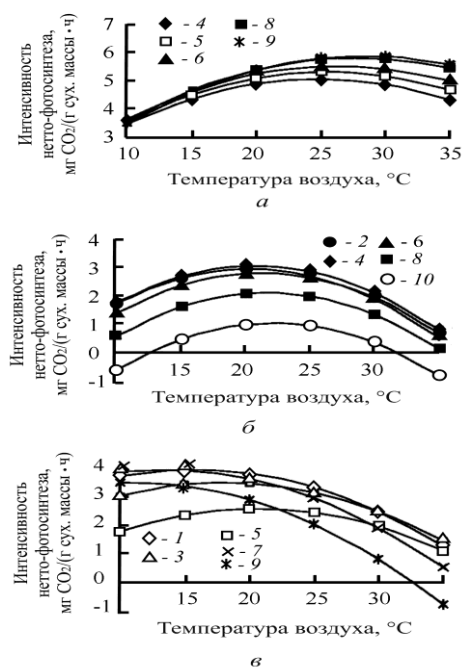


Рис. 1. Влияние температуры воздуха на интенсивность видимого фотосинтеза двухлетних сеянцев *Betula pubescens* в зависимости от температуры почвы (а–в) и разной интенсивности освещенности (1–10): а – 15 °С, б – 20, в – 25 °С; 1 – 20 клк; 2 – 25; 3 – 30; 4 – 35; 5 – 40; 6 – 45; 7 – 50; 8 – 55; 9 – 60; 10 – 65 клк

освещенность (50...60 клк) наиболее эффективна и, вероятно, входит в зону оптимума освещенности при заданном сочетании условий внешней среды для конкретного объекта.

Повышение температуры почвы до 20 °С (рис. 1, б) значительно снижает потенциальный максимум видимого фотосинтеза и сказывается на реакции растений как на интенсивность освещенности, так и на температуру воздуха. Судя по наклону кривых, значительно возрастает влияние температуры воздуха на фотосинтез, а расположение кривых свидетельствует, что при данной температуре почвы интенсивность освещенности выше 45 клк выходит за пределы фоновой зоны. Последнее, вероятно, связано с тем, что при интенсивности освещенности выше оптимальных значений вначале происходит перестроение хлоропластов с изменением их положения к световому потоку [5, 24], при дальнейшем усилении освещенности возможно образование синглетного кислорода, ведущего к саморазрушению клеток [15, 20, 23].

При температуре почвы 25 °С (рис. 1, в) значительно изменяется реакция растений на светотемпературные условия внешней среды. Максимум видимого фотосинтеза сеянцев при интенсивности освещенности более 30 клк смещается в сторону пониженных температур воздуха и резко снижается при возрастании температур воздуха. Компенсационное освещение, судя по характеру кривых, также смещается в сторону низких значений температуры. При пониженной освещенности влияние температуры уменьшается.

Для иллюстрации влияния интенсивности освещенности на нетто-фотосинтез сеянцев березы были построены графики по экспериментальной модели (рис. 2, а–в), которые имели, в основном, куполообразную форму в отличие от приведенных в большинстве литературных источников [1, 12, 14], где данные были получены в природных условиях или в однофакторных экспериментах. По мнению авторов, при достижении определенной интенсивности освещенности кривые нетто-фотосинтеза выходят на плато из-за достижения светового насыщения. Этому утверждению противоречат данные о влиянии избыточной освещенности на появление синглетного кислорода и его разрушительного действия на фотосинтетический аппарат в результате развития окислительного стресса [16]. По нашему мнению, выход кривой нетто-фотосинтеза на плато, отмеченный в ряде публикаций, вероятнее всего является следствием не светового насыщения, а влияния лимитирующего фактора: в природе это, возможно, недостаток влаги, а в эксперименте – температура. Анализ полученных графиков подтверждает взаимовлияние на нетто-фотосинтез сеянцев березы исследуемых факторов внешней среды, в том числе и температуры почвы. При этом на кривых также выделяется температурная зона оптимума, зависящая от температуры почвы. Но если при температуре почвы 20 °С экспериментальные точки попадают практически в центр зоны светового и температурного оптимума, то при температуре почвы 15 °С необходима более высокая интенсивность освещенности. Поэтому экспериментальные точки не покрывают всю зону оптимума, что частично компенсируется возможностями модели.

Таким образом, проведенные на базе Института биологии КарНЦ РАН исследования показали значительное влияние температуры почвы на сеянцы березы пушистой и взаимосвязь этого процесса с основными факторами внешней среды. Потенциальный максимум нетто-фотосинтеза при естественном содержании в воздухе CO₂ достигается сеянцами при температуре почвы 15 °С, воздуха 26,2 °С и освещенности 57,2 клк. Широкий свето-температурный диапазон оптимума, обеспечивающий 90 %-й уровень видимого фотосинтеза сеянцев, по исследованным факторам внешней среды имеет место при следующих

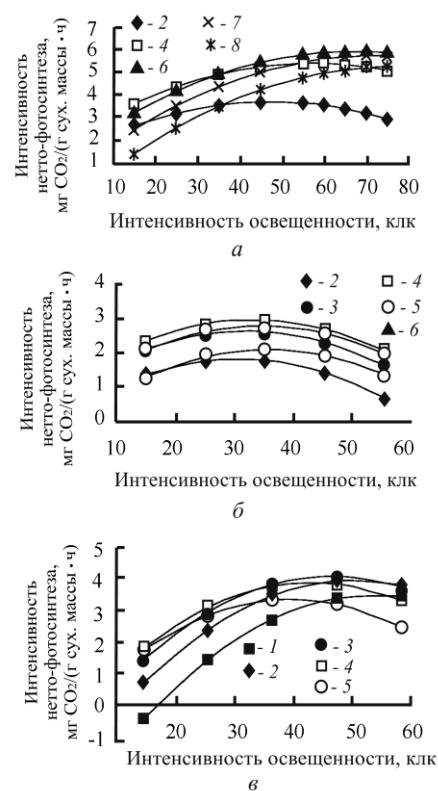


Рис. 2. Влияние освещенности на интенсивность видимого фотосинтеза двухлетних сеянцев *Betula pubescens* в зависимости от температуры почвы (а–в) и разной температуры воздуха (1–8): а – 15 °С; б – 20; в – 25 °С; 1 – 5 °С; 2 – 10; 3 – 15; 4 – 20; 5 – 25; 6 – 30; 7 – 35; 8 – 40 °С

показателях: температура воздуха – 20,0...32,5 °С; освещенность – 41,3...73,2 клк; температура почвы – 12...18 °С.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Березина Н.А., Афанасьева Н.П. Экология растений. М.: Академия, 2009. 400 с.
2. Ветчинникова Л.В. Береза. Вопросы изменчивости. М.: Наука, 2004. 183 с.
3. Влияние охлаждения корней на устойчивость клеток листьев и активность фотосинтетического аппарата пшеницы / Ф.В. Венжик, А.Ф. Титов, В.В. Таланова, Е.А. Назаркина // Докл. РАН. 2009. № 3, вып. 427. С. 314–416.
4. Голикова Г.И., Панченко Л.А., Фридман М.З. Каталог планов второго порядка. М.: МГУ, 1974. Вып. 47, ч. 1. 383 с.
5. Горышина Т.К. Экология растений. М.: Высш. шк., 1979. 168 с.
6. Гроздова Н.Б. Березы. М.: Лесн. пром-сть, 1979. 67 с.
7. Дроздов С.Н., Курец В.К. Некоторые аспекты экологической физиологии растений. Петрозаводск, 2003. 172 с.
8. Ермаков В.И. Морфо-физиологические адаптации основных видов березы на Севере. Петрозаводск, 1975. С. 64–88.
9. Ермаков В.И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. 144 с.
10. Колмогорова Е.Ю., Кайдорина В.А., Неверов О.А. Морфофизиологическая оценка состояния березы повислой в условиях действия выбросов автотранспорта // Лесн. журн. 2012. №2. С. 20–27. (Изв. высш. учеб. заведений).
11. Курец В.К., Попов Э.Г. Статистическое моделирование системы растение – среда. Л.: Наука, 1991. 152 с.
12. Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с.
13. Лисенков А.Н. Математические методы планирования многофакторных медико-биологических экспериментов. М.: Медицина, 1979. 344 с.
14. Малкина И.С., Цельникер Ю.Л., Якишина А.М. Фотосинтез и дыхание подростка. М.: Наука, 1970. 184 с.
15. Механизмы адаптации фотосинтетического аппарата к стрессовым воздействиям / Т.К. Головкин, О.В. Дымова, Я.Н. Яцко, И.Г. Шахновский, И.В. Дальке, Г.И. Табаленкова // Устойчивость организмов к неблагоприятным факторам внешней среды: материалы Всерос. науч. конф. Иркутск, 2009. С. 89–92.
16. Мокронос А.Т., Гавриленко В.Ф. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М.: МГУ, 1992. 320 с.
17. Суворова Г.Г. Фотосинтез хвойных деревьев в условиях Сибири. Новосибирск: Гео, 2009. 195 с.
18. Тооминг Х.Г. Солнечная радиация и формирование урожая. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 199 с.
19. Цельникер Ю.Л. Дыхание корней и их роль в углеродном балансе древостоя / Ю.Л. Цельникер, Л.С. Малкина, А.Г. Ковалев, С.Н. Чмора, В.В. Мамаев, А.Г. Молчанов // Лесоведение. 2005. №6. С. 11–18.
20. Bennett J. Protein phosphorylation in green plant chloroplasts // Ann. Rev. Plant Physiol. 1991. Vol. 42. P. 281–311.
21. Powles S.B. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light // Ann. Rev. Plant Physiol. 1984. Vol. 35. P. 15–44.
22. Responses of silver saplings to low soil temperature / P.J. Aphalo, M. Lahti, T. Lehto, T. Repo, A. Rummukainen, H. Mannerkoski, L. Finer // Silva Fennica. 2006. Vol. 40, N 3. P. 429–442.
23. The effect of temperature on cold and heat resistance of growing plants. Cold resistant species / S.N. Drozdov, A.V. Titov, N.I. Balagurova, S.P. Kritenko // Journal of Experimental Botany. 1984. Vol. 35, 180. P. 1603–1608.
24. Williams W.E., Gorton H.L., Witiak S.M. Chloroplast movements in the field // Plant, Cell and Environ. 2003. Vol. 26, N 12. P. 2005–2014.

Поступила 11.10.12

Light-Temperature Characteristics of *Betula pubescens* (Betulaceae) Seedlings

S.N. Drozdov, Doctor of Biology, Professor

E.S. Kholoptseva, Candidate of Biology, Senior Researcher

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences,
Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, Russia, 185910
E-mail: holoitseva@krc.karelia.ru

T.A. Sazonova, Doctor of Biology, Leading Researcher

Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences,
Pushkinskaya, 11, 185910, Petrozavodsk, Russia
E-mail: alt86@rambler.ru

Representatives of *Betula* are one of the main tree species within the Russian Federation, occupying more than half of the total area of deciduous tree species. Due to the fact that birch provides high quality raw material for various sectors of the economy, the first half of the 20th century saw targeted studies of its developmental biology. As of today, however, its cultivation ecology has not been adequately investigated.

Therefore, we studied the light-temperature characteristics of two-year birch seedlings under controlled environmental conditions in a complex planned experiment with three levels of soil temperature (15, 20 and 25°C). It was shown that the ecophysiological characteristics of intact plants depend on all of the environmental factors under study. The greatest potential maximum of net photosynthesis in birch seedlings was reached at the soil temperature of 15 °C, air temperature 26.3°C and light 57.3 klx. In addition, the seedlings had wide temperature (20.0–32.5°C) and light (41.3–73.2 klx) ranges of optimum providing 90 % net photosynthesis. The soil temperature raised to 20°C and above leads to lower potential level of apparent photosynthesis and narrower light-temperature optimum at natural CO₂ levels in the air. With increased air temperature birch seedlings reach the maximum net photosynthesis at a brighter light.

Keywords: *Betula pubescens* Ehrh., multifactor planned experiment, CO₂ exchange, light-temperature characteristics.

REFERENCES

1. Berezina N.A., Afanas'eva N.P. *Ekologiya rasteniy* [Plant Ecology]. Moscow, 2009. 400 p.
2. Vetchinnikova L.V. *Bereza. Voprosy izmenchivosti* [Birch. Variability Issues]. Moscow, 2004. 183 p.
3. Venzhik F.V., Titov A.F., Talanova V.V., Nazarkina E.A. Vliyaniye okhlazhdeniya korney na ustoychivost' kletok list'ev i aktivnost' fotosinteticheskogo apparata pshehity [Effect of Root Cooling on the Tolerance of Wheat Leaf Cells and Activity of the Photosynthetic Apparatus]. *Doklady RAN*, 2009, no. 3, iss. 427, pp. 314–416.
4. Golikova G.I., Panchenko L.A., Fridman M.Z. *Katalog planov vtorogo poryadka* [Catalog of Second-Order Designs]. Moscow, 1974, iss. 47, part 1. 383 p.
5. Goryshina T.K. *Ekologiya rasteniy* [Plant Ecology]. Moscow, 1979. 168 p.
6. Grozdova N.B. *Berezy* [Birch]. Moscow, 1979. 67 p.
7. Drozdov S.N., Kurets V.K. *Nekotorye aspekty ekologicheskoy fiziologii rasteniy* [Some Aspects of Environmental Physiology of Plants]. Petrozavodsk, 2003. 172 p.
8. Ermakov V.I. *Morfo-fiziologicheskie adaptatsii osnovnykh vidov berezy na Severe* [Morphological and Physiological Adaptation of the Main Birch Types in the North]. Petrozavodsk, 1975, pp. 64–88.
9. Ermakov V.I. *Mekhanizmy adaptatsii berezy k usloviyam Severa* [Mechanisms of Birch Adaptation to the Conditions of the North]. Leningrad, 1986. 144 p.
10. Kolmogorova E.Yu., Kaydorina V.A., Neverov O.A. Morfofiziologicheskaya otsenka sostoyaniya berezy povisloy v usloviyakh deystviya vybrosov avtotransporta [Morphophysiological Assessment Indices of the Woody Plants Sustainability and Pollution of Air in Kemerovo]. *Lesnoy zhurnal*, 2012, no. 2, pp. 20–27.
11. Kurets V.K., Popov E.G. *Statisticheskoe modelirovanie sistemy rastenie – sreda* [Statistical Modeling of the Plant – Environment System]. Leningrad, 1991. 152 p.
12. Larkher V. *Ekologiya rasteniy* [Plant Ecology]. Moscow, 1978. 384 p.
13. Lisenkov A.N. *Matematicheskie metody planirovaniya mnogofaktornykh mediko-biologicheskikh eksperimentov* [Mathematical Methods for Planning Multivariate Biomedical Experiments]. Moscow, 1979. 344 p.
14. Malkina I.S., Tsel'niker Yu.L., Yakshina A.M. *Fotosintez i dykhanie podrosta* [Photosynthesis and Undergrowth Respiration]. Moscow, 1970. 184 p.
15. Golovko T.K., Dymova O.V., Yatsko Ya.N., Shachnovski I.G., Dal'ke I.V., Tabalenkova G.I. Mekhanizmy adaptatsii fotosinteticheskogo apparata k stressovym vozdeystviyam [Mechanisms of Photosynthetic Apparatus Adaptation to Stress]. *Ustoychivost' organizmov k neblagopriyatnym faktoram vneshney sredy: materialy Vseros. nauch. konf.* [Resistance of Organisms to Adverse Environmental Factors: Proc. All-Russian Sci. Conf.]. Irkutsk, 2009, pp. 89–92.
16. Mokronosov A.T., Gavrilenko V.F. *Fotosintez. Fiziologo-ekologicheskie i biokhimicheskie aspekty* [Photosynthesis. Physiological, Ecological and Biochemical Aspects]. Moscow, 1992. 320 p.
17. Suvorova G.G. *Fotosintez khvoynykh derev'ev v usloviyakh Sibiri* [Photosynthesis of Conifers in Siberia]. Novosibirsk, 2009. 195 p.
18. Tooming Kh.G. *Solnechnaya radiatsiya i formirovanie urozhaya* [Solar Radiation and Yield Formation]. Leningrad, 1977. 199 p.
19. Tsel'niker Yu.L., Malkina L.S., Kovalev A.G., Chmora C.Y., Mamaev V.V., Molchanov A.G. Dykhanie korney i ikh rol' v uglernom balanse drevostoy [Respiration of Roots and Their Role in the Carbon Balance of Woody Plants]. *Lesovedenie*, 2005, no. 6, pp. 11–18.
20. Bennett J. Protein Phosphorylation in Green Plant Chloroplasts. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1991, vol. 42, pp. 281–311.
21. Powles S.B. Photoinhibition of Photosynthesis Induced by Visible Light. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1984, vol. 35, pp. 15–44.
22. Aphalo P.J., Lahti M., Lehto T., Repo T., Rummukainen A., Mannerkoski H., Finer L. Responses of Silver Saplings to Low Soil Temperature. *Silva Fennica*, 2006, vol. 40, no. 3, pp. 429–442.
23. Drozdov S.N., Titov A.V., Balagurova N.I., Kritenko S.P. The Effect of Temperature on Cold and Heat Resistance of Growing Plants. II. Cold Resistant Species. *Journal of Experimental Botany*, 1984, vol. 35, 180, pp. 1603–1608.

24. Williams W.E., Gorton H.L., Witiak S.M. Chloroplast Movements in the Field. *Plant, Cell and Environment*, 2003, vol. 26, no.12 , pp. 2005–2014.
