

ДК 582.949.22-14:581.522.4:574.3(470.1)

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ АДАПТАЦИИ *AJUGA REPTANS L.* НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА

© 2001 г. Л. В. Тетерюк, О. В. Дымова, Т. К. Головко

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982 Республика Коми, Сыктывкар ГСП-2, ул. Коммунистическая, 28
Поступила в редакцию 16.06.2000 г.

Обобщены итоги комплексных морфофизиологических и популяционных исследований *Ajuga reptans* L., вида неморального флористического комплекса, на северной границе ареала в подзоне средней тайги Республики Коми. Выявлены адаптации на клеточном, организменном, популяционном и биоценотическом уровнях. Сохранение и выживание вида на границе ареала обеспечивали физиологическая пластичность, устойчивость к действию пониженных температур, способность к поливариантности онтогенетического развития. Дан благоприятный прогноз относительно поведения *Ajuga reptans* в условиях глобальных изменений климата и возрастающей площади антропогенно нарушенных территорий.

Ключевые слова: *Ajuga reptans* L., северная граница ареала, адаптация, функциональная пластичность, онтогенез, ценопопуляции, жизненная стратегия.

Адаптация организмов к изменяющимся условиям существования достигается путем перестройки комплекса признаков на всех уровнях биологической организации. В пределах генотипа понятие адаптация включает способность организма к фенотипической пластичности, т.е. возможности образовывать более чем одну альтернативную форму морфологического, физиологического состояния и/или поведения в ответной реакции на условия среды (West-Eberhard, 1989; Getty, 1996). Совокупность морфофизиологических, поведенческих, популяционных и других особенностей вида обеспечивает возможность жизни в определенных условиях внешней среды.

Ajuga reptans L. (живучка ползучая) – неморальный вид, ареал которого охватывает обширную территорию Западной Европы, западную часть Средиземноморья, европейскую часть России, Кавказ, Урал. На северо-востоке европейской части России он относится к реликтам термического оптимума голоцен (Мартыненко, 1976). Встречается в травянистых осинниках, березняках, смешанных хвойно-мелколиственных лесах и на лугах. *A. reptans* – столонообразующий травянистый поликарпик с монокарпическими полурозеточными побегами, зимне-летнезеленый вид (Серебряков, 1952). Размножается семенами и неглубокооможденными вегетативными зачатками (Смирнова, 1987). Известен как лекарственное эндистероидсодержащее растение (“Растительные ресурсы...”, 1991; Алексеева и др., 1998), применяемое в народной медицине. Используется для озеленения в качестве декоративного почвопокровного вида.

В экотопически благоприятной зоне широколиственных лесов достаточно подробно изучены биологические особенности *A. reptans* (Рысина, 1973; Михайлowsкая, Кузьмичева, 1974; Комарова, 1986; Смирнова, 1987). Значительно меньше сведений о физиологических параметрах растения (Bachmann e.a., 1994; Bachmann, Keller, 1995; Лукьянова и др., 1986; Masarovicova, 1997).

Одним из способов выявления адаптивных реакций растений и оценки их пластичности является сравнение морфофизиологических, биохимических и других показателей вида из различных частей его ареала. Целью настоящей работы было комплексное изучение *A. reptans* для выявления адаптивных свойств вида в условиях среднетаежных сообществ на северной границе ареала. Для этого исследовали структурно-функциональные, онтогенетические и популяционные особенности вида.

МЕТОДИКА

Исследования проведены в подзоне средней тайги Республики Коми (между 60° и 62° с.ш.), где проходит северная граница распространения вида. Для этого района характерны возвышенные увалистые равнины, местами значительно рассеченные, с покровными суглинками или супесями, подстилаемыми мореной, с зеленомошными среднетаежными еловыми и пихтово-еловыми лесами на сильно подзолистых почвах. За последние десятилетия наблюдаемое здесь сильное антропогенное воздействие привело к смене коренных типов леса на вторичные елово-осиновые и ело-

Морфофизиологические параметры растений и популяционные характеристики *Ajuga reptans* в разных частях ареала

Параметры	Зона широколиственных лесов	Подзона средней тайги
Физиологические характеристики		
Скорость фотосинтеза, мг СО ₂ /(дм ² ч)	6.0–9.5**	2.5–4.5
Содержание хлорофилла, г/дм ²	4.40 ± 0.10***	2.15 ± 0.05
Содержание растворимых углеводов, мг/г сырой массы	75–85**	20–30
Популяционные характеристики		
1. Элементы ценопопуляции		
Биомасса, г	3.0–3.5*	0.9–1.2
Высота ассимилирующей поверхности, мм	150–200*	50–160
Длина корней, мм	40–80*	110–180
Скорость вегетативного разрастания, см/год	30–50*	8–35
Потенциальная продуктивность вегетативных зачатков, шт. на элемент в год	3–7*	0–4
Потенциальная продуктивность семенных зачатков, шт. на элемент в год	100–250*	150–300
Длительность онтогенеза парциального побега, годы	2–3*	До 6 и более
Длительность удержания территории, годы	3–4*	2–6 и более
Темпы развития	Нормальные*	Замедленные
2. Ценопопуляции		
Возрастной спектр	Доминирует генеративное возрастное состояние*	Доминирует имматурное возрастное состояние
Запас диаспор в почве	Высокий*	Низкий
Тип самоподдержания	Семенной и вегетативный*	Ведущий – вегетативный, роль семенного проявляется при нарушениях растительного покрова

Примечание. Характеристики вида в зоне широколиственных лесов приведены по данным: * – О.В. Смирнова (1987), ** – M. Bachmann e.a. (1994), *** – E. Masarovicova (1997).

зо-березовые сообщества (Пручкин и др., 1999). Климат района избыточно влажный, умеренно теплый.

Изучение особенностей роста и развития проведено в 1995–1998 гг. в 32 природных ценопопуляциях *A. reptans* в сероольшаниках, травянистых синниках, березняках и смешанных хвойно-мелколиственных сообществах, на злаково-разнораввных сенокосных лугах, опушках, вырубках, ридорожных насыпях. В работе были использованы общепринятые методики ценопопуляционных исследований (“Ценопопуляции растений...”, 1976; Смирнова, 1987; Жукова, 1995). Единицейчета до начала вегетативного размножения считалась особь *A. reptans*, после – парциальный побег. Для количественной характеристики возрастных состояний измеряли длину самого крупного яста в розеточной части побега, число плагиотропных побегов и их длину после укоренения.

Морфофизиологические исследования проводили в естественных условиях в елово-осиновом травяном лесу и в культуре на экспериментальном участке вблизи г. Сыктывкара ($62^{\circ}52'$ с.ш.). О₂-газообмен зрелых зимне- и летнезеленых

листьев изучали при помощи инфракрасного газоанализатора “Infralit-4” (Сивков, Назаров, 1990) в диапазоне температуры 5–35°C и освещенности 4–500 Вт/м² фотосинтетически активной радиации. Определение кардиальных точек световых и температурных кривых фотосинтеза проводили по методике Е.В. Гармаш и Т.К. Головко (1997). Представленные в работе величины являются усредненными для шести–десяти кривых.

Содержание хлорофиллов и каротиноидов в листовых пластинках определяли спектрофотометрически (Шлык, 1971) в пятикратной биологической повторности. Анализ растворимых углеводов проводили методом высокоеффективной нормальнофазовой жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) с модификациями (Гляд, 1999), свободных аминокислот (на автоматическом анализаторе AAA-T339M (“Mikrotechna-Prana”, Чехословакия) в трех биологических повторностях.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Структурно-функциональный уровень. Сравнительный анализ (см. таблицу) показал, что на

северной границе распространения в условиях таежной подзоны *A. reptans* характеризуется пониженной интенсивностью фотосинтеза. По скорости поглощения CO_2 она гораздо ближе к растениям бореального флористического комплекса (Старостина, 1983), чем к видам широколиственных лесов (Митина, 1981).

Невысокая скорость фотосинтеза коррелирует с пониженным содержанием зеленых пигментов в листьях. Выявленная закономерность согласуется с общепринятыми представлениями об уменьшении количества хлорофилла у тенелюбивых растений при продвижении от экватора к полюсам, что связано со спектральным составом света. По-видимому, следует учитывать также другие факторы, например дефицит необходимого для синтеза хлорофилла азота, обусловленный бедностью почв и медленным разложением опада при пониженных температурах. При низкой скорости ассимиляции CO_2 растения *A. reptans*, произрастающие под пологом леса в подзоне средней тайги, накапливали вдвое меньше неструктурных углеводов, чем растения из центральной части ареала.

Судя по параметрам световых кривых фотосинтеза (высокая величина угла наклона, низкие величины интенсивности радиации приспособления и светового компенсационного пункта) (рис. 1) и соотношению хлорофиллов $a/b < 3$ в пигментном комплексе *A. reptans* относится к группе теневыносливых растений. Свойство теневыносливости генетически закреплено. Доказательством этому послужили эксперименты с растениями *A. reptans*, имеющими широкую экотопическую приуроченность и способными адаптироваться к высокой освещенности (выращивание в культуре), сохранив признаки теневыносливого вида (Дымова, Головко, 1998а).

Следует отметить, что в зоне широколиственных лесов неморальные виды способны развивать признаки светолюбия и фотосинтезировать с высокой интенсивностью в ранневесенний период, когда листва на деревьях еще полностью не сформировалась (Митина, 1981). Нами установлено, что в крайних условиях обитания на северной границе ареала изученный неморальный вид не способен поглощать CO_2 с высокой скоростью в освещенном лесу весной. В течение вегетации скорость фотосинтеза листьев варьировала незначительно (рис. 2). Это свидетельствует о приспособленности растений к световому режиму среднетаежных сообществ.

Фотосинтетический аппарат *A. reptans* хорошо адаптирован к умеренным температурам среднетаежной подзоны и способен акклиматизироваться к изменению погодных условий вегетационного периода. В типичный по термальным условиям сезон 1997 г. (средняя температура возду-

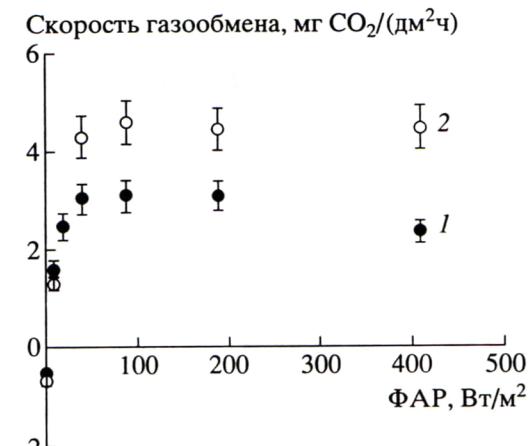


Рис. 1. Световая зависимость фотосинтеза листьев растений *Ajuga reptans*, произрастающих под пологом леса (1) и выращенных на делянке (2), июнь 1996 г. ($n = 6-10$). ФАР – фотосинтетически активная радиация.

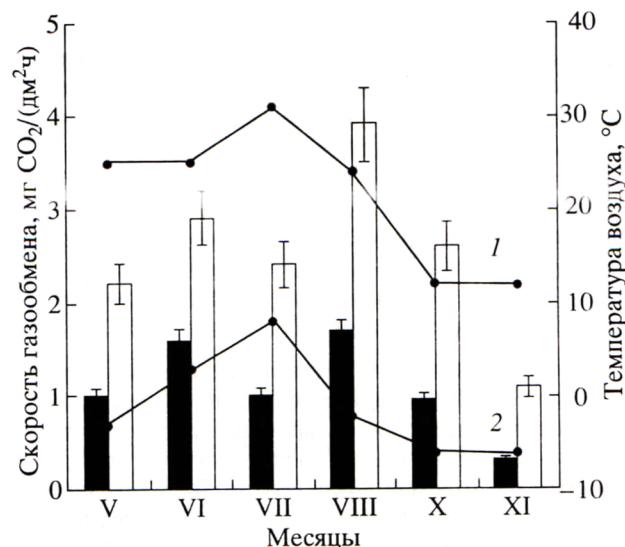


Рис. 2. Сезонный ход фотосинтеза листьев *Ajuga reptans* и температуры воздуха, 1996 г. ($n = 6-10$).

Светлая гистограмма – максимальная скорость поглощения CO_2 (Φ_{max}); темная гистограмма – скорость поглощения CO_2 при интенсивности радиации приспособления (Φ_{IRP}). Среднемесячная температура воздуха: 1 – максимальная и 2 – минимальная.

ха – 11.6°C) и недостатке влаги (сумма осадков – 260 мм) диапазон оптимальных для фотосинтеза температур находился в пределах 8–16°C (рис. 3б). При насыщающей освещенности около 50 Вт/ m^2 и оптимальной температуре листья изученного вида фотосинтезировали с максимальной скоростью 6–8 мг $\text{CO}_2/(dm^2 \cdot ch)$. При температуре 6–7°C растения были способны ассимилировать CO_2 со скоростью 60–80% от максимальной, а свыше 25°C их фотосинтез сильно подавлялся. Показана спо-

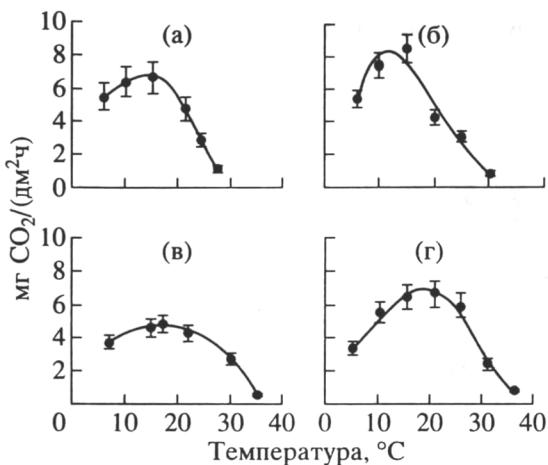


Рис. 3. Температурная зависимость фотосинтеза листьев *Ajuga reptans* в разные годы и периоды вегетации: а – июнь 1997 г., зимнезеленые листья; б – июнь 1997 г., летнезеленые листья; в – июль 1996 г.; г – август 1998 г. ($n = 6-10$).

собность к смещению температурного оптимума на 2–6°C в соответствии с изменениями термальных условий среды и увлажненности. Во влажном сезоне вегетации 1996 г. (сумма осадков – 375 мм), а также теплом сезоне 1998 г. (средняя температура воздуха – 12.9°C) выявили (рис. 3в, 3г) сдвиг оптимума фотосинтеза в сторону высоких температур (10–22°C). Это свидетельствует о функциональной пластичности и запасе прочности фотосинтетического аппарата.

Как и в центральной части ареала, на северном пределе у *A. reptans* хорошо выражено явление перезимовки с зелеными листьями. Листья сохраняли способность к фотосинтезу поздней осенью после заморозков и ранней весной после перезимовки (см. рис. 2). Перезимовавшие листья мало отличались от летнезеленых по скорости и температурной зависимости фотосинтеза (см. рис. 3а, 3б). Сохранение ассимиляционным аппаратом функциональной активности при пониженных температурах способствовало раннему началу ассимиляционной деятельности у перезимовавших листьев. Эта адаптивная стратегия обеспечивала рост растений в весенне-летний период (конец мая – начало июня).

Достижению холодаустойчивости и сохранности фотосинтетического аппарата в осенний период способствовало накопление растворимых углеводов (до 35 мг/г сырой массы) и свободных аминокислот (до 2 мг/г сырой массы). При этом ассимиляционный аппарат подвергался некоторым структурно-функциональным перестройкам, выраженным в снижении числа гран в тилакоидах (меньше 10), уменьшении размеров хлоропластов, гидролизе крахмала, частичном разрушении хлорофиллов и каротиноидов (на 25–30%). Большое

значение для выживания зимнезеленых листьев *A. reptans* имеет то, что растение растет в приземном слое, где оно защищено снеговым покровом и лесным опадом. Адаптированность вида к отрицательным температурам позволяет ему хорошо переносить осенние заморозки и зимние температуры.

Несмотря на низкие скорости фотосинтеза (4–8 мг $\text{CO}_2/(\text{dm}^2 \cdot \text{ч})$), ассимилирующие органы *A. reptans* в течение вегетации характеризовались сравнительно высоким уровнем дыхания (1–3 мг $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$). Такие величины свойственны многим возделываемым на Севере культурным растениям (Головко, 1999). Повышенная дыхательная способность обеспечивала энергетические потребности роста растений в холодном климате.

Таким образом, выявленные на функциональном уровне физиологическая пластичность, устойчивость к неблагоприятным условиям среды и высокая степень теневыносливости обеспечивают произрастание и выживание неморального вида *A. reptans* в подзоне средней тайги.

Организменный уровень. По сравнению с южными северные растения *A. reptans* имели меньшие размеры (длину листьев, площадь листовой поверхности, число столонов на парциальный побег) и биомассу (см. таблицу). Известно, что распределение ресурсов у живых организмов направлено на повышение их приспособленности. Наблюданное нами уменьшение размеров растений, сокращение числа вегетирующих структур можно рассматривать как адаптивную реакцию в экотопически неблагоприятных условиях, способствующую выживанию и сохранению вида на европейском Севере.

Изучение онтогенеза *A. reptans* на северной границе ареала позволило выделить 4 периода и 8 возрастных состояний: латентный (семена), пре-генеративный (проростки, ювенильное, имматурное, виргинильное), генеративный (генеративное) и постгенеративный (сенильное и этап отмирания). Одной из особенностей является хорошо выраженное имматурное возрастное состояние вида, когда парциальный побег в виде розетки листьев с недоразвитыми пазушными почками существует в течение нескольких лет (Тетерюк, 1996).

Схемы онтогенеза особи и парциального побега *A. reptans* представлены на рис. 4. Были обнаружены следующие варианты: с последовательным прохождением всех онтогенетических состояний, с пропуском одного из них или нескольких, отмирание на разных этапах развития. Выявлено наличие временной (динамической) поливариантности, в основе которой лежала ди- и полициклическость развития генеративных рамет. Результаты анализа с учетом их календарного возраста показали, что возможны нормальные темпы развития парциального побега, или дициклическое

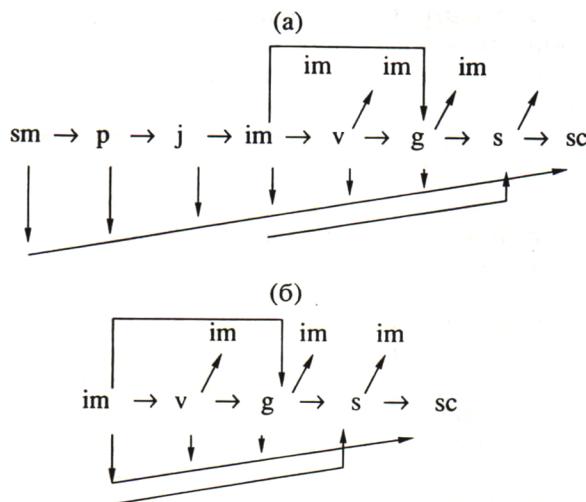


Рис. 4. Схема онтогенеза особи (а) и парциального побега (б) *Ajuga reptans* и его поливариантность в подзоне средней тайги: sm – семена; p – проростки и всходы; j – ювенильные; im – имматурные; v – виргинильные; g – генеративные; s – сенильные; sc – отмирающие.

развитие, когда цветение происходило на второй год жизни (рис. 5). Это характерно для центральной части ареала. В районе исследований дициклическое развитие встречалось редко, лишь в наиболее благоприятных экотопических условиях. Большинство рамет на северной границе ареала развивалось замедленно. У них наблюдалась задержка в имматурном и виргинильном возрастных состояниях, у генет – в ювенильном, имматурном и виргинильном. Их цветение наступало на третий или последующие годы жизни. Подобные изменения циклов развития в разных частях ареала вида ранее были отмечены для *Poa annua* L., *Cochlearia arctica* Schlecht. Ex DC. и *Androsace septentpionalis* L. (Горышина, 1979).

Считается (Жукова, 1995), что поливариантность онтогенеза повышает адаптивные возможности видов. Снижение процессов жизнедеятельности северных растений и неблагоприятные эдафические условия среды в естественных местообитаниях подзоны средней тайги не могут

обеспечить достаточно высокую интенсивность накопления биомассы и приводят к замедленному развитию вида. Полициклическое развитие большей части рамет и генет, четкую выраженную имматурного возрастного состояния, поливариантность онтогенеза, которая реализуется через разные варианты их развития и темпы прохождения возрастных состояний, можно рассматривать как онтогенетическую адаптацию вида к условиям Севера.

Популяционный уровень. В результате исследований был составлен базовый возрастной спектр для *A. reptans* в подзоне средней тайги (рис. 6). Он левосторонний с преобладанием имматурной возрастной группы, что обусловлено развитием большинства парциальных побегов по полициклическому типу. Полученный спектр отличался от такового в зоне широколиственных лесов, в котором доминировали генеративные растения (Смирнова, 1987). Это отражает общие закономерности развития вида на границе ареала.

Возрастной спектр также свидетельствует о замедлении смены поколений вида в подзоне средней тайги, снижении активности семенного и вегетативного размножения. Вместе с тем выявлено изменение значимости разных типов размножения в самоподдержании ценопопуляций *A. reptans*. Ведущую роль играет вегетативное. В сероольшниках, мелколиственных и смешанных хвойно-мелколиственных сообществах в возрастных спектрах наблюдали относительно высокий процент виргинильных растений с максимальным возможным в районе исследований числом столонов (от 2 до 4). Генеты встречались здесь крайне редко.

Семенное размножение не играет значительной роли в поддержании численности популяций вида на границе ареала. Однако оно имеет важное значение, поскольку позволяет виду создавать запас жизнеспособных зародышей, захватывать новые удаленные территории, выживать при кризисных ситуациях ("Ценопопуляции растений...", 1988). К наиболее благоприятным эколого-фитоценотическим условиям для семенного поддержания ценопопуляций *A. reptans* отнесены

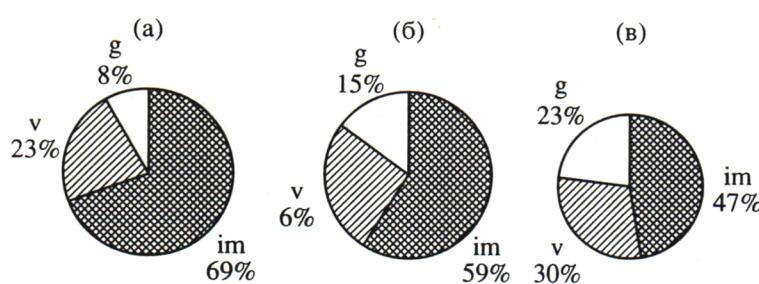


Рис. 5. Темпы развития парциальных побегов *Ajuga reptans* в подзоне средней тайги: раметы второго года жизни (а), третьего года жизни (б) и условного возраста, более 3 лет (в).

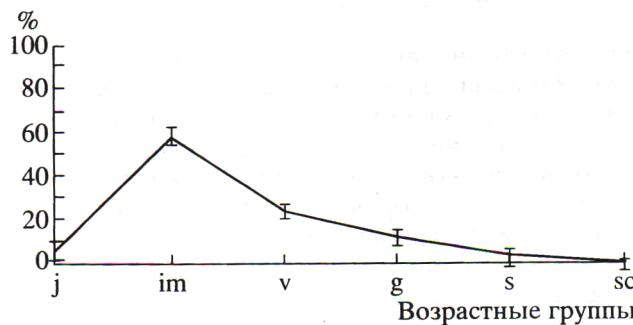


Рис. 6. Базовый возрастной спектр *Ajuga reptans* в подзоне средней тайги.

антропогенно нарушенные территории – сенокосные луга, вырубки и придорожные насыпи. В их возрастных спектрах генеративная возрастная группа составляла до 35%, были обнаружены проростки и ювенильные особи.

Таким образом, исследования показали изменение базового возрастного спектра вида на границе ареала, снижение активности семенного и вегетативного размножения. Ведущая роль в самоподдержании ценопопуляций переходит к вегетативному как менее энергозатратному и способствующему более высокой выживаемости потомства.

Биоценотический уровень. Одна из сторон адаптации вида к условиям существования – его “поведение”, или жизненная стратегия. Существует несколько классификаций типов поведения растений (Раменский, 1971; Grime, 1979; Миркин, 1985; Смирнова, 1987). Основой служат три основных типа стратегии (конкурентоспособность, толерантность и реактивность).

В зоне широколиственных лесов с экотопически благоприятными условиями для модельного вида определены частные и общие, фитоценотически значимые, свойства поведения (Смирнова, 1987). *A. reptans* относится к видам с реактивной жизненной стратегией, для которых характерны минимальное время удержания территории, активное размножение и высокая скорость захвата ювенильных местообитаний. В подзоне средней тайги наблюдалось уменьшение биомассы и высоты асимилирующей поверхности элементов ценопопуляции, замедление темпов их развития, увеличение сроков удержания раметами территории (см. таблицу). Скорость захвата новых площадей осуществлялась не столь активно, как в центральной части ареала. Это свидетельствует о снижении реактивных свойств жизненной стратегии *A. reptans* и величине толерантности в поведении вида на северной границе распространения под влиянием неблагоприятных экологических и фитоценотических условий. Признаки толерантности вида в наибольшей степени были выражены в спелых

осинниках, березняках, смешанных хвойно-мелколиственных сообществах, в наименьшей – в нарушенных сообществах (придорожные насыпи, вырубки).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сохранению и выживанию неморального вида *A. reptans* на северной границе ареала способствовали адаптации на клеточном, организменном, популяционном и биоценотическом уровнях. Вид приспособился к условиям Севера благодаря физиологической пластичности, акклиматизации фотосинтетического аппарата к условиям среднетаежных лесов, устойчивости к действию пониженных температур. Способность к поливариантности онтогенеза, длительному пребыванию в прегенеративном состоянии позволяют *A. reptans* поддерживать свою численность в условиях, где процессы жизнедеятельности не могут обеспечить высокие темпы накопления биомассы и приводят к уменьшению размеров растений, числа вегетирующих структур, низкой активности семенного и вегетативного размножения. Морфофизиологические и популяционные особенности вида на границе ареала отразились на его жизненной стратегии.

Выращивание в культуре показало, что в подзоне средней тайги вид способен к ускоренному развитию в условиях высокой освещенности и отсутствии конкуренции за факторы среды (Дымова, Головко, 1998б). Это свидетельствует о том, что сравнительно низкие температуры и короткий вегетационный период не являются основными ограничивающими факторами для роста, развития и дальнейшего распространения вида. Вероятно, особенности развития *A. reptans* в местах естественного произрастания обусловлены сочетанием неблагоприятных эдафических условий (бедность подзолистых почв) и конкуренцией с другими видами за элементы питания.

Проведенные исследования позволяют дать прогноз относительно перспектив развития *A. reptans* в условиях глобальных изменений климата. Основываясь на морфофизиологических характеристиках и физиологической пластичности, можно полагать, что ожидаемое потепление климата, которое в северных широтах может составить 3–7°C, и удвоение концентрации CO₂ в атмосфере будут благоприятными для фотосинтетической функции, а следовательно, роста и развития растений. Все возрастающая площадь антропогенно нарушенных территорий также будет способствовать расширению современных границ этого вида с реактивной жизненной стратегией.

Авторы выражают глубокую благодарность д.б.н. О.В. Смирновой (ЦЭПЛ, г. Москва) за консультации в ходе выполнения работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Л.В., Тетерюк Л.В., Володин В.В., Колегова Н.А.* Динамика содержания экдистероидов у *Ajuga reptans* L. на северной границе ее ареала (Республика Коми) // Раст. ресурсы. 1998. Вып. 4. С. 56–62.
- Гармаш Е.В., Головко Т.К.* CO₂-газообмен и рост *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Щепин в условиях подзолы средней тайги европейского Северо-Востока. 1. Зависимость фотосинтеза и дыхания от внешних факторов // Физiol. раст. 1997. Т. 44. № 6. С. 854–863.
- Глядь В.М.* Определение моно- и олигосахаридов в растениях методом нормально-фазовой высокоеффективной хроматографии. Сыктывкар, 1999. 16 с. (Новые научные методики / Коми научный центр УрО РАН; вып. 55).
- Головко Т.К.* Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб.: Наука, 1999. 204 с.
- Горышшина Т.К.* Экология растений. М.: Высш. школа, 1979. 368 с.
- Дымова О.В., Головко Т.К.* Адаптация к свету фотосинтетического аппарата теневыносливых растений (на примере *Ajuga reptans* L.) // Физiol. раст. 1998а. № 4. С. 521–528.
- Дымова О.В., Головко Т.К.* Морфофизиологические аспекты вегетативного размножения *Ajuga reptans* L. // Репродуктивная биология растений на европейском Северо-Востоке. Сыктывкар, 1998б. С. 72–83. (Тр. Коми научного центра УрО РАН, № 158).
- Жукова Л.А.* Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
- Комарова Т.А.* Соотношение внутривечевых и вне-вечевых фаз в развитии побега *Ajuga reptans* L. (Lamiaceae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 4. С. 46–52.
- Лукьянова Л.М., Локтева Т.Н., Булычева Т.М.* Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики (Хибинский горный массив) / Под ред. Вознесенского В.Л. Апатиты, 1986. 130 с.
- Мартыненко В.А.* Границы неморальных видов на северо-востоке европейской части СССР // Бот. журн. 1976. Т. 61. С. 1441–1444.
- Миркин Б.М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с.
- Митина М.Б.* Световые кривые фотосинтеза травянистых растений дубравы // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 10. С. 1454–1464.
- Михайлowsкая И.С., Кузьмичева Т.В.* О проводящей системе укороченного побега живучки ползучей (*Ajuga reptans* L.) // Бюлл. МОИП. 1974. Т. 79. № 3. С. 101–108.
- Пручкин В.Д., Бондаренко В.В., Ларин В.Б.* Лесные ресурсы и лесопромышленный комплекс // Республика Коми. Природные ресурсы и производительные силы. Сыктывкар, 1999. С. 121–131.
- Раменский Л.Г.* Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 333 с.
- Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; сем. Hippuridaceae – Lobeliaceae. СПб.: Наука, 1991. Т. 6. 200 с.
- Рысица Г.П.* Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья. М.: Наука, 1973. 216 с.
- Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.
- Сивков М.Д., Назаров С.К.* Одноканальная газометрическая установка для измерения фотосинтеза и транспирации растений в полевых условиях // Инфракрасные газоанализаторы в изучении газообмена растений. М.: Наука, 1990. С. 55–64.
- Смирнова О.В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 208 с.
- Старостина К.Ф.* Особенности фотосинтеза boreаль-ных кустарничков и трав в ельнике кислично-щитовниковом // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 6. С. 770–778.
- Тетерюк Л.В.* Особенности онтогенеза, демографии и жизненной стратегии живучки ползучей (*Ajuga reptans* L.) на северной границе ареала // Биологическое разнообразие антропогенно трансформированных ландшафтов европейского Северо-Востока России. Сыктывкар, 1996. С. 120–127. (Тр. Коми научного центра УрО РАН, № 149).
- Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 215 с.
- Ценопопуляции растений (Очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
- Шлык А.А.* Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–170.
- Bachmann M., Matile P., Keller F.* Metabolism of the Raffinose Family Oligosaccharides in Leaves of *Ajuga reptans* L. Cold Acclimation, Translocation, and Sink to Source Transition: Discovery of Chain Elongation Enzyme // Plant Physiol. 1994. V. 105. № 4. P. 1 335–1345.
- Bachmann M., Keller F.* Metabolism of the Raffinose Family Oligosaccharides in Leaves of *Ajuga reptans* L. Inter- and Intracellular Compartmentation // Plant Physiol. 1995. V. 109. № 4. P. 991–998.
- Getty T.* The Maintenance of Phenotypic Plasticity as a Signal Detection Problem // Amer. Nat. 1996. V. 148. № 2. P. 378–385.
- Grime J.P.* Plant Strategies and Vegetation Processes. Wiley, Chichester, England, 1979. 222 p.
- Masarovicova E.* Measurements of Plant Photosynthetic Activity // Handbook of Photosynthesis / Ed. Pessarakli M. New-York et.al.: Marcel Dekker, 1997. P. 769–801.
- West-Eberhard M.J.* Phenotypic Plasticity and Origins of Diversity // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1989. V. 20. P. 249–278.