На правах рукописи

Жук Евгения Анатольевна

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КЕДРА СИБИРСКОГО: ОПЫТ ИССЛЕДОВАНИЯ *EX SITU*

03.02.01 – ботаника

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Томск – 2011

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук Институте мониторинга климатических и экологических систем Сибирского отделения РАН, г. Томск

Научный руководитель: кандидат биологических наук, доцент
Горошкевич Сергей Николаевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Данченко Анатолий Матвеевич

кандидат биологических наук
Кузнецова Галина Васильевна

Ведущая организация: Учреждение Российской академии наук Ботанический сад Уральского отделения РАН (г. Екатеринбург)

Защита состоится « 3 » марта 2011 года в 16.00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.267.09 при ГОУ ВПО «Томский государственный университет» по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36. Факс: (3822) 529853, 529601.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке ГОУ ВПО «Томский государственный университет».

Автореферат разослан «____» января 2011года.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук В.П. Середина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. Бореальные лесные экосистемы являются важнейшим компонентом биосферы Земли. Около половины от их общей площади приходится на Сибирь. Состояние этих экосистем в значительной мере определяется состоянием всего нескольких лесообразующих древесных видов. Поэтому актуально их всестороннее исследование.

Основным методом исследования эколого-географической дифференциации вида на экотипы и популяции является выращивание из потомства *ex situ* в одинаковых условиях и наблюдения за ним. Многие европейские и американские виды неплохо изучены в этом отношении. По сибирским видам, в том числе, и по кедру сибирскому (*Pinus sibirica* Du Tour), информации значительно меньше. Большая часть работ проведена в географическом клоновом архиве, созданном Н. Ф. Колеговой (1977) методом прививки на сосну обыкновенную (*Pinus sylvestris* L.). Известно, однако, что прививки кедра сибирского на сосне обыкновенной недолговечны и со временем отмирают (Кузнецова, 2001). Это не может не снижать надежность полученных результатов. Актуально исследование географических прививок на подвое кедра сибирского.

Главным лесным ресурсом является древесина. Поэтому большая часть работ посвящена географической изменчивости признаков, характеризующих устойчивость и скорость роста. Исследования в этой области выполнены Ф. Д. Авровым (1977, 1990, 1996) на примере евроазиатских видов рода *Larix* и Дж. Рейфельдтом (Rehfeldt, 1985, 1986; Rehfeldt et al., 1999, 2003) на примере западноамериканских видов *Pinus* L. и *Pseudotsuga* Carrière. Исследованию морфогенеза побегов и кроны, а также репродуктивным признакам всегда уделялось значительно меньше внимания. Решение этого вопроса особенно актуально для кедра сибирского, ибо он ценится, в первую очередь, своими семенами. Поэтому именно на его примере начата разработка общей теории органогенеза побегов (Минина, 1971; Некрасова, 1972; Минина, Ларионова, 1979; Горошкевич, Кустова, 2002; Горошкевич, 2004, 2006) и репродуктивной дифференциации (Некрасова, 1972; Минина, Третьякова, 1983; Горошкевич, 1993; Горошкевич, Меняйло, 1996), которая до настоящего времени развивалась безотносительно к проблеме географической изменчивости признаков. Актуален поиск и интерпретация закономерностей морфогенеза побегов и половой репродукции у широтных и высотных экотипов кедра сибирского.

В связи с глобальным потеплением климата большое значение приобретает проблема изменения природных зон, типов растительности, видовых ареалов. Имеющиеся модели, как правило, не учитывают географической неоднородности видов – эдификаторов растительного покрова. Это существенно снижает их ценность. Модели, сделанные с учетом дифференциации видов на экотипы, к настоящему времени имеются лишь для *Pinus sylvestris* L. и *Larix sibirica* Ledeb. (Rehfeldt et al., 2002, 2003; Rehfeldt, Tchebakova, Parfenova, 2004). Для кедра сибирского таких моделей

пока нет, очевидно, из-за отсутствия исходной информации о структуре его внутривидовой изменчивости. Актуально ее получение.

Цели и задачи. Цель работы – установить, как влияют климат и фотопериод в естественных местообитаниях широтных и высотных экотипов кедра сибирского на рост и развитие их вегетативного потомства, перемещенного в одинаковые условия. Это потребовало выполнения следующих задач:

1. Исследовать сезонный цикл развития побегов и репродуктивных структур у широтных и высотных экотипов кедра сибирского.
2. Всесторонне исследовать метамерную структуру побега у широтных и высотных экотипов кедра сибирского.
3. Изучить строение кроны у широтных и высотных экотипов кедра сибирского.
4. Исследовать половую репродукцию, соотношение мужской и женской генеративных сфер и структуру урожая у широтных и высотных экотипов кедра сибирского.

Научная новизна. В настоящей работе впервые на корректном объекте (подвои того же вида) изучены рост и развитие вегетативного потомства географических и высотных экотипов кедра сибирского в однородных условиях клонового архива.

Впервые у привоев различного географического происхождения в однородных экологических и климатических условиях клонового архива изучен такой широкий спектр признаков: от обычно используемых, итоговых (фенология, прирост ствола, семенная продуктивность) до почти не использовавшихся ранее, элементарных, определяющих продуктивность и устойчивость (метамерная структура побега и кроны в целом, соотношение мужской и женской генеративных сфер, структура урожая). Путем сопоставления различий между клонами внутри экотипа и между экотипами были установлены диапазоны модификационной и генотипической, внутри- и межпопуляционной изменчивости фенологических признаков, а также структуры побега, кроны и урожая.

Анализ изменчивости вышеупомянутых признаков впервые для экотипов кедра сибирского проведен в модельной системе из двух профилей – широтного и высотного – с учетом двух основных факторов: температурного режима и фотопериода. Эти факторы по-разному сочетаются в естественных местообитаниях экотипов, определяя формирование специфических адаптаций. Впервые предпринята попытка интерпретации эколого-географической дифференциации данного вида как функции разнообразия климатических и фотопериодических элементов.

Практическая значимость. Знания об эколого-географической дифференциации видов являются основой для разработки лесосеменного районирования видов, принципов их селекционного улучшения и интродукции за пределы естественного ареала. Данная работа не является исключением и может быть использована во всех упомянутых направлениях прикладных исследований.

Защищаемые положения.

1. Кедр сибирский отличается от других бореальных видов хвойных слабо выраженной внутривидовой дифференциацией по фенологическим и морфологическим признакам.

2. У широтных и высотных экотипов кедра сибирского особенности фенологического развития и структуры побега изменяются однонаправлено и пропорционально термическому градиенту естественных местообитаний.

3. Экотипы широтного профиля по большинству значимых признаков дифференцированы более глубоко, чем экотипы высотного профиля.

Апробация работы. Основные положения диссертации докладывались на 3-й и 4-й Всероссийских конференциях молодых ученых «Фундаментальные проблемы новых технологий в 3-м тысячелетии» (Томск, 2006, 2009), V Международном симпозиуме «Контроль и реабилитация окружающей среды» (Томск, 2008), 2-м Международном совещании по сохранению лесных генетических ресурсов в Сибири (Новосибирск, 2009), Всероссийской конференции «Эколого-географические аспекты лесообразовательного процесса» (Красноярск, 2009), Международной конференции по измерениям, моделированию и информационным системам для изучения окружающей среды ENVIROMIS-2010 (Томск, 2010), Всероссийской конференции с международным участием «Ботанические сады и актуальные проблемы интродукции растений на современном этапе» (Томск, 2010), II (IV) Всероссийской молодежной научно-практической конференции «Перспективы развития и проблемы современной ботаники» (Новосибирск, 2010), IV Международной конференции «Проблемы изучения растительного покрова Сибири» (Томск, 2010), VII Всероссийском симпозиуме «Контроль окружающей среды и климата» (Томск, 2010).

Публикации. По теме работы опубликовано 12 работ, из них 2 статьи в журналах из списка ВАК.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 143 страницах печатного текста и состоит из введения, 7 глав, выводов и списка использованных источников и литературы, включает 17 таблиц и 20 рисунков, 284 библиографических источника, из них 85 на иностранном языке.

Благодарности. Автор выражает благодарность своему научному руководителю Горошкевичу Сергею Николаевичу за создание условий для выполнения работы и помощь в осмыслении материала, а также Велисевич Светлане Николаевне, Попову Александру Геннадьевичу, Васильевой Галине Валериевне и Акимову Владимиру Сергеевичу за помощь в проведении полевых исследований.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1. Внутривидовое разнообразие у хвойных

Растения приспосабливаются ко всему комплексу условий среды, что проявляется в их морфологических и физиологических особенностях. Для

выявления закономерностей внутривидовой изменчивости проводятся исследования на морфологическом, экологическом и популяционном уровнях (Мишуров, 1984). Географическая изменчивость у лесообразующих видов хвойных древесных растений проявляется как в непрерывной клинальной изменчивости многих признаков и свойств, так и в образовании внутривидовых таксонов (Милютин и др, 2004). По мере того, как происходило уточнение деления видов на более мелкие структурные единицы, в пределах видов и подвидов выделялись экологические расы – экотипы (Розанова, 1930; Синская, 1948). Термин «экотип» ввёл Г. Турессон (Turesson,1922). Экотип представляет собой совокупность нескольких или многих однородных и близкородственных по происхождению естественных популяций одного вида, приспособленных к условиям данной климатической области или к определенному типу местообитания внутри этой области и способных к самовоспроизведению при относительно постоянном комплексе экологических факторов (Синская, 1948). С развитием учения об экотипах началось выделение почвенных, климатических и других экотипов (Яблоков, 1962; Правдин, 1964). Наследственный характер роста различных экотипов особенно хорошо заметен в географических культурах (Ирошников, 1977 и др.). Далее приведен анализ научной литературы по исследованию эколого-географической дифференциации вида у хвойных методом географических культур (Колегова, 1977; Rehfeldt, 1985, 1986; Oleksyn et al., 1998; Кузнецова, 2001; Кузьмина, Кузьмин, Милютин, 2004).

2. Современный ареал кедра сибирского, его климат и связанные с ним адаптационные особенности вида

2.1. Ареал кедра сибирского. На основе литературных данных дано описание границ ареала кедра сибирского, а также особенностей его распространения в различных горных системах (Кордон, Смольянинова, Харьюзова, 1936; Петров, 1949; Иванова, 1958; Крылов, 1961; Непомилуева, 1972; Таланцев, Пряжников, Мишуков, 1978; Крылов, Таланцев, Козакова, 1983; Мамаев, 1983; Крылов, Шмонов, 1985; Семечкин, Поликарпов, Ирошников, 1985; Дроздов, 1998).

2.2. Разнообразие климата в пределах ареала кедра сибирского и связанные с ним особенности его распространения. Приводится описание климатических параметров ареала кедра сибирского, а также связанные с их изменчивостью особенности распространения вида. Среднегодовая температура воздуха на протяжении ареала изменяется от –12 до +4 ºС (Орлова, 1962), годовое количество осадков – от 350 до 1000 мм (Бех, 1974; Соколов, 1972), сумма температур выше 10 ºС – от 500 до 2200 ºС (Бех, 1974; Агроклиматический атлас мира, 1972), продолжительность вегетационного периода – от 45 до 180 сут. (Леса Красноярского Заполярья, 1997; Соколов, 1972).

3. Объекты и методы исследования

Объект исследования – клоновый архив кедра сибирского, созданный под руководством С.Н. Горошкевича и расположенный на научном стационаре «Кедр» ИМКЭС СО РАН в пос. Курлек, 30 км к югу от г. Томска. В коллекции клонов здесь представлены экотипы из всех частей ареала кедра сибирского, естественно произрастающие в пределах России. Для нашего исследования были выбраны Западно-Сибирский широтный профиль и Западно-Саянский высотный профиль.

В каждом из 11 естественных насаждений было выбрано по 7–24 средних по размеру деревьев, т.е не господствующих и не угнетенных. Черенки с этих деревьев были привиты весной 1997 г. на 6–7-летние привои местного экотипа и выращены в однородных условиях с размещением 3×6 м. В течение 10 лет за клонами вели уход сотрудники лаборатории С.Н. Горошкевича. К моменту исследования все экотипы были представлены 7–24 клонами, а каждый клон, в свою очередь, включал 8–10 рамет, размещенных в разных частях плантации для того, чтобы нивелировать влияние микрорельефа и микроклимата.

3.1. Характеристика географических экотипов – источников генетического материала. Широтный профиль был представлен семью экотипами, а высотный – четырьмя. Краткая характеристика экотипов обоих профилей приведена в таблице 1, а характеристика насаждений и растений, с которых заготавливали черенки – в таблице 2.

3.2. Характеристика клонового архива географических экотипов. Климат в районе клонового архива умеренно теплый, влажный, типичный для крайнего юга лесной зоны. Сумма активных температур составляет 1850 ºС (Агроклиматический справочник по Томской области, 1960). Средняя годовая температура воздуха составляет –0,6 ºС; максимум температуры приходится на июль (18,1 ºС), минимум – на январь (–19,2 ºС) (Агроклиматический атлас мира, 1972). Годовая амплитуда температуры воздуха составляет 37,3 ºС; средняя продолжительность безморозного периода 114 дней; в среднем за год выпадает 517 мм осадков (Климат Томска, 1982).

3.3. Методика исследований. В клоновом архиве проводили фенологические наблюдения, исследовали структуру побега и кроны, структуру урожая у экотипов кедра сибирского. Статистическую обработку материала производили с помощью пакета программ Statistica 6.0. Для анализа значимости различий между выборками использовали однофакторный дисперсионный анализ (тест Шеффе). Рассматривали изменчивость как между экотипами, так и между клонами внутри каждого экотипа. Уровень изменчивости оценивали по С. А. Мамаеву (1972), который предложил считать его очень низким при Cv<7 % , низким при Cv=7–15 %, средним при Cv=15–25 %, повышенным при Cv=25–35 % и очень высоким при Cv>50 %.

Таблица 1 – Характеристика экотипов широтного и высотного профилей

Профиль	Экотип	Географическое положение и климат				
		Широта, с.ш.	Долгота, в.д.	Природная зона (высотный пояс)	Высота над уровнем моря, м	Сумма температур выше 10 °С
Широтный профиль	1	55°55′	84°55′	Северная лесостепь	100	2065
	2	56°14′	84°30′	Южная часть южной подзоны тайги	150	2000
	3	58°13′	84°32′	Граница средней и южной подзоны тайги	110	1935
	4	60°45′	77°30′	Северная часть средней подзоны тайги	40	1650
	5	63°10′	75°20′	Южная часть северной подзоны тайги	110	1260
	6	64°40′	77°41′	Северная часть северной подзоны тайги	40	1130
	7	65°50′	78°10′	Южная подзона зоны предтундровых редколесий	40	1065
Высотный профиль	1	52°30′	90°05′	Нижняя часть лесного пояса (светлохвойные горнотаёжные леса)	350	2000
	2	52°05′	89°45′	Средняя часть лесного пояса (темнохвойные горнотаёжные леса)	1100	1250
	3	51°50′	89°50′	Граница средней и верхней части лесного пояса	1400	900
	4	51°47′	89°55′	Верхняя часть лесного пояса (темнохвойные горнотаёжные леса)	1900	350

Таблица 2 – Характеристика насаждений и материнских деревьев

Профиль	Экотип	Характеристика насаждения			Характеристика растений		
		Состав	Класс бонитета	Тип леса	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр, см
Широтный профиль	1	9к	II	Разнотравный	180	26	35
	2	7к1е1п1б	III	Мшистый	170	20	25
	3	8к1п1е	III	Кустарничково-зеленомошный	350	25	44
	4	10к	IV	Вейниковый	140	16	28
	5	3к3е1л3б	V	Пойменный	210	15	30
	6	6к2е2б	Va	Ягодно-мшистый	250	13	28
	7	6л4к	Va	Багульниково-лишайниковый	100	6	10
Высотный профиль	1	5с2л1к1п	II	Крупнотравный	80	21	24
	2	9к1л	III	Ягодно-зеленомошный	190	24	32
	3	5к5л	IV	Ерниковый	190	21	28
	4	10к	Va	Ерниковый	270	13	36

3.3.1. Фенологические наблюдения. Фенологические наблюдения проводились на протяжении 2004–2008 гг. Замеры вегетативных побегов и хвои и проводились с периодичностью один раз в три дня. Фенологические фазы определяли по методике И.А. Забелина (1934). Выделяли следующие фенологические фазы: набухание почек, обособление пучков хвои в чехликах, появление хвои из чехликов, разъединение верхушек хвои, начало разъединения хвои по всей длине, окончание роста побега и хвои.

Фенологические наблюдения за «цветением» велись в течение всего периода «цветения» с периодичностью 1 раз в сутки, фазы развития генеративных побегов определяли по методике Е.В. Титова (1982). По этой методике за основу берется выделение трех фаз развития шишки кедра сибирского: «прижатой почки», «бутона» и «открытой шишки». Последняя делится на 8 стадий, каждая из которых хорошо различима невооруженным глазом. При наблюдении за мужским «цветением» руководствовались методикой И.А. Забелина (1934), который отмечал 3 фазы: начало пыления, период массового пыления и конец пыления.

3.3.2. Исследование семеношения и структуры шишек. Была определена доля клонов с шишками в каждом экотипе, а также число заложившихся и созревших шишек на главном и боковых побегах каждого дерева. Исследование женских шишек и семян проводилось по стандартным методикам. У шишек измеряли длину и диаметр, подсчитывали число стерильных и фертильных семенных чешуй, число недоразвитых и развитых

семян. Качество семян оценивали рентгенографическим методом (Щербакова 1965): определяли долю пустых семян, семян с недоразвитым эндоспермом, полных семян. Определяли также массу полных семян.

3.3.3. Исследование структуры побега и кроны. Летом 2007–2009 гг. проводили ретроспективный анализ структуры побега и кроны за 10 последних лет. На побеге каждого года измеряли длину оси и хвои весеннего и летнего лидирующего побега, а также отмечали число и расположение на них пазушных органов: стерильных катафиллов, брахибластов, спящих почек, латеральных ауксибластов и шишек. Для изучения морфоструктуры кроны определяли высоту дерева, диаметр дерева у основания привоя и на высоте годичного побега 2005 г., длину и диаметр самой крупной ветви в мутовке 2005 г., ширину кроны. Степень апикального доминирования определяли как отношение длины лидирующего побега по отношению к боковым во всех мутовках.

4. Фенологическое развитие вегетативных побегов

Одним из основных механизмов, обеспечивающих успешный рост и репродукцию особей в разных популяциях одного вида, является поддержание строгого соответствия фенологических ритмов их развития климатическим особенностям районов обитания. Рост потомства хвойных и его фенологическое развитие зависят от географического происхождения семян или клонов (Ирошников, 1977; Колегова, 1977; Rehfeldt, 1986; Авров, 1996; Кузнецова, 2001; Кузьмина и др., 2004; Oleksyn, Tjoelker, Reich, 1998). В одинаковых условиях фенологические явления у растений северного и высокогорного происхождения несколько раньше начинаются и значительно раньше заканчиваются, чем те же события у растний южного и низкогорного происхождения (Колегова, 1977; Walther et al., 2002). Нашей задачей являлось выявление факторов разнообразия по фенологическим признакам у широтных и высотных экотипов кедра сибирского.

4.1. Сезонный цикл развития вегетативных побегов. Различия по срокам прохождения вегетативных фенофаз выявлены у экотипов обоих профилей. Раскрывание почек у северных и высокогорных экотипов происходило на 2–3 дня раньше, чем у южных и низкогорных. Рост весеннего побега длился 1,5–2 месяца. Выход хвои из чехликов на весеннем побеге начинался в третьей декаде мая, с уменьшением широты и высоты произрастания исходных экотипов дата выхода брахибластов из чехликов сдвигалась вперед. Окончательной длины хвоя на весеннем побеге достигала в конце июня – первой декаде июля. Клоны из северных экотипов завершали рост побегов и хвои в среднем на 7 дней раньше, чем более южные, а клоны из экотипов с 1400–1900 м над ур. м. заканчивали рост побегов и хвои на 4–5 дней раньше, чем низкогорные. В первой декаде июня у всех экотипов появлялся летний побег, который имел, как правило, небольшой размер (до 5 см) и не всегда нес брахибласты. Его формирование завершалось к концу июля – началу августа, а хвоя на нем, в случае, если она присутствовала,

завершала рост к третьей декаде июля. Между экотипами не было существенных различий по срокам роста летнего побега.

У высотных экотипов изменчивость внутри экотипов по продолжительности роста весеннего побега увеличивалась от низкогорного экотипа к высокогорному: разброс внутри экотипа с 350 м над ур. м. составлял всего 5 дней, тогда как внутри экотипа с 1900 м над ур. м. – 9 дней. У экотипов широтного профиля никаких закономерностей по изменчивости внутри экотипов не наблюдалось.

4.2. Сравнительный анализ фенологического развития экотипов широтного и высотного профиля. Изменчивость по срокам роста побегов и хвои у кедра сибирского является крайне низкой по сравнению с другими видами хвойных. Различия по срокам роста, у других видов (*Pinus sylvestris* L., *Pinus contorta* Douglas, *Larix sibirica* Ledeb.) доходящие до 20–30 дней (Ирошников, 1977; Авров, 1977; Cannell, Thompson, Lines, 1981; Oleksyn, Tjoelker, Reich, 1998), в нашем исследовании достигали лишь 5–7 дней у наиболее контрастных экотипов. Причиной столь низкой внутривидовой дифференциации по фенологическим признакам у кедра сибирского может быть слабая подразделенность климата вдоль выбранного широтного профиля. Несмотря на обширность территорий, занимаемых видом, климат во всех районах естественного произрастания исследованных экотипов является умеренно континентальным, а даты последнего весеннего и первого осеннего заморозков не так различаются, как у видов, произрастающих в бореальных лесах на западе Северной Америки (*P. contorta* Douglas) (Cannell, Thompson, Lines, 1981) или занимающих огромные пространства Евразии (*P. sylvestris* L.) (Oleksyn, Tjoelker, Reich, 1998).

Направление различий между экотипами вдоль обоих профилей было одинаковым – по мере увеличения теплообеспеченности вегетационного периода в естественных местообитаниях экотипов начало и завершение роста побегов и хвои сдвигалось на более поздние сроки. Различия в сроках и продолжительности роста побега и хвои между широтными экотипами были больше, чем между высотными, несмотря на то, что смена высотных климатических зон напоминает их смену в широтном направлении (Дроздов и др., 1989; Хабутдинов, Шанталинский, 2000), а климатические параметры изменяются по высоте сильнее, чем по широте. Следовательно, описанное явление не может объясняться изменчивостью одного только температурного фактора. Возможны две причины более значительных различий между широтными экотипами по сравнению с высотными.

(1) Высотный профиль многократно короче широтного. В горах изменение высотного расположения климатических поясов приходит гораздо быстрее и измеряется километрами, тогда как смена природных зон по широте происходит на протяжении сотен километров. Поэтому в последнем случае вероятность генетического обмена между экотипами на семенном уровне близка к нулю: широтные экотипы становятся более узко приспособленными, по сравнению с высотными, к климатическим факторам своей среды обитания. Косвенным показателем этого процесса является

уровень разнообразия внутри экотипов по адаптивным признакам. На высотном профиле он закономерно и существенно увеличивается от низкогорных экотипов к высокогорным, что характеризует преобладающий перенос семян кедровкой из нижней части лесного пояса в верхнюю.

(2) Вдоль высотного профиля существенно меняются только климатические условия, вдоль широтного – климатические условия и фотопериодический режим. Последнее, возможно, является дополнительной причиной более глубокой дифференциации широтных экотипов, так как фазы сезонного роста каждого экотипа широтного профиля, по-видимому, определяются совместным влиянием теплообеспеченности вегетационного периода и различного фотопериода в местах их произрастания.

5. Изменчивость структуры побегов кедра сибирского

Из внутривидовых различий по многочисленным и многообразным признакам, характеризующим годичный побег, у широтных и высотных экотипов хвойных видов хорошо изучены лишь различия по длине побега. Об изменчивости других признаков известно очень мало. Длина побега у сосен зависит, в основном, от числа метамеров в почке, из которой развился данный побег (Lanner, 1978). Другие признаки годичного побега определяют структуру кроны, а также продуктивность и устойчивость (Воробьев и др., 1989 и др.). Поэтому есть основания предполагать, что метамерная структура побега, как система адаптивно значимых признаков, должна существенно различаться у широтных и высотных экотипов. Задача данного раздела – изучить эту изменчивость на примере широтных (от лесостепи до лесотундры) и высотных (от нижней до верхней границы лесного пояса) экотипов кедра сибирского.

5.1. Структура побегов у экотипов широтного профиля. От самого южного экотипа к самому северному длина зрелого годичного побега уменьшалась в 1,5 раз. Доля летнего побега в сложении общей длины годичного побега возрастала от 4,9 до 8% в том же направлении, различия были значимыми между крайним северным экотипом и экотипами из северной части средней подзоны тайги и южной части северной подзоны тайги. При этом длина хвои на весеннем побеге постепенно уменьшалась с 12,5 до 7,7 см, а на летнем – с 6,9 до 5,5 см, однако различия были значимыми только на весеннем побеге между двумя крайними экотипами. Встречаемость летнего побега в составе годичного побега уменьшалась с юга на север с 85 до 64 % от общего числа годичных побегов, однако снижение встречаемости годичных побегов с летним побегом происходило неравномерно вдоль профиля.

От южного экотипа к северному число метамеров на годичном побеге убывало, в основном, за счет стерильных катафиллов и брахибластов весеннего побега (таблица 3). Северный экотип имел самую короткую зону стерильных катафиллов, которая занимала 3–10 % от общей длины весеннего побега. Стерильная зона у южных экотипов достигала 20 % от общей длины

побега. От южного экотипа к северному число ауксибластов на весеннем побеге возрастало, а на летнем оставалось без изменений.

Таблица 3 – Метамерный состав годичного побега у широтных экотипов

Признак	Экотипы						
	55° с.ш.	56° с.ш.	58° с.ш.	61° с.ш.	63° с.ш.	65° с.ш.	66° с.ш.
Число ауксибластов на весеннем побеге, шт.	2,6 а*	3,1 аб	2,7 а	3,8 б	3,5 б	3,6 б	3,7 б
Число ауксибластов на летнем побеге, шт.	3,9 а	3,5 а	4,1 а	3,7 а	4,1 а	4,0 а	3,7 а
Число брахибластов на весеннем побеге, шт.	76,1 аб	76,2 аб	82,5 б	75,1 б	72,0 б	70,1 аб	60,1 а
Число брахибластов на летнем побеге, шт.	4,8 а	5,5 а	5,1 а	5,3 а	5,4 а	5,9 а	6,1 а
Число спящих почек на весеннем побеге, шт.	2,0 аб	1,7 аб	2,3 б	1,1 аб	1,2 а	1,1 а	1,7 а
Число спящих почек на летнем побеге, шт.	2,2 аб	1,1 а	1,3 а	1,8 аб	2,1 аб	1,2 а	2,7 б
Число стерильных катафиллов, шт.	9,4 бв	9,9 бв	9,3 б	7,7 аб	5,7 ав	5,7 ав	5,2 а

*Примечание. * – наличие одинаковой буквы у двух и более экотипов означает отсутствие различий между ними при P = 0,95*

В морфогенезе побега встречались явные аномалии. Аномалии условно делились на 4 группы, в зависимости от того, в какой части побега появились и какие пазушные структуры при этом заложились (таблица 4). Доля деревьев, имеющих побеги с аномалией развития, была невелика, но возрастала от южных экотипов к северным.

Таблица 4 – Доля деревьев с аномалиями в морфогенезе побега у экотипов широтного профиля

Доля деревьев с аномалиями в морфогенезе побега, %	Экотипы						
	55° с.ш.	56° с.ш.	58° с.ш.	61° с.ш.	63° с.ш.	65° с.ш.	66° с.ш.
Дополнительная зона спящих почек в проксимальной части побега	–	–	1	1	4	4	6
Дополнительная зона ауксибластов в проксимальной части побега	–	–	–	–	–	1	3
Аномальный порядок заложения пазушных структур в дистальной части побега	–	–	–	–	4	10	15
Отсутствие зоны стерильных катафиллов в проксимальной части побега	–	–	–	–	8	10	10

5.2. Структура побегов у экотипов высотного профиля. Средняя длина весеннего побега у экотипа с высоты 350 м над ур. м. была в 1,3 раза больше, чем у экотипа с высоты 1100 м над ур. м., и в 1,5 раза больше, чем у экотипа с высоты 1900 м. Значимо уменьшалась только длина весеннего побега, а длина летнего побега оставалась неизменной. Длина хвои на весеннем побеге от самого низкогорного экотипа к самому высокогорному уменьшалась с 10 до 8,8 см, на летнем – 7,6 до 5,5 см. Различия были значимыми только между крайними экотипами. Встречаемость летнего побега в составе годичного побега плавно уменьшалась в том же направлении с 70,1 до 50,3 % от общего числа годичных побегов.

Число стерильных катафиллов и брахибластов на годичном побеге убывало от низкогорного экотипа к высокогорному (таблица 5). У низкогорного экотипа на зону стерильных катафиллов приходилось до 25 % общей длины весеннего побега. Вверх по профилю доля стерильной зоны в составе побега сокращалась. Высокогорный экотип имел самую короткую зону стерильных катафиллов, которая занимала 2–10 % от общей длины весеннего побега. Число ауксибластов как на весеннем, так и на летнем побеге оставалось практически постоянным у всех экотипов. Была выявлена явная тенденция к увеличению уровня изменчивости внутри экотипов по числу ауксибластов на летнем побеге снизу вверх по профилю: уровень изменчивости увеличивался от среднего у экотипов с 350, 1100 и 1400 м над ур. м. до очень высокого у экотипа с 1900 м над ур. м. Длина междоузлий сокращалась от низкогорного экотипа к высокогорному, значимые различия были выявлены между двумя крайними экотипами.

Таблица 5 – Метамерный состав годичного побега у высотных экотипов

Признак	Экотипы			
	350 м над ур. м.	1100 м над ур. м.	1400 м над ур. м.	1900 м над ур. м.
Число ауксибластов на весеннем побеге, шт.	3,1 а*	3,6 а	3,7 а	3,9 а
Число ауксибластов на летнем побеге, шт.	4,3 а	5,2 а	4,0 а	4,4 а
Число брахибластов на весеннем побеге, шт.	85,6 б	88,2 б	78,9 аб	69,5 а
Число брахибластов на летнем побеге, шт.	3,7 а	4,0 а	2,4 а	2,7 а
Число спящих почек на весеннем побеге, шт.	0,2а	0,2а	0,1а	0,3а
Число спящих почек на летнем побеге, шт.	0,5 а	0,5 аб	1,0 аб	1,3 б
Число стерильных катафиллов, шт.	12,3 б	9,9 аб	7,9 а	7,5 а

Примечание аналогично примечанию к таблице 3

В морфогенезе побега у экотипов высотного профиля также были отмечены аномалии. Вдобавок к нарушениям, найденным у северных экотипов, у высокогорных была выделена еще одна группа аномалий – формирование ауксибластов из брахибластов в проксимальной и медиальной частях побега, тогда как в норме они образуются лишь в дистальной части. Прослеживалась аналогия с экотипами широтного профиля: по мере увеличения высоты произрастания материнских деревьев и усиления экстремальности условий резко возрастала доля деревьев с нарушениями в органогенезе побегов. У двух низкогорных экотипов аномалий не было обнаружено, тогда как около 15 % клонов из экотипа с 1100 м над ур. м. и около 30 % клонов из экотипа с 1900 м над ур. м. имели побеги с каким-либо нарушением в морфогенезе побега.

5.3. Сравнительный анализ изменчивости структуры побега у экотипов широтного и высотного профиля. У кедра сибирского между экотипами широтного и высотного профилей при различии по продолжительности роста между экотипами в 1,2 и 1,1 раз, соответственно, различия по длине побега были в 1,5 раз на обоих профилях. Следовательно, в различия экотипов по длине побега скорость роста вносит больший вклад, чем его продолжительность. Возможно, различия по скорости роста объясняются тем, что в низкогорье и на юге ареала для успешного существования и размножения дерева ему необходим выход в верхний ярус лесного полога, благодаря чему выживают особи с самой высокой скоростью роста. В высокогорье и на севере, напротив, преимущество получают деревья

с относительно коротким периодом роста, а конкуренция по росту отсутствует. Уменьшение длины побега у экотипов из северной части ареала и из верхней части лесного пояса происходило не только за счет заложения меньшего числа брахибластов, но и за счет сокращения, а иногда и полного отсутствия стерильной зоны. Деревья южного и низкогорного экотипов имели мощную стерильную зону на годичном побеге, что в природе может способствовать скорейшему вынесению кроны в верхний ярус и являться преимуществом во внутри- и межвидовой конкуренции.

На протяжении как широтного, так и высотного профиля важно полное завершение годичного цикла побегообразования до первых осенних заморозков. Если в южной части ареала и в нижней части лесного пояса продолжительность вегетационного сезона позволяет развитие двух элементарных побегов и функциональную специализацию каждого из них, то в северной части ареала и в верхней части лесного пояса безморозного периода достаточно в лучшем случае только для формирования весеннего побега. Видимо, поэтому у северного и субальпийского экотипов есть внутренне, генетически обусловленное ограничение на развитие летнего побега даже в благоприятных климатических условиях. Различия в составе метамеров весеннего и летнего побегов связаны с их специализацией: у весеннего побега преобладают функции ассимиляции и семеношения, у летнего – функция ветвления (Горошкевич, 1994; Горошкевич, Попов, 2004).

Уровень изменчивости внутри экотипов широтного профиля был примерно одинаковым. Уровень изменчивости внутри высотных экотипов по числу ауксибластов имел тенденцию к увеличению от низкогорного экотипа к высокогорному. Это еще раз подтверждает увеличение уровня внутриэкотипического разнообразия снизу вверх по высотному профилю, что характеризует преобладающий перенос семян кедровкой из нижней части лесного пояса в верхнюю.

Таким образом, различия экотипов по структуре побега были значительными и затрагивали признаки, предположительно влияющие на адаптацию особей к природной среде их обитания и, следовательно, на выживаемость популяций. У северного предела распространения кедра сибирского и в верхней части лесного пояса жизненно необходимым свойством является способность к возобновлению роста после повреждения побега. Поэтому у данных экотипов в условиях климатического оптимума сформировалось больше латентных почек и латеральных ауксибластов, благодаря наличию которых возможно возобновление роста после повреждения главного побега, что привело к более сильному ветвлению привоев, чем у других экотипов. В южной части ареала и в низкогорье для успеха в конкуренции необходим быстрый рост дерева в высоту. В то же время, обмерзание побегов происходит там очень редко. Поэтому южные и низкогорные экотипы характеризовались большим числом брахибластов, большой стерильной зоной на весеннем побеге, а низкогорные еще и более

длинными междоузлиями, имели меньшее число латентных почек и латеральных ауксибластов.

6. Рост ствола и кроны

Известно, что деревья, произрастающие в северных местообитаниях и высокогорье, уступают по размеру деревьям из более теплых и расположенных более низко над уровнем моря мест (Vincent, 1965; Takahashi, 2003, 2006; Wada et al., 2005). Четкие различия по показателям роста в географических культурах кедра сибирского также отмечаются между популяциями контрастных регионов: низкогорья и высокогорья, южно-таежной и северо-таежной подзоны (Кузнецова, 2001, 2007а). Иногда особенности роста и структуры кроны у сосен сохраняются при перенесении их потомства в новые условия (Hertel, Kohlstock, 1994). Наша задача заключалась в установлении генотипического компонента в дифференциации широтных и высотных экотипов кедра сибирского по росту ствола и структуре кроны.

6.1. Рост и апикальное доминирование. У экотипов широтного профиля высота привоев возрастала от 142 см у экотипа с 66º с.ш. до 203 см у местного экотипа. У экотипов высотного профиля высота привоев возрастала от 165 см у экотипа с 1900 м над ур. м. до 266 см у экотипа с 1100 м над ур. м. Уровень изменчивости на по этому показателю на обоих профилях был высоким. Для всех экотипов был характерен высокий уровень апикального доминирования как по высоте (1,8–2,3), так и по диаметру ствола (2,1–3,0). Следовательно, изменчивость апикального доминирования является полностью модификационной. По ширине кроны значимые различия наблюдались только между экотипами высотного профиля – ширина кроны увеличивалась к середине профиля, достигая максимума у экотипа с 1100 м над ур. м. (Рисунок 1).

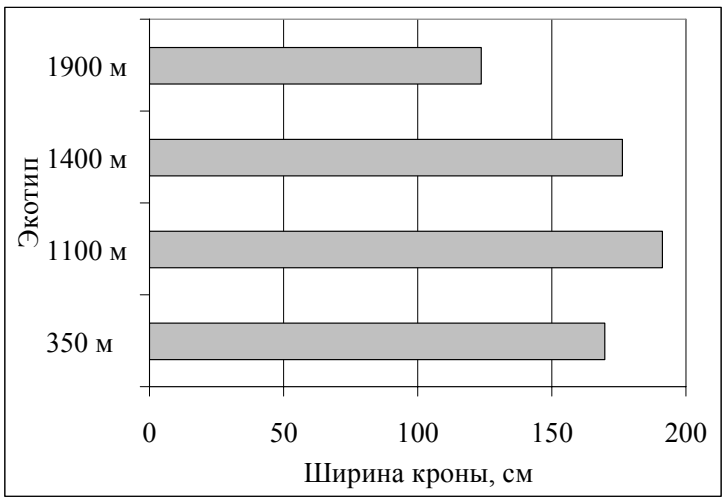

Рисунок 1 – Ширина кроны у экотипов высотного профиля

Несмотря на это, значимые различия по соотношению высоты привоя к ширине кроны обнаружены только между экотипами широтного профиля: от 1,2 у самого южного экотипа до 1,7 у самого северного экотипа, т.е. южный экотип был самым ширококронным.

6.2. Сравнительный анализ роста и развития кроны у широтных и высотных экотипов. В нашем исследовании, как и во многих других (Ирошников, 1977; Bergin, Kimberley, 1992; Oleksyn, Tjoelker, Reich, 1998; Shutyaev, Giertych, 2000; Новикова, 2004; Кузнецова, 2007 и др.), была выявлена связь высоты ствола с происхождением клона. Адаптация южных и низкогорных экотипов к конкуренции за выход в верхний ярус леса путем ускоренного роста является наследственно закрепленной, поэтому даже при перенесении клонов из мест их происхождения они сохраняли особенности роста, свойственные деревьям исходных экотипов. Чем меньше расстояние, на которое перенесены клоны, тем интенсивнее рост вегетативного потомства, взятого из этой популяции. Наблюдалась слабая дифференциация по диаметру, что отличается от результатов других исследователей (Ирошников, 1977; Колегова, 1977; Shutyaev, Giertych, 2000; Новикова, 2004; Кузнецова, 2007). Так как различий по апикальному доминированию не было, а значимые различия между экотипами по широткокронности имели место только на широтном профиле, большая часть изменчивости по форме и размеру кроны у кедра сибирского является модификационной.

7. Особенности репродуктивного развития

Степень внутривидовой дифференциации фенологии «цветения» и семеношения у разных видов в большой степени варьирует. У большинства видов, имеющих обширный ареал и обитающих в широком спектре условий, сроки прохождения фенофаз «цветения» и структура урожая в природе значительно различаются (Воробьев, 1964; Grant, Mitton, 1977; Ettl, Peterson, 2001; Codesido, Merlo, Fernández-López, 2005). При перенесении семенного или вегетативного потомства из разных частей ареала в однородную среду можно выяснить, в какой степени различия по этим признакам являются генотипическими, а в какой – модификационными. При изучнении структуры урожая у экотипов кедра сибирского, привитых на сосну обыкновенную, были обнаружены различия между климатическими экотипами по числу, размеру и структуре шишек, а также проанализированы различия по качеству семян (Колегова, 1977; Кузнецова, 2001).. Было показано более обильное семеношение некоторых клонов из южной и средней тайги, но в целом из-за нестабильности заложения шишек четких закономерностей выявить не удалось.

В нашей работе проанализирована фенология «цветения» вегетативного потомства деревьев с широтного и высотного профилей, а на примере экотипов широтного профиля дана характеристика расположения шишек в кроне, рассмотрена их морфоструктура и качество семян.

7.1. Фенология развития генеративных структур. Период «цветения» занимал около 10 дней. Переход от стадии «бутона» к стадии «открытой шишки» происходил раньше у северных и высокогорных экотипов, стадии раскрывания и схождения семенных чешуй у них также начинались и заканчивались на 2–3 дня раньше, чем у южных и низкогорных.

Вылет пыльцы начинался на 2–3 дня раньше вступления шишек в фазу рецептивности, у единичных особей вылет пыльцы опережал фазу рецептивности шишек на 4–5 дней. Пик пыления у каждого экотипа в основном соответствовал срокам начала раскрывания семенных чешуй в шишках, в единичных случаях опережал ее на 2–3 дня. Изменчивость по продолжительности женского и мужского «цветения» внутри экотипов была очень низкой.

7.2. Соотношение мужского и женского «цветения». Почти у всех экотипов широтного профиля, за исключением самого северного, мужское «цветение» было незначительным: 1–5 мужских побегов на дерево. У самого северного экотипа число мужских побегов иногда достигало 10 шт. на дерево, причем в единичных случаях микростробилы образовывались даже на главном побеге. У самого южного экотипа мужское «цветение» полностью отсутствовало.

У экотипов высотного профиля мужское «цветение» имело место лишь на единичных деревьях, по 1–4 мужских побега. У всех высотных экотипов шишки формировались единично. В каждом экотипе только 10–30% клонов имели шишки. Существенных различий между экотипами по числу шишек (1–2 шт.) на дереве выявлено не было.

На широтном профиле доля клонов с шишками у экотипов различалась мало, за исключением самого северного, в котором шишки имели в 2 раза меньше клонов, чем во всех остальных экотипах (таблица 6). Не у всех экотипов число семеносящих рамет было распределено равномерно по клонам. В крайних южном и северном экотипах было по 1 клону, у которого все раметы имели шишки, в отличие от остальных клонов, у которых шишки формировали 1–5 рамет.

Таблица 6 – Доля клонов с шишками и число шишек у широтных экотипов в 2006 г.

Признак	Экотипы						
	55° с.ш.	56° с.ш.	58° с.ш.	61° с.ш.	63° с.ш.	65° с.ш.	66° с.ш.
Доля клонов с шишками, %	80	68	88	75	94	86	43
Доля семеносящих деревьев с шишками на боковых побегах, %	10	10	53	5	39,8	23,5	15,5
Число шишек на главном побеге, шт.	2,6	1,5	2,3	1,4	2,1	2,0	1,9
Число шишек на боковых побегах, шт.	1	1	2,1	1	1	2	1

7.3. Морфоструктура шишек и качество семян. В связи с недостатком материала у высотных экотипов исследование проводили только у экотипов широтного профиля. Морфометрические показатели шишек, а также структура шишек и качество семян не имели значимых различий между экотипами. Масса семян уменьшалась от южного экотипа к северному с 219 до 170 мг (Cv=17–30%).

7.4. Сравнительный анализ фенологии «цветения» и семеношения у широтных и высотных экотипов. Как установлено для многих древесных виидов, сроки зацветания деревьев определяются их наследственной адаптацией к продолжительности и интенсивности нарастания весенних температур воздуха (Sarvas, 1968; Елагин, 1971; Авров, 1977, 1992; Chung, 1981; Boes, Brandle, Lovett, 1991; Codesido, Merlo, Fernández-López, 2005). Поэтому в одинаковых условиях северные и высокогорные экотипы начинают «цвести» раньше, чем южные и низкогорные. Закрепление укороченного периода цветения с быстрым формированием закрытой шишки, возможно, является адаптацией к короткому безморозному периоду северных и высокогорных районов. Различия по срокам окончания «цветения» в 2 дня можно считать значительными, т.к. весь период «цветения» занимает не больше 10 дней. Однако по сравнению с другими видами хвойных (Авров, 1996) изменчивость сроков «цветения» широтных и высотных экотипов кедра не является высокой.

Репродуктивные различия между экотипами разных профилей имели явно фотопериодическую природу: широтные экотипы довольно разнообразны в этом отношении; высотные же, перемещенные на север в условия более длинного дня, образовывали очень мало репродуктивных структур.

Данные по возрасту, в котором у клонов кедра сибирского появляются первые шишки, в нашем случае не отличались от данных других исследователей (Колегова, 1977; Кузнецова, 2003, 2004). Однако у тех же авторов в первые 5–7 лет на прививках преобладал мужской тип «цветения», тогда как в нашем случае мужское «цветение» было слабым у всех экотипов,

кроме северных, а у самого южного экотипа оно отсутствовало вообще. Иногда часть особенностей первых лет «цветения» и семеношения объясняют индивидуальными особенностями и возрастом деревьев, с которых заготавливали черенки для прививки (Кузнецова, 2001). По нашим данным, клоны с 58º с.ш., действительно, превосходили остальные по семеношению, видимо, потому что возраст деревьев, с которых были взяты черенки, также был намного выше, чем во всех остальных случаях.

Средние морфометрические показатели зрелых шишек у экотипов кедра сибирского в нашем исследовании были схожи с данными других исследователей (Некрасова, 1972; Кузнецова, 2003). Качество семян несколько ухудшалось с юга на север. Однако, вследствие высокого уровня внутрипопуляционной изменчивости, различия не были значимыми. Средняя масса семени варьировала в меньших пределах, чем у других авторов (Ирошников и др., 1974; Кузнецова, 2003).

Выводы

1. Для кедра сибирского характерны слабые (значительно меньше, чем у других бореальных видов сосновых) различия между широтными и высотными экотипами по срокам роста побега и хвои (5–10 дней), а также по срокам цветения (2–3 дня). Существенные различия по годичному приросту и высоте деревьев определяются не столько продолжительностью, сколько интенсивностью растяжения побега.

2. Этапы сезонного цикла развития побегов у северных и высокогорных экотипов начинаются и заканчиваются раньше, чем у южных и низкогорных. Различия между высотными экотипами значительно (в 1,3– 2 раз) меньше, чем между широтными. Это отражает более узкую адаптацию широтных экотипов к климатическим условиям среды их обитания.

3. Метамерная структура побега существенно и относительно единообразно изменяется от южных экотипов к северным и от низкогорных к высокогорным. От мягких климатических условий к жестким сокращается доля метамеров, обеспечивающих рост в высоту (стерильные катафиллы), увеличивается доля метамеров, отвечающих за ветвление (латеральные ауксибласты) и регенерацию (спящие почки). Обнаруженная изменчивость имеет предположительно адаптивную природу.

4. У местного экотипа аномалии в морфогенезе побега не встречаются. От южных экотипов к северным и от низкогорных к высокогорным встречаемость аномалий увеличивается. Это предположительно отражает прогрессирующую разбалансировку климатической регуляции морфогенеза с увеличением различий между условиями обитания исходных экотипов и района интродукции.

5. Структура кроны (апикальное доминирование, соотношение высоты и ширины кроны), в основном, изменчива на внутрипопуляционном уровне. На широтном профиле найдены различия только по соотношению высоты и ширины кроны: у южных экотипов оно больше, чем у северных. Между

высотными экотипами достоверных различий по всему комплексу признаков не найдено.

6. В районе интродукции перемещенные на север высотные экотипы относительно единообразны по репродуктивным признакам. По числу заложившихся шишек и микростробилов они многократно уступают перемещенным на юг значительно более разнообразным в этом отношении широтным экотипам. Такая структура разнообразия предполагает существенное участие фотопериодического механизма в репродуктивной дифференциации.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

В изданиях, рекомендованных ВАК:

1. **Жук Е.А.** Морфогенез побегов и структура кроны горных экотипов кедра сибирского: опыт исследования *ex situ* // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2010. – № 2 (10). – С. 89–96.

2. **Жук Е.А.**, Горошкевич С.Н. Изменчивость фенологических признаков у широтных и горных экотипов кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour): исследование *ex situ* // Вестник Томского государственного педагогического университета. – 2010.– Вып. 3 (93). – С. 12–17.

В других научных изданиях:

1. Горошкевич С.Н., Петрова Е.А., Политов Д.В., Зотикова А.П., Хуторной О.В., Бендер О.Г., Велисевич С.Н., Белоконь М.М., Попов А.Г., Кузнецова Е.А. (**Жук Е.А.**), Васильева Г.В. Эколого-географическая дифференциация и интеграционные процессы в группе близкородственных видов с трансконтинентальным ареалом (на примере 5-хвойных сосен Северной и Восточной Азии) // Хвойные бореальной зоны. – 2007. – Т. 24, № 2–3. – С. 167–174.

2. **Жук Е.А.** Изменчивость структуры побега кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) вдоль широтного профиля: исследование *ex situ* // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – Том 27, № 1–2. – С.68–72.

3. **Кузнецова (Жук) Е.А.** Сезонный цикл развития и структура годичного побега горных экотипов кедра сибирского (*Pinus sibirica* du Tour) при их выращивании в условиях климатического оптимума // Фундаментальные проблемы новых технологий в 3-м тысячелетии: Матер. III Всерос. конф. мол. уч., Томск, 3 – 6 марта 2006 г. – Томск, 2006. – С. 541 – 544.1.

4. **Кузнецова (Жук) Е.А.**, Акимов В.С. Сравнительный анализ роста вегетативного потомства широтных экотипов кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) // Контроль и реабилитация окружающей среды: Матер. VI Всерос. симп., Томск, 3–5 июля 2008 г. – Томск: Аграф-пресс, 2008. – С. 192–193.

5. **Кузнецова (Жук) Е.А.** Изменчивость структуры побега кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) вдоль широтного профиля: исследование *ex situ* // Матер. II Междунар. совещ. по сохр. лесных генетич. ресурсов Сибири, Новосибирск, 3–9 августа 2009 г. – Электрон. дан. – Новосибирск,

2009a. – 1 CD-ROM.

6. **Кузнецова (Жук) Е.А.** Сравнительный анализ изменчивости структуры побега кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) у экотипов широтного и высотного профиля // Фундаментальные проблемы новых технологий в 3-м тысячелетии: 4-я Всероссийская конф. молодых ученых. – Томск, 2009. – С. 440–444.

7. **Жук Е.А.** Фенологическое развитие кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в условиях клонового архива на юге Томской области // Перспективы развития и проблемы современной ботаники: Матер. II (IV) Всерос. мол. научно-практ. конф., Новосибирск, 5–8 октября 2010. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010 – С. 31–34.

8. **Жук Е.А.** Структура побега у географических экотипов кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в условиях клонового архива на юге Томской области // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Матер. IV Междунар. науч. конф., Томск, 1–3 ноября 2010. – Томск: Изд-во Томского ун-та, 2010. – С. 187–189.

9. **Жук Е.А.** Особенности репродуктивного развития широтных экотипов кедра сибирского // Контроль окружающей среды и климата: Матер. VII Всерос. симп., Томск, 5–7 июля 2010. – Томск: Аграф-пресс, 2010. – С. 103–105.

10. **Zhuk E.A.**, Goroshkevich S.N., Velisevich S.N. Factors of Siberian stone pine ecological and geographical differentiation along latitudinal and altitudinal transects // International Conference on Environmental Observations, Modeling and Information Systems ENVIROMIS-2010, Russia, Tomsk, 5–11 July 2010. – Tomsk, 2010. – P. 122.