

**О связи гетерозиготности сосны обыкновенной  
(*Pinus sylvestris* L.) с половым типом  
и чувствительностью деревьев к воздействию факторов  
окружающей среды**

И. В. ТИХОНОВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН  
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28  
E-mail: selection@ksc.krasn.ru

Статья поступила 24.10.2014

Принята к печати 19.12.2014

**АННОТАЦИЯ**

Рассматриваются корреляции гетерозиготности генотипа с полом и чувствительностью дерева к воздействию экологических факторов. Отмечена достаточно тесная тройственная корреляция между учтенными признаками. Волновой характер связи уровня гетерозиготности деревьев с их чувствительностью к условиям роста при непосредственном участии пола может свидетельствовать о том, что в ряду распределения особей популяции по гетерозиготности существуют оптимальные для данных условий сочетания аллелей гомо- и гетерозиготных локусов. Они проявляются в снижении чувствительности деревьев к факторам окружающей среды при значениях гетерозиготности 0,125 и 0,375. Обнаружено влияние гетерозиготности деревьев сосны на устойчивость их полового типа во времени. Сосны, характеризующиеся наибольшими гормональными перестройками в ответ на изменение условий роста, отличаются более низкими значениями гетерозиготности.

**Ключевые слова:** корреляции, гетерозиготность, пол, чувствительность, сосна обыкновенная.

Сосна обыкновенная – интразональный вид с ареалом, простирающимся от 50 до 70° с. ш. и от 7 до 126° в. д., известный своей высокой экологической пластичностью и способностью мириться как с низкими температурами воздуха и недостатком влаги, так и с бедностью почв. Поэтому изучение сопряженности генетических характеристик с целым рядом морфофункциональных признаков генотипов представляет большой интерес для понимания механизмов адаптации вида к раз-

нообразным условиям произрастания на таком обширном ареале.

Известно, что гетерозиготность генотипа является одной из основополагающих характеристик, влияющих на темпы роста и развития, продолжительность жизни организмов у многих видов животных и растений [Алтухов, 1998]. Ряд работ посвящен поиску подобных корреляций у сосны [Картель, Манцевич, 1970; Исаков, 1974; Mitton, 1978; Духарев, Животовский, 1981; Bush et al., 1987].

Однако достоверных корреляций, которые обнаружил Ю. П. Алтухов [1998] у животных, для сосен и других видов хвойных не выявлено. Возможно, причина этого заключается в том, что в работах по сосне искомые корреляции рассматриваются вне связи с полом, в отличие от работ зоологов. Известно, что с полом тесно связаны особенности роста и развития деревьев [Козубов, Ганюшкина, 1967; Минина, Ларионова, 1979; Минина, Третьякова, 1983; Тихонова, 2007]. Проблема заключается в том, что сосна – однодомное растение, пол которого у разных деревьев выражен в разной степени и может меняться с возрастом и под влиянием изменяющихся условий произрастания [Некрасова, 1954; Мамаев, 1973; Минина, 1975], что, несомненно, осложняет задачу. Таким образом, цель исследования – оценка влияния гетерозиготности генотипа на изменчивость радиального роста и половой тип сосны обыкновенной.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в Ширинской популяции (Хакасия), в насаждениях с плотностью 400–900 шт./га на 50–120-летних деревьях. Условия произрастания – прохладные и засушливые.

Для оценки чувствительности деревьев использовали дендрохронологические методы анализа годичных колец. У каждого из 68 деревьев на высоте 1 м с помощью возрастного бурава брали керны и измеряли ширину годичных колец с точностью до 0,01 мм. Чтобы сохранить равный климатический фон для всех деревьев, за вычетом периода наиболее интенсивного роста, сравнивали кривые приростов последних 30 лет. Коэффициенты чувствительности годичных колец считали по С. Г. Шиятову [1986].

Пол дерева определяли по соотношению числа мужских и женских стробилов в кроне [Минина, 1975]. Выделяли пять половых типов сосны: 1 – мужские; 2 – преимущественно мужские; 3 – смешанного типа (однодомные); 4 – преимущественно женские; 5 – женские. Регулярные наблюдения за деревьями проводили с 1996 г.

Для определения гетерозиготности деревьев использовали изоферментный анализ.

Материалом для него послужила хвоя. Анализ проводили с помощью электрофореза в полиакриламидном геле в соответствии с методикой [Shurkhal et al., 1992] с небольшими модификациями. Использовали следующие ферментные системы: глутамат-оксалоацетаттрансаминаза (GOT, E.C.2.6.1.1.), глутамат-дегидрогеназа (GDH, E.C. 1.4.1.2.), шикимат-дегидрогеназа (SKDH, E.C. 1.1.1.25.), фосфоглюкомутаза (PGM, E.C.2.7.5.1.), 6-фосфо-глюконатдегидрогеназа (PGD, E.C. 1.1.1.44.), алкогольдегидрогеназа (ADH, E.C. 1.1.1.1.), диафораза (DIA, E.C. 1.6.4.3), флюоресцентная эстераза (FEST, E.C. 3.1.1.1), супероксиддисмутаза (SOD, E.C.1.15.1.1), сорбитолдегидрогеназа (SDH, E.C. 1.1.1.14), β-галактозидаза (B-GAL, E.C. 3.2.1.23). Всего для анализа отобрано 16 локусов, 12 из которых полиморфные (*6Pgd*, *Skdh-A*, *Skdh-B*, *Adh-A*, *Adh-B*, *Got-A*, *Got-B*, *Got-C*, *Gdh*, *F-Est*, *Dia*, *Pgm-A*). Гетерозиготность деревьев определяли по соотношению числа наблюдаемых гетерозиготных локусов к общему числу исследованных локусов. Для выявления участия признака гетерозиготности генотипа в гормональной реакции деревьев использовали многофакторный и кластерный анализы данных. Сопреженность признаков рассматривали с помощью корреляционного и регрессионного анализов.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Проблема полового диморфизма, характер адаптации представителей разного пола популяций к меняющимся условиям среды [Kirschbaum et al., 1992; Вундер и др., 1999] в наследовании морфофизиологических признаков [Сабинин, 1963], в эволюции [Геодакян, 1991] является одной из наиболее важных в биологии. Особенно много вопросов остается в отношении однодомных видов, у которых отсутствуют цитогенетические признаки пола (половые хромосомы), и можно обнаружить весь спектр переходов от одного пола к другому. Поэтому для исследования взаимосвязей пола с морфологическими и генетическими характеристиками деревьев сосны более всего подходят популяции, находящиеся в экстремальных условиях произрастания, способствующих разделению

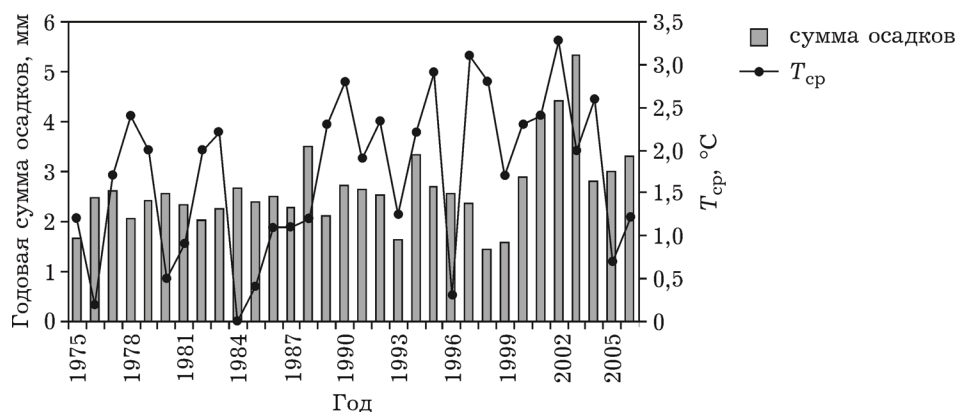


Рис. 1. Среднегодовые температуры и годовые суммы осадков по данным метеостанции Шира за 1975–2006 гг.

между деревьями репродуктивных функций [Тихонова, 2007].

Например, в Ширинской популяции, где проводились исследования, ранее нами установлены более тесные взаимосвязи между полом и чувствительностью деревьев по сравнению с другими популяциями из южной части ареала вида. Отмечено, что с 1999 по 2005 г. в популяциях сосны обыкновенной на юге Средней Сибири наблюдались значительные изменения пола деревьев, связанные с аномально высокими температурами в этот период на фоне засухи 1997–1999 гг. и переходом к более благоприятному сочетанию тепла и влаги в 2003 и 2005 гг. (рис. 1).

Наблюдения за динамикой пола отдельных особей показали, что деревья отличаются устойчивостью пола к изменениям условий роста (рис. 2). В популяциях выделены стабильные, а также более часто меняющие пол деревья, что в отношении дискуссионной проблемы постоянства пола у сосны более всего согласуется с выводами С. А. Мамаева [1973], М. П. Абатуровой и В. А. Духарева [1984]. Особи с неустойчивым гормональным статусом составили 18 % выборки, изменения у остальных деревьев варьировали по годам в пределах  $\pm 1$  балла. Учитывая преимущественно температурный механизм определения пола у многих видов животных и растений [Rigaud et al., 1997; Гродницкий, 2000], данные о дифференциации деревьев, полученные на фоне существенного повышения температуры аномально теплых и сухих лет, могут свидетельствовать о значительном вкладе наследственных факторов в ха-

рактеристики гормональной устойчивости деревьев. Разные требования мужских и женских стробиллов к экологическим условиям среды убедительно показал М. М. Гертч [Giertych, 1967].

В результате электрофоретического анализа изоферментов установлено, что доля полиморфных локусов выборки составила 62,5 %, среднее число аллелей на локус  $A = 2,31 \pm 0,34$ , средние наблюдаемая ( $H_e$ ) и ожидаемая ( $H_o$ ) гетерозиготности составили соответственно  $0,234 \pm 0,052$  и  $0,240 \pm 0,053$ , эффективное число аллелей на локус  $n_e = 1,306 \pm 0,103$ . Индивидуальные значения гетерозиготности выборки деревьев варьировали в пределах 0,063–0,438.

Чувствительность выборки деревьев изменялась от 0,217 до 0,431. Большую часть выборки составили деревья с коэффициентом чувствительности выше 0,290 (в среднем 0,328).

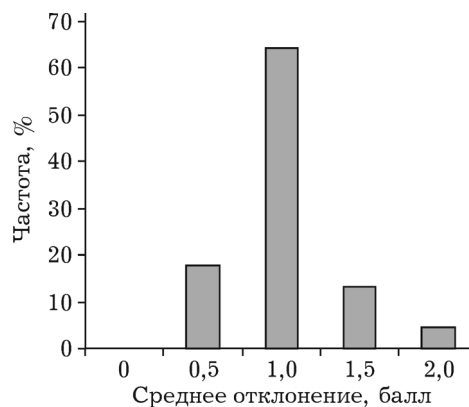


Рис. 2. Распределение выборки деревьев по устойчивости полового типа в период 1996–2007 гг.

Связь полового типа и гетерозиготности деревьев с тремя главными факторами

Признак	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
Гетерозиготность	-0,642	-0,277	0,142
Изменчивость пола, балл	-0,415	-0,853	0,381
Половой тип в 1997 г., балл	-0,382	-0,866	-0,052
Однодомность в 1997 г., балл	0,387	-0,709	0,286
Половой тип в 2001–2005 гг., балл	-0,844	-0,130	0,499
Однодомность в 2001–2005 гг., балл	0,401	-0,078	0,877
Доля от общей дисперсии, %	29,7	21,6	19,0

В многофакторный анализ включены следующие признаки деревьев: гетерозиготность, половой тип дерева, показатель стабильности полового типа, вычисляемый по среднему отклонению от первоначального полового типа за все годы наблюдений. Для удобства половые типы разделили на два признака: пол дерева (1 – М; 2 – МЖ; 3 – Ж) и однодомность (1 – двудомное дерево М или Ж; 2 – преимущественно М или Ж; 3 – однодомное МЖ). Установлено, что около 70,3 % суммарной дисперсии вовлеченных в анализ признаков определяется влиянием трех главных факторов (см. таблицу). На плоскости первых двух факторов точки группируются в пределах нескольких совокупностей (рис. 3). Облако первого ряда (I) включает деревья, устойчиво сохраняющие мужской пол в пределах первого и второго половых типов. Второй ряд проходит через пересечение осей главных факторов и распадается на две группы: деревья с неустойчивым половым статусом (IIa) и стабильно однодом-

ные деревья (IIb). Третий ряд составляют деревья 3–5-го половых типов. Они также разделяются на две группы: условно однодомные сосны с варьированием в пределах 2–4-го половых типов (IIIa) и женские и преимущественно женские деревья 4–5 типов (IIIb).

В результате кластерного анализа перечисленные группы выделились в соответствующие кластеры, при этом вся совокупность разделилась на два больших кластера (рис. 4). Первый кластер образуют стабильно мужские и изменчивые по полу деревья со средней для кластера гетерозиготностью генотипов  $0,164 \pm 0,012$  (0,063–0,250), второй – деревья 3–5-го половых типов со средней гетерозиготностью  $0,300 \pm 0,019$  (0,188–0,438). Различия между кластерами по средним значениям гетерозиготности высоко достоверны ( $p < 0,001$ ).

Таким образом, результаты анализа подтвердили, что половой тип дерева тесно связан с его гетерозиготностью. При этом мужские сосны отличались от женских и однодомных меньшей гетерозиготностью. Максимальные значения гетерозиготности обнаружены у стабильно однодомных деревьев, что также отмечалось для сосны сибирской [Vogobueva, Petrova, 2000]. Интересно, что более гомозиготные генотипы оказались подвержены более сильным гормональным перестройкам, вследствие чего может изменяться их роль в репродукции популяции в разные годы. Это важно в связи с возможными материнским и отцовским эффектами в характеристике потомства – например, с усилением материнского наследования признаков в потомстве гомозиготных деревьев [Исаков, 1974], а также в связи с корреляциями между пустосемянностью и гетерозиготностью

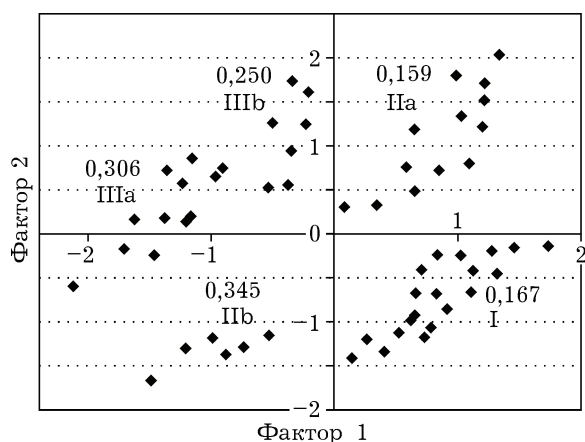


Рис. 3. Дифференциация половых типов сосны на плоскости первых двух главных факторов и средние значения гетерозиготности выделенных групп

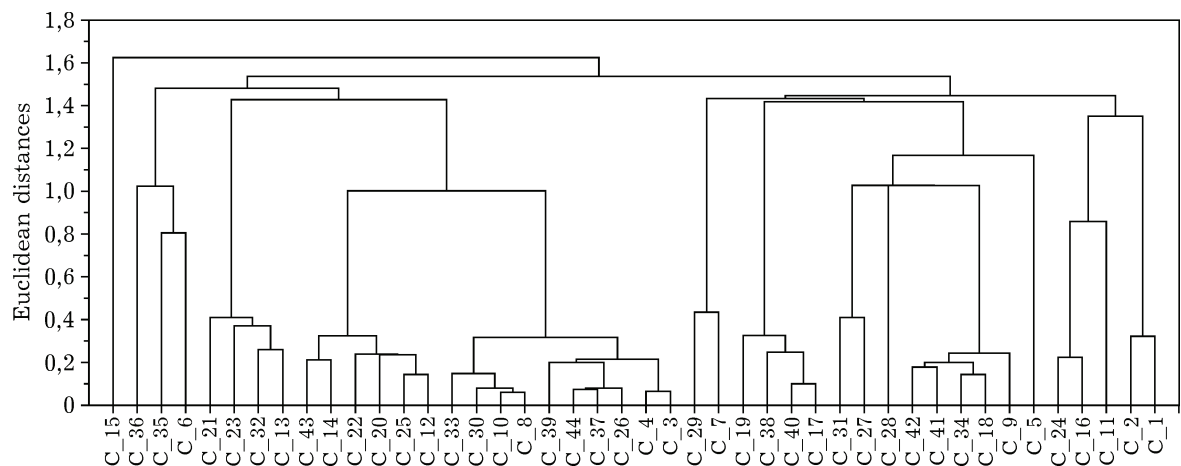


Рис. 4. Диаграмма сходства деревьев по признакам-корреляциям гетерозиготности с устойчивостью их полового типа

особей [Алтухов и др., 1986; Романовский, Рябokonь, 1992].

Как показал Ю. П. Алтухов [1998] и другие авторы, женские особи в популяционных выборках занимают промежуточное положение в ряду увеличения гетерозиготности. Наши данные подтверждают эту закономерность. Но в представленной Ю. П. Алтуховым схеме место карликовых гетерозиготных самцов (у рыб) в исследуемой выборке сосен заняли однодомные гетерозиготные деревья. Так как в целом участие инбридинга в репродукции сосны довольно значительное [Sarvas, 1962; Кузнецова, Исаков, 1996], особенно у второго и третьего половых типов (в связи с большим смыканием репродуктивных ярусов в их кронах), отмеченные выше различия могут показывать, как этот процесс встраивается во внутривидовую систему размножения. Вероятно, предложенная Ю. П. Алтуховым схема с учетом поправки может быть распространена и на другие однодомные виды растений.

Так как между половым типом дерева и его гетерозиготностью [Vorobyeva, Petrova, 2000], с одной стороны, и между половым типом и чувствительностью радиального роста [Тихонова, 2007], с другой, наблюдаются взаимные корреляции, мы предположили наличие тройственной взаимосвязи признаков и оценили степень сопряженности недостающего звена: гетерозиготности генотипа с чувствительностью роста дерева. Корреляционный анализ данных показал отсутствие

достоверной связи между признаками. Однако, как известно, допущение о линейности искомым взаимосвязей фенотипических признаков деревьев с физиолого-биохимическими характеристиками, в том числе с признаками пола, может быть одной из причин того, что эти взаимосвязи не выявляются [Динамика..., 2004]. Поэтому проведен регрессионный анализ, позволяющий установить характер взаимосвязи между признаками.

Действительно, как видно из рис. 5, связь между гетерозиготностью генотипа дерева и его чувствительностью к изменению условий вегетации, по-видимому, носит криволинейный характер, описываемый функцией полинома четвертой степени. Для того чтобы проверить правильность выбранной функции, с помощью *t*-критерия определяли достоверность различий между значениями чувствительности деревьев со значениями гетерозиготности 0,063 и 0,125, 0,125 и 0,188, 0,188 и 0,250, 0,250 и 0,313, 0,313 и 0,375, 0,375 и 0,438. В результате анализа получены достоверные различия ( $p < 0,05-0,01$ ) для большинства сравниваемых пар – на участке со значениями гетерозиготности 0,125–0,438 по оси *x*. Между точками 0,063 и 0,125 (в 1 из 6 пар сравнения) различия не достигли необходимого уровня значимости для доказательства плавности изменения кривой. Тем не менее видно, что и на этом участке контуры волны прорисовываются вполне отчетливо.

Из литературы известно, что уровень гетерозиготности дерева выступает одним из

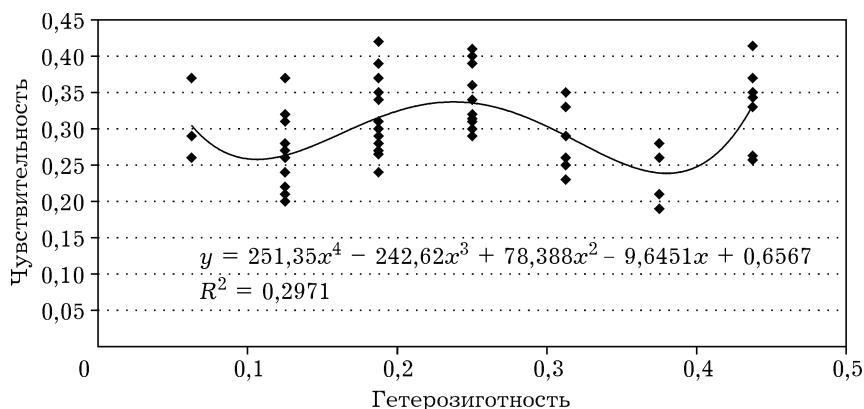


Рис. 5. Изменение чувствительности радиальных годовичных приростов ствола в связи с гетерозиготностью генотипов выборки деревьев

ведущих факторов стабильности его развития, и что между этими двумя признаками существует отрицательная связь [Исаков, 1974; Mitton, 1978; Романовский, Рябоконь, 1992]. Наши исследования подтверждают этот вывод в отношении связи гетерозиготности со стабильностью гормонального статуса дерева, но показывают иной характер корреляции с чувствительностью приростов, который проявился, вероятно, благодаря вовлечению в анализ всех половых типов и учету возраста деревьев, находящихся в одной генеративной стадии. Обратим внимание, что ни один из половых типов на этой кривой не охватывает всего диапазона гетерозиготности: каждый из них занимает свою часть кривой, вместе образуя полиномиальный ряд. Кроме того, у полинома можно выделить два шага: первый, связанный с мужскими и изменчивыми по полу деревьями, более растянут по оси  $y$ , второй связан с женскими и однодомными деревьями. Большой диапазон чувствительности и ее максимальные значения наблюдаются в интервале значений гетерозиготности деревьев 0,125 и 0,188.

Таким образом, возможен волновой характер взаимодействия генофонда популяции с ее внутренней и внешней средами. Причиной, вызывающей всплески и падения чувствительности с ростом гетерозиготности генотипа может быть как большая устойчивость деревьев с определенным сочетанием аллелей гомо- и гетерозиготных локусов в данном местообитании, так и существование характерных для вида в целом оптимумов организации совместной работы генов в системе

“гены – ферменты – субстраты”. Можно также предположить, что возрастные изменения чувствительности в пределах установленных для популяции значений гетерозиготности будут варьировать в границах соответствующих вертикальных линий. С учетом многочисленных данных, подтверждающих влияние возрастных изменений на изменчивость роста, пределы кривой могут несколько расшириться вверх за счет молодых и вниз за счет старых деревьев. Однако в этом случае влияние разных возрастных групп будет связано с разными участками кривой: молодых деревьев – с первым всплеском, старых – со вторым. Это следует из результатов изучения генетической изменчивости в возрастных группах сосны обыкновенной, полученных рядом авторов для разных условий роста [Muona et al., 1987; Старова и др., 1990; Семериков и др., 1993].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования свидетельствуют об изменчивости половой структуры популяций сосны: периоды относительного постоянства и «нормального» распределения половых типов сменяются периодами усиления половой дифференциации под воздействием внешних дестабилизирующих факторов. В то же время одни и те же изменения климата вызывают разную по силе и продолжительности реакцию пола отдельных деревьев, определяемую не только экзогенными, но и эндогенными факторами роста и развития.

Полученные результаты вносят определенный вклад в понимание генетической структуры и механизмов поддержания генотипического равновесия в популяциях сосны обыкновенной. В частности, гомеостаз может поддерживаться не только разной гетерозиготностью половых типов (мужские и изменчивые по полу деревья наиболее гомозиготны, стабильно однодомные деревья – гетерозиготны, женские деревья занимают промежуточное положение), но и генетически детерминированной разной гормональной чувствительностью участвующих в репродукции индивидов популяции в ответ на изменение условий произрастания. В целом результаты исследования корреляций пола и гетерозиготности деревьев сосны обыкновенной подтверждают универсальность генетической схемы половой репродукции видов животных и растений, представленной Ю. П. Алтуховым. В случае подтверждения наблюдаемого нами в одной из популяций сосны волнового характера связи уровня гетерозиготности деревьев с их чувствительностью к условиям роста и полом, можно предположить, что существуют оптимальные уровни гетерозиготности генотипов для разных условий произрастания.

Полученные данные свидетельствуют о необходимости учитывать признаки пола в исследовании генетической изменчивости сосны, у которой, как известно, большая ее часть приходится на внутривидовой уровень и проявляется в индивидуальных особенностях онтогенеза, в разных экологических и возрастных группах, на субпопуляционном уровне. При этом участие признаков пола прослеживается во всех названных уровнях популяционной структуры. Определение полового типа деревьев может быть полезным в селекционном отборе генотипов на продуктивность и устойчивость.

Автор выражает искреннюю благодарность В. Л. Семерику за помощь в работе.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Гранта РФФИ № 13-04-00495-а.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Абатурова М. П., Духарев В. А. Особенности формирования популяций сосны обыкновенной. М.: Наука, 1984. 128 с.
- Алтухов Ю. П., Гафаров Н. И., Крутовский К. В., Духарев В. А. Аллозимный полиморфизм в природной популяции ели европейской *Picea abies* (L.) Karst. Сообщение III. Корреляция между уровнями индивидуальной гетерозиготности и относительным количеством нежизнеспособных семян // Генетика. 1986. Т. 22, № 12. С. 2825–2830.
- Алтухов Ю. П. Аллозимная гетерозиготность, скорость полового созревания и продолжительность жизни // Там же. 1998. Т. 34, № 7. С. 908–919.
- Вундер П. А., Андронов Е. В., Андропова Т. А. Стрессорные реакции и роль пола в их осуществлении // Успехи совр. биол. 1999. Т. 119, № 4. С. 335–344.
- Геодакян В. А. Эволюционная теория пола // Природа. 1991. № 8. С. 60–69.
- Гродницкий Д. Л. Две теории биологической эволюции. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2000. 180 с.
- Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / под ред. Ю. П. Алтухова. М.: Наука, 2004. 619 с.
- Духарев В. А., Животовский Л. А. Адаптивность биохимического полиморфизма популяций сосны обыкновенной // Тез. Всесоюз. совещ. по вопросам адаптивности древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1981. С. 31–33.
- Исаков Ю. Н. Опыт изучения относительного уровня гетерозиготности на примере центрального прироста у сосны обыкновенной // Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структуры популяций хвойных пород. Свердловск: УНЦ, 1974. С. 90–94.
- Картель Н. А., Манцевич Е. Д. Генетика в лесоводстве. Минск: Наука и техника, 1970. 165 с.
- Козубов Г. М., Ганюшкина Л. Г. Особенности обмена веществ у различно сексуализированных побегов сосны обыкновенной // Лесоведение. 1967. № 1. С. 79–82.
- Кузнецова Н. Ф., Исаков Ю. Н. Проявление уровня самозертильности у сосны обыкновенной в зависимости от климатических условий года // Экология. 1996. № 4. С. 256–259.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1973. 282 с.
- Минина Е. Г. Пол у сосны обыкновенной // Вопросы физиологии половой репродукции хвойных. Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1975. С. 68–89.
- Минина Е. Г., Ларионова Н. А. Морфогенез и проявление пола у хвойных. М.: Наука, 1979. 216 с.
- Минина Е. Г., Третьякова И. Н. Геотропизм и проявление пола у хвойных. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1983. 197 с.
- Некрасова Т. Н. О двудомности лапландской сосны // Ботан. журн. 1954. Т. 39, № 4. С. 575–583.
- Романовский М. Г., Рябоконт С. М. Гетерозиготность особи как мутагенный фактор // Генетика. 1992. Т. 28, № 12. С. 88–97.
- Сабинин Д. А. Физиология развития растений. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 196 с.
- Семерику В. Л., Подогас А. В., Шурхал А. В. Структура изменчивости аллозимных локусов в популяциях сосны обыкновенной // Экология. 1993. № 1. С. 18–25.

- Старова Н. В., Янбаев Ю. А. и др. Генетическая изменчивость сосны обыкновенной в возрастных группах // Генетика. 1990. Т. 26, № 3. С. 498–505.
- Тихонова И. В. Изменчивость годичных колец у разных половых типов деревьев сосны обыкновенной на юге Средней Сибири // Лесоведение. 2007. № 3. С. 40–45.
- Шиятов С. Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 1986. 137 с.
- Bush R. M., Smouse P. E., Ledig F. T. The fitness consequences of multiple-locus heterozygosity: The relationship between heterozygosity and growth rate in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.) // Evolution. 1987. Vol. 41, N 4. P. 787–798.
- Giertych M. M. Analogy of the differences between male and female strobiles in *Pinus* to the differences between long- and short-day plants // Canad. Journ. Botany. 1967. Vol. 45. 1907–1910.
- Kirschbaum C., Wüst S., Hellhammer D. Consistent sex differences in cortisol responses to psychological stress // Psychosomatic Medicine. 1992. Vol. 54. P. 648–657.
- Mitton J. B. Relationship between heterozygosity for enzyme loci and variation of morphological characters in natural populations // Nature. 1978. Vol. 273, N 5664. P. 661–662.
- Muona O., Yazdani R., Rudin D. Genetic change between life stages in *Pinus sylvestris*: allozyme variation in seeds and planted seedlings // Silvae Genetica. 1987. Vol. 36. P. 39–42.
- Rigaud T., Antoine D., Marcade I. et al. The effect of temperature on sex ratio in the isopod *Porcellionides pruinosus*: Environmental sex determination or a by-product of cytoplasmic sex determination? // Evol. Ecol. 1997. Vol. 11, N 2. P. 205–215.
- Sarvas R. Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus sylvestris* // Comm. Inst. For. Finniae. 1962. Vol. 53. P. 1–198.
- Shurrkhal A. V., Podogas A. V., Zhivotovsky L. A. Allozyme differentiation in the genus *Pinus* // Silvae Genetica. 1992. Vol. 41. P. 105–109.
- Vorobyeva N. A., Petrova E. A. Genetic aspects of sexual differentiation and polymorphism of reproductive structures in Siberian stone pine // Biodiversity and dynamics of ecosystems in north Eurasia. Novosibirsk, 2000. P. 127–129.

## **Correlations of Heterozygosity with Sexual Type and Sensitivity of *Pinus Sylvestris* L. Trees to the Influence of Environmental Factors**

I. V. TIKHONOVA

*V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS  
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/28  
E-mail: selection@ksc.krasn.ru*

The correlations of genotype heterozygosity with sex and sensitivity of a tree to the influence of ecological factors were considered. Rather close triple correlation between the considered traits was noted. Wave character of correlation of sex and heterozygosity level with sensitivity of trees to growing conditions can testify the existence of optimal combinations of alleles of homo- and heterozygous loci for the given conditions. They were manifested in lowering of sensitivity of trees to environmental factors at values of heterozygosity 0.125 and 0.375. The influence of heterozygosity of trees on the stability of their sexual type in time was revealed. The pines characterized by the greatest hormonal reorganizations in reply to change of environmental conditions had lower values of heterozygosity.

**Key words:** correlations, heterozygosity, sex, sensitivity, Scots pine.