

**Состояние генеративной сферы *Pinus sylvestris* L.
по данным цитогенетического анализа
в условиях изменяющегося климата
на территории Воронежской области**

Е. Ю. ПАРДАЕВА^{1,2}, О. С. МАШКИНА^{1,2}, В. Н. ПОПОВ²

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики,
селекции и биотехнологии
394087, Воронеж, ул. Ломоносова, 105
E-mail: elena.pardaeva@mail.ru

² Воронежский государственный университет
394006, Воронеж, Университетская площадь, 1

Статья поступила 26.09.2016

Принята к печати 18.10.2016

АННОТАЦИЯ

Проведен цитогенетический анализ семенного потомства деревьев *Pinus sylvestris* L., произрастающих на территории Воронежской обл., в годы, различающиеся по погодным условиям (оптимальные и засушливые). Установлено, что в годы засух уровень частоты патологий митоза повышается, но не выходит за пределы нормы. Спектр патологий в эти годы расширяется, однако следует полагать, что часть из них могут приводить к перераспределению генетического материала между хромосомами, что, в свою очередь, расширит диапазон нормы реакции организма, повысив тем самым его способность адаптироваться к изменяющимся условиям окружающей среды.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L., климат, засуха, митоз, Воронежская область.

Начиная с середины прошлого столетия все чаще стали появляться сообщения об аномальных природно-климатических явлениях в различных точках земного шара, в том числе и нехарактерных для той или иной местности: повышения и понижения температуры воздуха, ливневые дожди, ураганы и т. д. [Peterson et al., 2013]. На долю засух среди них приходится около 26 % случаев [Tugce, Yasemin, 2005]. Причем отмечается постоянный рост площадей, на которые рас-

пространяется воздействие аномально положительных среднегодовых температур. В 2005 г. наблюдалось распространение этой аномалии на 88 % площади Северного полушария [Переведенцев и др., 2007]. Для территории России начиная с середины 1970-х гг. средняя скорость повышения средней температуры приземного воздуха составила 0,43 °C за десятилетие, что более чем в 1,5 раза превышает скорость глобального потепления [Фролов, 2014] – 0,24 °C [Переведенцев, 2007].

Одним из свидетельств климатических изменений на территории Центрально-Черноземного района (ЦЧР) служит снижение уровня залегания грунтовых вод с 2 м, которые фиксировались в 1993 г., до 8,7 – в год аномальной засухи 2010 г. [Иванов, 2011].

Все эти явления не могут не оказать воздействие на животный и растительный мир. Растениям как организмам, ведущим прикрепленный образ жизни, приходится постоянно адаптироваться к изменяющимся условиям окружающей среды.

У растений наиболее чувствительна к засухе генеративная сфера по сравнению с вегетативной. Засуха, наряду с другими природными стрессорами, – одна из основных причин потери урожая [Chaves, Olivera, 2004]. В связи с этим засухоустойчивыми считают не только выжившие в условиях засухи растительные организмы, но и способные к половой репродукции при дефиците влаги [Tardieu, 2005]. Поэтому оценку засухоустойчивости принято вести по репродуктивной способности растений в условиях засухи [Quarrie et al., 1999].

Несмотря на то, что *Pinus sylvestris* L. является засухоустойчивой породой, степень ее толерантности к данному стрессовому фактору ограничена. Она определяется нормой реакции вида, которая в каждом регионе имеет свои внутрипопуляционные границы [Тимофеев-Ресовский и др., 1973].

В связи с этим цель настоящей работы – проведение оценки состояния генеративной сферы сосны обыкновенной в условиях изменяющегося климата на территории Воронежской области. Для этого с помощью цитогенетического метода анализировалось семенное потомство сосны обыкновенной в годы, различающиеся по погодным условиям (оптимальные и засушливые).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использовали семенное потомство от свободного опыления одних и тех же 10 деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) из двух насаждений, отобранных Н. Ф. Кузнецовой. Одно из них расположено в 50 км от южной границы лесостепной зоны – Острогожское лесничество (Воронеж-

ская обл., с. Солдатское; далее – “Острогожск”), территории которого может считаться относительно экологически благоприятной, так как восточная его сторона выходит на автотрассу “Воронеж – Миллерово”. По результатам многочисленных исследований установлено, что данное насаждение является засухоустойчивым [Кузнецова, 2012]. Другое расположено в Рамонском р-не Воронежской обл., с. Ступино (далее – “Ступино”), граничит с Воронежским государственным биосферным заповедником и Усманским бором, и может рассматриваться как эталон экологически безопасной территории [Кузнецова, 2010].

Семена заготавливали в годы, оптимальные по погодным условиям – 2008 и 2011 гг., а также в годы, отличающиеся по типам засух и степени их воздействия на генеративную сферу сосны обыкновенной – 2007, 2010, 2012, 2014 гг.

Воздействие засухи 2007 г. пришлось в основном на летний период, в результате чего оказались затронуты процессы оплодотворения, проэмбриогенеза и большая часть раннего эмбриогенеза у сосны [Кузнецова, 2010].

В 2010 г. на территории всего Центрально-Черноземного района действовали два антициклона [Шакина и др., 2011]: весенний и летний. Первый наблюдался с последних чисел апреля до середины мая и стал причиной аномально теплой погоды. Он сдвинул основные репродуктивные процессы сосны на более ранние сроки: пыление пришлось на 10 мая, вслед за ним переместились и остальные репродуктивные процессы (рост пыльцевых трубок, оогенез, оплодотворение и др.). Летняя засуха (атмосферная и почвенная) началась с III декады июня. Запасов влаги в почве почти не осталось – от 0 до 5 мм. Дожди в ЦЧР отсутствовали около шести декад. Закончилась засуха в середине III декады августа. Ее основное воздействие на генеративную сферу пришлось на это время.

Засуха 2012 г. – весенняя, менее жесткая по сравнению с 2010 г. Однако в этот год нарушились репродуктивные процессы у сосны обыкновенной, что привело к опаду шишек второго года развития на всей территории Воронежской обл. [Кузнецова, 2015а].

В 2014 г. наблюдалась поздняя осенняя засуха. В основном она оказала воздействие на вегетативную сферу сосны: пожелтение и опад хвои. Кроме того, наблюдалось раннее раскрытие шишек [Кузнецова, 2015б].

Пророщенные семена с корешками, достигшими 0,5–1 см, фиксировали в спиртово-уксусной смеси в утренние часы. Давленые препараты окрашивали ацетогематоксилином [Топильская и др., 1975], их просмотр осуществляли на микроскопе Primo Star при увеличении 40×16 . Микрофотосъемку проводили с использованием цифровой камеры окуляра DCM500 (USB 2.0; WEBBERS Myscope 500 М).

Цитогенетический анализ проводили подревно. Для каждого дерева просматривали по 10 корешков проростков. Анализировали все делящиеся клетки (не менее 100) корневой меристемы с каждого препарата. Учитывали следующие параметры: частоту патологий митоза (ПМ), спектр ПМ, частоту встречаемости микроядер и митотическую активность (МА).

Статистическую обработку полученных экспериментальных данных осуществляли по Лакину [1990] с использованием статистического пакета программ Stadia. Процедура группировки данных и их обработка изложены в работе А. П. Кулайчева [2006]. Сравнение выборок по патологиям митоза и частоте микроядер проводили с использованием непараметрического X-критерия рангов Вандер-Вардена, так как данные признаки не подчиняются нормальному распределению. Сравнение выборок по показателю МА проводили с использованием критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Наиболее сильными по негативному воздействию на состояние генеративной сферы сосны оказались засухи 2010 и 2012 гг. Однако в результате действия засухи 2012 г. наблюдался массовый опад шишек второго года развития на всей территории Воронежской обл. В этот год шишки удалось собрать только с деревьев засухоустойчивого насаждения “Острогожск” [Кузнецова, 2015а].

Многочисленными исследованиями показано, что одним из наиболее информативных и чувствительных критериев цитогенетического анализа, отражающих степень воздейст-

вия того или иного стрессового фактора на состояние генеративной сферы сосны обыкновенной, является частота ПМ. По его уровню можно судить об интенсивности мутационного процесса в клеточных популяциях организма [Буторина и др., 2000; Сенькович, 2007; Калаев, 2009; Пардаева и др., 2013]. Установлено, что для сосны обыкновенной в средней полосе России уровень частоты ПМ в норме не должен превышать 5 % [Дорошев, 2004; Буторина и др., 2005, 2007; Федорков, 2011].

Превышение нормы уровня спонтанного мутирования не обнаружено ни в один год исследования. Для семенного потомства из насаждения “Ступино” значение частоты ПМ колебалось от $1,3 \pm 0,2$ (2007 г.) до $2,7 \pm 0,3$ % (2014 г.). Причем для данного объекта достоверной разницы по годам не наблюдалось (рис. 1). Однако стоит отметить повышение значения данного показателя в 2014 г., что, вероятнее всего, объясняется действием осенней засухи.

На модельном объекте “Острогожск” отклонений показателя частоты ПМ относительно нормы также не отмечено, но наблюдалась достоверная разница между семенным потомством оптимальных и засушливых лет (см. рис. 1).

Кроме того, в отдельные годы (2007, 2008, 2010 гг.) значение уровня ПМ потомства деревьев Острогожского объекта достоверно больше по сравнению со “Ступино” (см. рис. 1). Возможно, это объясняется тем, что часть патологий является следствием акклиматизации растений к изменяющимся условиям произрастания [Акопян, 1967; Симаков, 1983; Седельникова, 2014].

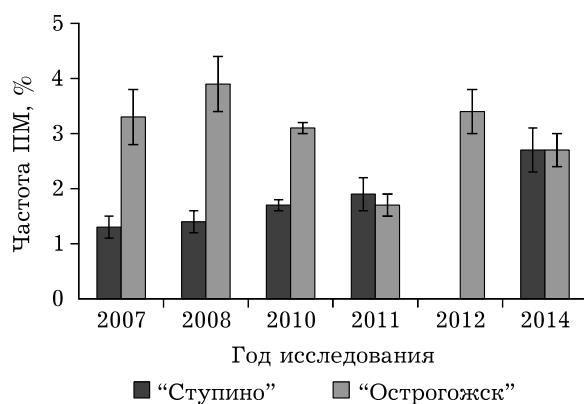


Рис. 1. Частота патологий митоза в потомстве сосны обыкновенной из различных мест произрастания в годы, различающиеся по погодным условиям

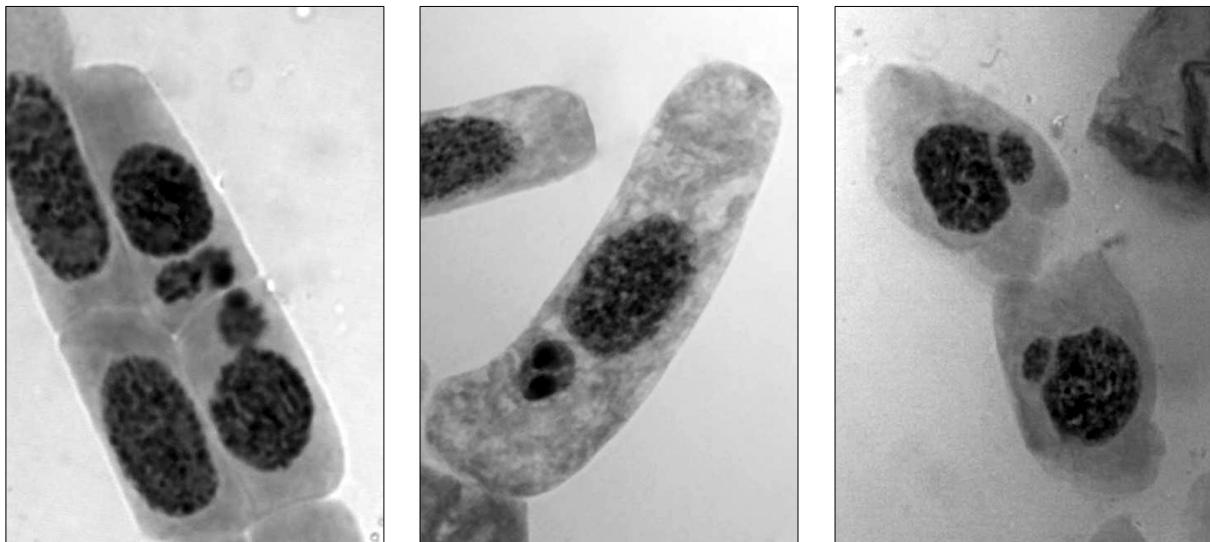


Рис. 2. Микроядра в клетках корневой меристемы проростков сосны обыкновенной

Наличие нерепарированных хромосомных аберраций чаще всего обуславливает возникновение микроядер (рис. 2), которые, в свою очередь, приводят к цитогенетической нестабильности клеточных популяций [Ильинских и др., 1992; Буторина и др., 2005].

Для семенного потомства обоих насаждений в засушливые годы отмечается статистически достоверный рост уровня микроядер. Если для Ступинского объекта в годы погодного оптимума данный показатель составил 0–0,001 %, то в год аномальной засухи (2010 г.) уровень повысился в 40 раз – до 0,04 %. Аналогичная картина наблюдалась и для Острогожского объекта: 0,001–0,02 % в оптимальные годы против 0,08–0,2 % – в засушливые. Все это говорит о негативном воздействии засухи на состояние генеративной сферы исследуемых деревьев.

В ходе проведения цитогенетического анализа учитывался и спектр ПМ. Всего выявлено 10 типов аберраций хромосом (рис. 3): 1) отставание в метакинезе; 2) обособление отдельных хромосом и их групп в метакинезе; 3) фрагменты в мета- и анафазе; 4) отставание в анафазе; 5) забегание в анафазе; 6) неравномерное расхождение; 7) мости в анафазе и телофазе; 8) сложные (множественные) нарушения; 9) кольцевая хромосома в мета- и анафазе; 10) агглютинация в мета- и анафазе.

Условно выявленные патологии разделены на три группы: структурные (хромосом-

ные), геномные и сложные (множественные – 8 тип). Первые, связанные со структурными перестройками хромосом (типы 3, 7, 9, 10), свидетельствуют о повышении уровня мутационного процесса [Муратова, Седельникова, 2004; Егоркина, 2010]. Типы 1, 2, 4–6 условно отнесены к геномным нарушениям, которые, как правило, приводят к изменению числа хромосом.

В годы засух отмечается расширение спектра патологий: если в оптимальные 2008 и 2011 гг. для обоих районов эта цифра составляла 5–7 типов, то в годы засух это количество повысилось до 10. Интересно отметить, что повышение уровня структурных аберраций наблюдалось, как правило, на следующий год после засушливого (рис. 4). Так, для насаждения из Ступино в 2010 г. структурные нарушения составили 20,2 %, в 2011 г. – 26,4 %, для Острогожского объекта в 2010 г. – 32,2 % против 83,4 % – 2011 г., т. е. здесь уровень структурных нарушений повысился в 2 и более раза.

С одной стороны, данный факт свидетельствует о повышении уровня мутационного процесса, что, вероятнее всего, объясняется высокой чувствительностью цитогенетических параметров и их реакцией на последствия аномально сильной летней засухи 2010 г. (рис. 5). С другой стороны, стоит обратить внимание на то, что преобладающим типом среди структурных нарушений являются мости на стадиях ана- и телофазы

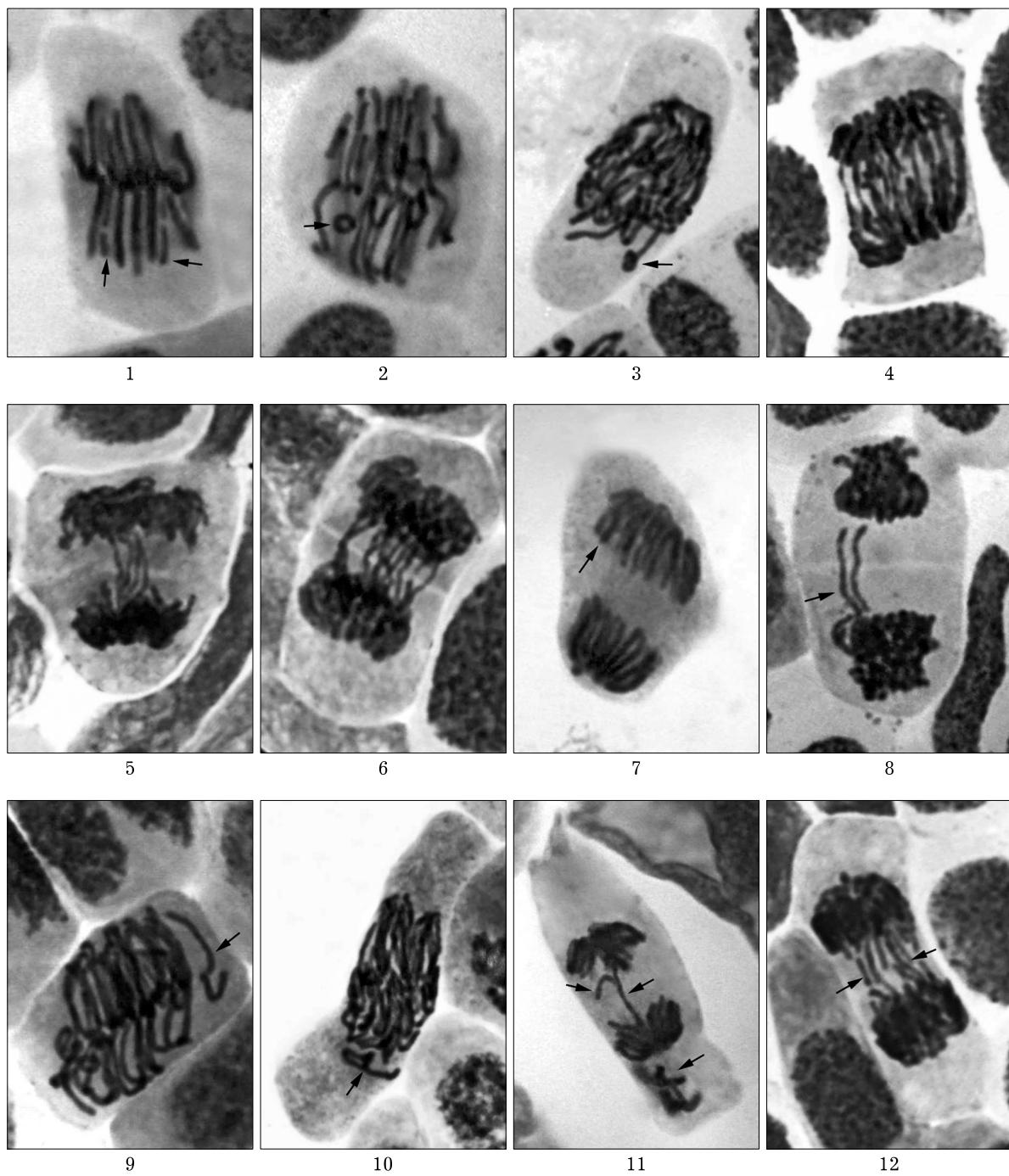


Рис. 3. Патологии митоза, встречающиеся в проростках семян исследуемых деревьев сосны обыкновенной: 1 – фрагмент хромосомы в метакинезе; 2, 3 – кольцевая хромосома в метафазе (2) и про-метафазе (3); 4–6 – мости в анафазе (4) и ана-телофазе (5, 6); 7 – неравномерное расхождение хромосом; 8 – отставание хромосом в ана-телофазе; 9, 10 – обособление хромосомы в метакинезе; 11, 12 – сложные нарушения: мост + фрагмент хромосомы + обособление группы хромосом в анафазе (11); множественные мости + фрагменты хромосом (12)

(7 тип) (рис. 3, позиции 4–6), причем в 2012 г. наблюдалась множественные мости, чего ранее не отмечалось. Известно, что возникновение мостов обусловлено объединением

фрагментов, содержащих центромеру, в результате чего образуется дицентрическая хромосома, которая, растягиваясь между группами ана- и телофазных хромосом, об-

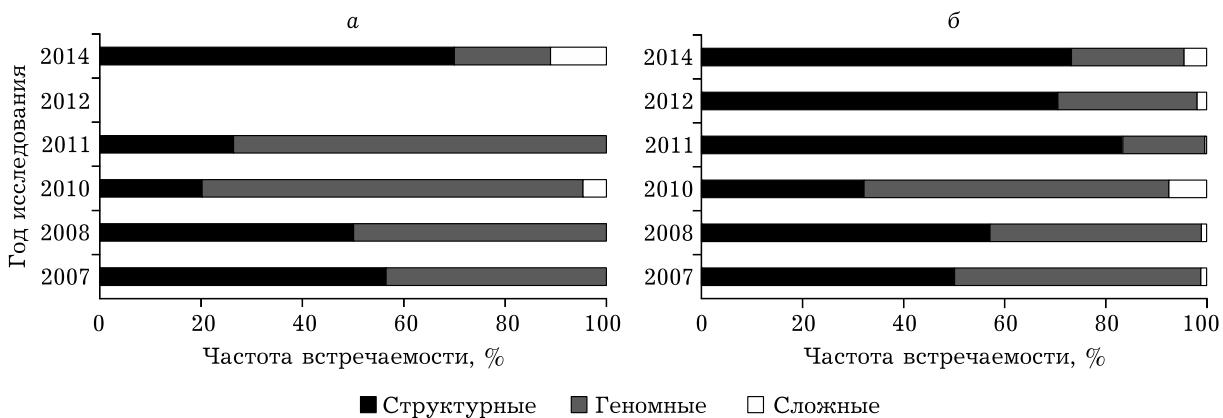


Рис. 4. Соотношение частоты встречаемости клеток со структурными, геномными и сложными нарушениями хромосом в потомстве сосны обыкновенной из различных мест произрастания (а – “Ступино”, б – “Острогожск”) в годы, различающиеся по погодным условиям

разует мост. Рядом авторов отмечается, что именно в результате наличия мостов между хромосомами может происходить перераспределение генетического материала, что способствует увеличению диапазона нормы реакции организма [Акопян, 1967; Симаков, 1983]. Также считается, что увеличение частоты встречаемости мостов в спектре ПМ является показателем активности работы систем репарации [Калаев, 2009].

Стоит обратить внимание и на то, что у потомства сосен из Острогожского насаждения в засушливые и следующие за ними годы наблюдались кольцевые хромосомы в мета- и анафазе (см. рис. 3, позиции 2, 3). Данный тип хромосомных аберраций описан у хвойных, произрастающих в стрессовых услови-

ях, в частности, на границе ареала вида [Муратова, Седельникова, 2004; Машкина и др., 2009; Седельникова, 2015]. Формироваться кольца могут в результате делеции обоих плеч хромосомы, в результате чего средний фрагмент с двумя “липкими” концами замыкается в кольцо с образованием двух концевых ацентрических фрагментов. Считается [Муратова, Седельникова, 2004; Седельникова, 2014], что появление кольцевых хромосом может иметь адаптивное значение в экстремальных условиях произрастания. Также авторами выявлены кольца, надетые на хромосому (см. рис. 3, позиция 3). Данная патология отмечается при соматическом кроссинговере, в результате чего происходит перераспределение генетического материала между хромосомами, что приводит к формированию дополнительного резерва изменчивости [Муратова, Седельникова, 2004].

При проведении цитогенетического анализа следует обращать внимание на еще один важный параметр – МА, которая отражает скорость прохождения клетками стадий митоза. Ее показателем служит митотический индекс (МИ). В первую очередь, уровень МА обусловлен генетическими особенностями вида, а также может зависеть и от влияния факторов окружающей среды. Причем, как правило, ингибирование МИ происходит при высоких значениях воздействия стрессового фактора. В норме для средней полосы России его значение находится в пределах от 6 до 8,7 % [Буторина и др., 2001; Дорошев, 2004; Черкашина, 2007].

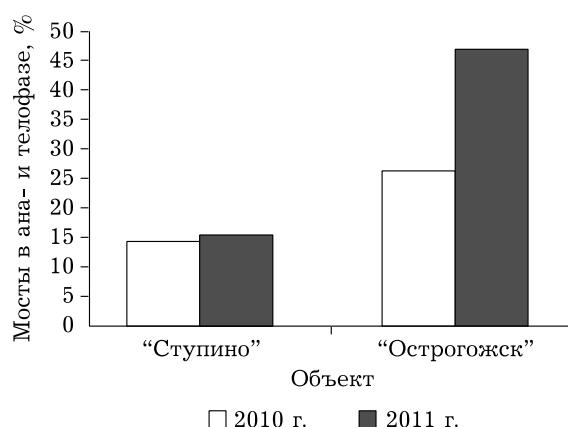


Рис. 5. Частота встречаемости клеток с хромосомными мостами в семенном потомстве сосны обыкновенной из насаждений “Ступино” и “Острогожск” в 2010 г. (засушливый) и 2011 г. (оптимальный по погодным условиям)

Для семенного потомства сосны обоих районов отмечается резкое повышение уровня МА в год аномальной засухи (2010 г.). Для Ступинского тест-объекта это значение составило $22,2 \pm 1,0$ %, для Острогожского — $17,1 \pm 0,7$ %. Подобное превышение нормы более чем в 2 раза можно объяснить действием засухи на шишки второго года развития в период выхода репродуктивных структур из состояния покоя. В другие годы уровень МИ находился в норме: в Ступино от $6,3 \pm 0,1$ до $8,4 \pm 0,4$ %, в Острогожске — от $5,6 \pm 0,4$ до $8,2 \pm 0,4$ %.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В годы засух наблюдается увеличение уровня патологий митоза у семенного потомства исследуемых деревьев. Несмотря на то, что данное значение пока что не выходит за пределы нормы (5 %), отмечается его постепенный ежегодный рост.

В потомстве деревьев из Острогожского насаждения уровень ПМ достоверно больше в годы засух относительно Ступинского объекта, среди всех встречающихся патологий преобладают мости, также выявлены кольцевые хромосомы. Несмотря на это, в год сильной весенней засухи (2012 г.) урожай шишек удалось собрать только с объекта “Острогожск”. Из чего можно предположить, что причиной повышения адаптивной способности исследуемых деревьев сосны обыкновенной к изменяющимся условиям окружающей среды стали структурные aberrации, встречающиеся в семенном потомстве.

ЛИТЕРАТУРА

- Акопян Э. М. Влияние различных типов ионизирующих излучений на возникновение хромосомных aberrаций у гороха. I. Пострадиационное восстановление // Генетика. 1967. Т. 3, № 5. С. 45–51.
- Буторина А. К., Калаев В. Н., Вострикова Т. В., Мягкова О. Е. Цитогенетическая характеристика семенного потомства некоторых видов древесных растений в условиях антропогенного загрязнения г. Воронежа // Цитология. 2000. Т. 42, № 2. С. 195–200 [Butorina A. K., Kalaev V. N., Vostrikova T. V., Myagkova O. E. Cytogenetic characteristics of seed progeny of *Quercus robur* L., *Pinus sylvestris* L. and *Betula pendula* Roth, under condition of anthropogenic contamination in Voronezh // Cytology. 2000. Vol. 42, N 2. P. 196–201].
- Буторина А. К., Калаев В. Н., Миронов А. Н., Смородинова В. А., Мазурова И. Э., Дорошев С. А., Сенькевич Е. В. Цитогенетическая изменчивость в популяциях сосны обыкновенной // Экология. 2001. № 3. С. 216–220 [Butorina A. K., Kalaev V. N., Mironov A. N., Smorodinova V. A., Mazurova I. E., Doroshev S. A., Sen'kevich E. V. Cytogenetic variation in populations of scotch pine // Rus. Journ. Ecol. 2001. Vol. 32, N 3. P. 198–202].
- Буторина А. К., Вострикова Т. В., Бельчинская Л. И., Кондратьева Л. В. Влияние промышленных сточных вод на цитогенетические показатели бересклета повислой // Лесное хоз-во. 2005. № 6. С. 27–28.
- Буторина А. К., Черкашина О. Н., Ермолаева О. В., Чернодубов О. В., Авдеева И. А. Цитогенетический мониторинг автохтонных лесов Усманского и Хренновского боров // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2007. № 4. С. 508–512.
- Дорошев С. А. Влияние антропогенных стрессоров на изменчивость цитогенетических показателей у сосны обыкновенной: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 2004. 23 с.
- Егоркина Г. И. Цитогенетические параметры сосны обыкновенной в Алтайском крае // Лесоведение. 2010. № 6. С. 39–45.
- Иванов А. Л. Изменение климата и некоторые тенденции эволюции почвообразовательного процесса // Анализ условий аномальной погоды на территории России летом 2010 года: сб. докл. М., 2011. С. 32–34.
- Ильинских Н. Н., Новицкий В. В., Ванчугова Н. Н., Ильинских И. Н. Микроядерный анализ и цитогенетическая нестабильность. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1992. 269 с.
- Калаев В. Н. Цитогенетические реакции лиственных древесных растений на стрессовые условия и перспективы их использования для оценки генотоксичности окружающей среды: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Воронеж, 2009. 47 с.
- Кулаичев А. П. Методы и средства комплексного анализа данных. М.: Форум; Инфра, 2006. 512 с.
- Кузнецова Н. Ф. Чувствительность генеративной сферы сосны обыкновенной к засухе в Воронежской области // Лесоведение. 2010. № 6. С. 58–65.
- Кузнецова Н. Ф. Особенности семеноношения сосны обыкновенной на территории ЦЧР в засуху 2010 г. // Хвойные boreальльные зоны. 2012. Т. 30, № 3–4. С. 270–276.
- Кузнецова Н. Ф. Развитие неспецифической и специфической реакций у *Pinus sylvestris* L. на популяционном уровне в стрессовом градиенте засушливых лет // Экология. 2015а. № 5. С. 332–338. [Kuznetsova N. F. Development of specific and nonspecific responses to stress in *Pinus sylvestris* L. at population level in a gradient of drought years // Rus. Journ. Ecol. 2015. Vol. 46, N 5. P. 405–410].
- Кузнецова Н. Ф. Репродуктивный потенциал *Pinus sylvestris* L. и стратегия выживания вида в условиях и глобального изменения климата // 4-е Междунар. совещ. “Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири”, Барнаул, 24–29 августа: мат-лы 4-го Междунар. совещ., посвящ. памяти выдающихся лесных генетиков В. Т. Бакулина и А. И. Видякина. 2015б. С. 98–99.
- Лакин Г. Ф. Биометрия: учеб. пособие для биол. спец. вузов. М.: Высш. шк., 1990. 362 с.
- Машкина О. С., Калаев В. Н., Мурая Л. С., Леликова Е. С. Цитогенетические реакции семенного потомства сосны обыкновенной на комбинированное антропогенное загрязнение в районе Новолипецкого метал-

- лургического комбината // Экол. генетика. 2009. Т. 7. № 3. С. 17–29 [Mashkina O. S., Kalaev V. N., Muraya L. S., Lelikova E. S. Cytogenetic response of seed progeny of scots pine to combined anthropogenic pollution in the area of Novolipetsk metallurgical combine // Ecol. genet. 2009. Vol. 7, N 3. P. 53–60].
- Муратова Е. Н., Седельникова Т. С. Геномные и хромосомные мутации у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в экстремальных условиях произрастания // Хвойные бореальной зоны. 2004. С. 128–140.
- Пардаева Е. Ю., Машкина О. С., Кузнецова Н. Ф., Попов В. Н. Оценка чувствительности цитогенетических показателей к воздействию погодного и техногенного факторов стресса на примере *Pinus sylvestris* L. // Организация и регуляция физиолого-биохимических процессов. Воронеж, 2013. Вып. 15. С. 148–155.
- Переведенцев Ю. П., Гоголь Ф. В., Наумов К. М., Шаталинский К. М. Глобальные и региональные изменения климата на рубеже XX и XXI столетий // Вестн. ВГУ. Сер. География. Геоэкология. 2007. № 2. С. 5–12.
- Седельникова Т. С. Цитогенетический мониторинг хвойных как индикатор уровня экстремальности экосистем // Промышл. ботаника. 2014. Вып. 14. С. 54–60.
- Седельникова Т. С. Изменчивость размера генома хвойных в экстремальных условиях произрастания // Успехи совр. биологии. 2015. Т. 135, № 5. С. 514–528.
- Сенькович Е. В. Цитогенетика сосны обыкновенной и бересклета повислой в районе Нововоронежской АЭС в связи с вопросами оценки загрязнения окружающей среды: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 2007. 22 с.
- Симаков Е. А. О пострадиационном восстановлении цитогенетических повреждений в проростках семян разных форм картофеля // Радиобиология. 1983. Т. 23, № 5. С. 703–706.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерт. учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.
- Топильская Л. А., Лучникова С. А., Чувашина Н. П. Изучение соматических и мейотических хромосом смородины на ацетогематоксилиновых давленых препаратах // Бюл. ЦГЛ им. И. В. Мичурина. 1975. Вып. 22. С. 58–61.
- Федорков А. Л. Изменчивость адаптивных признаков хвойных в условиях стресса на севере Европы: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2011. 40 с.
- Фролов А. В. Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме // Росгидромет, 2014. 61 с.
- Черкашина О. Н. Цитогенетический мониторинг насаждений сосны обыкновенной в условиях Хреновского и Усманского боров: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 2007. 22 с.
- Шакина Н. П., Иванова А. Р., Бирман Б. А., Скриптуна Е. Н. Блокирование: условия лета 2010 года в контексте современных знаний // Анализ условий аномальной погоды на территории России летом 2010 года: сб. докл. М., 2011. С. 6–21.
- Chaves M. M., Olivera M. M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture // J. Exp. Bot. 2004. Vol. 55, N 5. P. 2365–2384.
- Quarrie S. A., Stojanovic J., Pekic S. Improving drought resistance in small-grained cereals a case study, progress and prospects // J. Plant Growth Regul. 1999. Vol. 29. P. 1–21.
- Peterson T. C., Hoerling M. P., Stott P. A., Herring S. C. Explaining extreme events of 2012 from a climate perspective // Special Supplement to the Bulletin of the American Meteorological Society. 2013. Vol. 94, N 9.
- Tardieu F. Plant tolerance to water deficit physical limits and possibilities for progress // Comp. Rend. Geosci. 2005. Vol. 337. P. 57–67.
- Tugce K., Yasemin E. The effects of drought on plants and tolerance mechanisms // G. U. Journ. Sci. 2005. Vol. 5, N 4. P. 723–740.

State of *Pinus sylvestris* L. Generative Sphere According to Cytogenetic Analysis in Changing Climate Conditions in the territory of Voronezh Oblast

E. Yu. PARDAEVA^{1,2}, O. S. MASHKINA^{1,2}, V. N. POPOV²

¹ All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology
394087, Voronezh, Lomonosova street, 105
E-mail: elena.pardaeva@mail.ru

² Voronezh State University
394006, Voronezh, University sq., 1

A cytogenetic analysis of the seed progeny of *Pinus sylvestris* L. trees growing in the Voronezh Oblast during differing weather conditions (optimal and drought) was performed. It was established that in the years of drought frequency of mitosis pathologies level increased, but did not go beyond the norm. The spectrum of pathologies in these years is expanded, but should be assumed that some of them may contribute to the reallocation of genetic material between chromosomes, that in turn would expand the range of reaction norm of the organism, thereby improving its ability to adapt to changing environmental conditions.

Key words: *Pinus sylvestris* L., climate, drought, mitosis, Voronezh Oblast.