

## Висновки

Показано, що сумісне застосування мікродобрив із гербіцидом Аксіал призводить до зниження його фітотоксичності.

Підвищення врожайності озимої пшениці в умовах польових та виробничих дослідів може відбуватися внаслідок збільшення забезпеченості рослин доступними формами мікроелементів,

що підтримують нормальне функціонування редокс-систем.

Таким чином, визначення оптимальних рівнів мікроелементів та їх взаємодії з гербіцидами є важливим для розробки технологій боротьби із бур'янами у посівах озимої пшениці.

## Література

1. Моргун В. В., Швартау В. В., Киризий Д. А. Физиологические основы формирования высокой продуктивности зерновых злаков // Физиология и биохимия культурных растений. – 2010. – Т.42, № 5. – С. 371-392.
2. Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях / пер. с англ. Д. В. Гринчука, Е. П. Янина. – М.: Мир, 1989. – 439 с.
3. Чесалин Г. А. Эффективность применения минеральных удобрений в сочетании с гербицидами // Вестник сельскохозяйственной науки. – 1973. – № 11. – С. 11.
4. Чесалин Г. А., Тимофеева А. А. Использование питательных веществ удобрений культурными и сорными растениями // Химия в сельском хозяйстве. – 1974. – № 3. – С. 58-59.
5. Швартау В. В. Фізіологічні особливості синергетичної взаємодії похідних арилоксифеноксипропіонової кислоти // Фізіологічно активні речовини. – 1999. – № 1 (27). – С. 96-98.
6. Швартау В. В. Регуляція активності гербіцидів за допомогою хімічних сполук. – К.: Логос, 2004. – 222 с.
7. Швартау В. В. Гербіциди. Основи регуляції фітотоксичності та фізико-хімічні і біологічні властивості. – К.: Логос, 2009. – Т. 2. – 1046с.
8. Швартау В. В., Гуральчук Ж. З. Мінеральні добрива в Україні. – К.: Логос, 2007. – 333 с.
9. Yruela I. Copper in plants: acquisition, transport and interactions // Functional and Plant Biology. – 2009. – Vol. 36, № 5. – P. 409-430.

## MYKHALSKA L.M., RYAZANOVA M.E, SCHWARTAU V. V.

*Institute of plant physiology and genetics National Academy of Science of Ukraine, 03022, Kyiv, Vasilkivska Str., 31/17, e-mail: Mykhalskaya\_L@ukr.net*

### MICROELEMENTS INFLUENCE ON HERBICIDE AXIAL ACTIVITY IN WINTER WHEAT

**Aims.** The traditional approach in agricultural industry is microfertilizers application together with pesticides. However, interaction between nutrients and herbicides results in reduce of weeds control. For this purpose influence of Cu, Zn and Mn fertilizers on herbicide Axial phytotoxicity and yield of winter wheat were investigated. **Methods.** Herbicide activity was determined by the number and dry weight of weeds plants. Yield response was determined by the of grain weight per hectare. **Results.** It was found that combined application of microfertilizers with herbicide Axial reduces his phytotoxicity and increases winter wheat yield response. **Conclusions.** These effects can be related with Cu, Zn and Mn homeostasis and herbicide interaction with microelements in plants.

**Key words:** microfertilizers, Axial, phytotoxicity, yield response, winter wheat.

## МИХЕЕВ А.Н.

*Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАН Украины  
03143, Киев, ул. Заболотного, 148, e-mail: mikhalex7@yahoo.com*

### ЭМЕРДЖЕНТНОСТЬ МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ

Тенденция распространения и доминирования системного подхода в биологической науке естественным образом охватила и подходы к изучению явлений биологической эволюции. Синонимом понятия «системность» являются

понятия «эмерджентность», «неаддитивность», целостность и другие понятия, отражающие появление новых качеств у систем при отсутствии таковых у образующих их элементов. Эмерджентность (от англ. emergence – возникающий,

неожиданно появляющийся) в теории систем – наличие у системы свойств, не присущих её подсистемам (элементам), а также сумме элементов, не связанных особыми системообразующими связями; несводимость свойств системы к сумме свойств её компонентов. Так, свойства биологической популяции не представляют собой простой суммы свойства отдельных особей; понятия рождаемость, смертность неприменимы к отдельной особи, но применимы к популяции в целом.

В эволюционистике эмерджентность выражается в виде возникновения новых функциональных единиц системы, которые не сводятся к простым перестановкам функций уже имевшихся элементов.

Разработанные в общей теории систем закономерности и принципы, указывающие на неаддитивность внутрисистемных процессов применимы и для решения проблем эволюции:

▪ «принцип взаимно-дополнительных соотношений» (сформулировал А. А. Богданов): «системное расхождение заключает в себе тенденцию развития, направленную к дополнительным связям». Необходимой «основой всякой устойчивой системной дифференциации является развитие взаимно-дополнительных связей между её элементами» [1];

▪ «закон необходимого разнообразия» (по У. Р. Эшби). Очевидно, что рост разнообразия элементов систем как целых может приводить к повышению устойчивости (за счёт формирования обилия межэлементных связей и обусловливаемых ими компенсаторных эффектов);

▪ «закон расхождения» (по Г. Спенсеру), также известный как принцип цепной реакции: активность двух тождественных систем имеет тенденцию к прогрессирующему накоплению различий. При этом «расхождение исходных форм идёт «лавинообразно».

С методологической точки зрения научное исследование должно проходить три этапа: 1. Феноменологический (в случае исследования биологической эволюции – описание самого явления эволюции, определение скорости эволюции и факторов ее обуславливающих) 2. Изучение механизмов (форм, источников, характеристик изменчивости, естественный отбор и механизмы генетического закрепления (ассимиляции) адаптивных фенотипических признаков). 3. Определение смысла, значения изучаемого явления (направленности, прогрессивности и т.д. для биологической эволюции). В своей статье мы, прежде всего, хотели бы обратить внимание на источники изменчивости и рассмотреть роль по-

пуляционных эффектов (внутрипопуляционных взаимодействий) в определении их характеристик. В связи с этим, считаем необходимым ввести в более широкий научный обиход системогенетические идеи, высказанные А.А. Малиновским (1973).

Фактически, еще Дарвин предложил популяционный подход, рассматривая определенную и неопределенную изменчивость (популяционные характеристики) как основополагающий фактор эволюционного развития. Возможны несколько вариантов изменчивости, которая подвергается последующему отбору: 1. Предсуществующие на момент начала селекционного процесса признаки, которыми обладают либо все особи популяции, либо особи субпопуляций. 2. Генетические мутанты, возникшие в ответ на давление стрессора 3. Эпигенетические (фенотипические) мутанты (эпигены – наследственные единицы, имеющие не менее двух режимов работы подчиненных им генов [4].

Идея системности требует системного описания субъектов эволюционного процесса, т.е. описания и последующего учета внутренних (межэлементных, субсистемных) связей регуляции, поиске критических элементов с точки зрения оценки мест «приложения» эволюционных факторов [9], определение степени независимости, автономности субэлементов, селфинговости [7]. Все сказанное относится, прежде всего, к эволюционным событиям на уровне популяции, т.е. микроэволюции.

В настоящее время популяция чаще всего представляется как бесструктурная, стохастическая, панмиктическая, ограниченная только физическими барьерами и не имеющая собственной структуры система. Но еще в семидесятые годы XX-го столетия [19] указывалось, что существуют особые, экологические закономерности эволюции, в частности, популяционные. Так, популяции могут активно ограничивать приток особей извне, стремясь сохранить или воспроизвести специфический паттерн популяционной структуры, делая, тем самым популяцию более устойчивой к широкому спектру внешних возмущений и возмущений внутренних, обусловленных демографическими сдвигами в самой популяции. Таким же образом популяции могут обеспечивать стабильность генных частот в субпопуляциях – локальных пространственных группировках, направленно перераспределяя между ними особей – носителей разных генотипов [20].

В.С. Фридман (2000) пишет о большей продуктивности рассмотрения механизмов эво-

люции «сверху вниз», т.е. с уровня популяций, обладающих системными качествами, что, в конечном счете, способствует достижению «общей, а не локальной, адаптации». В подтверждение сказанного можно еще указать на значимость эффектов группы (например, у растений) [15].

В силу интегрированности популяции все производимые естественным отбором изменения передаются по внутрисистемным и межсистемным (случай коэволюции разновидовых популяций) связям, производя, таким образом, мультиплицирующий (усиливающий) эффект. В последнем случае, еще раз можно убедиться в важности идеи биологического усилителя – в данном случае применительно к механизму эволюции [12].

Системная интегрированность популяции не ниже чем, у организма, просто она основана на других механизмах – прежде всего, на гетерофобии (повышенной толерантности к «своим», враждебностью к «чужим» элементам (особям популяции, например) или их отторжением. Общенаучный термин гетерофобия было предложено Г.А. Заварзинным (2002) использовать для описания эволюции популяций. Само по себе явление обусловлено эффективным функционированием контуров положительных обратных связей в «хорошо (корректно) выделенной» популяционной системе, устанавливающих соответствующую «полупроницаемость» на своей границе с внешней средой. В конце концов, гетерогенность на основе гетерофобии дает материал для последующих системогенных процессов [8].

В своих статьях мы не раз подымали вопрос о «разрешающей способности естественного отбора» [10, 11]. Соглашаясь с тем, что «единицей эволюции» является не особь, а популяция [14], следует признать, что в результате «давления» среды наблюдается однонаправленность фенотипических и мутационных изменений у особей такой популяции. Из этого, в первую очередь, следует, что особи популяции совершают активные действия («напрягаются» в одном и том же направлении), что, в свою очередь повышает мутабельность генных локусов, обеспечивающих соответствующую и «поголовную» биологическую (поведенческую, физиолого-биохимическую и молекулярно-биологическую) активность. Например, у видов с привязанностью к партнеру (что, несомненно, оказывает на партнеров стрессорное влияние) существуют множественные повторы в регуляторной области гена вазопрессинового рецепто-

ра *avpr1a*, функционирующего в мозге. Вазопрессин – гормон, связанный со стрессоустойчивостью и родительским поведением, а также с обучением и памятью. У видов без привязанности к партнеру повторы в регуляторной области этого гена гораздо короче. В ДНК человека и бонобо много повторов этого гена, а у шимпанзе, где постоянных пар практически нет или они образуются на короткое время, этих повторов мало [16]. А, во-вторых, следует также предположить наличие системных качеств кооперативного перехода в популяции, т.е. своеобразного «сложения» преимуществ отдельных особей, которые могут быть реализованы только в популяции, например, то же самое, упомянутое, выше, партнерство. Селективные воздействия на популяцию не сводятся к воздействию на организмы, которые считаются «глиной» в руках отбора. Необходимо учитывать и то обстоятельство, что популяции имеют свою историю, обладают существенной автономизацией от среды, активностью и селективностью в отношении её воздействий.

В популяции (на уровне популяции) появляются новые качества, дающие заметные преимущества в отношении выживания отдельных особей. Эти качества у отдельных (изолированных от взаимодействия с себе подобными) особей оставались «незамеченными», скрытыми, а системообразующие (неаддитивные) свойства могут проявиться лишь у взаимодействующих особей. Видообразование (микроэволюция), таким, образом, происходит на основе системогенетических процессов [1, 8]. Несимметричное сложение малозаметных для отбора качеств (возникших в результате направленного мутагенеза) отдельных особей дает новое качество в виде повышенной жизнеспособности популяции, а, точнее, субпопуляции. На популяционном уровне появляется также возможность (как, впрочем, и любых других, надсистемных образований) рекомбинации признаков особей в процессе их скрещивания.

Примером внутрипопуляционной гетерогенности (изменчивости) является тот факт, что элиминирующие факторы (факторы отбора), как и сами условия среды, различаются в центре и на периферии любой плотной популяции многоклеточных организмов или колонии клеток [6]. Специфический характер пресса естественного отбора в разные моменты развития популяции или разных ее участках создает функциональную дивергенцию соответствующих фенотипических окон (комбинация наследуемых признаков, одновременно проявляемых в фенотипе и

контролируемых естественным отбором) [13] генома и специфические вариации фенотипа клеток, зависящие от взаимодействия с другим фенотипами. Примером эффекта группы у многоклеточных является ситуация, возникающая у клопов-водомеров, у которых существуют крылатые и бескрылые дискретные адаптивные нормы (Хлебович, 2006). В зависимости от размера водоема формируются либо крылатые формы, сигналом для образования которых служит стресс от интенсивных столкновений в водоеме малого размера, либо бескрылые формы, доминирующие в больших водоемах. Групповые генно-регуляторные эффекты выявлены также у бактерий, у которых многие белковые синтезы регулируются их собственными метаболитами, выделяемыми в культуральную среду [6].

Была высказана очень важная мысль [6] о том, что «...изменение фенотипа клеток в процессе дифференцировок, по-видимому, начинают в принципе отличаться от фенотипических адаптаций только с того момента, когда становятся относительно необратимыми в результате большого числа последовательных делений, сопряженных со специализацией». По нашему мнению такое становится возможным благодаря дифференциальной структуре популяции, которая, в свою очередь, обусловлена градацией условий существования ее субпопуляций, например, разницей в условиях питания периферических и центральных частей колонии бактерий, что с неизбежностью приводит центральную часть к спорообразованию, а периферическую – к пролиферации. Поскольку популяция многоклеточных очень гетерогенна (больше, чем одноклеточных), то соответственно в ней одновременно «раскрыты» больше фенотипических (точнее говоря, «эпигенетических») окон и, следовательно, имеется больше «поводов» для мутационных событий (направленных и ненаправленных). В этом состоит эволюционное преимущество популяции перед особью, которая не может «представлять» все разнообразие фенотипических окон одновременно, не подвергаясь одновременному действию всего разнообразия стрессоров, каждый из которых способен выявить скрытые мутации, имеющие адаптивное значение.

Генетическую фиксацию признака, проявившегося как модификационный (эпигенетический), можно объяснить выпадением (своеобразной дезактивацией) альтернативной программы, т.е. генетической основы альтернативного фенотипического окна [18]. Однако альтернативная программа должна была сначала возникнуть. Вероятно, для эволюционных «нахо-

док» характерна определенная избыточность, которая в дальнейшем служит резервом эволюционных преобразований.

Г.Ф. Гаузе считал (1984), что «...адаптивная модификация, будучи продуктом естественного отбора, уже в силу своей адаптивности, указывает на то, что случайно возникшая похожая на нее мутация будет подхвачена отбором и будет эволюционно закреплена». Правда, не ясно, как такая мутация будет «закрепляться», но ясно одно – случайная мутация (даже полезная) не может сравниться по своему популяционному эффекту (по масштабу представительства в популяции) с модификационной (эпигенетической) адаптивной (т.е. направленной) изменчивостью. На начальных этапах генетический мутант маскируется многочисленными (массовыми) эпимутантами, создающими для первых своеобразный эпигенетический «туннель», по которому мутант со своими потомками движется, постепенно подводя генетическую базу (дрейф генов) под первичную масштабно представленную модификационную (эпигенетическую) изменчивость – происходит генетическая ассимиляция.

В популяции под действием стрессора вначале появляется целый «веер» разнообразных форм [2]. Далее из множества первичных форм выделяется существенно меньшее число «стволовых линий», а другие вымирают. Из этого факта следует два важных вывода, характеризующих системогенные (неаддитивные) свойства популяции: во-первых, ясно, что на определенном этапе популяция может представлять собой совокупность достаточно гетерогенных по фенотипическим признакам субпопуляций, между которыми возможна как конкуренция, так и сотрудничество; во-вторых, получается, что естественный отбор на первых этапах может «не работать», поскольку «всевозможные» формы длительно существуют, «умудряясь» после себя оставлять даже ископаемые остатки.

Таким образом, эффект группы в популяции проявляется в ее своеобразной поляризации по определенным признакам, которые могут закрепиться генетически (за счет «мутационного груза»). Подобные «последствия», вероятно, имеет и географическая изоляция популяций или субпопуляций. Функциональная дивергенция популяции обуславливает, в свою очередь, и разную чувствительность к мутагенным и эпигенным факторам, формируя в этом отношении критические субпопуляции, которые, вероятно, и будут самыми «перспективными», с точки зрения адаптивной эволюции. Кроме этого, крити-

ческим субпопуляциям могут помочь выжить некритические популяции, в чем, также, проявляется эффект группы.

Среди нерассмотренных, но важных для понимания роли интегративных (системных, эмерджентных) процессов в эволюции следовало бы упомянуть такие явления, как подражание у общественных животных, которое существенно ускоряет внутривидовые изменения, эффект свидетеля, который может ускорить направленный мутагенез у колоний одноклеточных

организмов и другие эффекты, для описания которых недостаточен объем статьи. Кроме этого, известная проблема «генотип-фенотип», т.е. проблема фенотипического выражения генетической программы, не сводится только к рассмотрению этого взаимодействия на уровне организма. Так же остро она стоит и для надорганизменных уровней, прежде всего, популяционного, как основного «поля деятельности» естественного отбора.

### Литература

1. Богданов А.А. Тектология (всеобщая организационная наука). – М.: Экономика, 1989. – 304 с.
2. Волков П.И. Ложь креационизма // <http://www.sivatherium.h12.ru/lozhcrea.htm>
3. Гаузе Г.Ф. Экология и некоторые проблемы происхождения видов // Экология и эволюционная теория. – Л.: 1984. – С. 5–105.
4. Голубовский М.Д., Чураев Р.Н. Динамическая наследственность и эпигены // Природа. 1997. № 4. С. 16–25.
5. Заварзин Г.А. Роль комбинаторных событий в развитии биоразнообразия // Природа. – 2002. – № 1. – С. 12–19.
6. Лабас Ю.А., Хлебович В.В. «Фенотипическое окно» генома и прогрессивная эволюция // Соленосные адаптации водных организмов. – Л.: Изд-во Зоол. ин-та., 1976. – С. 4–25.
7. Лекавичюс Э. Элементы общей теории адаптации. – Вильнюс: Мокслас, 1986. – 276 с.
8. Малиновский А.А. Механизмы формирования целостности систем // Системные исследования. Ежегодник 1973 – М.: Наука, 1973. – С. 52–62.
9. Михеев А.Н. Системные характеристики филогенетических факторов и объектов // Фактори експериментальної еволюції організмів: Зб. наук. пр., Т. 2. – К.: КВІЦ, 2004. – 416 с. (С. 37–41).
10. Михеев А.Н. Эпигенетическое усиление мутационных изменений, повышающее разрешающую способность естественного отбора // «Досягнення і проблеми генетики, селекції та біотехнології», сб. наук. праць. – Т. 4. – К.: Логос, 2012. – С. 165–170.
11. Михеев А.Н., Гродзинский Д.М. О понятии «биологический отбор» (об экзогенной и эндогенной селекции) / В зб. наук. праць. Досягнення і проблеми генетики, селекції. – К.: Логос, 2007. – С. 149–153.
12. Михеев А.Н., Шилина Ю.В., Гуца Н.И. Механизмы биологического усиления у растений и микроорганизмов в норме и патологии // Проблеми безпеки атомних електростанцій і Чорнобиля. – 2005. – Вип. 3, Ч. 2 – С. 29–35.
13. Серебровский А.С. Некоторые аспекты органической эволюции. – М.: Наука. – 168 с.
14. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. – М.: Наука, 1969. – 408 с.
15. Титов Ю.В. Эффект группы у растений. – Л.: Наука, 1978. – 151 с.
16. Фридман В.С. Направленное развитие пространственно-этологической структуры популяции при равновесии полярных жизненных стратегий их членов - возможный сценарий "недарвиновской" микроэволюции // Теоретические проблемы экологии и эволюции: Материалы III Люблишевских чтений. Тольятти, 2000. – С. 208–219.
17. Хлебович В.В. Адаптация особи и клона: механизмы и роли в эволюции // УСБ. – 2002. – Т. 122, № 1. – С. 16–25.
18. Хлебович В.В. Новое окно в эпигенетику // Природа. – 2006. – № 7. – С. 22–29.
19. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. – М.: Наука, 1980. – 280 с.
20. Шмерлина И.А. Идея целостности в социологии и биологии // Социологический журнал. – 2004. – № 1/2. – С. 33.

### MIKHAYEV A.N.

*Institute of Cell Biology and Genetic Engineering, National Academy of Science of Ukraine, Ukraine, 03143, Kiev, 148 Zabolotnogo St., e-mail: mikhalex7@yahoo.com*

### THE EMERGENCY OF MICROEVOLUTION PROCESSES

**Aims.** Applicability of system approach is considered to the study of the phenomena the biological evolution. **Methods.** The conceptual form of system approach. **Results.** In evolutionism of emergency expressed as an origin of new functional units of the systems that are not taken to simple transpositions of functions of

already present elements. The system idea requires system description of evolutionary process, i.e. description and subsequent account of intracommunications of adjusting. Existence of group adaptations specifies on insufficiency of genocentrical conception of evolution. **Conclusions.** Therefore, the effect of group in population shows up in its original polarization on certain signs that can gain a foothold genetically.

*Key words:* Emergency, microevolution, systemology.

**ПАРДАЕВА Е.Ю.<sup>1,2</sup>, МАШКИНА О.С.<sup>1,2</sup>, КУЗНЕЦОВА Н.Ф.<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Воронежский государственный университет*

*Россия, 394006, г. Воронеж, ул. Университетская площадь, 1, e-mail: elena.pardaeva@mail.ru*

<sup>2</sup>*ФГУП НИИ лесной генетики и селекции*

*Россия, 394087, г. Воронеж, ул. Ломоносова, 105, ilgis@lesgen.vrn.ru*

## **ИЗУЧЕНИЕ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*PINUS SYLVESTRIS* L.) В УСЛОВИЯХ ЗАСУХИ И ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ**

Загрязнение окружающей среды – одна из актуальных и важных проблем современности. С конца XX – начала XXI веков намечается тенденция к глобальному потеплению климата. Интенсивность потепления для территории России за последние сто лет в среднем составила 0,9°C [1]. Установлено, что среднегодовая температура приземного воздуха в России возросла на 0,4°C за период 1990-2000 гг. По прогнозам данный тренд сохранится до 2010-2015 гг., что приведёт к росту среднегодовой температуры на  $0,6 \pm 0,2^\circ\text{C}$  [2].

У сосны обыкновенной, одной из основ-

ных лесобразующих пород России, наиболее чувствительна к засухе генеративная сфера [3]. Изучение показателей семенной продуктивности и цитогенетических характеристик семенного потомства одних и тех же деревьев в контрастные по погодным условиям годы (2008 – оптимальный и 2010 – год сильной засухи) даст возможность изучить норму и специфику реакции различных генотипов на комплекс факторов стресса и выделить деревья, продуцирующие потомство, толерантное к неблагоприятным воздействиям.

### **Материалы и методы**

В работе использовали семенное потомство деревьев сосны обыкновенной из различных по степени загрязнения мест произрастания: 1. Контроль (Воронежская обл., село Ступино, территория Усманского бора) – экологически благоприятная территория; 2. Защитное насаждение вдоль автотрассы «Воронеж-Дон», подвергающееся хроническому воздействию выхлопных газов автотранспорта и рекреационной нагрузке. Семенной материал от свободного опыления для каждого района заготавливали с 10-ти фенотипически нормальных 40-50-летних деревьев. Чувствительность генеративной сферы к стрессорам (техногенному – выбросы автотранспорта и погодному – засуха) оценивали по показателям семенной продуктивности (полнозернистости (%), числу семян в шишке (шт.),

лабораторной всхожести семян (%)) и цитогенетическим показателям (частоте и спектру патологий митоза (ПМ, %); частоте встречаемости микроядер (%); ядрышковой активности (%)).

Изготовление давленных препаратов проводилось по методике Л.А. Топильской [4] в нашей модификации. Статистическая обработка данных осуществлялась с использованием статистического пакета программ Stadia. Сравнение выборок по частоте ПМ и частоте микроядер проводилось с использованием непараметрических критериев: X-критерия рангов Ван-дер-Вардена, так как данные признаки не подчиняются нормальному распределению. Проверку нормальности распределения осуществляли с использованием критерия хи-квадрат.

### **Результаты и обсуждения**

В течение вегетационного сезона 2010 года на анализированной территории действовало два антициклона. Первый, весенний, пришёлся

на начало мая, в результате чего репродуктивные процессы у сосны были смещены на более ранний период. Второй, летний антициклон