



УДК 582.734.3:581.142

С.В. АСБАГАНОВ, кандидат биологических наук, научный сотрудник,
Е.В. КОБОЗЕВА, кандидат биологических наук, младший научный сотрудник,
А.В. АГАФОНОВ, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Россия, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
e-mail: cryonus@mail.ru

ПОКОЙ И ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН РЯБИНЫ СИБИРСКОЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ ХРАНЕНИЯ И ОБРАБОТКИ ФИТОГОРМОНАМИ*

Изучено три варианта хранения семян рябины сибирской (*Sorbus sibirica* Hedl.): воздушно-сухих семян в комнатных условиях; воздушно-сухих – в термостате при температуре 1–3 °С; подсушенных до 25%-й увлажненности – в термостате при температуре 1–3 °С. Часть семян из каждого варианта обрабатывали растительными гормонами – растворами гибберелловой кислоты и кинетина, контрольные семена – дистиллированной водой. В вариантах со сроком хранения 0 дней использовали свежевыделенные (невысушенные) семена. Для проращивания использовали лабораторную методику непрерывной стратификации при температуре 1–3 °С. Семена проращивали через интервалы стратификации 45, 75 и 105 дней при температуре 25 °С, подсчитывая число проросших. В первые 45 дней сухого хранения семена перестали положительно реагировать на обработку фитогормонами, но при этом положительная чувствительность семян к холодной стратификации увеличивалась. При дальнейшем сухом хранении положительная чувствительность семян к фитогормонам постепенно восстанавливалась, но положительная реакция на холодную стратификацию не изменялась. Наибольшее количество прорастания семян рябины сибирской, обработанных фитогормонами, отмечено у свежевыделенных семян (87 %) при длительности стратификации 105 дней. Для сохранения высокой положительной чувствительности семян рябины сибирской к фитогормонам необходимо их хранение увлажненными на 25 % при температуре 1–3 °С. В этих условиях отмечено постепенное увеличение положительной чувствительности семян к холодной стратификации и снижение положительной чувствительности к фитогормонам. При хранении семян в этих условиях больше года чувствительность к фитогормонам и холодной стратификации снижается.

Ключевые слова: рябина, стратификация, фитогормоны, хранение семян, покой семян, прорастание семян.

Рябина сибирская (*Sorbus sibirica* Hedl.) – ценная древесная порода для интродукции и селекции в северных регионах России. В Западной Сибири рябина перспективна как декоративное, лекарственное и пищевое растение. Интактным семенам данной культуры свойствен глубокий физиологический покой, который можно преодолеть только в результате длительной холодной стратификации при низких положительных температурах [1–5]. Анализ используемых подходов и результаты, полученные в различ-

*Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ, проект № 14-04-01096-а.

ных исследованиях, приводят к заключению, что стандартный метод проращивания семян рябины недостаточно эффективен и нуждается в доработке [3]. Известно, что глубина и другие характеристики физиологического покоя семян рябины зависят от индивидуальных особенностей растений, погодных условий [1, 6], активности фитогормонов [4], высоты произрастания [7] и особенностей опыления материнского растения [8], а также подвержены влиянию множества других факторов [3, 4].

Цель работы – изучить особенности покоя и прорастания семян рябины сибирской в зависимости от условий и продолжительности их хранения.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

В эксперименте использовали стандартную методику непрерывной стратификации семян при температуре 1–3 °С [1]. Семена выделяли из полностью созревших и неповрежденных плодов в конце сентября – начале октября, когда материнские растения заканчивали вегетацию и сбрасывали листья. Семена выделяли непосредственно перед началом эксперимента или хранили в воде до его начала, но не более 2–3 дней. Все опыты выполнены в трехкратной повторности по 50 семян. Характеристики покоя и прорастания семян рябины зависят от индивидуальных особенностей материнского растения и опылителей, поэтому мы использовали семена модельного биотипа *S. sibirica* – ИТПМ-1. Растение ИТПМ-1 расположено вдали от интродукционной коллекции представителей рода *Sorbus* и находится в окружении других растений исключительно своего вида. Однородность выборки семян контролировали методами SDS-PAGE и ISSR-PCR [9, 10]. Исследование выполнено в лаборатории интродукции пищевых растений Центрального сибирского ботанического сада РАН.

Для изучения влияния продолжительности и способов хранения семян свежевыделенные семена *S. sibirica* разделили на три части. Две части высушили до воздушно-сухого состояния, одну из них поместили в термостат с температурой 1–3 °С, другую хранили в комнатных условиях. Третью часть подсушили не полностью и хранили во влажной атмосфере эксикатора в термостате при температуре 1–3 °С. Последний вариант имитировал хранение семян в плодах. Для создания влажной атмосферы на дно эксикатора необходимо налить дистиллированную воду, а свежевыделенные семена поместить на влажной (не мокрой) фильтровальной бумаге на керамической вставке, плотно закрыть крышкой. В этом варианте семена были увлажнены лишь на 25 % относительно массы высушенных семян, тогда как в условиях максимальной увлажненности этот показатель составлял 76 %. Предельные значения увлажненности установлены нами экспериментально по разности масс свежевыделенных, высушенных и намоченных в воде семян. Далее через определенные интервалы (45, 75, 105, 150 и 417 дней) часть семян из каждого варианта хранения обрабатывали растительными гормонами (48 ч в растворе гибберелловой кислоты (ГК₃) – 100 мг/л, затем 48 ч в растворе кинетина (К) – 500 мг/л), а другую часть – дистиллированной водой. Затем семена помещали в термостат для холодной стратифика-

ции (1–3 °С) и через 45, 75 и 105 дней проращивали при температуре 25 °С, подсчитывая число проросших семян.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 1 представлена зависимость прорастания семян (%), хранившихся в сухом виде в комнатных условиях, от продолжительности их хранения, длительности холодной стратификации и обработки фитогормонами. Во всех вариантах без обработки фитогормонами с увеличением продолжительности хранения количество проросших семян сначала увеличивалось в 2–3 раза по сравнению со свежесобранными семенами, а при хранении более года – снижалось. В вариантах, где семена перед холодной стратификацией обрабатывали фитогормонами, хранение их в течение 45 дней сухими в комнатных условиях с последующей обработкой фитогормонами привело к резкому снижению процента прорастания по сравнению со свежесобранными семенами. Далее этот показатель снова повышался и после 105 дней хранения начинал постепенно снижаться.

Продолжительность хранения и длительность холодной стратификации оказывали существенное влияние на эффективность обработки фитогормонами. Наибольший процент прорастания, а следовательно, наибольшую эффективность фитогормонов наблюдали при обработке свежесобранных семян. Однако после 45 дней сухого хранения эффективность фитогормонов резко снижалась. В варианте с длительностью стратификации 45 дней она снижалась до нуля, как и в контроле. При стратификации 75 дней фитогормоны оказывали явное отрицательное влияние на прорастание семян – эффективность по отношению к свежесобранным семенам снижалась на 43 %, по отношению к варианту с обработкой водой на 9 %. При стратификации 105 дней эффективность фитогормонов оставалась

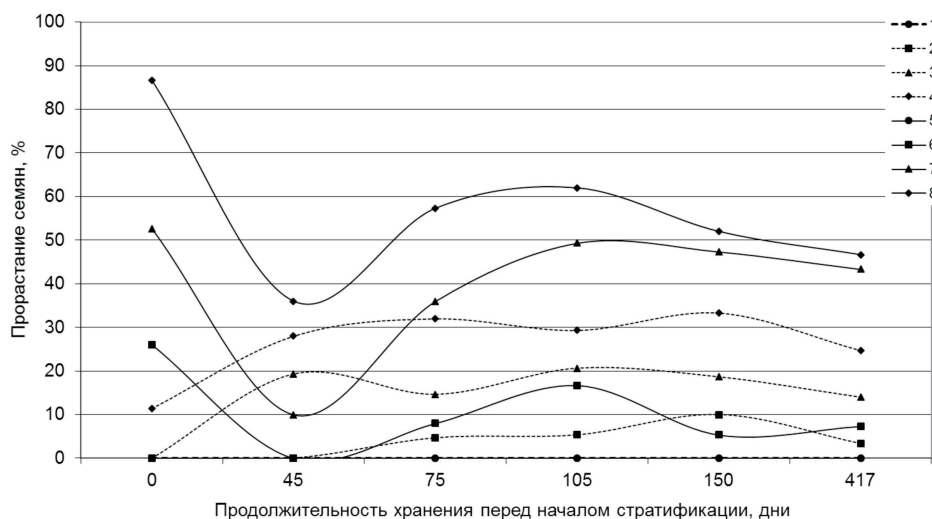


Рис. 1. Влияние продолжительности хранения семян рябины сибирской в комнатных условиях и продолжительности холодной стратификации на их прорастание: Способ обработки перед началом стратификации, длительность стратификации, дни: 1 – вода, 0; 2 – вода, 45; 3 – вода, 75; 4 – вода, 105; 5 – ГК₃ + К, 0; 6 – ГК₃ + К, 45; 7 – ГК₃ + К, 75; 8 – ГК₃ + К, 105

выше на 8 % (в варианте со свежевыделенными семенами эффективность фитогормонов составила 75 %).

С увеличением продолжительности сухого хранения чувствительность семян к фитогормонам начинала восстанавливаться. После 75 дней хранения на всей исследованной продолжительности стратификации процент прорастания у семян, обработанных фитогормонами, оставался выше по сравнению с вариантами, где семена обработали водой. Далее с увеличением продолжительности стратификации эффективность от обработки фитогормонами увеличивалась.

Таким образом, при хранении сухих семян в комнатных условиях менее 75 дней обрабатывать семена фитогормонами неэффективно, поскольку процент прорастания семян или очень низкий, или отрицательный.

Во втором опыте сухие семена перед обработкой хранили не в комнатных условиях, а в термостате при температуре 1–3 °С. Здесь также в первые месяцы хранения наблюдались значительные колебания количества прорастания семян. При хранении свыше 105 дней эффект от обработки фитогормонами оставался относительно низким (рис. 2).

У семян, хранившихся при температуре 1–3 °С в условиях 25%-й увлажненности, после обработки дистиллированной водой и дальнейшей холодной стратификации в отличие от семян при сухом хранении наблюдалось меньшее количество прорастания. Максимум этот показатель достигал лишь к 150 дням хранения (рис. 3).

Хранение семян в условиях 25%-й увлажненности с последующей обработкой фитогормонами и холодной стратификацией позволило избежать резких колебаний прорастания. При таком способе хранения в большинстве случаев наблюдался довольно значительный эффект от обработки фитогормонами. Этот показатель существенно снижался лишь при хранении более года.

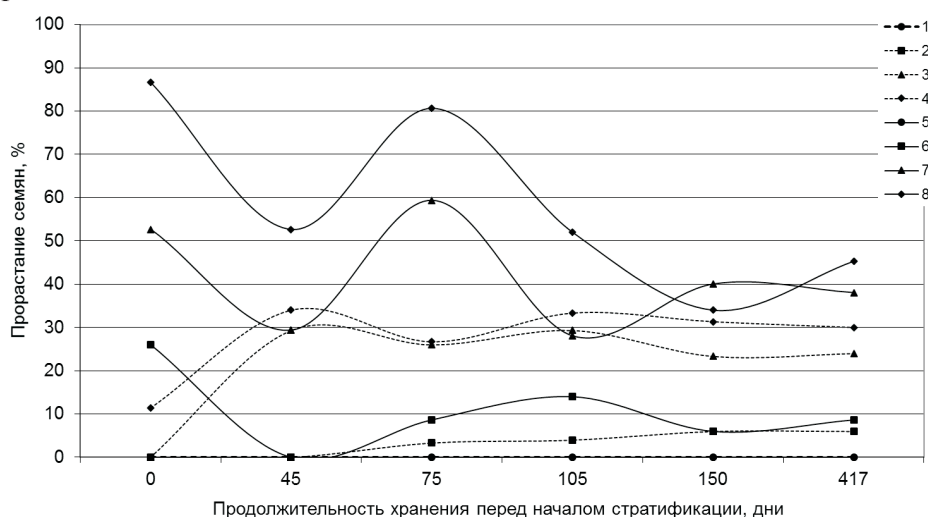


Рис. 2. Влияние продолжительности хранения семян рябины сибирской при температуре 1–3 °С и продолжительности холодной стратификации на их прорастание:

Усл. обозн. см. на рис. 1.

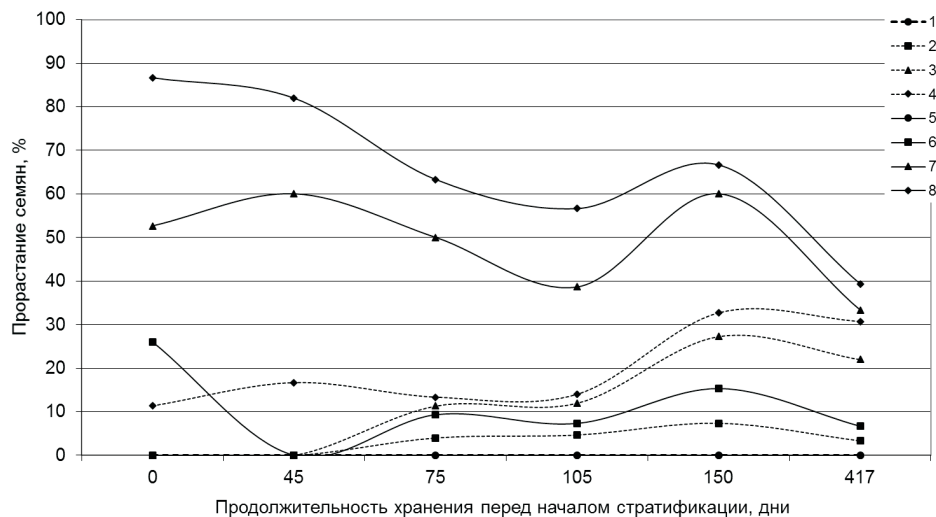


Рис. 3. Влияние продолжительности хранения семян рябины сибирской в условиях 25%-й увлажненности при температуре 1–3 °С и продолжительности холодной стратификации на их прорастание:

Усл. обозн. см. на рис.1

Объяснить наблюдаемые резкие колебания количества прорастания и эффективности фитогормонов в зависимости от способа и длительности хранения семян не представляется возможным без информации о биохимических системах, регулирующих покой и прорастание семян. К сожалению, в настоящее время механизм регуляции глубокого физиологического покоя изучен недостаточно. Большинство исследователей, детально изучающих покой семян, работают с арабидопсисом, семена которого характеризуются совершенно иным типом покоя, а полученные довольно подробные данные по механизму прорастания семян этого растения совершенно не применимы для объяснения механизмов покоя и прорастания семян с глубоким физиологическим покоем [11].

Полученные нами данные противоречат тем гипотезам, в которых решающая роль в регуляции механизмов покоя и прорастания отводится фитогормонам. По-видимому, между фитогормонами и факторами, блокирующими прорастание, есть, как минимум, один фактор-посредник, активность которого изменяется в процессе высушивания семян рябины, что приводит к резкому снижению или отрицательной эффективности фитогормонов. Неясно, по какой причине вместе со снижением эффективности фитогормонов увеличивается количество прорастания семян в контроле.

Наиболее ценным практическим результатом проведенного эксперимента является выявление способов и этапов хранения семян, когда применение фитогормонов оказывается неэффективным.

ВЫВОДЫ

1. Условия и продолжительность хранения, а также продолжительность холодной стратификации семян рябины сибирской оказывают

существенное влияние на глубину и продолжительность их покоя и чувствительность к фитогормонам. В первые 45 дней хранения семена перестают положительно реагировать на обработку фитогормонами. Однако одновременно с этим происходило значительное увеличение чувствительности семян к холодной стратификации. При дальнейшем сухом хранении чувствительность семян к фитогормонам постепенно восстанавливалась, хотя реакция на холодную стратификацию не изменялась.

2. Наибольшее количество прорастания семян рябины сибирской, обработанных фитогормонами, наблюдалось у свежесобранных семян (76 %) при длительности стратификации 105 дней. Для сохранения высокой чувствительности семян рябины сибирской к фитогормонам необходимо их хранение увлажненными на 25 % при температуре 1–3 °С. В этих условиях наблюдалось постепенное увеличение чувствительности семян к холодной стратификации и снижение чувствительности к фитогормонам. При хранении семян больше года чувствительность и к фитогормонам, и к холодной стратификации снижалась.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. – Л.: Наука, 1985. – 348 с.
2. Разумова М.В. Биология прорастания семян видов рода *Sorbus* // Бот. журн. – 1987. – Т. 72 (1). – С. 77–83.
3. Stein W.I., Bonner F.T., Karrfalt R.P. *Sorbus* L. mountain-ash // Woody Plant Seed manual. – USDA Forest Service Agriculture Handbook, 2008. – P. 1059–1064.
4. Асбаганов С.В., Горбунов А.Б., Симагин В.С., Фотев Ю.В. и др. Рябина // Интродукция нетрадиционных плодовых, ягодных и овощных растений в Западной Сибири / под ред. И.Ю. Коропачинского, А.Б. Горбунова. – Новосибирск: Гео, 2013. – С. 61–85.
5. Кольцова М.А., Кожевников В.И., Кольцов В.Ф. Интродукция рябин (*Sorbus* L.) на Ставрополье / под ред. В.И. Кожевникова. – Ставрополь: изд-во Ставропольского ГАУ «АГРУС», 2014. – 300 с.
6. Zentsch W., Bialobok S., Suszka B. Stratification of *Sorbus aucuparia* L. seeds // International Symposium on Seed Physiology of Woody Plants (1968 September 3–8; Kornik, Poland). – Kornik (Poland): Institute of Dendrology and Kornik Arboretum, 1970. – P. 127–132.
7. Barclay A.M., Crawford R.M.M. Seedling emergence in the rowan (*Sorbus aucuparia*) from an altitudinal gradient // J. of Ecology. – 1984. – N 72. – P. 627–636.
8. Асбаганов С.В., Кобозева Е.В., Агафонов А.В. Покой и прорастание внутривидовых и межвидовых гибридных семян рябины сибирской, обыкновенной и бузинолистной // Сиб. вестн. с.-х. науки. – 2015. – № 5. – С. 63–67.
9. Асбаганов С.В., Кобозева Е.В., Агафонов А.В. Применение электрофореза запасных белков семядолей и ISSR-маркеров для идентификации гибридов между *Sorbus sibirica* Hedl. и *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* Pojark. // Вавилов. журн. генетики и селекции. – 2014. – Т. 18, № 3. – С. 486–496.
10. Asbaganov S.V., Kobozeva E.V., Agafonov A.V. Application of the electrophoresis of cotyledon storage protein and ISSR-markers to the identification of hybrids between *Sorbus sibirica* Hedl. and *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* Pojark // Russian J. of Genetics: Applied Research. – 2015. – Vol. 5, № 1. – P. 33–40.
11. Bewley J.D. Seed Germination and Dormancy // Plant Cell. – 1997. – Vol. 9, N 7. – P. 1055–1066.

Поступила в редакцию 13.09.2016

S.V. ASBAGANOV, Candidate of Science in Biology, Researcher,
E.V. KOBOZEVA, Candidate of Science in Biology, Junior Researcher,
A.V. AGAFONOV, Doctor of Science in Biology, Head Researcher

Central Siberian Botanical Garden,
Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences
101, Zolotodolinskaya St, Novosibirsk, 630090, Russia
e-mail: cryonus@mail.ru

SORBUS SIBIRICA SEEDS DORMANCY AND GERMINATION DEPENDING ON STORAGE CONDITIONS AND PHYTOHORMONES

Three variants of mountain ash (*Sorbus sibirica* Hedl.) seeds storage have been studied: air-dry seeds at room temperature; air-dry seeds in the thermostat at 1–3°C; and seeds dried up to 25% moisture in the thermostat at 1–3°C. The part of the seeds from each category was treated with phytohormones, gibberellic acid and kinetin solutions, the control seeds with distilled water. The freshly isolated (non-dried) seeds were used in the variants without storage. Continuous stratification at 1–3°C in the laboratory was used for seed germination. The seeds were germinated at 25°C in the intervals of 45, 75, and 105 days in cold stratification with the number of germinated seeds to be counted. It has been found that during the first 45 days of dry storage the seeds stopped responding positively to the treatment with phytohormones but showed the positive response to cold stratification. At further dry storage, sensitivity of seeds to phytohormones was gradually recovering but the reaction to cold stratification did not change. The freshly isolated (not dried) *S. sibirica* seeds treated with phytohormones have shown the highest percentage of germination of 87% with 105 days of stratification. To keep high sensitivity of *S. sibirica* seeds to phytohormones, they need to be stored moistened to 25% water content at 1–3°C. Under these conditions, the seeds were observed to show gradually increased sensitivity to cold stratification and reduced sensitivity to phytohormones. Storing seeds in these conditions for more than a year reduces sensitivity to phytohormones and cold stratification.

Keywords: mountain ash, *Sorbus sibirica*, stratification, phytohormones, seeds storage, seed dormancy, seed germination.