

Особенности прорастания семян и развития зародышей представителей семейства Ranunculaceae

Эрст А. А.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск, Россия
annaerst@yandex.ru

Способность семян длительное время сохранять жизнеспособность, не переходя к прорастанию, представляет собой одно из наиболее важных приспособительных свойств растений. В данной статье проанализированы типы покоя семян представителей семейства Ranunculaceae и описаны ключевые факторы, влияющие на прорастание семян и развитие зародышей (теплая и холодная стратификация, воздействие гибберелловой кислоты) в искусственно созданных условиях. Отмечено, что для представителей данного семейства описано 5 уровней морфофизиологического покоя семян – неглубокий простой, глубокий простой, глубокий простой эпикотильный, промежуточный сложный и глубокий сложный, которые в большинстве случаев связаны с адаптацией к выживанию в сложных климатических условиях. В обзоре различные формы покоя рассматриваются в аспекте их адаптивного значения для представителей семейства Ranunculaceae. Для преодоления каждого типа покоя необходим набор оптимальных условий, который коррелирует с условиями произрастания видов или отдельных популяций в естественных условиях. Поэтому разработка приемов преодоления покоя семян представителей семейства Ranunculaceae в искусственных условиях тесно связано с изучением экологии конкретного вида и естественных условий произрастания. Анализ литературных данных позволил выявить и существенную проблему – в 40 % проанализированных нами источников не указан тип покоя семян представителей семейства Ranunculaceae и, вероятно, список уровней морфофизиологического покоя будет дополнен в ходе дальнейших исследований.

Ключевые слова: покой семян, Ranunculaceae, недоразвитие зародыша, стратификация, гибберелловая кислота, адаптация.

ВВЕДЕНИЕ

Для представителей семейства Ranunculaceae характерен морфофизиологический тип покоя (МФП), связанный с недоразвитием зародыша семени (Bullowa, Ozeri, 1975; Baskin & Baskin, 1986; Forbis, Diggle, 2001; Бутузова, 2018). Поскольку это явление характерно для покрытосеменных, находящихся преимущественно в основании филогенетического древа, оно может рассматриваться как первичное (Martin, 1946; Engell, 1995; Forbis et al., 2002, Verdu, 2006; Vandellook et al., 2009). А. С. Мартин (Martin, 1946) создал «генеалогическое древо», обозначающее «рудиментарный» или недоразвитый зародыш как прародитель всех других типов эмбрионов, и описал общую тенденцию увеличения зародыша / уменьшения эндосперма у покрытосеменных. Как считает И. В. Грушвицкий (1961) в ходе эволюции явление «доразвития» зародыша наряду и в сочетании с физиологическим покоем семян приобрело адаптивное значение, как приспособление к варьирующим климатообразующим факторам, и явилось одним из необходимых условий в освоении растениями новых местообитаний. Для представителей семейства Ranunculaceae степень дифференциации зародыша на момент диссеминации может быть различной. Так, у *Anemone flaccida* F. Schmidt наблюдается самая ранняя стадия развития зародыша на момент опадения семени с материнского организма – оплодотворенная яйцеклетка (Tamura, Mizumoto, 1972). У видов рода *Delphinium* наоборот, зародыши дифференцированы на органы и достигают довольно крупных размеров (Engell, 1995). Существуют некоторые закономерности в отношении развития зародыша по трибам семейства Ranunculaceae. Зародыши триб Thalictrae и Actaeae дифференцированы слабее, чем эмбрионы большинства видов, принадлежащих к другим трибам. Отношение длины семядолей к общей длине зародыша (исключая суспензор) в этих

трибах, а также в подтрибах *Helleborinae* и *Calthinae* в трибе *Caltheae* составляет около одной трети. В других подтрибах *Caltheae*, *Delphiniinae* и *Nigellinae* эти отношения составляют почти половину, как и в большинстве других трибах. Поэтому очевидно, что *Caltheae* – очень неоднородная триба (Engell, 1995).

Несмотря на обширные знания о морфологии зародышей у видов семейства *Ranunculaceae*, данные о требованиях к росту и нарушению покоя эмбрионов для этого семейства все еще скудны и часто противоречивы. В семенах с недоразвитым зародышем последний должен вырасти до критической длины, прежде чем произойдет прорастание. Лаговый период, обусловленный обязательным ростом зародыша, был назван морфологическим покоем (Николаева, 1977). Исследования показали, что у некоторых видов семейства *Ranunculaceae* не существует дополнительного механизма, препятствующего росту зародышей и прорастанию семян (Bullowa, Ozeri, 1975; Baskin & Baskin, 1986). Однако в семенах большинства представителей данного семейства особый физиологический механизм задерживает рост эмбрионов даже в оптимальных условиях. Для таких семян характерен МФП, поскольку они проявляют как морфологическое, так и физиологическое состояние покоя. Холодная стратификация часто является наиболее эффективным способом нарушения покоя у семейства *Ranunculaceae*, произрастающих в умеренном и альпийском климате (Frost-Christensen, 1974; Baskin & Baskin, 1994; Walck et al., 1999; Forbis, Diggle, 2001). Химические стимуляторы, такие как гибберелловая кислота (ГК), нитрат и тиомочевина, также оказали положительный эффект на преодоление покоя в семенах представителей данного семейства (Hepher, Roberts, 1985; Probert et al., 1987; Bungard et al., 1997; Walck et al., 2000; Herranz et al., 2010; Frattaroli et al., 2013; Lee et al., 2018).

Цель исследований – обобщить данные, касающиеся покоя семян и развития зародышей представителей семейства *Ranunculaceae* и представить практические приемы, позволяющие преодолеть покой семян в искусственно созданных условиях.

Особенности покоя семян и развития зародышей представителей семейства *Ranunculaceae* (обзор литературных данных)

Типы покоя семян представителей семейства *Ranunculaceae*. Способность семян длительное время сохранять жизнеспособность, не переходя к прорастанию, представляет собой одно из наиболее важных приспособительных свойств растений (Николаева, 1982). Различные типы покоя семян обеспечивают устойчивость видов в экстремальных условиях произрастания (например, банк семян); предотвращают конкуренцию проростков с материнским растением или новыми всходами; являются адаптацией к выживанию в течение сезона, когда условия окружающей среды неблагоприятны для проростков; играют роль в сдвиге сроков прорастания, способствуя максимальной производительности семян растений нового поколения; являются одним из этапов жизненного цикла, что в совокупности максимизирует приспособленность вида в его среде обитания (Baskin & Baskin, 2014).

Последняя классификация покоя семян разработана Дж. М. и К. С. Башкиными (Baskin & Baskin, 2004) и дополнена в 2014 году (Baskin & Baskin, 2014). В ее основе лежит модифицированная версия схемы М. Г. Николаевой (1977, 1982). Данная классификация включает три иерархических уровня – класс, уровень и тип. Класс может содержать уровни и типы, а уровень может содержать только типы. Система включает в себя пять классов покоя: физический (А, РУ), морфологический (Б, МД), физиологический (В, РД), морфофизиологический (Б-В, МРД) и комбинированный (А+В, РУ+РД). Наиболее обширные схемы классификации относятся к физиологическому покою, который содержит три уровня и пять типов (для неглубокого покоя), и морфофизиологическому, который содержит 9 уровней, но не содержит типов. М. Г. Николаева в своей классификации типов покоя семян выделяет 7 уровней МФП (Николаева, 1977). Позднее классификация МФП была дополнена еще двумя уровнями – неглубокий простой (Baskin & Baskin, 1990d) и неглубокий простой эпикотильный (Baskin et al., 2008). Примечательно, что оба последних выделенных уровня

покоя встречаются и у представителей семейства Ranunculaceae (Baskin & Baskin, 2014). Поскольку для большинства представителей изучаемого семейства характерен МФП, а наиболее полная картина уровней данного типа покоя показана в работах Дж. М. и К. С. Башкиных, подробнее остановимся именно на их классификации (табл. 1, 2).

Таблица 1

Девять уровней МФП (Baskin & Baskin, 1998, 2004, 2014; Walck et al., 1999), температурные режимы и воздействие ГК₃, необходимые для преодоления покоя

| Тип морфофизиологического покоя | Температурный режим | | Воздействие ГК ₃ на снятие покоя |
|---------------------------------|---------------------------|-------------------------------|--|
| | Для снятия покоя семян | Во время роста зародыша | |
| Неглубокий простой | Т или X | Т | + |
| Неглубокий простой эпикотильный | Т+X | Т | +/- |
| Промежуточный простой | Т+X | Т | + |
| Глубокий простой | Т+X | Т | +/- |
| Глубокий простой эпикотильный | Т+X | Т | +/- |
| Глубокий простой двойной | X+T+X | Т | ? |
| Неглубокий сложный | X | X | + |
| Промежуточный сложный | X | X | + |
| Глубокий сложный | X | X | - |

Примечание к таблице. X – холодная стратификация; Т – теплая стратификация; +/- – да/нет.

Таблица 2

Дихотомический ключ к девяти уровням МФП, возникающим у семян с недоразвитым зародышем у видов умеренных регионов (Baskin & Baskin, 2014)

1. Холодная стратификация (12–14 недель) недавно созревших семян приводит к появлению корня и побега или только корня при моделировании весенних температур (20 / 10, 15 / 6 °С) 2
 - Холодная стратификация (12–14 недель) недавно созревших семян не приводит к появлению корня или побега..... 5
2. Зародыш не растет во время холодной стратификации, но растет, когда семена впоследствии проращивают при высоких температурах (20 / 10, 25 / 15 °С)..... **неглубокий простой**
 - Зародыш растет во время холодной стратификации 3
3. После холодной стратификации появляются корень и побег 4
 - После холодной стратификации появляется только корень. Побег появляется после периода теплой стратификации, за которым следует второй период холодной стратификации (то есть, побег появляется на вторую весну) **глубокий простой двойной**
4. ГК заменяет холодную стратификацию, способствуя прорастанию **промежуточный сложный**
 - ГК не заменяет холодную стратификацию, не способствуя прорастанию..... **глубокий сложный**
5. Теплая стратификация (8–12 недель) недавно созревших семян приводит к появлению корня и побега или только корня при смоделированных осенних температурах (например, 20 / 10, 15 / 6 °С) 8
6. После теплой стратификации корень и побег появляются при осенних температурах, причем побег появляется через 1–2 недели после появления корня.... **неглубокий простой**
 - После теплой стратификации корень появляется при осенних температурах, но появление побегов задерживается на 3–4 недели 7

7. Холодная стратификация необходима, чтобы нарушить покой..... **глубокий простой эпикотильный**
- Холодная стратификация не обязана нарушать покойный покой..... **неглубокий простой эпикотильный**
8. Рост зародыша (без прорастания, корень или побег не появляются) происходит при осенних температурах9
- Рост зародыша не происходит при осенних температурах, но происходит в течение последующего периода воздействия зимних температур; семена требуют холодной стратификации до того, как они прорастут (то есть семена требуют теплой стратификации с последующей холодной стратификацией для прорастания..... **неглубокий сложный**
9. После того, как зародыш вырос, ГК способствует прорастанию..**промежуточный простой**
- После того, как зародыш вырос, ГК не способствует прорастанию; семена требуют холодной стратификации, прежде чем они прорастут..... **глубокий простой**

По литературным данным для представителей семейства Ranunculaceae описано 5 уровней МФП семян – неглубокий простой, глубокий простой, глубокий простой эпикотильный, промежуточный сложный и глубокий сложный. Примеры типов покоя семян для данного семейства, а также условия преодоления покоя представлены в таблице 3.

По мнению Дж. М. и К. С. Башкиных (2004) предоставление авторами информации о типе покоя семян в исследованиях, посвященных этому вопросу, является столь же важным и необходимым, как и указание латинского названия исследуемого объекта. Тем не менее, в большинстве публикаций по покою семян не указывается тип покоя, который исследуется, или не приводится заключение о типе покоя, если он неизвестен в начале исследования. В части (40 %) проанализированных нами источников литературы не указан тип покоя семян представителей семейства Ranunculaceae и, вероятно, список уровней МФП семян данного семейства будет дополнен.

Таблица 3

Примеры типов и некоторых характеристик покоя семян представителей семейства Ranunculaceae

| Вид | Тип покоя | Размер зародыша | Режим обработки, способствующий прорастанию | Воздействие ГК | Литературный источник |
|---|---------------------------|-----------------|---|----------------|------------------------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| <i>Aconitum lycoctonum</i> L. | Глубокий сложный МФП | - | <10 °С Г не требуется | Не заменяет X | Vandelook et al., 2009 |
| <i>Aconitum nazarum</i> Stapf | - | - | 4 °С (96 часов), затем 25±2 °С | - | Deb, Longhu, 2017 |
| <i>Aconitum napellus</i> subsp. <i>castellanum</i> Molero & C.Blanche | Промежуточный сложный МФП | 1,01 мм | X при 5 °С (4 месяца), затем Т при 20 / 7 °С (1 месяц на фотопериоде) | Заменяет X | Herranz et al., 2010 |
| <i>Aconitum grossedentatum</i> (Nakai) Nakai ex Morio | - | - | 5 °С – постепенное прорастание 10 °С затем 0 °С – синхронное прорастание | - | Okada, 2004 |
| <i>Aconitum heterophyllum</i> Wall | Глубокий сложный МФП | - | 15 °С | Не заменяет X | Srivastava, 2011 |
| <i>Aconitum heterophyllum</i> Wall | - | - | Замачивание в дистиллированной воде 4 °С (72 часа) | - | Solanki, Siwach, 2012 |

Таблица 3 (продолжение)

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|---|-----------------------------------|-----------------|---|--|-------------------------|
| <i>Anemone nemorosa</i> L. | Глубокий простой эпикотильный МФП | - | 20 °С для развития эмбриона. 10–15 °С для прорастания корня. Х при 4 °С – развитие апикальной меристемы. Особенность – зародыш развивается на протяжении всего времени до прорастания. | Заменяет Х | Mondoni et al., 2008 |
| <i>Aquilegia barbaricina</i> Arrigoni et Nardi и <i>A. nugorensis</i> Arrigoni et Nardi | - | - | Прибрежные популяции прорастали только при 25 °С (2 месяца), затем 5 °С (2 месяца). Скальные популяции прорастала при 25 °С без какой-либо предварительной Х | - | Mattana et al., 2012 |
| <i>Aquilegia barbaricina</i> | МФП | - | Сочетание Т (25 °С, 3 месяца) и Х (5 °С, 3 месяца) – медленный рост зародыша. Сочетание Т (25 °С, 3 месяца), Х (5 °С, 3 месяца) и ГК ₃ – быстрый рост зародыша. | 250 мг/л частично заменяет действие Т+Х | Porceddu et al., 2017 |
| <i>Aquilegia chrysantha</i> Gray | - | - | 25–27 °С / 20 °С день / ночь | - | Davis et al., 1993 |
| <i>Aquilegia magellensis</i> F.Conti & Soldano | Неглубокий простой МФП | 1,9 мм | 5 °С (3 месяца) | Заменяет Х | Frattaroli et al., 2013 |
| <i>Caltha leptosepala</i> D.C. | МФП | 7% длины семени | 2,5 °С Т не требуется | - | Forbis, Diggle, 2001 |
| <i>Clematis vitalba</i> L. | - | - | 5 °С | - | Bungard et al., 1997 |
| <i>Delphinium tricorne</i> Nutt. | Глубокий сложный МФП | 0,5 мм | 5 °С Т не требуется | Не заменяет Х | Baskin & Baskin, 1994 |
| <i>Delphinium fissum</i> subsp. <i>sordidum</i> (Cuatrec.) Amich, E.Rico & J.Sánchez | Промежуточный сложный МФП | 2,07 мм | 5 °С в темноте | - | Herranz et al., 2010 |
| <i>Eranthis hyemalis</i> L. | - | - | 20–25 °С (3 недели) для «созревания» эмбриона, затем Х при 3–4 °С | Развитие эмбрионов без прорастания происходит, когда семена помещают в растворы ГК ₃ при 20–25 °С | Frost-Christensen, 1974 |

Особенности прорастания семян и развития зародышей
представителей семейства Ranunculaceae

Таблица 3 (продолжение)

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|--|--|-------------------|--|--|----------------------------|
| <i>Eranthis hyemalis</i> L. | - | - | 4 °С | Не заменяет X, но при выдерживании семян в условиях низкой температуры в сочетании с ГКЗ прорастание наблюдали на 1 месяц раньше, чем в контроле | Tipirdamaz, Gomurgen, 2000 |
| <i>Eranthis longistipitata</i> Regel | Глубокий сложный МФП | 0,27мм | 4 °С (2 месяца) в темноте, затем 7 °С (2 месяца) на фотопериоде (16 / 8). Эмбриокультура. | Не заменяет X | Erst, 2019 |
| <i>Helleborus niger</i> L. | Глубокий простой МФП | - | До стадии торпедо при 25 °С До стадии семядолей при 15 °С Прорастание при 4 °С (более 8 недель) | - | Niimi et al., 2006 |
| Виды рода <i>Paeonia</i> | Глубокий простой эпикотильный МФП | 1/5 объема семени | T при 20–22 °С – «доразвитие» зародыша. Затем при 3–5 °С – прорастание. | Не заменяет X | Ветчинкина, 2010 |
| <i>Ranunculus peltatus</i> Schrank subsp. <i>baudotii</i> (Godron) Meikle ex C.D.K. Cook | Морфологический | - | Наивысшая всхожесть наблюдалась при 10 °С и 15 / 5 °С на свету и при 20 / 10 °С на свету и в темноте | - | Carta et al., 2012 |
| <i>Thalictrum mirabile</i> Small | Неглубокий простой МФП | - | X при 1 °С. 15 / 6 °С – для роста зародыша. | Заменяет X | Walck et al., 2000 |
| <i>Thalictrum uchiyamae</i> Nakai | Неглубокий простой МФП | - | 5 °С (8 недель) 25 / 15 °С – ускорение прорастания. | Заменяет X | Lee et al., 2018 |
| <i>Thalictrum rochebrunianum</i> var. <i>grandisepalum</i> (H. Lev.) Nakai | Неглубокий комплексный или промежуточный комплексный МФП | - | X при 4 °С. 25 °С – прорастание семян. | Замачивание на 24 ч в растворе ГКЗ 500 мкг/л и кинетина 10 мкг/л после X способствовало увеличению всхожести семя | Cho et al., 2016 |
| <i>Trollius europaeus</i> L. | - | - | Мытье семян в проточной водопроводной воде в течение 7 дней, затем замачивание в течение 24 часов в ГК ₄₊₇ или ГК ₃ . 20 °С | Заменяет X | Hitchmough et al., 2000 |
| <i>Trollius ledebouri</i> Rchb. | - | - | 4 °С, затем 20 °С | ГК ₄₊₇ ускоряет прорастание семян | Hepher and Roberts, 1985 |
| <i>Trollius ledebouri</i> Rchb. | Вынужденный покой | 0,74 мм | Двухэтапная X (4 недели) | - | Буглова и др., 2011 |

Примечание к таблице. X – холодная стратификация; T – теплая стратификация; - – нет данных.

Температурное воздействие на покой семян представителей семейства Ranunculaceae. Для представителей семейства Ranunculaceae со сложным глубоким МФП показано, что температура необходимая для стратификации семян должна быть менее 10 °С (Baskin & Baskin, 1994; Vandeloos et al., 2009). Для *Aconitum heterophyllum* приводятся противоречивые данные. Так N. Srivastava с соавторами (2011) указывает, что для данного вида характерен сложный глубокий МФП, а температура необходимая для стратификации семян 15 °С, а P. Solanki и P. Siwach (2012) показали, что семена данного вида прорастают на 95,83 % через 4 недели культивирования после предобработки семян в течение 72 часов в холодной воде (4 °С). Для простого глубокого МФП, который характерен, например, для представителей рода *Paeonia* требуется теплая стратификация 20–22 °С, в течение которой происходит «доразвитие» зародыша, а затем холодная 3–5 °С, необходимая для прорастания семян (Ветчинкина, 2010). Для *Anemone nemorosa* (глубокий простой эпикотильный МФП) также показано, что для развития апикальной меристемы необходима холодная стратификация (4 °С) после теплой (20 °С) (Mondoni et al., 2008). Для других видов МФП данные по температурным воздействиям, в том числе сочетание холодной и теплой стратификации, сильно варьируют, кроме того, применение ГК₃ часто заменяет холодную стратификацию. Так, например, для *Aquilegia magellensis* показано, что для прорастания семена необходимо выдерживать при 5 °С в течение 3х месяцев, при этом применение ГК₃ заменяет холодную стратификацию. Для *Aconitum grossedentatum* отмечено, что при 5 °С происходит постепенное асинхронное прорастание семян, а смена температурного режима с 10 °С до 0 °С – к синхронному прорастанию. При этом период от созревания до прорастания семян составляет 1,5 года (Okada, 2004). Для *Thalictrum mirabile* физиологическое состояние покоя может быть нарушено холодной стратификацией при 1 °С, но для роста зародыша требуется температура 15 / 6 °С после холодной стратификации. При этом ГК₃ заменяет холодную стратификацию (Walck et al., 2000).

Гормональное воздействие на покой семян представителей семейства Ranunculaceae. Гибберелины стимулируют прорастание покоящихся семян очень многих видов растений. Характер и условия стимулирующего действия зависят от типа покоя, а нередко и видовых особенностей семян (Николаева и др., 1999). Применение ГК₃ не заменяет стратификацию семян, характеризующихся глубоким типом МФП, для остальных типов покоя показан положительный эффект применения данного регулятора роста. Так обработка ГК₃ заменяет требования холодной стратификации и способствует прорастанию семян *Thalictrum uchiyamae*, 87,3 % которых проросли после 8 недель инкубации при 25 / 15 °С при обработке 100 мг/л ГК₃ (Lee et al., 2018). После предварительной обработки семян *Aquilegia magellensis* в растворе ГК₃ 500 м.д. наблюдалось увеличение всхожести на 65 % (Frattaroli et al., 2013). Наиболее эффективным способом устранения покоя *Trollius europaeus* было предварительное мытье семян в проточной водопроводной воде в течение 7 дней с последующим замачиванием в течение 24 часов в ГК₄₊₇ или ГК₃ при 10⁻⁴ М и 10⁻¹ М соответственно (Hitchmough et al., 2000). Для *Eranthis hyemalis* выдерживание семян в условиях низкой температуре в сочетании с ГК₃ способствовало более раннему прорастанию (на 1 месяц раньше, чем в контроле) (Tirirdamaz, Gomurgen, 2000). Другими исследователями (Frost-Christensen, 1974) для того же вида показано, что развитие эмбрионов без прорастания происходит, когда семена помещают в растворы ГК₃ при 20–25 °С. В культуре изолированных зародышей видов *Paeonia* показано, что добавление в питательную среду ГК₃ в концентрации 0,1–1,0 мг/л позволяет сократить период эпикотильного покоя, однако не заменяет полностью необходимость холодной стратификации (развития апикальной меристемы побега без выдерживания проростков при низких положительных температурах ни в одном из вариантов опыта получено не было) (Ветчинкина, 2010).

Связь условий произрастания и особенностей покоя семян в искусственно созданных условиях. В таксонах с МФП семян требования для возобновления роста эмбрионов после созревания и рассеивания различны и могут быть адаптацией к конкретным условиям произрастания (Forbis, Diggle 2001). С другой стороны, тип покоя семян и

требования к всхожести являются важными признаками, которые влияют на экологическое и географическое распространение растений (Baskin & Baskin, 2014).

Так, например, реакции прорастания на температуру строго соответствуют годовым изменениям температуры в среде обитания *Aconitum grossedentatum*. Предполагается, что в естественных условиях до момента прорастания семена нуждаются в периоде покоя до полутора лет. Отмечено, что реакция развивающихся семядолей на температуру ранней весной может быть определяющим фактором прорастания семян (Okada, 2004). В природе семена *Delphinium tricorne* рассеваются в течение поздней осени и зимы и прорастают при низких температурах в конце февраля и начале марта. Оптимальная температура прорастания в лабораторных исследованиях составляла 5 °С (Baskin & Baskin, 1994). Необходимость стратификации в несколько этапов, имитирующей природные условия произрастания показаны и для *Hepatica nobilis*. Чтобы проверить влияние температуры на развитие зародыша и прорастание семян этого вида, семена культивировали в инкубаторах при разных температурах. Глобулярные зародыши развивались в торпедообразные к 7 неделе при 15 и 25 °С, тогда как зародыши в семенах при 4 °С почти не развивались. Семена, культивируемые при 15 °С, развивались и затем проросли, тогда как зародыши в семенах, выдерживаемые при 25 °С, оставались в фазе торпеды (Nomizu et al., 2004). Развитие зародышей в семенах *Heleborus niger* происходило только при определенных оптимальных температурных условиях, а температурные диапазоны, наиболее подходящие для развития, различались на каждой стадии развития зародышей. Кроме того, показано, что семена на стадии семядолей зародыша не проросли до тех пор, пока они не были стратифицированы при 4 °С в течение более 8 недель (Niimi et al., 2006). Для *Thalictrum uchiyamae* показано, что хотя рост зародышей был более активным при выращивании в условиях постоянной температуры 5 °С, чем при 25 / 15 °С, тем не менее зародыши не достигли критической длины, необходимой для прорастания в лабораторных условиях. С другой стороны, когда свежие семена *T. uchiyamae* были перемещены из условий низких температур 5 °С в условия 25 / 15 °С, зародыши быстро росли (Lee et al., 2018).

Caltha leptosepala является многолетним растением альпийских влажных лугов. Поскольку для развития зародыша этого вида требуется период времени, превышающий бесснежный период, авторы заключили, что развитие зародышей *C. leptosepala* происходит под снежным покровом. Способность зародышей рода *Caltha* развиваться и прорасти при низких температурах может быть адаптацией к окружающей среде (Forbis, Diggle, 2001).

Показаны различия в условиях, необходимых для прорастания семян и на уровне популяций. Для *Aquilegia barbaricina* и *A. nugorensis* отмечено, что прибрежные популяции проросли только после сочетания теплой (25 °С в течение 2 месяцев) и холодной стратификации (2 месяца при 5 °С), а скальные популяции проросли при 25 °С без какой-либо предварительной обработки (Mattana et al., 2012). Зародыши семян горной популяции *Anemone nemorosa* быстрее завершили развитие и проросли при более низких температурах по сравнению с популяциями низменностей. Эти результаты позволяют предположить, что прорастание семян *A. nemorosa* высоко адаптировано и точно настроено на местный климат (Mondoni et al., 2008).

Важно включать данные по экологии видов, так как корреляция типа покоя семян и условий произрастания не всегда очевидны. Зная экологию вида, можно предположить какой тип покоя семян характерен для конкретного вида или популяции и смоделировать условия, а также выявить ключевые факторы необходимые для его преодоления.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для представителей семейства Ranunculaceae описано 5 уровней МФП семян, связанного с недоразвитием зародыша: неглубокий простой, глубокий простой, глубокий простой эпикотильный, промежуточный сложный и глубокий сложный. В большинстве случаев данные типы покоя семян обеспечивают устойчивость видов в сложных климатических условиях альпийских и субальпийских регионов. Анализ литературных данных показал, что

многие виды семейства Ranunculaceae характеризуются многоступенчатым прорастанием семян. Поэтому разработка приемов преодоления покоя семян представителей данного семейства в искусственных условиях тесно связана с изучением экологии конкретного вида или популяции и естественных условий произрастания. В 40 % проанализированных нами источников литературы, посвященных изучению покоя семян представителей семейства Ranunculaceae не указан ни тип покоя семян, ни экологическая группа растений для которых устанавливается тип покоя, вероятно, список уровней МФП характерных для данного семейства будет дополнен.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ №18-34-20056.

Список литературы

- Буглова Л. В., Кузнецова О. В., Некрашевич Я. Г. – Биологические особенности семян некоторых видов *Trollius L.* и *Paeonia L.* // Ученые записки ЗабГГПУ. – 2011. – Т. 36, № 1. – С. 151–157.
- Бутузова О. Г. Особенности формирования семян у *Pulsatilla vulgaris* и *Helleborus niger* (Ranunculaceae) с доразвитием зародыша // Ботанический журнал – 2018. – Т. 103, №3. – С. 313–330.
- Ветчинкина Е. М. Биологические особенности культивирования *in vitro* семян и зародышей редких видов растений: дис.... канд. биол. наук: спец. 03.02.01 Ботаника. – Москва: Гл. бот. сад им. Н.В. Цицина РАН, 2010. – 170 с.
- Грушвицкий И. В. Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений // Комаровские чтения, XIV. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1961 – 48 с.
- Николаева М. Г. Покой семян // Физиология семян. – М.: Наука, 1982. – С. 125–183.
- Николаева М. Г., Лянгузова И. В., Поздова Л. М. – Биология семян. – СПб, 1999. – 231 с.
- Baskin J. M., Baskin C. C. Germination ecophysiology of the mesic deciduous forest herb *Isopyrum biternatum* // Botanical Gazette. – 1986. – Vol. 147. – P. 152–155.
- Baskin C. C., Baskin J. M. Deep complex morphophysiological dormancy in seeds of the mesic woodland herb *Delphinium tricorne* (Ranunculaceae) // International Journal of Plant Sciences. – (Ranun – Vol. 155, N 6. – 738–743. DOI: <https://doi.org/10.1086/297212>
- Baskin J. M., Baskin C. C. Germination ecophysiology of seeds of the winter annual *Chaerophyllum tainturieri*: A new type of morphophysiological dormancy // *Journal of Ecology*. – 1990. – Vol. 78, N. 4. – P. 993–1004.
- Baskin J. M., Baskin C. C. A classification system for seed dormancy // *Seed Science Research*. – 2004. – Vol. 14. – P. 1–16.
- Baskin J. M., Baskin C. C. Types of seeds and kinds of seed dormancy // *Seeds (Second Edition)*. – Academic Press, 2014. – P. 37–77. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-416677-6.00001-9>.
- Baskin C., Chien C., Chen S., Baskin J. (2008). Germination of *Viburnum odoratissimum* seeds: A new level of morphophysiological dormancy // *Seed Science Research*. – 2008. – Vol 18, N. 3. – P. 179–184. DOI: [10.1017/S0960258508042177](https://doi.org/10.1017/S0960258508042177)
- Bullowa S., Ozeri Y.. Role of temperature and growth regulators in germination in *Anemone coronaria L.* // Australian Journal of Plant Physiology. – 1975. – Vol. 2. – P. 91–100.
- Bungard R. A., McNeil D., Morton J. D. Effects of chilling, light and nitrogen-containing compounds on germination, rate of germination and seed imbibition of *Clematis vitalba L.* // *Annals of Botany*. – 1997. – Vol. 79, iss. 6. – P. 643–650. DOI: <https://doi.org/10.1006/anbo.1996.0391>
- Carta A., Bedini G., Foggi B., Probert R. J. Laboratory germination and seed bank storage of *Ranunculus peltatus* subsp. *baudotii* seeds from the Tuscan Archipelago // *Seed Science and Technology*. – 2012. – Vol. 40, N 1. – P. 11–20. DOI: <https://doi.org/10.15258/sst.2012.40.1.02>
- Cho J. S., Kwon H., Lee Ch. Seed germination and dormancy breaking of *Thalictrum rochebrunianum* var. *grandisepalum* (H. Lev.) Nakai. // *Korean Journal of Plant Resources*. – 2016. – Vol. 29. – P. 339–346. DOI: [10.7732/kjpr.2016.29.3.339](https://doi.org/10.7732/kjpr.2016.29.3.339).
- Davis T. D., Sankhla D., Sankhla N., Upadhyaya A., Parsons J. M., George S. W. Improving seed germination of *Aquilegia chrysantha* by temperature manipulation // *HortScience*. – 1993. – Vol. 28, iss. 8. – P. 798–799. DOI: [10.21273/HORTSCI.28.8.798](https://doi.org/10.21273/HORTSCI.28.8.798).
- Deb Ch., Langhu T. Development of *in vitro* propagation protocol of *Aconitum nagarum* Stapf. // *Plant Cell Biotechnology And Molecular Biology*. – 2017. – Vol. 18, iss. 5–6. – P. 324–332.
- Engell K. Embryo morphology of the Ranunculaceae. Systematics and Evolution of the Ranunculiflorae // *Plant Systematics and Evolution Supplement 9* [Eds. U. Jensen, J. W. Kadereit] – Vienna: Springer, 1995. – Vol. 9. – P. 207–216.
- Erst A. A., Erst A. S. Features of *in vitro* seed germination of *Eranthis longistipitata*, an endemic plant of Central Asia // *Plant Cell Biotechnology and Molecular Biology*. – 2019. – Vol. 20. – P. 611–616.
- Forbis T. A., Diggle P. K. Subnivean embryo development in the alpine herb *Caltha leptosepala* (Ranunculaceae) // *Canadian Journal of Botany*. – 2001. – Vol. 79, iss. 5. – P. 635–642. DOI: <https://doi.org/10.1139/b01-037>

Forbis T. A., Floyd S. K., Queiroz A.D. The evolution of embryo size in angiosperms and other seed plants: implications for the evolution of seed dormancy // *Evolution*. – 2002. – Vol. 56. – P. 2112–2125. DOI:10.1111/j.0014-3820.2002.tb00137.x

Frattaroli A. R., Martino L., Di C.V., Catoni R., Varone L., Santo M., Gratani L. Seed germination capability of four endemic species in the Central Apennines (Italy): Relationships with seed size // *Lazaroa*. – 2013. – Vol. 34. – P. 45–53. DOI:10.5209/rev_LAZA.2013.v34.n1.42253.

Frost-Christensen H. Embryo development in ripe seeds of *Eranthis hiemalis* and its relation to gibberellic acid // *Physiologia Plantarum*. – 1974. – Vol. 30. – P. 200–205. DOI:10.1111/j.1399-3054.1974.tb03644.x

Hepher A., Roberts J. A. The control of seed germination in *Trollius ledebouri*: The breaking of dormancy // *Planta*. – 1985. – Vol. 166. – P. 314–320.

Herranz J., Copete M., Ferrandis P., Copete E. Intermediate complex morphophysiological dormancy in the endemic Iberian *Aconitum napellus* subsp. *castellanum* (Ranunculaceae) // *Seed Science Research*. – 2010. – Vol. 20, iss. 2. – P. 109–121. DOI:10.1017/S0960258510000048

Hitchmough J. D., Gough J., Corr B. Germination and dormancy in a wild collected genotype of *Trollius europaeus* // *Seed Science and Technology*. – 2000. – Vol. 28, N 3. – P. 549–558.

Lee S. Y., Rhie Y. H., Kim K. S. Dormancy breaking and germination requirements of seeds of *Thalictrum uchiyamae* (Ranunculaceae) with underdeveloped embryos // *Scientia Horticulturae*. – 2018. – Vol. 231. – P. 82–88. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.12.004>.

Martin A. C. The comparative internal morphology of seeds // *American Midland Naturalist*. – 1946. – Vol. 36. – P. 513–660.

Mattana E., Daws M. I., Fenu G., Bacchetta G. Adaptation to habitat in *Aquilegia* species endemic to Sardinia (Italy): Seed dispersal, germination and persistence in the soil // *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*. – 2012. – Vol. 146, N 2. – P. 374–383. DOI: 10.1080/11263504.2011.557097

Mondoni A., Probert R., Rossi G., Hay F., Bonomi C. Habitat-correlated seed germination behaviour in populations of wood anemone (*Anemone nemorosa* L.) from northern Italy // *Seed Science Research*. – 2008. – Vol. 18. – P. 213–222. DOI:10.1017/S0960258508084997

Niimi Y., Han D. Sh., Abe S. Temperatures affecting embryo development and seed germination of Christmas rose (*Helleborus niger*) after sowing // *Scientia Horticulturae*. – 2006. – Vol. 107, iss. 3. – P. 292–296. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2005.08.007>.

Nikolaeva M. G. Factors controlling the seed dormancy pattern // *The Physiology and Biochemistry of Seed Dormancy and Germination* [Ed. A. A. Khan]. – North-Holland, Amsterdam, 1977. – P. 51–74.

Nomizu T., Niimi Y., Watanabe E. Embryo development and seed germination of *Hepatica nobilis* Schreber var. *japonica* as affected by temperature after sowing // *Scientia Horticulturae*. – 2004. – Vol. 99, iss. 3–4. – P. 345–352. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(03\)00115-8](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(03)00115-8).

Okada H. Germination response of seeds of *Aconitum grossedentatum* (Ranunculaceae) to temperature and its significance to the expansion of the distribution // *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*. – 2004. – Vol. 55, iss. 2. – P. 119–124. DOI: <https://doi.org/10.18942/apg.KJ00004622817>

Porceddu M., Mattana E., Pritchard H. W., Bacchetta G. Dissecting seed dormancy and germination in *Aquilegia barbaricina*, through thermal kinetics of embryo growth // *Journal of Plant Biology*. – 2017. – Vol. 19. – P. 983–993. DOI:10.1111/plb.12610

Probert R. J., Gajjar K. H., Haslam I. K. The interactive effects of phytochrome, nitrate and thiourea on the germination response to alternating temperatures in seeds of *Ranunculus sceleratus* L.: A quantal approach // *Journal of Experimental Botany*. – 1987. – Vol. 38. – P. 1012–1025.

Solanki P., Siwach P. Optimization of conditions for *in vitro* seed germination and shoot multiplication of *Aconitum heterophyllum* Wall. // *International Journal of Medicinal and Aromatic Plants*. – 2012. – Vol. 2, N 3. – P. 481–487.

Srivastava N., Sharma V., Kamal B., Dobriyal A. K., Jadon V. S. Advancement in research on *Aconitum* sp. (Ranunculaceae) under different area: a review // *Biotechnology*. – 2010. – Vol. 9, N 4. – P. 411–427. DOI: 9.10.3923/biotech.2010.411.427.

Tamura M., Mizumoto J. Stages of embryo development in ripe seeds or achenes of the Ranunculaceae // *J. Japan Bot.* – 1972. – Vol. 47, N 8. – P. 225–237.

Tipirdamaz R., Gomurgen A. The effects of temperature and gibberellic acid on germination of *Eranthis hiemalis* (L.) Salisb. seeds // *Turkish Journal of Botany*. – 2000. – Vol. 24. – P. 143–145.

Vandelook F., Lenaerts J., Van Assche Jozef A. The role of temperature in post-dispersal embryo growth and dormancy break in seeds of *Aconitum lycoctonum* L. // *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. – 2009. – Vol. 204, iss. 7. – P. 536–542. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2008.11.003>.

Verdu M. Tempo, mode and phylogenetic associations of relative embryo size evolution in angiosperms // *Journal of Evolutionary Biology*. – 2006. – Vol. 19. – P. 625–634.

Wagner J., Steinacher G., Ladinig U. *Ranunculus glacialis* L.: successful reproduction at the altitudinal limits of higher plant life // *Protoplasma*. – 2010. – Vol. 243. – P. 117–128. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00709-009-0104-1>

Walck J. L., Baskin C. C., Baskin J. M. Seeds of *Thalictrum mirabile* (Ranunculaceae) require cold stratification for loss of nondeep simple morphophysiological dormancy // *Canadian Journal of Botany*. – 2000. – Vol. 77. – P. 1769–1776. DOI: <https://doi.org/10.1139/b99-149>

Erst A. A. Features of seed germination and embryo development of representatives of the family Ranunculaceae // Ekosistemy. 2020. Iss. 23. P. 100–110.

The ability of seeds to maintain viability for a long time without germination is one of the most important adaptive properties of plants. The article analyzes the dormancy types of seeds of the Ranunculaceae family and describes the key factors affecting seed germination and embryo development (warm and cold stratification, exposure to gibberellic acid) under artificially created conditions. It is noted that five levels of seed morphophysiological dormancy are described for the representatives of this family: non-deep simple, deep simple, deep simple epicotyl, intermediate complex and deep complex, which are mainly associated with adaptation to survival in difficult climatic conditions. In the review, various types of dormancy are considered in terms of their adaptive significance for representatives of the Ranunculaceae family. To overcome each type of dormancy, a set of optimal conditions is necessary, which correlates with the growing conditions of species or individual populations in natural conditions. Therefore, the development of techniques for overcoming the seeds dormancy under artificial conditions is closely related with the study of the ecology of a particular species and the natural conditions of growth. The analysis of literature data revealed a significant problem: 40 % of the analyzed sources did not indicate the type of dormancy of seeds of the representatives of the Ranunculaceae family and, probably, the list of morphophysiological dormancy levels will be supplemented in the course of further studies.

Key words: seed dormancy, Ranunculaceae, incomplete embryos, stratification, gibberellic acid, adaptation.

Поступила в редакцию 20.04.20