



# ТЕМПЕРАТУРНЫЙ СТРЕСС И ТЕРМОПОКОЙ СЕМЯН ОВОЩНЫХ ЗОНТИЧНЫХ КУЛЬТУР. ОСОБЕННОСТИ ИНДУКЦИИ, ПРОЯВЛЕНИЯ И ПРЕОДОЛЕНИЯ

(ЧАСТЬ I)

**Бухаров А.Ф.** – доктор с.-х. наук, зав. лаб. семеноведения и первичного семеноводства овощных культур

**Балеев Д.Н.** – кандидат с.-х. наук, с.н.с. лаб. семеноведения и первичного семеноводства овощных культур

ГНУ «Всероссийский НИИ овощеводства» Россельхозакадемии  
140153, Московская обл., Раменский р-н, д. Верея, стр. 500  
E-mail: baleev.dmitry@yandex.ru

*При воздействии на семена овощных зонтичных культур высокотемпературным стрессом в течение 5 или 20 суток происходит снижение активности роста зародыша и ингибирование прорастания семян. Постинкубационное проращивание исследуемых семян различных видов на фоне пониженных стратификационных температур способствует возобновлению роста зародыша, однако, как правило, рост менее интенсивен по сравнению с контролем. Изученные культуры семейства зонтичные, проявили особенности прорастания семян и развития зародышей на различных температурных фонах и в зависимости от времени инкубационного воздействия высокой температуры.*

**Ключевые слова:** семена, зародыш, прорастание семян, зонтичные, термопокой, высокотемпературный стресс, термотоустойчивость, чувствительность к высокой температуре, степень недоразвития зародыша (СНЗ)

## Введение

**П**окой является важнейшим свойством семян, которое выражается в способности задерживать прорастание для снижения риска гибели или отрицательного действия неблагоприятных условий внешней среды. Переход в состояние покоя является эффективной пассивной адаптацией (хотя по сложности и многочисленности биохимических и физиологических

процессов, механизм этого явления далеко не пассивен), выработанной в процессе эволюции. Причины, вызывающие покой, глубину его проявления и условия преодоления чрезвычайно разнообразны. Природа покоя и процессы, связанные с его нарушением на протяжении длительного времени подвергаются интенсивным исследованиям, поскольку познание этого явления имеет большое значение

для сельскохозяйственной практики [13, 19].

В настоящее время явление покоя изучается не только на уровне организма и тканей, но и на уровне клетки [8, 18, 19, 30]. На глубину покоя оказывает влияние структура покровных тканей семени (плода), являющихся естественной преградой при прорастании, роль, которых изучена недостаточно [15, 32]. Возможность корешка преодо-

леть сопротивление покровных тканей зависит от способности его клеток к растяжению, определяющих силу роста зародыша [12, 23]. Показано, что гиббереллин (ГК) обеспечивает ростовой потенциал зародыша, необходимый для прорыва семенной оболочки [31].

Подробно исследуются физиология и биохимия покоя. Известно, что покой сопровождается подавлением гидролитических процессов, а прорастание связано с их активизацией [27]. Основную роль при этом играют два фитогормона – абсцизовая кислота (АБК) и гиббереллин, а точнее баланс между ними [14, 17]. Кроме стрессовых факторов на баланс АБК/ГК могут оказывать влияние другие гормоны и гормоноподобные вещества, такие как этилен, способный выступать антагонистом АБК [22]. Обсуждается роль жасмоновой кислоты, стригалактонов и каррикинов в качестве экзогенных и эндогенных факторов покоя [11, 33]. Познается механизм действия сигнальных систем, обеспечивающих чувствительность к гиббереллину, активизирующих синтез белков экспрессии АБК. Выявлена ключевая роль тиоредоксинов во взаимоотношении эндосперма с зародышем [21, 28].

Бесспорно, что покой и процессы его обуславливающие находятся под влиянием как экологических, так и генетических факторов, находящихся в состоянии сложного взаимодействия и взаимовлияния. С помощью QTL-анализа у пшеницы, ячменя, риса, арабидопсиса выявлено до 40 локусов влияющих на продолжительность и глубину периода покоя, действующих как непосредственно, так и опосредованно [6, 9, 16, 29]. Выявлены локусы и механизмы их экспрессии, определяющие снижение или повышение чувствительности к ГК (Rht) и АБК (Em), фотопериоду (Ppd, PIL 5), холоду (SPT) и регулирующие процесс перехода в состояние покоя или выхода из него. Тем не менее, большинство генов, контролирующих признак покоя семян, до сих пор не идентифицировано, поскольку действуют они на разных уровнях органи-

зации и обладают высокой специфичностью [18, 24, 26].

Под влиянием внешних и внутренних факторов покой семян, и его глубина могут изменяться во времени. Органический покой, возникающий в период формирования и созревания, достигает максимального уровня у свежесобранных семян. В процессе сухого хранения семян органический покой, как правило, снижается [7]. Под действием специфичных факторов (пониженная температура, свет, влага, гормоны и гормоноподобные вещества) в ходе набухания семян покой может прерываться [13, 20]. Однако этот процесс имеет обратимый характер. Под влиянием высокой температуры, высокой концентрации углекислого газа, аллелопатических веществ может происходить индукция вторичного покоя [1, 10, 25].

В связи с изменением климата, изучение последствий высокотемпературного стресса, термопокоя и защитных реакций растений на их действие, приобретает большую актуальность, как с теоретической, так и с практической точки зрения. Знания, полученные в процессе этих исследований, будут полезны при совершенствовании технологии выращивания семян, при их обработке и сушке.

### Материал и методы

Объектом исследований являлись семена укропа (сорт Кентавр), моркови (сорт Рогнеда), петрушки корневой (сорт Любаша), сельдерея корневого (сорт Купидон), любистока лекарственного (сорт Дон Жуан), кориандра (сорт Янтарь) и пастернака (сорт Кулинар), хранившиеся в течение 1 года в лабораторных условиях.

Инкубация семян изучаемых культур проводилась в условиях повышенной температуры ( $t = +30^{\circ}\text{C}$ ) во влажном состоянии в течение 5 и 20 суток без доступа света. Повторность опыта трехкратная, в каждой повторности использовали 1000 семян. После указанного срока инкубации семена извлекали и промывали в проточ-

ной воде, затем закладывали на постинкубационное проращивание.

Изучение динамики постинкубационного прорастания семян исследуемых культур проводили на разных температурных фонах, в т. ч.:  $t = +20^{\circ}\text{C}$  (ст);  $t = +3^{\circ}\text{C}$ ;  $t = +3^{\circ}\text{C}$  (8 час.) /  $+20^{\circ}\text{C}$  (16 час.), при этом другие факторы: влажность, аэрация, свет (все варианты проращивались без доступа света) были равнозначны. В исследованиях рассчитывали показатели: ТНП – время от постановки семян на прорастание до наступления прорастания,  $T_{\max}$  – число суток до наступления максимальной скорости прорастания семян [5],  $T_{50}$  – теоретически рассчитанное время, за которое прорастет 50 % семян. Повторность опыта трехкратная, в каждой повторности исследовали 100 шт. семян.

Измерения длины зародыша во время инкубации и последующего прорастания проводили с помощью микроскопа «Микромед» при 40 кратном увеличении, с использованием программы Scope Photo. Статистический и математический анализ осуществляли по Б. А. Доспехову [3] и с использованием пакета программ Statistica 8.0. Повторность опыта трехкратная, в каждой повторности исследовали не менее 10 шт. семян.

### Результаты исследований и обсуждение

Одним из самых значимых абиотических факторов является температура, а при ее повышении выше оптимальной становится сильнейшим стрессором. Степень отрицательного действия высокотемпературного стресса зависит от его продолжительности. Наиболее общим проявлением действия стрессоров, в частности высокотемпературного стресса, является подавление роста и развития растений. Стрессоры приводят к снижению скорости роста. Растения относятся к эктотермным организмам, не способным поддерживать температуру своих органов и тканей на постоянном уровне, и поэтому, у растений приспособления к изменяющимся температурным условиям не связаны



со стратегией избегания, а основаны на механизме резистентности [4]

Ранее проведенные исследования показали, что инкубация семян семи изучаемых овощных культур, представителей семейства зонтичные, при постоянной температуре 30°C и отсутствии света, оказывает ингибирующее действие на их прорастание и рост зародыша [2]. При этом на начальном этапе под воздействием повышенной температуры у всех культур отмечено кратковременное повышение интенсивности роста зародыша. Максимальный всплеск скорости роста зародыша до 0,05 – 0,08 мм/сутки отмечен у кориандра, пастернака и петрушки корневой на вторые сутки после закладки опыта. Пик интенсивности роста для укропа приходится на четвертые сутки и достигает 0,05 мм/сутки. Минимальная активизация ростовых процессов зародыша, зафиксирована у моркови и сельдерея корневого. Для всех изученных культур отмечена, характерная особенность – ритмичность изменения скорости роста зародыша при наличии двух или трех пиков за период наблюдения, выраженная в той или иной степени (рис. 1).

Дальнейшая инкубация в условиях повышенных температур без доступа света привела к постепенному снижению интенсивности роста зародыша у всех изучаемых культур, при наличии

определенной специфики. Отмечено, что на 5 сутки инкубации семян скорость роста зародыша находится в диапазоне от 0,01 до 0,06 мм/сутки в зависимости от изучаемой культуры. Так в семенах моркови, сельдерея корневого, петрушки корневой, пастернака скорость роста зародыша резко падает, в то время как в семенах любистока лекарственного, кориандра и укропа еще сохраняется на достаточно высоком уровне.

На 20 сутки эксперимента зафиксировано практически полное подавление ростовых процессов зародыша у всех изучаемых культур. Следует отметить, что в семенах моркови и петрушки корневой на протяжении 16 суток инкубации зародыши росли достаточно интенсивно, со средней скоростью 0,03 и 0,02 мм/сутки соответственно. При этом эндосперм активно расходовался на рост зародыша, а сам зародыш постепенно заполнял всю полость семени, и создавалось впечатление, что скоро наступит прорастание. Однако в течение нескольких последующих суток происходил автолиз семян.

После инкубации семян семи изучаемых культур в течение **5 суток** при температуре 30°C и перенесении их в стандартные условия ( $t = +20^{\circ}\text{C}$ ), ростовые процессы в семенах постепенно возобновились. В то же время все изучаемые показатели, характе-

ризующие интенсивность ростовых процессов оказались ниже, чем в контроле. Так показатель  $T_{\text{НП}}$  у семян моркови, укропа, любистока лекарственного и кориандра изменялся от 7 до 9 суток, что на 3-5 суток больше чем в контрольном варианте (таблица). Петрушка корневая, сельдерей корневой и пастернак увеличили значение  $T_{\text{НП}}$  на 7-9 суток по сравнению с контролем.

Показатель  $T_{\text{мах}}$  для изучаемых культур, после 5 суток инкубации, превысил контроль на 14-82%. Максимальное значение  $T_{\text{мах}}$  отмечено у петрушки корневой, сельдерея корневого и особенно у пастернака, от 17,3±0,2 до 27,3±0,3 суток соответственно.

Показатель  $T_{50}$ , дает возможность более корректно сравнивать варианты между собой. После инкубации семян в течение 5 суток и последующем проращивании при температуре  $t = +20^{\circ}\text{C}$  все культуры увеличили значение  $T_{50}$  на 48-84 % по сравнению с контролем. Наиболее резкая реакция на температурный шок, отмечена у пастернака.

Для характеристики процесса прорастания семян важное значение имеет соотношение показателей  $T_{\text{мах}}$  и  $T_{50}$ . Такие культуры как морковь, укроп, любисток лекарственный и кориандр, при проращивании в условиях постоянной положительной температуры (20°C) после инкубации в течение 5 суток, имеют  $T_{50}$  и  $T_{\text{мах}}$  близкие по значению (разница не превышает 0,9-2,9 суток). У культур, семена которых активно реагируют на высокотемпературный фактор, как например, пастернак и сельдерей, различия между  $T_{50}$  и  $T_{\text{мах}}$  составляют 9,3 и 7,4 суток соответственно.

Изучение прорастания семян, испытавших воздействие высокотемпературного стресса в течение 5 суток, при пониженной температуре ( $t = +3^{\circ}\text{C}$ ) показывает, что для всех культур требуется больше времени для прорастания семян, как по сравнению с контрольным вариантом ( $T_{\text{мах}}$  увеличивается

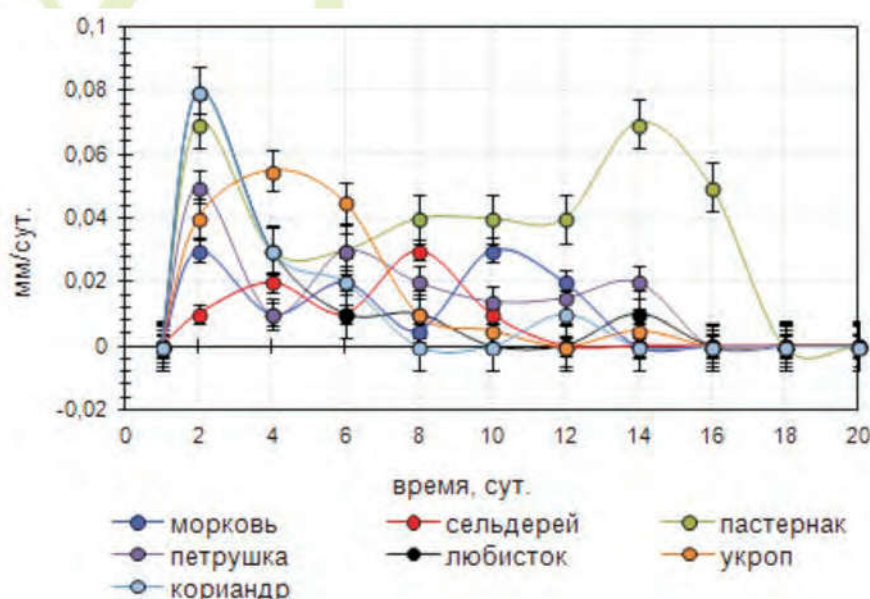


Рис. 1. Динамика изменения скорости роста зародыша овощных зонтичных культур, под влиянием высокотемпературного стресса

на 2,4-11,7 суток,  $T_{50}$  на 7,5-15,6 суток), так и по сравнению со стандартным режимом ( $t = +20^{\circ}\text{C}$ ) проращивания ( $T_{\max}$  увеличивается на 10,2-12,4 суток,  $T_{50}$  на 8,7-19,8 суток). Одновременно разница между показателями  $T_{\max}$  и  $T_{50}$  становится более резкой, достигая 1,0-6,6 суток.

Действие переменных температур ( $t = +3/+20^{\circ}\text{C}$ ) при проращивании семян изучаемых культур, подвергнутых воздействию высокой температуры в течение пяти суток, обеспечило положительный эффект для сельдерея корневого и пастернака, снижая  $T_{\max}$  на 7,3 и 8,8, а  $T_{50}$  на 7,9 и 15,0 суток соответственно по сравнению со стандартом. Для остальных культур  $T_{\max}$  и  $T_{50}$  при проращивании в условиях переменной температуры оказались выше, чем при постоянном ( $t = +20^{\circ}\text{C}$ ) режиме.

Использование для проращивания семян переменной температуры ( $t = +3/+20^{\circ}\text{C}$ ) в целом снижает негативное действие высокотемпературного шока. Увеличение значений  $T_{\max}$  и  $T_{50}$  под влиянием пятисуточной инкубации семян по сравнению с контролем для большинства изученных культур составило 22-66 % и 54-89 % соответственно. Для кориандра эти показатели даже снизились на 11 и 18 %.

После воздействия ингибирующей температуры в течение **20 суток** ростовые процессы в семенах возобновляются еще более замедленными темпами. Постоянная положительная температура ( $t = +20^{\circ}\text{C}$ ) не обеспечивает прорастание семян сельдерея корневого и пастернака. Укроп и кориандр задерживают начало прорастания на 8 суток по сравнению с контролем, но по сравнению с инкубацией в течение 5 суток показатель  $T_{\text{НП}}$  практически не изменился. Действие высокой температуры при инкубации увеличивает показатель  $T_{\max}$  этих культур до  $24,3 \pm 2,2$  и  $35,0 \pm 2,8$  суток, что на 11,7 и 24,3; 16,5 и 25,6 суток соответственно выше, чем в контроле. Показатель  $T_{50}$  при этом у названных культур увеличивается до  $34,2 \pm 1,9$ ;  $208,7 \pm 13,8$  суток. Любисток лекарственный при этом слабее реаги-

рует на действие высокой температуры, снижая показатель  $T_{\max}$  ( $12,3 \pm 1,0$  суток) по сравнению с 5 сутками инкубации на 1,4 суток, а по сравнению с контролем увеличивая на 3,1 суток.  $T_{50}$  при этом находится на уровне  $17,9 \pm 2,1$  суток, что на 1,3 суток выше инкубации в течение 5 суток и на 7,1 суток выше контроля.

Проращивание семян при пониженной ( $t = +3^{\circ}\text{C}$ ) температуре (после инкубации в течение 20 суток) имеет некоторое преимущество по сравнению со стандартным ( $t = +20^{\circ}\text{C}$ ) режимом. Так семена пастернака и сельдерея корневого, несмотря на значительную задержку, начинают прорасти. Однако все показатели, характеризующие темпы прорастания, имеют высокое значение.  $T_{\text{НП}}$  для этих культур составляет 29 и 24 суток,  $T_{\max}$  находится на уровне  $53,5 \pm 0,4$  и  $44,1 \pm 1,6$  суток, а  $T_{50}$  достигает  $80,9 \pm 1,4$  и  $53,0 \pm 2,6$  суток соответственно.

Ряд культур неоднозначно реагирует на проращивание при пониженной ( $t = +3^{\circ}\text{C}$ ) температуре. Кориандр по сравнению со стандартным температурным режимом уменьшает  $T_{\max}$  на 6,6 и  $T_{50}$  на 163,5 суток. Укроп, напротив, увеличивает  $T_{\max}$  на 12,6 суток, а  $T_{50}$  на 9,9 суток. Любисток лекарственный при увеличении времени действия высокотемпературного стресса с 5 до 20 суток, снижает значение  $T_{\max}$  на 7,7 и  $T_{50}$  на 4,8 суток.

Для большинства культур переменная ( $t = +3/+20^{\circ}\text{C}$ ) температура, по сравнению с другими температурными режимами проращивания, как правило, способствует снижению показателей ( $T_{\text{НП}}$ ,  $T_{\max}$ ,  $T_{50}$ ), характеризующих продолжительность прорастания семян, подвергнутых воздействию высокими температурами в течение 20 суток. Можно констатировать, что семена всех изучаемых культур, которые подвергались инкубации в течение 20 суток, при переменной температуре прорастают значительно быстрее в сравнении с другими температурными режимами.

По мере увеличения длительности

действия высокотемпературного стресса с 5 до 20 суток пастернак увеличивает  $T_{\text{НП}}$  с 13 до 20 суток. При этом  $T_{\max}$  достигает  $28,0 \pm 0,8$  суток, а  $T_{50}$   $32,8 \pm 0,8$  суток, что на 14,7 и 19,4 суток выше контроля.

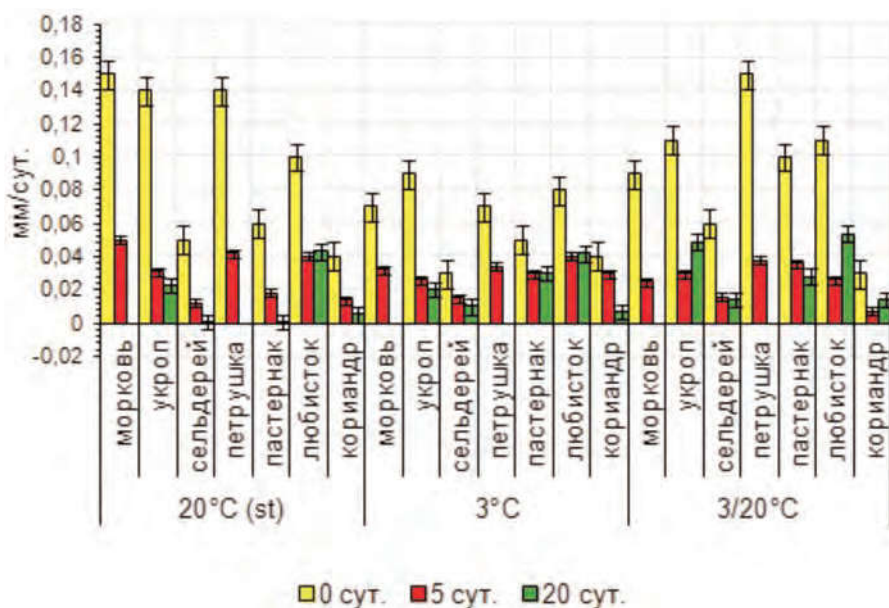
Семена укропа и сельдерея корневого после действия высокотемпературного стресса продолжительностью 5 и 20 суток, проращиваемые при переменной температуре, имеют показатели  $T_{\max}$  и  $T_{50}$ , близкие по значению, но превышающие контроль на 1,8-5,5 и 5,7-7,2 суток соответственно.

Любисток лекарственный, при переменном температурном режиме проращивания семян, после 20 суток воздействия повышенной температурой сокращает  $T_{\max}$  (до  $9,4 \pm 1,1$  суток), что на 1,9 суток ниже контроля, и сохраняет  $T_{50}$  ( $14,2 \pm 0,3$  суток) на уровне контроля, что значительно (на 7,6 суток) ниже, чем после действия пятисуточного температурного стресса.

Показатели  $T_{\text{НП}}$  и  $T_{\max}$  кориандра, на фоне переменной температуры, находятся на одном уровне не зависимо от времени инкубации. Однако  $T_{50}$  при 20 суточном воздействии высокими температурами составляет  $20,7 \pm 0,8$  суток, что на 2,1 суток выше контроля и на 5,5 суток выше 5 суточного стресса.

На рисунке 2 показано влияние продолжительности инкубации семян при температуре  $30^{\circ}\text{C}$  на скорость роста зародыша при последующем проращивании на различных температурных фонах. В постинкубационный период при проращивании семян исследуемых культур на фоне положительной постоянной температуры ( $t = +20^{\circ}\text{C}$ ) происходит снижение скорости роста зародыша при увеличении продолжительности стресса. Если зародыш в семенах укропа в контрольном варианте растет со скоростью 0,15 мм/сутки, то после 5 суток инкубации скорость роста зародыша снижается до 0,03 мм/сутки, а под влиянием 20 суток – до 0,02 мм/сутки. Зародыш кориандра, который в контроле растет со скоростью 0,04 мм/сутки, по мере последовательного увеличения времени инкубации снижает ско-





**Рис. 2. Средняя скорость роста зародыша овощных зонтичных культур на различных температурных фонах после воздействия высокотемпературного фактора различной продолжительности**

рост до 0,01 мм/сутки и 0,005 мм/сутки.

В семенах сельдерея корневого и пастернака скорость роста зародыша в контроле составляет 0,05 и 0,06 мм/сутки, после воздействия высокой температурой в течение 5 суток скорость роста зародыша снижается до 0,01 и 0,02 мм/сутки, а после 20

суток воздействия скорость резко (в 55-75 раз) падает.

При пониженной температуре ( $t = +3^{\circ}\text{C}$ ) в среднем скорость роста зародыша в постинкубационный период, оказывается ниже (на 64 %), чем при стандартном температурном режиме. Для большинства изучаемых культур отмечено закономерное снижение

скорости роста зародыша при увеличении времени действия ингибирующего фактора.

## Закключение

Повреждающее действие высокотемпературного стрессового фактора определяется не только его интенсивностью, но и продолжительностью действия, совокупность которых следует рассматривать в качестве дозы. Скорость роста зародыша после 5 суток снижается на 60-80 %, а после 20 суток на 70-98 % по отношению к контролю, после чего ростовые процессы, практически, полностью останавливаются.

При перенесении семян после температурного стресса действующего 5 или 20 суток в более благоприятные условия рост зародыша возобновляется, но идет, как правило, менее интенсивно по сравнению с контролем. Все семь изученных культур – представители семейства зонтичные, проявили особенности прорастания семян и развития зародышей на различных температурных фонах и в зависимости от времени инкубационного воздействия высокой температуры.

## 1. Изменение временных показателей, характеризующих темпы прорастания семян овощных зонтичных культур под влиянием высокотемпературного стресса и последующих условий проращивания

Культура	Время инкубации при $t = 30^{\circ}\text{C}$ , сут.	Т <sub>нп</sub> , сут.			Т <sub>мах</sub> , сут.			Т <sub>50</sub> , сут.		
		$t = 20^{\circ}\text{C}$ (st)	$t = 3^{\circ}\text{C}$	$t = 3/20^{\circ}\text{C}$	$t = 20^{\circ}\text{C}$ (st)	$t = 3^{\circ}\text{C}$	$t = 3/20^{\circ}\text{C}$	$t = 20^{\circ}\text{C}$ (st)	$t = 3^{\circ}\text{C}$	$t = 3/20^{\circ}\text{C}$
морковь	0-контроль 5	3 7	9 14	4 11	7,6±0,7 12,1±0,1	15,2±0,4 23,3±0,7	10,1±0,3 17,1±0,4	8,8±0,6 13,0±0,3	16,2±0,4 28,4±1,2	12,4±1,0 19,1±0,8
укроп	0-контроль 5 20	3 8 8	9 17 17	5 10 5	7,8±0,3 12,6±0,6 24,3±2,2	15,0±1,7 22,8±0,5 36,9±0,9	11,0±1,1 13,4±0,5 12,8±0,4	9,0±0,4 13,4±0,9 34,2±1,9	16,4±1,3 23,7±0,7 44,1±0,6	9,3±0,3 14,2±0,6 14,8±0,5
сельдерей	0-контроль 5 20	5 14 -	13 21 24	6 14 10	10,8±0,4 20,2±1,9 -	22,8±0,8 32,6±1,3 44,1±1,6	10,3±0,3 17,6±1,0 16,0±0,4	14,6±0,3 27,6±0,5 -	24,0±1,2 36,3±1,9 53,0±2,6	10,5±0,6 18,4±1,3 17,7±1,1
петрушка	0-контроль 5	4 11	11 20	5 13	11,1±0,9 17,3±0,2	19,6±0,7 31,3±0,4	9,9±0,4 20,2±0,6	12,5±1,6 20,8±0,2	21,8±1,1 35,8±1,3	10,3±0,7 21,6±0,5
пастернак	0-контроль 5 20	8 17 -	16 25 29	7 13 20	15,0±1,2 27,3±0,3 -	25,1±0,2 38,6±0,5 53,5±0,4	13,3±0,8 22,1±1,0 28,0±0,8	19,9±0,2 36,6±1,4 -	27,6±1,2 43,2±1,3 80,9±1,4	13,4±1,5 25,3±1,9 32,8±0,8
любисток	0-контроль 5 20	5 9 4	6 12 9	5 8 3	9,2±0,6 13,7±0,7 12,3±1,0	12,6±0,4 23,0±0,6 15,3±0,4	11,3±0,1 17,2±0,3 9,4±1,1	10,8±1,0 16,6±0,8 17,9±2,1	15,5±1,1 29,6±2,2 24,8±0,2	14,5±0,2 21,8±0,7 14,2±0,3
кориандр	0-контроль 5 20	4 7 8	13 10 19	7 7 6	9,4±0,2 10,7±0,4 35,0±2,8	22,1±1,4 24,5±0,9 28,4±1,1	14,9±0,9 13,2±0,2 14,0±1,0	12,0±0,8 11,2±0,4 208,7±13,8	23,5±1,1 31,0±3,5 45,2±1,5	18,6±2,1 15,3±1,1 20,7±0,8

## Литература

1. Балеев Д. Н., Бухаров А. Ф. Аллелопатия овощных зонтичных (Umbelliferae). Торможение прорастания и индукция состояния покоя семян. – Saarbrücken: LAP Lambert Academic Publishing GmbH & Co. KG, 2012. 128 с.
2. Балеев Д. Н., Бухаров А. Ф. Специфика прорастания семян овощных зонтичных культур при различных температурных режимах // Овощи России, 2012. №3 (16). С. 38 – 46.
3. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. – М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.
4. Кошкин Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур. – М.: Дрофа, 2010. 638 с.
5. Леманн Е., Айхеле Ф. Физиология прорастания семян злаков // пер. с нем. В. А. Бриллиант, М. Ф. Лиленштерн. – М.: Сельхозгиз, 1936. 489 с.
6. Alonso-Blanco C., Bentsink L., Hanhart C.J., Blankestijn-de Vries H., Kornneef M. Analysis of natural variation at seed dormancy loci of *Arabidopsis thaliana* // Genetics, 2003. Vol. 164. pp. 711 – 729.
7. Baskin J.M., Baskin C.C. A classification system for seed dormancy // Seed Science Research, 2004. Vol. 14. pp. 1 – 16.
8. Bentsink L., Hanson J., Hanhart C.J. Natural variation for seed dormancy in *Arabidopsis* is regulated by additive genetic and molecular pathways // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010. Vol. 107. pp. 4264 – 4269.
9. Bentsink L., Jowett J., Hanhart C.J., Koornneef M. Cloning of DOG1, a quantitative trait locus controlling seed dormancy in *Arabidopsis* // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2006. Vol. 103. pp. 1742 – 1747.
10. Berges J. A., Varela D. E., Harrison P. J. Effects of temperature on growth rate, cell composition and nitrogen metabolism in the marine diatom *Thalassiosira pseudonana* (Bacillariophyceae) // Mar. Ecol. Prog. Ser., 2002. Vol. 225. pp. 139 – 146.
11. Chiwocha D. S. Karrikins: a new family of plant growth regulators in smoke // Plant Sci., 2009. Vol. 177. pp. 252 – 256.
12. Endo A., Tatematsu K., Hanada K. Tissue-specific transcriptome analysis reveals cell wall metabolism, flavonol biosynthesis and defense responses are activated in the endosperm of germinating *Arabidopsis thaliana* seeds // Plant and Cell Physiology, 2012. Vol. 53. pp. 16 – 27.
13. Finch-Savage W. E., Leubner-Metzger G. Seed dormancy and the control of germination // New Phytologist, 2006. Vol. 171. pp. 501 – 523.
14. Finkelstein R., Reeves W., Ariizumi T., Steber C. Molecular aspects of seed dormancy // Annual Review of Plant Biology, 2008. Vol. 59. pp. 387 – 415.
15. Flintham J. E. Different genetic components control coat-imposed and embryo-imposed dormancy in wheat // Seed Sci. Res., 2000. Vol. 10. pp. 43 – 50.
16. Gu X.Y., Chen Z.X., Foley M.E. Inheritance of seed dormancy in weedy rice // Crop Science, 2003. Vol. 43. pp. 835 – 843.
17. Gubler F., Millar A. A., Jacobsen J. V. Dormancy release, ABA and pre-harvest sprouting // Curr. Opin. Plant Biol., 2005. Vol. 8. pp. 183 – 187.
18. Holdsworth M.J., Bentsink L., Soppe W.J.J. Molecular networks regulating *Arabidopsis* seed maturation, after-ripening, dormancy and germination // New Phytologist, 2008. Vol. 179. pp. 33 – 54.
19. Kendall S.L., Hellwege A., Marriot P., Whalley C., Graham I.A., Penfield S. Induction of dormancy in *Arabidopsis* summer annuals requires parallel regulation of DOG1 and hormone metabolism by low temperature and CBF transcription factors // The Plant Cell, 2011. Vol. 23. pp. 2568 – 2580.
20. Kilian B., Özkan H., Pozzi C., Salamini F. Domestication of the Triticeae in the fertile crescent. In Genetics and Genomics of the Triticeae // In: Plant Genetics and Genomics: Crops and Models. – New York: Springer Science + Business Media, 2009. pp. 81 – 119.
21. Li Y.-C., Ren J.-P., Cho M.-J., Zhou S.-M., Kim Y.-B. The level of expression of thioredoxin is linked to fundamental properties and applications of wheat seeds // Mol. Plant, 2009. Vol. 2. pp. 430 – 441.
22. Linkies A., Leubner-Metzger G. Beyond gibberellins and abscisic acid: how ethylene and jasmonates control seed germination // Plant Cell Reports, 2012. Vol. 31. pp. 253 – 270.
23. Linkies A., Möller K., Morris K. Ethylene interacts with abscisic acid to regulate endosperm rupture during germination: a comparative approach using *Lepidium sativum* and *Arabidopsis thaliana* // The Plant Cell, 2009. Vol. 21. pp. 3803 – 3822.
24. Oh E., Kang H., Yamaguchi S., Park J., Lee D., Kamiya Y., Choi G. Genome-wide analysis of genes targeted by Phytochrome Interacting Factor 3-LIKE5 during seed germination in *Arabidopsis* // The Plant Cell, 2009. Vol. 21. pp. 403 – 419.
25. Oracz K., Voegelé A., Tarkowska D., Jacquemoud D. Myricalone A inhibits *Lepidium sativum* seed germination by interference with gibberellin metabolism and apoplastic superoxide production required for embryo extension growth and endosperm rupture // Plant and Cell Physiology, 2012. Vol. 53. pp. 81 – 95.
26. Penfield S., Josse E.-M., Kannangara R., Gilday A.D., Halliday K.J., Graham I.A. Cold and light control seed germination through the bHLH transcription factor SPATULA // Current Biology, 2005. Vol. 15. pp. 1998 – 2006.
27. Sabelli P. A., Larkins B. A. The development of endosperm in grasses // Plant Physiol., 2009. Vol. 149. pp. 14 – 26.
28. Shahpiri A., Svensson B., Finnie C. From proteomics to structural studies of cytosolic/mitochondrial-type thioredoxin systems in barley seeds // Mol. Plant, 2009. Vol. 2. pp. 378 – 389.
29. Sugimoto K., Takeuchi Y., Ebana K. Molecular cloning of Sdr4, a regulator involved in seed dormancy and domestication of rice // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010. Vol. 107. pp. 5792 – 5797.
30. Utsugi S., Nakamura S., Noda K., Maekawa M. Structural and functional properties of Viviparous 1 genes in dormant wheat // Genes. Genet. Syst., 2008. Vol. 83. pp. 153 – 166.
31. Walker – Simmons M. ABA levels and sensitivity in developing wheat embryos of sprouting resistant and susceptible cultivars // Plant Physiol., 1987. Vol. 84. pp. 61 – 66.
32. Warner R. L., Kudrna D. A., Spaeth S. C., Jones S. S. Dormancy in wheat-grain mutants of Chinese spring wheat (*Triticum aestivum* L.) // Grain Sci. Res., 2000. Vol. 10. pp. 51 – 60.
33. Xie X., Yoneyama K., Yoneyama K. The strigolactone story // Annu. Rev. Phytopathol., 2010. Vol. 48. pp. 93 – 117.