

## Феномен гетерогенности состояния покоя семян

### The phenomenon of heterogeneity in the state of seed dormancy

Бутузова О. Г.

Butuzova O. G.

*Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, Россия. E-mail: OButuzova@binran.ru  
Komarov Botanical Institute RAS, St. Petersburg, Russia*

**Реферат.** Развившийся как адаптационная стратегия феномен покоя семян сохранил свойство эволюционировать и может меняться вместе с изменением условий среды (температура, влажность, свет, доступность питательных веществ). Покой семян является центром так называемой «термической памяти» (thermal memory), играя ключевую роль в акклиматизации растений в сезонном климате. Сохраняя информацию о прошлых температурных условиях существования вида, семена обнаруживают высокую степень гетерогенности по глубине и типу покоя, который меняется в зависимости от положения семени в плоде и плода на соцветии, размера семян, высотного и широтного ареала популяций растений, погодных условий созревания семени и сроков хранения в почве. Высокая степень пластичности состояния покоя требует и разных подходов к изучению этой проблемы. В связи с этим в статье дается ряд рекомендаций при постановке экспериментов и использованию методов. В опытах следует учитывать ареал вида, погодные условия созревания семян и сроки их хранения. Такие факторы, как температурный режим и освещенность, должны применяться дифференцировано, что поможет вскрыть отдельные механизмы становления и снятия покоя. Применение комплекса методов – мониторинг прорастивания семян, культура изолированных зародышей, цитоэмбриологическое исследование – дает возможность оценить внутреннее состояние семени и локализацию механизма торможения доразвития и прорастания зародыша.

**Ключевые слова.** Гетерогенность семян, механизмы адаптации, покой семян, стратегии прорастания, термическая память, условия окружающей среды.

**Summary.** Developed as an adaptive strategy, the phenomenon of seed dormancy retained the ability to evolve and can change along with the changes in environmental conditions (temperature, humidity, light, availability of nutrients). Seed dormancy is the center of the so-called “thermal memory”, playing a key role in the acclimatization of plants to the seasonal climate. By saving information about the past temperature conditions of the species existence, the seeds manifest a high degree of heterogeneity in depth and type of dormancy, which varies depending on the location of the seed in the fruit and the fruit on the inflorescence, seed size, altitude and latitudinal areal of plant populations, weather conditions for seed maturation and preservation in soil. The high degree of plasticity of dormancy state requires different approaches to the study of this problem. In this regard, the article gives a number of recommendations for carrying out experiments and using special methods. One should take into account the areal of the species, the weather conditions for seed maturation and the periods of seed dry storage. Factors such as temperature and illumination should be applied in a differentiated way that permit to reveal the individual mechanisms of the initiation and removal of dormancy. The use of different methods – monitoring of seed germination, the culture of isolated embryos, cytoembryological study – makes it possible to assess the internal state of the seed and the localization of the mechanism of inhibition of post-development and germination of the embryo.

**Key words.** Ecological conditions, heterogeneity of seeds, mechanisms of adaptation, seed dormancy, strategies of germination, thermal memory.

Покой семян служит одной из репродуктивных стратегий, обеспечивающих биологическое разнообразие цветковых растений, в особенности в условиях сезонного климата, где около 75 процентов видов имеют семена, характеризующиеся разной степенью покоя, что обеспечивает им адаптацию и создание почвенного банка семян. Условия окружающей среды (температура, влажность, свет, доступность питательных веществ) воздействуют на семена как во время их развития на материнском растении, что влияет на уровень покоя и время прорастания, так и при хранении в почве.

Обнаруженные физиологами закономерности в реакции покоящихся семян на условия среды явились основой для классификации типов покоя семян. Наиболее полная классификация была созда-

на М. Г. Николаевой (1983) и дополнена J. M. Baskin и С. С. Baskin (2004). Наиболее сложным и проблемным среди этих типов является морфофизиологический, при котором физиологическое торможение прорастания накладывается на недоразвитие зародыша в зрелом семени. Эти классификации основаны на свойстве постоянства вида и глубины покоя, поскольку до недавнего времени считалось, что этот признак консервативен и видоспецифичен. Для определенного вида характерен свой тип покоя и глубина. Однако постоянно пополняющиеся данные по проращиванию семян при разных режимах показали, что у многих видов существует гетерогенность семян по глубине и даже типу покоя.

Покой как приспособительная стратегия к сезонному климату также может меняться с изменением условий среды. Развившийся как адаптация феномен покоя семян сохранил и свойство эволюционировать. Как известно, онтогенез является отражением филогенеза. Адаптивный процесс в семенах с покоем, продолжающийся в каждом конкретном случае при смене окружающих условий, служит достаточным подтверждением этого.

Большинство ученых, работающих с семенами, не принимают во внимание разнообразие механики покоя, требующее и разных подходов к изучению. Но в последнее время изучение его приобрело особый акцент в связи с возможным глобальным изменением климата. Виды, семена которых нуждаются в холоде, могут оказаться уязвимыми перед глобальным потеплением, они находятся в группе риска.

Сейчас на проблему покоя обратили внимание специалисты многих областей, включая генетику и молекулярную биологию, а также из мультидисциплинарных областей биологии (Finkelstein et al., 2008).

Различия в стратегиях прорастания отслеживают градиенты предсказуемости окружающей среды, что в конечном счете поможет улучшить предсказуемость реакции видов и сообществ на текущие изменения климата и другие антропогенные факторы. «Фальстарт» вегетационного периода приводит либо к конкурентным преимуществам, либо к увеличению риска гибели для альтернативных стратегий прорастания. Кроме того, считается, что две различные стратегии прорастания могут развиваться и сосуществовать посредством отбора. «Более безопасные» фенотипы потомков являются более слабыми конкурентами, но более способными, чтобы справиться с изменениями окружающей среды (Brink et al., 2022).

Покой семян является центром так называемой «термической памяти» (thermal memory), играя ключевую роль в акклиматизации растений (Fernández-Pascual et al., 2019). Термическая память может отслеживать долгосрочные климатические изменения и через фенотипическую пластичность распространяется на несколько поколений, включающих информацию из прошлой термической истории вида, т. е. прошлые температурные условия, в которых находились его недавние предки. Так, культивары *Vitis amurensis*, полученные от дикого вида с разных мест обитания, в одинаковых условиях проращивания дают разную силу покоя и характер выхода из него, соответствующие родительским формам в естественных ареалах произрастания (Wang et al., 2011). Следовательно, внутривидовая изменчивость признаков семян может предоставить сырье для акклиматизации и/или приспособление к новому климату.

Филогенетическое исследование гаплотипов гена *DOG1* (Delay Of Germination) у *Arabidopsis thaliana* показало древнее расхождение его функциональных вариантов, связанных с периодами изменения климата в Плейстоцене, и выявило, что функциональный полиморфизм этого гена был в значительной степени связан с климатическими условиями (Martínez-Berdeja et al., 2020). Эти результаты свидетельствуют о том, что «ниша прорастания» и скоррелированные синдромы жизненного цикла формируются под воздействием прошлых климатических изменений, как и локальная адаптация к современному климату.

Таким образом, есть возможность проследить эволюционные тенденции к адаптации семян к изменению климата. Семена эволюционируют, чтобы стать эффективными детекторами окружающей среды, а также приобрести специфические черты, отражающие колебания климата прошлого и способность к изменчивости у семян будущего (Klupczyńska, Pawłowski, 2021).

Состояние покоя обнаруживает высокую степень пластичности, что подтверждено уже достаточным количеством исследований на разных видах. Так, уровень покоя (глубокий/неглубокий) и даже тип могут изменяться в пределах одного вида в зависимости разных условий. На одном растении в разных частях соцветия и даже в одном плоде могут быть семена с разной степенью покоя (Hawkins et al., 2010, на примере видов рода *Sanicula*).

Как известно, размер семян довольно сильно варьирует даже в пределах одного плода. Для некоторых видов выявлена корреляционная зависимость глубины покоя и сроков прорастания семян от их размеров как у отдельных особей, так и в соцветиях (Pélabon et al., 2021).

Глубина покоя семян может меняться у растений в одной популяции и в популяциях одного вида, приуроченных к разным ареалам широтного и высотного диапазона (Wang et al., 2011; Gremer et al., 2020; Klupczyńska, Pawłowski, 2021). Так, в прибрежных популяциях *Aquilegia barbaricina* семена прорастают при смене температур с 25 на 5 °С, а в скальных популяциях семена дают всходы при 25 °С и без обработки холодом (Mattana et al., 2012).

Семена, созревающие в течение нескольких лет в разных погодных условиях, также могут различаться по состоянию покоя. Например, при более суровых зимах семена *Erica australis* впадают в более глубокий покой (Chamorro et al., 2018), а у семян *Alnus glutinosa*, наоборот, мягкие зимы вызывают более сильный покой (Gosling et al., 2009). Это касается также интродуцированных видов, у которых глубина покоя в семенах обычно ниже, чем в естественных местах произрастания. Состояние покоя может также меняться при хранении семян в почве (Эрст, 2020).

Условия окружающей среды оказывают влияние и на степень дифференциации зародыша в зрелом семени у видов с доразвитием. Неслучайно у многих раннецветущих эфемероидов зародыш в опавших семенах находится на ранних стадиях развития (глобулярной, сердечковидной) и не дифференцирован на органы (Nomizu et al., 2004; Бутузова, 2018).

Можно сказать, что состояние покоя у одного и того же вида меняется как в долгосрочной, так и в краткосрочной перспективе. Долгосрочные эффекты возникают из-за устойчивых климатических различий между ареалами, краткосрочные эффекты создаются спецификой погоды во время созревания, хранения в почве и прорастания семян.

Зная условия произрастания вида, можно прогнозировать поведение семян, прежде всего глубину покоя. В связи с этим можно дать некоторые рекомендации при изучении проблемы покоя семян.

При постановке эксперимента по проращиванию семян следует учитывать ареал произрастания растений, в том числе и условия интродукции, погодные условия созревания семян, сроки хранения сухих семян, для некоторых видов – расположение плодов на соцветии или отдельных особей в популяции. Лучше проводить опыт в 2–3 года, учитывая сроки хранения и с использованием семян растений из разных популяций.

Такие факторы, как температурный режим и освещенность должны применяться дифференцированно. Использование факторов среды, приближенных к природным условиям, а именно, переменные суточные колебания день/ночь (например, 25/15, свет/темнота), позволяет в ряде случаев оптимизировать прорастание, однако не вскрывает отдельные механизмы становления и снятия покоя. Они выявляются с помощью конкретных значений того или иного фактора, которые оказывают воздействие на данный механизм.

Применение метода культуры изолированных зародышей дает возможность установить наличие и локализацию механизмов торможения доразвития зародыша и прорастания семени, а также факторы, непосредственно влияющие на снятие этих механизмов в конкретных органах семени и зародыша.

Так, в нашей работе (Butuzova et al., 2019) осуществлялось проращивание семян *Cardiocrinum cordatum* (Thunb.) Makino var. *glehnii* (F. Schmidt) Hara (Liliaceae) при разных температурных режимах наряду с культивированием на питательной среде зародышей, выделенных на разных стадиях развития и из разных вариантов опыта. Эксперимент выявил наличие механизмов торможения доразвития зародыша (в эндосперме/семенной кожуре) и прорастания семени (зародыш и эндосперм/семенная кожура).

Кроме того, нашло подтверждение наличие термической памяти в клетках зародышевого корня – их инициали сохраняли информацию о воздействии холода, которое предшествовало доразвитию зародыша, происходящему в тепле. При культивировании таких зародышей *in vitro* зародышевый корень нормально развивался, чего не наблюдалось у зародышей, не прошедших холодную стратификацию ни до, ни после доразвития.

Применение комплекса методов (мониторинг проращивания семян, культура изолированных зародышей, цитоэмбриологическое исследование) дает возможность оценить внутреннее состояние семени и локализацию механизма торможения доразвития и прорастания зародыша. Полученная ин-

формация будет способствовать созданию более естественной классификации типов покоя, основанной не на внешних воздействиях, а на процессах, происходящих внутри семени.

Таким образом, покой можно определить не как строго детерминированную функцию семени, а как общее поведение растений, в данном случае семян в их взаимоотношении со средой на основе имеющихся у них структур и механизмов.

**Благодарности.** Работа выполнена по теме государственного задания Лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (№ АААА-А18-118051590112-8).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бутузова О. Г.** Особенности формирования семян у *Pulsatilla vulgaris* и *Helleborus niger* (Ranunculaceae) с развитием зародыша // Бот. журн., 2018. – Т. 103, № 3. – С. 313–330. DOI: 10.1134/S0006813618030031
- Николаева М. Г.** Покой семян и способы его преодоления // Онтогенез, 1983. – Т. 24, № 24. – С. 85–86.
- Эрст А. А.** Особенности прорастания семян и развития зародышей представителей семейства Ranunculaceae // Экосистемы, 2020. – Т. 23. – С. 100–110. DOI: 10.37279/2414-4738-2020-23-100-110
- Baskin J. M., Baskin C. C.** A classification system for seed dormancy // Seed Science Research, 2004. – Vol. 14. – P. 1–16. DOI: 10.1079/SSR2003150
- Brink H., Haaland T. R., Opedal Ø. H.** Seasonality and competition select for variable germination behavior in perennials // bioRxiv preprint, 2022. DOI: 10.1101/2022.01.13.476161
- Butuzova O., Torshilova A., Andronova E.** Seed dormancy in *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii* (Liliaceae) and ways of its overcoming // Int. J. Plant Repr. Biol., 2019. – Vol. 11, № 1. – P. 51–57. DOI: 10.14787/ijprb.2019.11.1
- Chamorro D., Luna B., Moreno J. M.** Local climate controls among-population variation in germination patterns in two *Erica* species across Western Iberia // Seed Sci. Res., 2018. – Vol. 28. – P. 112–122. DOI: 10.1017/S0960258518000041
- Fernández-Pascual E., Mattana E., Pritchard H. W.** Seeds of future past: climate change and the thermal memory of plant reproductive traits // Biological Reviews, 2019. – Vol. 94, № 2. – P. 439–456. DOI: 10.1111/brVol.12461
- Finkelstein R., Reeves W., Ariizumi T., Steber C.** Molecular aspects of seed dormancy // Annu. Rev. Plant Biol., 2008. – Vol. 59. – P. 387–415. DOI: 10.1146/annurev.plant.59.032607.092740
- Gosling P. G., Shelagh A., McCartan, Peace A. J.** Seed dormancy and germination characteristics of common alder (*Alnus glutinosa* L.) indicate some potential to adapt to climate change in Britain // Forestry: Inter. J. Forest Research, 2009. – Vol. 82, № 5. – P. 573–582. DOI: 10.1093/forestry/cpp024
- Gremer J. R., Chiono A., Suglia E., Bontrager M., Okafor L., Schmitt J.** Variation in the seasonal germination niche across an elevational gradient: the role of germination cueing in current and future climates // Amer. J. Bot., 2020. – Vol. 107, № 2. – P. 350–363. DOI: 10.1002/ajb2.1425
- Hawkins T. S., Baskin C. C., Baskin J. M.** Morphophysiological dormancy in seeds of three eastern North American *Sanicula* species (Apiaceae subf. Saniculoideae): evolutionary implication for dormancy break // Plant Species Biology, 2010. – Vol. 25. – P. 103–113. DOI: 10.1111/j.1442-1984.2010.00273.x
- Klupczyńska E. A., Pawłowski T. A.** Regulation of seed dormancy and germination mechanisms in a changing environment // Int. J. Mol. Sci., 2021. – Vol. 22. – P. 1357. DOI: 10.3390/ijms22031357
- Martínez-Berdeja A., Stitzer M. C., Taylor M. A., Okada M., Ezcurra E., Runcie D. E., Schmitt J.** Functional Variants of DOG1 Control Seed Chilling Responses and Variation in Seasonal Life-History Strategies in *Arabidopsis thaliana* // PNAS, 2020. – Vol. 117. – P. 2526–2534. DOI: 10.1073/pnas.1912451117
- 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 Biosystematics, 2012. – Vol. 146, № 2. – P. 374–383. DOI: 10.1080/11263504.2011.557097
- Nomizy 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. – P. 345–352. DOI: 10.1016/S0304-4238(03)00115-8
- Pélabon C., De Giorgi F., Opedal Ø. H., Bolstad G. H., Raunsgard A., Armbruster W. S.** Is there more to within-plant variation in seed size than developmental noise? // Evol. Biol., 2021. – Vol. 48. – P. 366–377. DOI: 10.1007/s11692-021-09544-y. Springer US
- Wang W. Q., Song S. Q., Li S. H., Gan Y. Y., Wu J. H., Cheng H. Y.** Seed dormancy and germination in *Vitis amurensis* and its variation // Seed Science Research, 2011. – Vol. 21. – P. 255–265. DOI: 10.1017/S0960258511000225