

**ВЛИЯНИЕ ДЕФИЦИТА ВЛАГИ ПРИ ОСМОТИЧЕСКОМ СТРЕССЕ
НА ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН ДИКОРАСТУЩИХ ЗЛАКОВ
ВОСТОЧНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ**

**INFLUENCE OF MOISTURE DEFICIENCY IN OSMOTIC STRESS
ON SEED GERMINATION OF WILD GRASSES
IN EASTERN TRANSBAIKALIA**

В статье представлены результаты исследования механизмов адаптации ксерофитных злаков Восточного Забайкалья на ранних этапах онтогенеза. Различными методами была установлена динамика прорастания зерновок в условиях засухи. Выяснено, что наибольшую устойчивость к засухе имеют семена *Stipa krylovii* Roshev, *Tripogon chinensis* (Franch.) Hack., а *Agropyron cristatum* (L.) Beauv имел меньшие показатели всхожести.

The article presents the results of a study of adaptation mechanisms of xerophytic grasses in initial stages of ontogenesis in Eastern Transbaikalia. The dynamics of the germination of grains under the conditions of drought was established with the help of various methods. It is found that the seeds of *Stipa krylovii* Roshev, *Tripogon chinensis* (Franch.) Hack. have the greatest resistance to drought, and *Agropyron cristatum* (L.) Beauv has lower rates of germination.

Ключевые слова: прорастание семян, осмотический стресс, Poaceae.

Keywords: seed germination, osmotic stress, Poaceae.

Прорастание семян является критическим этапом в жизни растения. Прорастание включает процессы, которые начинаются с поглощения воды сухими семенами и заканчиваются удлинением эмбриональной оси [14]. Часть зародыша, как правило, зародышевый корень растягивается и проникает в окружающие зародыш структуры [5, 9, 15]. Эта стадия часто называется видимым прорастанием. Исследования [8] показали, что у многолетних злаков прорастание начинается с роста coleoptily и эпибласта, затем вытягивается coleoptily с находящейся внутри нее почечкой, последним появляется зародышевый корень. Во время этого периода семя должно адаптировать свою метаболическую программу к условиям среды [16]. Таким образом, прорастание представляет собой скоординированный комплекс событий [17], который включает кроме перечисленного экспрессию генов, участвующих в дыхании и синтезе макромолекул.

На прорастание семян влияют различные внешние условия. Ведущими факторами являются температура, влажность и аэрация. Также по данным ряда авторов, для прорастания семян некоторых растений нужен свет [1, 7].

В природе семена попадают в самые разнообразные условия, представляющие собой комплекс многочисленных климатических и почвенных факторов, тесно взаимосвязанных между собой. Они могут определяться географическим разнообразием территорий, сезонными колебаниями климата, а также микроклиматическими и почвенными особенностями.

Большое влияние на прорастание и дальнейший рост проростка оказывают неблагоприятные условия увлажнения, которые характерны для климатических условий Восточного Забайкалья. В связи с этим актуально определение способности семян изучаемых злаков прорасти в условиях различного увлажнения почвы. Проросшими принято считать семена с длиной корешка, равной половине длины семени, а у мелких семян – двойной длине [12]. Тем не менее под лабораторной всхожестью большей частью понимают просто способность семян прорасти.

Цель работы. Изучить влияние осмотического стресса на прорастание семян дикорастущих злаков Восточного Забайкалья.

Материалы и методы. Материалом для исследования являлись зрелые очищенные зерновки *S. krylovii*, *A. cristatum* и *T. chinensis*. Сбор семян исследуемых злаков проводили в различных популяциях на территории Забайкальского края (Оловянинский район, пос. Калангуй – площадка 1; Красночикойский район, окрестности с. Усть-Урлук – площадка 2; Нерчинско-Заводский район, с. Чашино-Ильдикан – площадка 3; Акшинский район, с. Курулга – площадка 4) в 2013, 2014 гг. Семена хранились в условиях лаборатории в бумажных пакетах. Изучали динамику прорастания семян злаков. Семена перед проращиванием стерилизовали с поверхности 70 %-м этиловым спиртом в течение 1 мин, затем 1 %-м раствором перманганата калия в течение 20 мин и тщательно промывали стерильной дистиллированной водой [4].

Проращивание семян проводили в различных условиях. В одном случае в качестве субстрата использовали песок, который перед опытом прокаливали в муфельной печи. Проращивали семена в условиях различной влагообеспеченности: влажность песка 30 %, 50 %, 70 % и 100 % от полной влагоемкости песка [2] в чашках Петри в термостате при температуре 21 °С. Для проведения эксперимента использовали трехкратную повторность, в каждой повторности содержалось 50 семян.

Также проводили проращивание на растворах сахаров с высоким осмотическим давлением (маннит), имитирующих условия физиологической засухи. Метод позволяет на ранних этапах онтогенеза определить относительную засухоустойчивость различных видов растений [11]. Использовались дифференцирующие растворы осмотика – с осмотическим давлением 3, 5, 7, 10, 13, 15 и 18 атм, контроль – дистиллированная вода. Проращивали в термостате при температуре 21 °С в течение 14 суток. Каждые сутки определяли количество проросших семян (в %).

Результаты. В ходе серии экспериментов провели проращивание зерновок *S. krylovii* на песке в условиях различной влагообеспеченности – от 10 до 100 % (площадка 1, 2013 г., площадка 2, 2014 г.). Результаты представлены на рис. 1, 2.

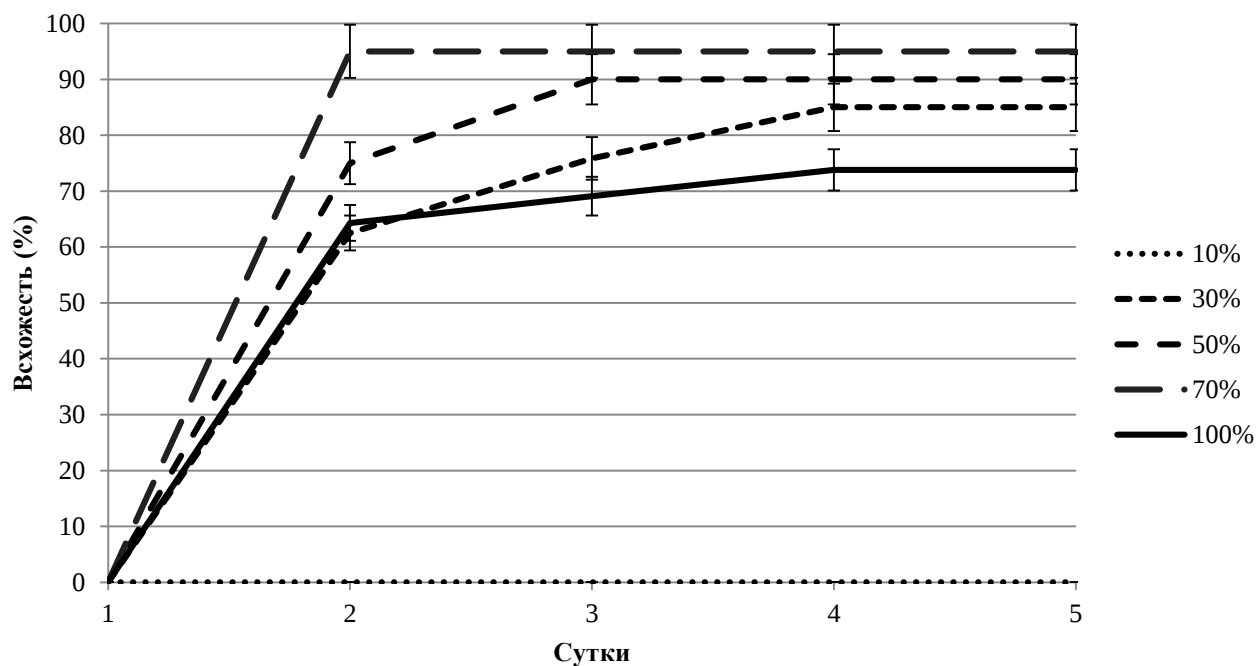


Рис. 1. Всхожесть семян *S. krylovii* (площадка 1, 2013 г.) на песке при разной влагообеспеченности

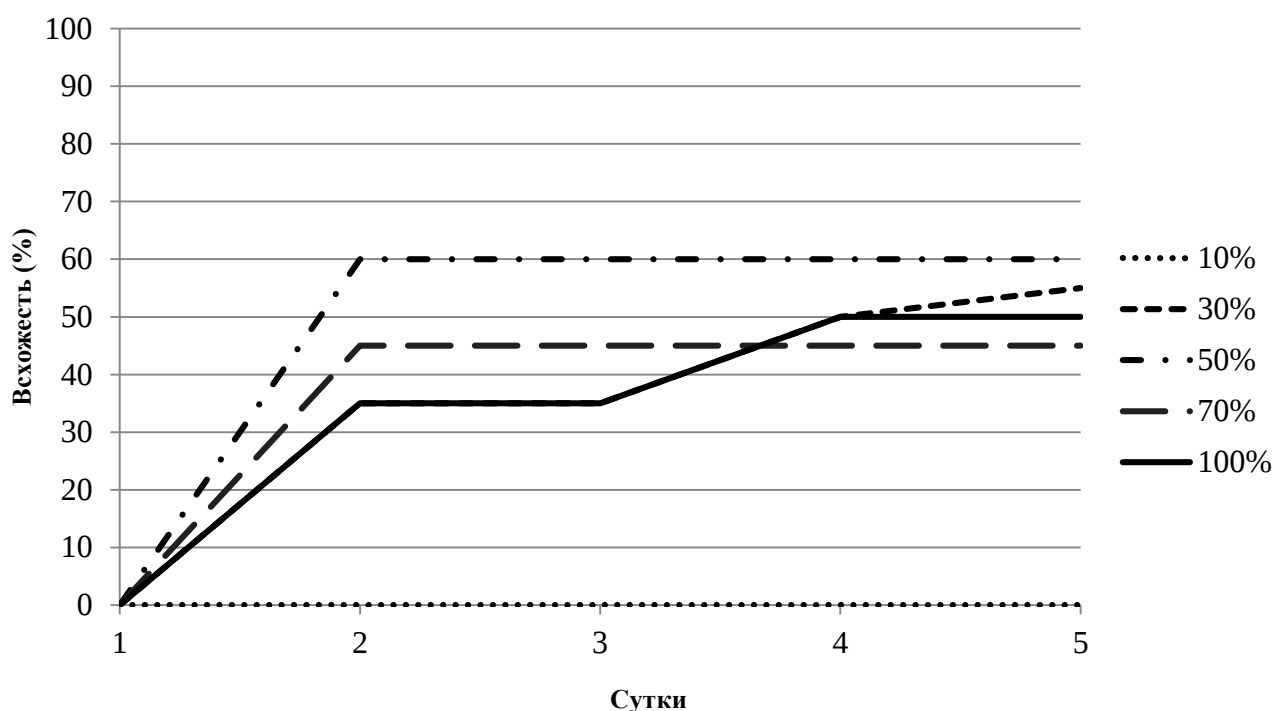


Рис. 2. Всхожесть семян *S. krylovii* (площадка 2, 2014 г.) на песке при разной влагообеспеченности

Семена, собранные на площадке 1, имеют наибольшую всхожесть при влагоемкости песка 70 %. В таких условиях на вторые сутки процент прорастания достигает максимальной величины – 95 %, и далее уже не изменяется. В условиях более низкой влагоемкости субстрата (50 %, 30 %) максимальный процент прорастания достигается на 4-е сутки (90 и 85 % соответственно). При 100 %-й влагоемкости всхожесть снизилась до 75 %. При исследовании семян *S. krylovii* из другой популяции (площадка 2) всхожесть оказалась значительно ниже. Максимальный процент всхожести (60 %) наблюдается при влагоемкости песка 50 %. При влагоемкости песка 30 % всхожесть оказалась чуть ниже (55 %), при 100 %-й всхожесть составила 50 %, и минимальное значение (45 %) отмечено при 70 %-й влагоемкости. При 10 %-м значении влагоемкости семена из обеих популяций не проросли.

Различные значения всхожести семян *S. krylovii*, собранных в разных популяциях, могут быть связаны со сроком сбора семян. Семена на площадке 1 собраны в середине сентября, а на площадке 2 – в конце августа. Возможно, что семена, собранные в августе, являются недозревшими и, несмотря на это, имеют довольно высокую всхожесть (максимально 60 %).

Исходя из полученных данных выяснено, что для исследуемого вида оптимальной влагоемкостью песка для прорастания семян являются значения 50 и 70 %. В таких условиях прорастание наступает быстрее и имеет высокие значения. При 30 и 100 % наблюдается задержка процесса прорастания, но к пятым суткам значения также оказываются довольно высокими. Это характеризует *S. krylovii* как вид с широкой экологической амплитудой по отношению к влаге.

Аналогичные исследования прорастания провели на семенах *A. cristatum*, собранных в начале августа 2013 г. (площадка 1). Результаты представлены на рис. 3.

При 10 %-й влагоемкости песка семена *A. cristatum* не прорастают. Начиная со вторых суток, наблюдается прорастание во всех пробах. Повышенное увлажнение (70 и 100 %) ускоряет процесс прорастания семян *A. Cristatum*, и всхожесть к концу опыта оказывается максимальной (к 5-м суткам составляет 95 %). При уменьшении увлажненности (30 и 50 %) наблюдается снижение всхожести семян, которая к концу 5-х суток составила 35 и 30 % соответственно. Таким образом, для *A. cristatum* оптимальными условиями увлажнения являются 70- и 100 %-я влагоемкость субстрата.

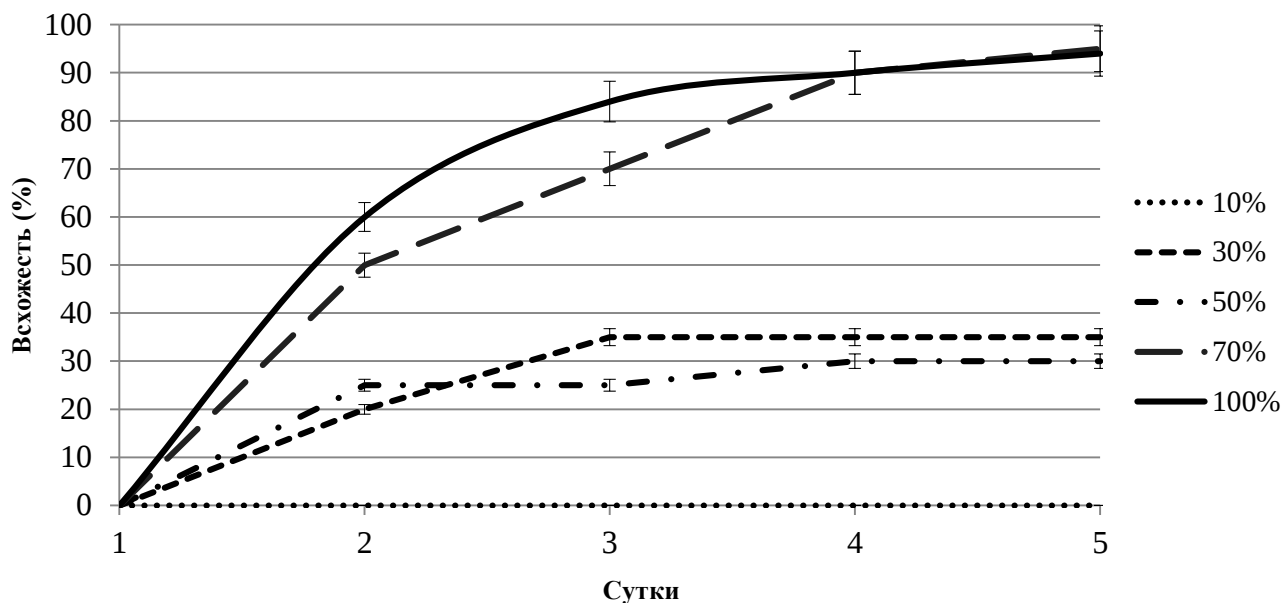


Рис. 3. Всхожесть семян *A. cristatum* (площадка 1, 2013 г.) на песке при разной влагообеспеченности

Также было изучено прорастание семян *T. chinensis* в условиях различной увлажненности субстрата (площадка 4, 2013 г., площадка 3, 2014 г.). Результаты представлены на рис. 4 и 5.

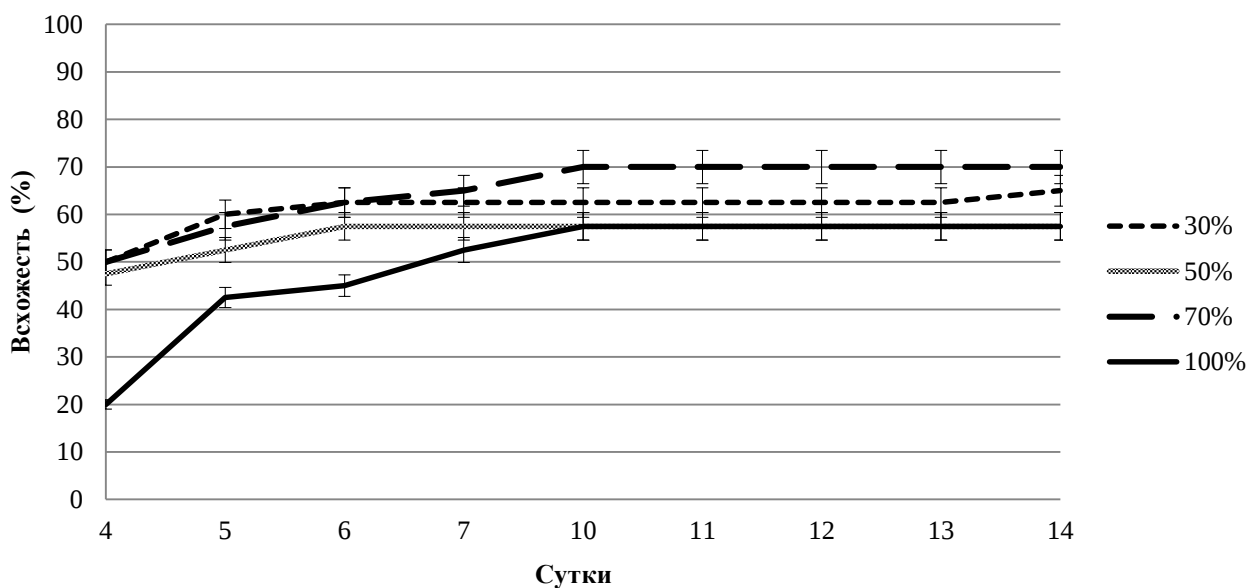


Рис. 4. Всхожесть семян *T. chinensis* (площадка 4, 2013 г.) на песке при разной влагообеспеченности

Прорастание семян *T. chinensis* в лабораторных условиях при различной влагообеспеченности было отмечено во всех пробах на 4-е сутки. Семена хорошо прорастают при влажности песка 30 %, что объясняется ксерофитной природой изучаемого злака, его способностью максимально эффективно использовать воду (процент всхожести 55 %). Более высокая влажность (в среднем 60 %) также способствует прорастанию семян, максимальная всхожесть для семян из обеих популяций отмечается при влажности песка 70 % (всхожесть составила 70 и 55 % соответственно).

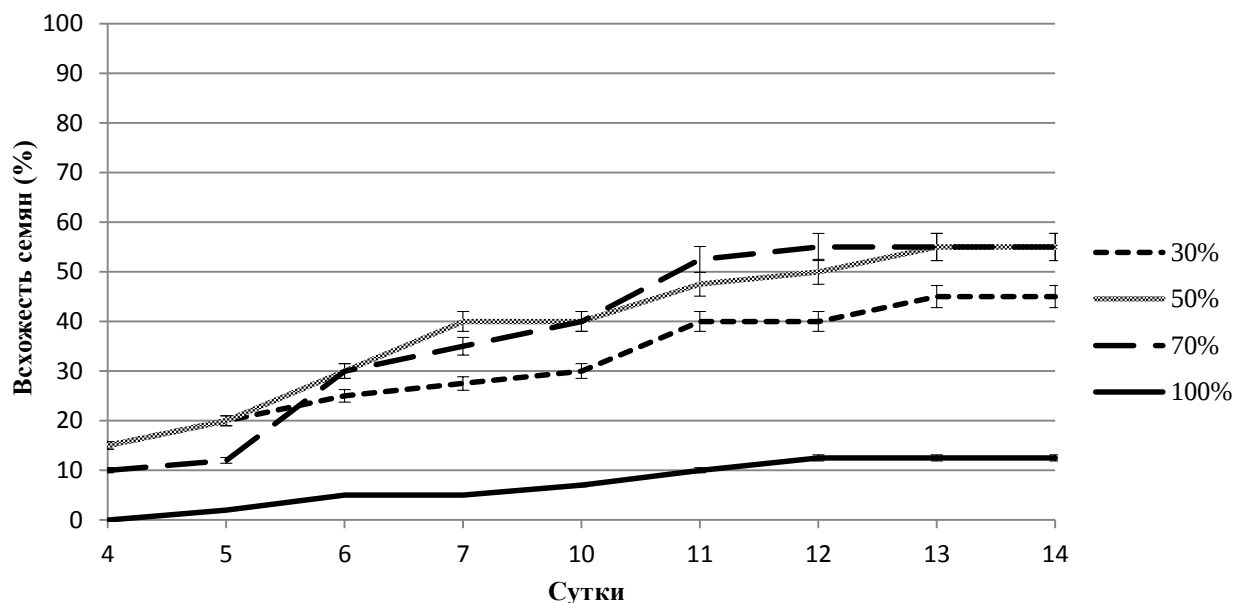


Рис. 5. Всхожесть семян *T. chinensis* (площадка 3, 2014 г.) на песке при разной влагообеспеченности

Различия в проценте всхожести семян из разных популяций можно объяснить несколько различающимися условиями созревания семян, хотя их сбор был осуществлен в одно и то же время (23–25 августа), а также климатическими особенностями районов сбора. По доступным метеорологическим данным Интернет-ресурса Climatebase.ru со станций с. Акша и с. Александровский завод, расположенных достаточно близко к районам исследований, условия характеризовались следующими особенностями: с востока на запад региона при широтном движении происходит уменьшение количества осадков и относительной влажности воздуха, особенно в вегетационный период, и средняя температура и значения максимальных температур в летний период увеличиваются. По этим показателям площадка 4 характеризуется более засушливыми условиями. Также особенностью климата Даурии являются многолетние климатические циклы с периодом около 30 лет, в которых сменяются засушливая и влажная фазы [10]. Период исследования (2013, 2014 гг.) пришелся на начало влажной фазы цикла.

Так, семена, собранные в местах с меньшей влагообеспеченностью (площадка 4), показывают большую всхожесть при проращивании в условиях недостатка влаги, оказываясь, таким образом более адаптированными к водному стрессу.

Избыточное увлажнение (100 %) негативно сказывается на прорастании семян *T. chinensis*. Экспериментально установлено, что прорастание наступает позже и процент всхожести оказывается несколько ниже. Избыточное увлажнение способствует развитию сапрофитной микрофлоры главным образом плесневых грибов, которые приводят к загниванию и гибели зерновок. Гибель семян в подобных условиях также может быть вызвана гипоксией.

Для оценки засухоустойчивости растений на ранних этапах онтогенеза проращивали семена в растворах маннита различной концентрации.

В результате исследования было выявлено, что увеличение осмотического стресса ведет к уменьшению всхожести семян *S. krylovii* (рис. 6). В контроле и при более низких значениях осмотического давления (3–10 атм) процент всхожести семян составил от 91 до 98 %. Снижение всхожести семян происходило при значениях осмотического давления от 13 атм (33 %) до 18 атм (15 %).

Для семян *T. chinensis* осмотическое давление в 5 атмосфер существенно снижает процент всхожести семян (почти в два раза). При давлении, равном 10 атм, прорастание затягивается еще на сутки, и процент всхожести оказывается в семь раз меньше по сравнению с контролем (влажная фильтровальная бумага). При более высоком осмотическом давлении

(13, 15 и 18 атм) семена исследуемого злака имеют низкие значения всхожести (8–12,5 %). Высокое осмотическое давление раствора, имитируя засуху, вызывает водный стресс у растений, который нарушает поступление воды и запуск ростовых процессов. В целом это приводит к прямым или косвенным нарушениям метаболизма, дефициту метаболической воды, накоплению различных токсических соединений и недостатку питательных веществ [3, 13], что может вызвать остановку прорастания.

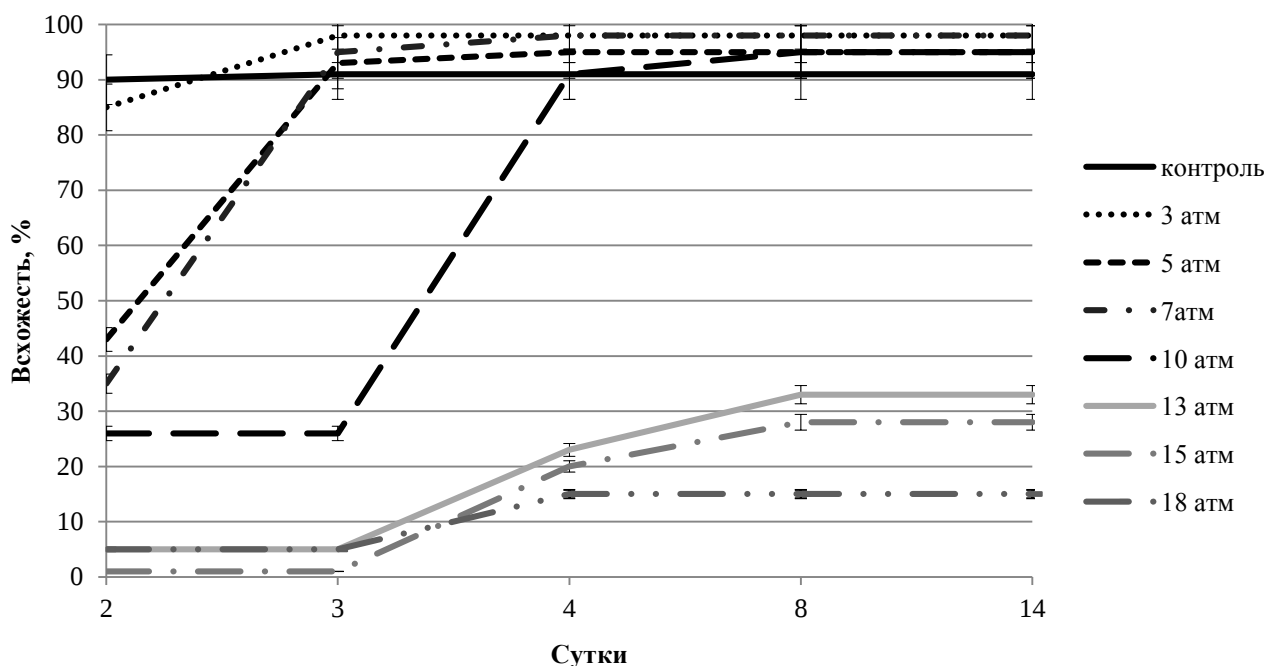


Рис. 6. Всхожесть семян *S. krylovii* (площадка 1, 2013 г.) в условиях осмотического стресса (в %)

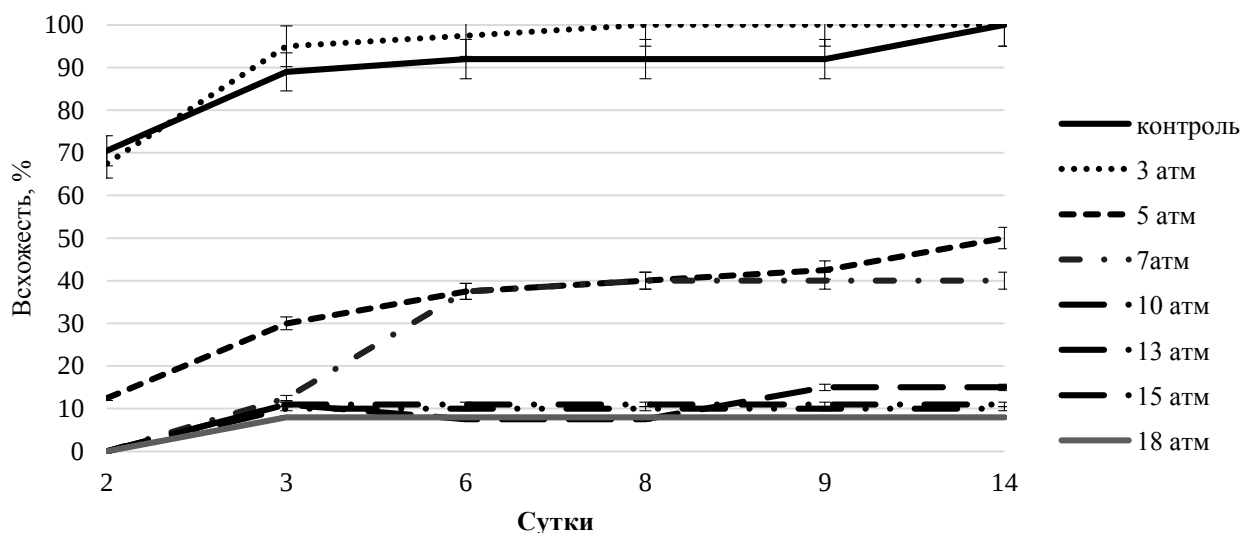


Рис. 7. Всхожесть семян *T. chinensis* (площадка 4, 2013 г.) в условиях осмотического стресса (в %)

При изучении динамики прорастания семян *A. cristatum* в условиях осмотического стресса (рис. 8) наибольшая всхожесть отмечается в контроле и при осмотическом давлении в 3 атм (всхожесть 70 и 65 % соответственно). При увеличении осмотического стресса наблюдается заметное снижение всхожести семян в два раза (35 % при 5 атм). Низкая всхожесть (10–15 %) отмечается в диапазоне осмотического давления от 7 до 13 атм. При давлении 15 и 18 атм семена этого злака не прорастают.

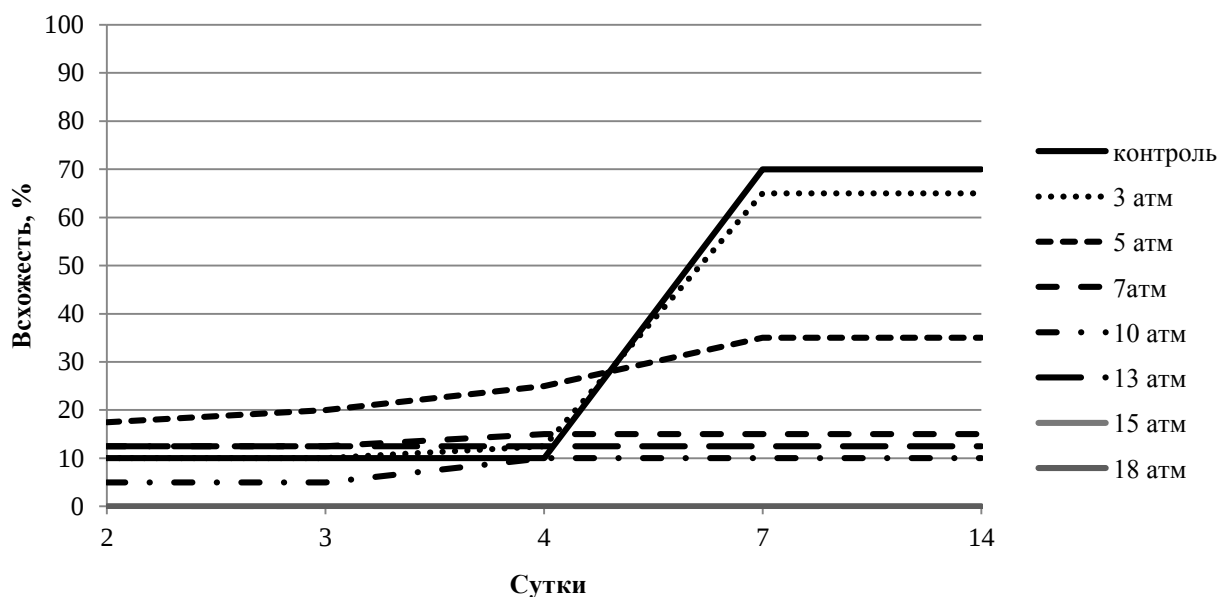


Рис. 8. Всхожесть семян *A. cristatum* (площадка 1, 2013 г.) в условиях осмотического стресса (в %)

Таким образом, изучение динамики прорастания семян злаков в условиях недостатка влаги может характеризовать их засухоустойчивость. Так, по отношению к влаге *A. cristatum* характеризуется как мезоксерофит [6]. У мезоксерофитов по сравнению с ксерофитами снижены значения максимумов транспирации, а обводненность листьев немного выше. Семена *A. cristatum* оказались наиболее чувствительны к недостатку влаги. Семена *S. krylovii* и *T. chinensis* проросли и при высоких значениях осмотического стресса (15 и 18 атм), что может доказывать принадлежность этих злаков к группе эуксерофитов, отличающихся также умеренной или пониженной скоростью транспирации и низким уровнем обводненности листьев. Эффективное использование почвенной влаги ксерофитами при прорастании помогает поддерживать численность этих видов в фитоценозах на территории Восточного Забайкалья.

Литература

1. Вайнагий И. В. Совместное действие температуры и света на прорастание семян некоторых луговых злаков // Бюл. ГБС. 1973. Вып. 87. С. 104–108.
2. ГОСТ 12038-84. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести. М. : Стандартинформ, 2011. 64 с.
3. Григорюк И. А., Петренко Н. И., Шведова О. Е., Ярошенко Е. А. Водный и азотный обмен зерновых культур в условиях разной водообеспеченности // Физиология и биохимия культурных растений. Вып. 35. 2000. № 5. С. 401–409.
4. Дмитричева Д. С., Яппаров А. Х., Дегтярева И. А. Ризосферные аборигенные микроорганизмы, способствующие росту и развитию растений // Учен. записки Казан. гос. акад. Вып. 207. 2011. С. 186–190.
5. Добрынин Г. М. Рост и формирование хлебных и кормовых злаков. Л. : Колос, 1969. 275 с.
6. Касьянова Л. Н. Экология растений Прибайкалья: водный обмен. М. : Наука, 2004. 288 с.
7. Киршин И. К. Динамика роста и генеративного развития многолетних злаков : автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск, 1967. 38 с.
8. Киршин И. К. Структура зародыша злаков и современная интерпретация природы отдельных его органов // Материалы по экологии и физиологии растений уральской флоры. Урал. гос. ун-т им. А. М. Горького. Свердловск, 1976. С. 51–57.

9. Леманн Е., Айхеле Ф. Физиология прорастания семян злаков. М. : Сельхозгиз, 1936. 483 с.
10. Мещерская А. В., Обязов В. А., Богданова Э. Г., Мирвис В. М., Ильин Б. М., Сницаренко Н. И., Голод М. П., Смирнова А. А., Обязова А. И. Изменение климата Забайкалья во второй половине XX века по данным наблюдений и ожидаемые его изменения в первой четверти XXI века // Тр. Глав. геофизич. обсерватории им. А. И. Воейкова. Вып. 559. 2009. С. 32–57.
11. Назарова Г. Д., Илли И. Э., Половинкина С. В., Парыгин И. Э. Методическое пособие для лабораторных занятий студентов агрономического факультета по специальностям 31.02.00 Агрономия и 32.04.00 Агроэкология. Иркутск : ИрГСХА, 2005. 110 с.
12. Николаева М. Г., Лянгузова И. В., Поздова Л. М. Биология семян. СПб. : Изд. СПбГУ, 1999. 232 с.
13. Сидоров В. А. Биотехнология растений. Клеточная селекция. Киев : Наукова думка, 1990. 280 с.
14. Bewley J. D, Black M. Seeds: physiology of development and germination. New York : Plenum Press, 1994 . 367 p.
15. Bewley J. D. Seed germination and dormancy // Plant Cell. 1997. № 9. P. 1055–1066.
16. Holdsworth M., Kurup S., McKibbin R. Molecular and genetic mechanisms regulating the transition from embryo development to germination // Trends in Plant Science. 1999. № 4. P. 275–280.
17. Tschining C., Meng-Chiang K., Kay-Hooi K., Sadako I., Yasuo I. Developmentally regulated expression of a peptide: N-glycanase during germination of rice seeds (*Oryza sativa*) and its purification and characterization // J Biol Chem. 2000. № 275. P. 129–134.