

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

**БЮЛЛЕТЕНЬ
ГЛАВНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО
САДА**

Выпуск 19



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА
1954

К ВОПРОСУ О СУЩНОСТИ СТРАТИФИКАЦИИ

А. В. Попцов

В практике плодводства и лесоводства широко применяется предпосевная подготовка семян — стратификация; однако сущность процессов, лежащих в основе этого приема, далеко еще не ясна.

Стратификацию обычно связывают с прохождением периода покоя семян. По этому представлению, во время стратификации проходят процессы послепосевного дозревания, в результате чего семена выводятся из состояния покоя.

Так, например, Н. А. Максимов (1948) определяет стратификацию следующим образом: «На необходимости дать семенам время для прохождения периода покоя основан чрезвычайно распространенный в плодводстве и садоводстве прием «стратификации» (стр. 375). Так же рассматривают стратификацию плодководы и лесоводы, равно как и все другие авторы, работавшие по ее изучению (Метлицкий, 1949; Шумилина, 1949; Николаева, 1950а, 1950б; Соловьева, 1949; Окнина, 1953; Туркевич, 1952; Пискарев, 1937а, б, и другие). В новейших сводках Крокера (1950), а также Крокера и Бартона (Crocker a. Barton, 1953) представлены работы американских исследователей, которые придерживаются в этом вопросе такой же точки зрения. В последнее время многие советские исследователи высказывают мнение, что во время стратификации семена проходят стадию яровизации или стадию развития, близкую к ней (Самофал, 1938; Пискарев, 1938; Стратонович, 1938; Родионов, 1950, и др.).

Литературные данные, касающиеся обмена веществ в стратифицирующихся семенах, сравнительно немногочисленны. Так, Экерсон (Eckerson, 1913) в семенах боярышника обнаружила во время стратификации повышение кислотности и способности к набуханию, а также возрастание активности окислительных ферментов. Пэк (Pack, 1921а, б) на семенах виргинского можжевельника показал, что во время стратификации возрастает общая и активная кислотность семян, содержание жиров и белков в них уменьшается, увеличивается содержание аминокислот, в 2 раза возрастает активность каталазы, происходит передвижение питательных веществ из эндосперма в зародыш. Кроме того, им отмечены в семенах и некоторые другие изменения.

Дэвис (Davis, 1927) подробно исследовал биохимические изменения в стратифицирующихся семенах *Cornus florida*, *Sambucus canadensis*, *Berberis Thunbergii* и пришел к заключению, что при стратификации происходит накопление подвижных, легко усвояемых соединений: углеводов (сахара, крахмал, локализованный в подсемядольном колене и прилегающих слоях эндосперма), аминокислот и растворимых белков. Флеминг (Fleming, 1931, 1934а, б) на семенах рябины и родотипа (*Rhodotypos kerryoides*) обнаружила подобный же характер изменения веществ, а также возрастание активности каталазы, пероксидазы и липазы.

А. И. Стратонович (1938) нашел, что в семенах бересклета в результате стратификации уменьшается содержание жира и белка, появляются сахара и крахмал. В. Л. Кретович и сотрудники (1950) при исследовании влияния стратификации на семена бересклета бородавчатого установил в них наличие ряда биохимических изменений, а именно: превращение белков и жиров в более простые мобильные соединения, изменение содержания крахмала и сахарозы, увеличение содержания глутатиона. С началом видимого роста зародыша появлялась аскорбиновая кислота.

Таким образом, все приведенные данные показывают, что при стратификации повышается активность гидролитических и окислительных ферментов, происходит переход веществ в более простую подвижную форму. Общий ход и направление обмена веществ в стратифицирующихся семенах сходен с направлением обмена, характерного для прорастающих семян. В некоторых случаях сходство этих процессов весьма значительно. Например, В. Л. Крегович с сотрудниками (1950) установил, что аскорбиновая кислота появляется в семенах бересклета только с началом видимого роста зародыша. Это же самое наблюдается и в прорастающих семенах пшеницы, у которой появление аскорбиновой кислоты отмечено только на 3-й день прорастания, т. е. и здесь связано с ростом зародыша (Крегович, Бундель и Дроздова, 1948).

Все изложенное позволяет высказать предположение, что в семенах во время стратификации происходит процесс не послеуборочного дозревания, а прорастания.

Изучая в 1933—1934 гг. стратификацию семян тау-сагыза и кок-сагыза, мы пришли к заключению, что в основном эта подготовка семян сводится к начальным фазам процесса прорастания — набуханию и «биохимической фазе» — фазе превращения веществ (Попцов, 1934). Мы считаем возможным, что то же происходит и у семян древесно-кустарниковых пород. Это подтверждается прежде всего характером описанных выше биохимических изменений, происходящих в стратифицирующихся семенах. Однако возникает вопрос, могут ли семена во время стратификации действительно перейти к непосредственному росту зародыша, а не ограничиваться только процессами «подготовки». Имеющиеся данные позволяют ответить на этот вопрос положительно. В нашей работе с семенами четырех видов багрянника (Попцов и Буч, 1954) 100%-ное прорастание было получено при продлении стратификации, проводившейся при 5—6°, до 100—120 дней (прорастивание при 10—12° уже задерживало прорастание и снижало общую всхожесть).

Коблет (Koblett, 1937) приводит следующие данные по прорастанию семян семечковых плодовых растений как во время стратификации при температуре 6°, так и при более высоких температурах (табл. 1):

Таблица 1
Прорастание семян семечковых в процессе стратификации при 6° и более высоких температурах

Порода	№ образцов	Температура	Проросло семян (в %) за период (в днях)				
			30	60	90	120	150
Яблоня	1	6	0	4,5	36,0	85,0	93,5
		11	0	1,5	5,0	16,0	33,0
		20	0	0	0	0	0
	2	6	0	0	22,7	80,0	92,5
		11	0	0,5	0,5	1,0	—
		20	0	0	0	0	—
Груша	—	6	5,0	18,0	53,5	89,0	93,5
		11	2,0	7,0	17,5	42,5	75,0
Айва	1	6	1,5	9,5	90,0	95,0	95,0
		11	0,5	19,0	44,5	69,0	78,0
		20	1,5	1,5	1,5	3,0	3,0
	2	6	0	29,3	83,3	87,0	87,3
		10	7,5	19,5	32,5	54,0	64,5
		20	1,0	1,3	1,3	2,7	2,7

В опытах Н. В. Туркевича (1952) семена черемухи, бересклета европейского, абрикоса, яблони (*Malus silvestris*), клена (*Acer negundo*) и бирючины прорастали во время стратификации при 3—5°. При более высоких температурах семена прорастали хуже или вовсе не прорастали. Эти примеры можно значительно умножить.

Указанные данные приводят к заключению, что семена, нуждающиеся в стратификации, относятся к типу семян, обладающих низким температурным оптимумом прорастания, примерно совпадающим в данном случае с температурными условиями стратификации.

Находится ли сам зародыш этих семян в состоянии покоя или затрудненность прорастания обуславливается другими причинами? Неоднократно указывалось, что очень большое влияние на прорастание семян оказывают семенные покровы, а также перисперм и эндосперм, иногда полностью окружающие зародыш. Разные исследователи, в зависимости от методики работы, а также, повидимому, и от состояния семян, получали в соответствующих опытах не одинаковые результаты. Многие авторы — М. А. Зеленский (1939), М. О. Соловьева (Соловйова, 1949), Флемион (Flemion, 1934), Фе (Veh, 1936), Ниу (Nihous, 1939) и другие обнаружили, что зародыши, выделенные из нестратифицированных семян, хорошо прорастают. Фе и Ниу приходят к выводу, что периода покоя зародыши этих семян не имеют и в послеплодочном дозревании не нуждаются. Остальные же авторы указывают, что выделенные зародыши прорастают далеко не все, у части видов прорастание идет очень медленно, а для растений, полученных из нестратифицированных семян, характерна ограниченность роста, курчавость листьев и т. д. В тех случаях, когда зародыш не вычленяется, а получает возможность свободного прорастания благодаря надрезам кожуры и эндосперма в области корешка зародыша, результаты прорастания в общем лучше, чем при вычленении зародыша (Кретович и сотрудники, 1950; Николаева, 1950).

Все же приходится допустить, что в некоторых случаях и сам зародыш может находиться в состоянии, которое не благоприятствует быстрому прорастанию. Так, наблюдения М. Г. Николаевой (1950 б) и Флемион (Flemion, 1938) указывают на явную затрудненность передвижения воды в тканях таких зародышей, что свидетельствует о недостаточной проницаемости для воды их тканей.

На основании всего сказанного можно прийти к выводу, что стратификация представляет собой медленное прорастание семян при низкой температуре. Кожура семени и, в еще большей степени, эндосперм и перисперм, образующие вокруг зародыша плотные покровы, тормозят его прорастание. Эти препятствия со стороны кожуры и эндосперма отнюдь не механические, а физиологические; в основном они сводятся к затруднению газообмена, к затруднению дыхания. Иногда дыхание осложняется еще и недостаточной проницаемостью тканей самого зародыша. Выделенные же из нестратифицированных семян зародыши, как правило, прорастают также и при более высоких температурах, причем «стратификационные» температуры вовсе не являются для зародышей температурным оптимумом.

Основные моменты, позволяющие до известной степени объяснить, почему именно данные семена могут прорастать только при низких температурах, следующие: 1) необходимый для дыхания кислород поступает в семя только в растворенном в воде виде; 2) растворимость кислорода в воде с понижением температуры увеличивается; 3) интенсивность дыхания (а следовательно, потребность зародыша в кислороде) с понижением температуры значительно уменьшается (термический коэффициент дыха-

ния равен 2—3); 4) хотя проницаемость тканей для кислорода также уменьшается по мере понижения температуры, но в значительно меньшей степени, поскольку эта проницаемость связана с процессами диффузии и осмоса, имеющими термический коэффициент 1,1—1,3.

Отсюда следует, что по мере снижения температуры потребность зародыша в кислороде уменьшается в значительно большей степени, чем проницаемость для кислорода тканей семени, окружающих зародыш. В результате этого определенное сочетание условий может обеспечить доступ кислорода к зародышу в количестве, необходимом для начала его активной жизнедеятельности. Такое сочетание, как следует из всего сказанного, может осуществиться только при низких температурах. С данной точки зрения вполне объяснима и характерная узость температурного интервала, внутри которого данные семена могут прорасти.

Способность свежесобранных семян льна и хлебных злаков прорасти только при низких температурах А. Н. Сутулов (1923) и В. Л. Кретович (1945) объясняли лишь большей растворимостью кислорода в воде при низкой температуре. Нам представляется, что один этот факт совершенно недостаточен для объяснения данного явления. Внешняя среда может быть богата кислородом и тем не менее семена не будут прорасти, если на пути кислорода к зародышу находится семенная кожура или живые ткани с недостаточной для кислорода проницаемостью. Нужно именно сочетание соответствующих условий, т. е. уровня потребности зародыша в кислороде с достаточной степенью проницаемости окружающих его структур; это сочетание может осуществиться в данном случае лишь в определенном интервале пониженных температур.

Послеуборочное состояние семян хлебных злаков и льна имеет несомненные черты сходства с описанными выше особенностями семян, требующих стратификации. Но то, что у последних выражено резко, здесь проявляется в смягченной форме: 1) в свежесобранном состоянии семена хлебных злаков, льна, горчицы проращают лишь при более низких температурах, чем обычно; 2) предварительное выдерживание их при низких температурах (от 0° до +10°) в течение нескольких дней (3—10) сообщает им способность к прорастанию также и при более высоких температурах; 3) причиной такой особенности свежесобранных семян служит состояние семенной оболочки (а для льна, по видимому, также и андосперма).

Нарушение оболочки или выделение зародышей ведет к их беспрепятственному прорастанию как при низких, так и при более высоких температурах. Семена хлебных злаков и льна «дозревают» т. е. становятся способными прорасти в широкой температурной зоне и в воздушно-сухом виде; состояние же большинства семян, из числа нуждающихся в стратификации, в этих условиях не изменяется.

Оба этих крайних типа семян связаны рядом промежуточных, у которых способность «дозревать» в воздушно-сухом состоянии выражена в большей или меньшей степени. Таким образом, начиная от свежесобранных семян хлебных злаков и льна и кончая семенами древесно-кустарниковых пород, затрудненное прорастание может быть объяснено исходя из одного и того же принципа.

Возможно, что затруднения в газообмене, наблюдающиеся при дыхании таких семян, не остаются без последствий. По Торнтону (Thornton, 1945), вследствие препятствий в проникновении кислорода возникает частично анаэробное дыхание, приводящее к образованию и накоплению веществ промежуточного характера. Эти вещества могут служить специфическими ингибиторами ряда реакций и таким образом затруднять прорастание. Торнтон допускает при этом, что затруднения в дыхании могут

наступить уже во время созревания семени. Это также может повлечь за собой образование веществ, тормозящих прорастание.

Медленность процесса прорастания при стратификации может объясняться, следовательно, не только затрудненным доступом кислорода к зародышу, но и тем, что при прорастании семени его окислительной системе приходится попутно устранять эти вещества промежуточного характера. Однако нужно ли для объяснения медленного прорастания этих семян привлекать схему Торнтона или же для этого вполне достаточно одного представления о чрезвычайной затрудненности проникновения кислорода к зародышу, причиной которой является наличие нескольких барьеров в виде неживых и живых тканей с пониженной проницаемостью, можно решить только путем непосредственного исследования.

Одним из важнейших результатов стратификации является приобретение семенами способности прорасти при более высоких температурах, однако в этом отношении общего правила нет. Некоторые семена после стратификации могут прорасти даже при 30—35°, например семена багрянников (Попцов и Буч, 1954). У большей же части семян температурная граница прорастания семян после стратификации чаще находится на уровне 20—25° (Koblett, 1937; Roe, 1941). Стратифицированные семена можжевельника лучше всего прорастают при 5°, т. е. при температуре стратификации; при 10° прорастание их замедляется, а температура 15° для прорастания явно неблагоприятна. Поэтому семена некоторых пород, даже после правильно проведенной стратификации, в некоторых случаях плохо всходят (например, при наступлении теплой или жаркой погоды).

Способность к прорастанию при более высоких температурах семена приобретают во время стратификации только по истечении известного срока, после того как процесс прорастания при низких температурах в достаточной мере продвинется. Этот вопрос остается пока мало исследованным.

ЛИТЕРАТУРА

- Зеленский М. А. О периоде «покоя» груши. Докл. ВАСХНИЛ, 1939, № 15.
- Кретович В. Л. Физиолого-биохимические основы хранения зерна. Изд-во АН СССР, М., 1945.
- Кретович В. Л., Бундель А. А., Дроздова Т. В. Сульфгидрильные соединения и аскорбиновая кислота в прорастающем и созревающем семени. «Биохимия», 1948, т. 13, вып. 4.
- Кретович В. Л., Смирнова Т. И., Бундель А. А., Печникова С. С. Исследование прорастания семян бересклета бородавчатого. Докл. АН СССР, 1950, LXXIII, № 3.
- Крокер В. Рост растений (пер. с англ.). Изд. иностр. л-ры, М., 1950.
- Максимов Н. А. Краткий курс физиологии растений. М., 1948.
- Метлицкий З. А. Плодовый питомник. Сельхозгиз, М., 1949.
- Николаева М. Г. Физиологическое изучение покоя и прорастания семян *Fegula L.* Экспериментальная ботаника. Тр. БИН, сер. IV, 1950а, вып. 7.
- Николаева М. Г. О прорастании зародышей семян бересклета европейского. Докл. АН СССР, 1950б, № 1.
- Окнина Е. З. Процесс стратификации семян косточковых и семечковых плодовых растений. Тр. Ин-та физиол. растений им. К. А. Тимирязева, т. VIII, вып. 1, 1953.
- Пискарев В. И. Влияние покровов семени на прорастание семян плодовых культур. «За мичуринское плодоводство», 1937а, № 2.
- Пискарев В. И. Продолжительность периода покоя у семян плодовых культур. «За мичуринское плодоводство», 1937б, № 5—6.
- Пискарев В. И. Проращивание семян, не прошедших периода покоя. «За мичуринское плодоводство», 1938, № 5.
- Попцов А. В. К вопросу о стратификации. «Сов. каучук», 1934, № 5.
- Попцов А. В., Буч Т. Г. О прорастании семян багрянников. Бюлл. Гл. бот. сада, 1954, вып. 17.

- Родинон А. П. Изучение стадии яровизации у персика и песчаной вишни. Изв. АН СССР, сер. биол., 1950, № 2.
- Самофал С. А. Яровизация многолетних лесных растений. «В защиту леса», 1938, № 1.
- Словцова М. О. Фізіологічні особливості проростання насіння плодих культур. Тр. Бот. саду ім. акад. О. З. Фоміна, № 19, 1949.
- Стратонович А. И. Проращивание семян бересклета и теория стадийного развития растений. «Лесная индустрия», 1938, № 2.
- Сутулов А. Н. Льняное семя. «Новая деревня», М., 1923.
- Туркевич Н. В. Послеуборочное дозревание семян деревьев и кустарников. Тр. Бот. сада им. акад. А. Фомина, № 22, 1952.
- Шумилина З. К. Подготовка к посеву семян древесных и кустарниковых пород, 1949.
- Crocker W. a. Barton L. Physiology of seeds, 1953.
- Davis O. Germination a. early growth of *Cornus florida*, *Sambucus canadensis* a. *Berberis Thunbergii*. Botanical Gazette, 1927, v. 84, № 3.
- Esckerson S. A. Physiological a. chemical study of after-ripening. Botanical Gazette, 1913, v. 55, № 4.
- Flemion F. After-ripening, germinating. a. vitality of seeds of *Sorbus aucuparia* L. Contr. Boyce-Thompson Institute, 1931, v. 3.
- Flemion F. Physiological a. chemical studies of after-ripening of *Rhodotypos kerrioides* seeds. Contr. Boyce-Thompson Institute, 1934a, v. 6.
- Flemion F. Dwarf seedlings from non-after-ripening embryos of peach, apple a. hawthorn. Contr. Boyce-Thompson Institute, 1934 b, v. 6.
- Flemion F. Breaking the dormancy of seeds of *Crataegus* species. Contr. Boyce-Thompson Institute, 1938, v. 9.
- Koblett R. Untersuchungen über die Keimung von Kernobstsaamen. Proc. International Seed Testing Association, 1937, v. 9, № 2.
- Nihous M. Considérations sur le repos des semences de quelques Rosacées (Pomacées). Compte rendus des Séances de la Société de Biologie, 1939, v. 132, № 23.
- Pack D. Chemistry of after-ripening, germination, and seedling development of Juniper seeds. Botanical Gazette, 1921a, v. 72.
- Pack D. After-ripening a. germination of *Juniperum* seeds. Botanical Gazette. 1921b, v. 71.
- Roos E. Effect of temperature on seed germination. Journal Forestry, 1941, v. 39, № 4.
- Thornton N. Importance of oxygen supply in secondary dormancy a. its relation to the inhibiting mechanism regulation dormancy. Contrib. Boyce-Thompson Institute, 1945, v. 13, № 10.
- Veh R. Experimenteller Beitrag zur Frage nach Wesen u. Bedeutung pflanzlicher Entwicklungshemmungen. Berichte der Deutsch. botanisch. Gesellschaft, 1936, B. 54, № 2.

Главный ботанический сад
Академии Наук СССР

СОСТОЯНИЕ ПРОТОПЛАЗМЫ КЛЕТОК ЦВЕТЧНЫХ ПОЧЕК ВО ВРЕМЯ ЗИМНЕГО ПОКОЯ

Т. П. Петровская

Переход растений в состояние покоя способствует повышению их устойчивости против неблагоприятных внешних условий. В протоплазме клеток растений, находящихся в состоянии покоя, происходят сложные физиолого-биохимические процессы, связанные с некоторой перестройкой структуры протоплазмы. Изменяются некоторые свойства протопласта клеток. Протоплазма обезвоживается, и способность ее к набуханию понижается. На поверхности протоплазмы как со стороны клеточной стенки, так и со стороны вакуоли накапливаются жиры и липиды, некото-