

БИОЛОГИЯ  
РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ВИДОВ  
ФЛОРЫ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

© 2020 г. Т. В. Ступникова\*

Благовещенский государственный педагогический университет, г. Благовещенск, Россия

\*e-mail: [stupnikovat@yandex.ru](mailto:stupnikovat@yandex.ru)

Поступила в редакцию 15.04.2019 г.

После доработки 18.07.2019 г.

Принята к публикации 18.03.2020 г.

Изучены биологические особенности семян 64 видов растений российского Дальнего Востока. Выявлены показатели качества и лабораторной всхожести семян, условия и динамика их прорастания, тип органического покоя и методы его нарушения. Определена роль света как фактора покоя семян. Разработаны рекомендации по семенному воспроизводству видов в культуре.

**Ключевые слова:** дикорастущие виды, всхожесть, качество семян, органический покой, Российский Дальний Восток

**DOI:** 10.31857/S0033994620020090

В 1995 г. Россия ратифицировала международную конвенцию по сохранению биоразнообразия. Тем не менее, процесс катастрофического изменения и сокращения площади природных экосистем до сих пор продолжается. Активная антропогенная нагрузка приводит к снижению числа особей в популяциях, нарушению естественного возобновления видов растений. На Дальнем Востоке России (ДВР) к наиболее негативным воздействиям следует отнести пожары, которые носят периодический, а нередко и катастрофический характер, разработку месторождений полезных ископаемых, создание гидроэлектростанций и затопление территорий под водохранилища, вырубку леса, строительство нефтепроводов, дорог, линий электропередач и других объектов коммуникаций.

Сохранение вида как элемента местной флоры зависит от многих факторов, среди которых важное место занимает возможность формирования полноценных семян и их прорастания. При организации *ex situ* хранения растений чрезвычайно важной является информация об исходном качестве семян. Если известно, что у большинства культурных растений, размножаемых семенами, может быть достигнута очень высокая всхожесть, то для диких видов информация о пределах всхожести семян весьма ограничена. Целесообразным является выявление природы органического покоя семян, поскольку на практике это создает дополнительные трудности по созданию коллекций и введению видов в культуру. Сведения о биологических особенностях семян необходимы также

для определения приоритетных объектов при одновременном хранении диаспор растений [1].

Следует отметить, что в настоящее время интерес к данному направлению исследования связан с перспективой создания криобанка семян дальневосточных видов. Однако в целом это направление остается еще слабо изученным. Достаточно отметить, что из более четырех тысяч видов, произрастающих на территории ДВР, только около 200 рассматриваются в обобщающих сводках [2–4]. Дополняют указанные работы сведения о биологии семян, касающиеся в основном редких, исчезающих и эндемичных видов региональной флоры [5–8].

Цель работы – изучить тип органического покоя семян, показатели качества и лабораторной всхожести семян, условия и динамику прорастания семян и разработать рекомендации по семенному воспроизводству видов.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом в опыте послужили 74 образца семян (односемянных плодов) 64 видов из 44 родов и 21 семейства (звездочкой отмечены виды, занесенные в Красную книгу Российской Федерации [9], двумя звездочками – виды, занесенные в региональные Красные книги [10, 11]): *Allium gubanovii* Kamelin, *A. ochotense* Prokh., *A. ramosum* L., *A. senescens* L., *A. splendens* Willd. ex Schult. et Schult. f. (Alliaceae); *Angelica cincta* H. Boissieu, *A. czernaevia* (Fisch. et C.A. Mey.) Kitag., *A. maximowiczii* Benth. ex Maxim., *Bupleurum longiradiatum*

Turcz., *B. scorzonifolium* Willd., *Kitagawia terebinthacea* (Fisch. ex Trevir.) Pimenov, *Sium suave* Walter (Apiaceae); *Metaplexis japonica* (Thunb.) Makino, *Pycnostelma paniculatum* K.Schum., (Asclepiadaceae); *Asparagus oligoclonus* Maxim., *A. schoberioides* Kunth (Asparagaceae); *Cardamine prorepens* Fisch. ex DC., *Cardaminopsis petraea* (L.) Hiitonen, *Draba nemorosa* L. (Brassicaceae); *Adenophora gmelinii* Fisch., *A. pere-skiifolia* G.Don, *A. sublata* Kom., *A. verticillata* Fisch., *Campanula cephalotes* Fisch. ex Fed., *C. punctata* Lam., *Lobelia sessilifolia* Lamb. (Campanulaceae); \*\**Arenaria redowskii* Cham. et Schldtl., *Dianthus chinensis* L., *D. superbus* L., *Eremogone juncea* (M.Bieb.) Fenzl, *Minuartia laricina* Mattf., *Silene firma* Siebold et Zucc., *S. jeniseensis* Willd. (Caryophyllaceae); *Convallaria keiskei* Miq., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce (Convallariaceae); *Orostachys malacophylla* (Pall.) Fisch., *O. spinosa* (L.) Sweet (Crassulaceae); \**Dioscorea nipponica* Makino (Dioscoreaceae); *Scabiosa lachnophylla* Kitag. (Dipsacaceae); *Phyllo-doce caerulea* (L.) Bab., *Rhododendron aureum* Georgi (Ericaceae); *Securinega suffruticosa* (Pall.) Rehder (Euphorbiaceae), *Halenia corniculata* (L.) Cornaz, *Ophelia diluta* Ledeb. (Gentianaceae); *Hemerocallis middendorffii* Trautv. et C.A. Mey., *H. minor* Mill. (Hemerocallidaceae); *Fritillaria maximowiczii* Freyn, *Lilium pensylvanicum* Ker Gawl. (Liliaceae), *Veratrum ussuriense* Nakai (Melanthiaceae); *Aconogonon divaricatum* (L.) Nakai (Polygonaceae); *Androsace septentrionalis* L., \*\**Cortusa amurensis* Fed., *Primula farinosa* L. (Primulaceae); *Aconitum kusnezoffii* Rchb., *Aquilegia oxysepala* Trautv. et C.A. Mey., *Clematis fusca* Turcz., *C. hexapetala* Pall., *C. manschurica* Rupr., *Leptopyrum fumaroides* Rchb., *Thalictrum amurense* Maxim., *Th. contortum* L., *Th. minus* L. (Ranunculaceae); *Sanguisorba officinalis* L., *Sieversia pusilla* Hultén (Rosaceae).

Из 64 изученных видов 53 вида являются многолетними травянистыми поликарпиками, 6 видов — одно-двулетними монокарпиками, одним видом представлены жизненные формы: вечнозеленый стланец, летнезеленый кустарник, вечнозеленый кустарничек, полукустарник и полукустарничек [12]. Исследуемые виды встречаются в различных растительных сообществах, включая горные тундры, хвойные и лиственные леса, луга, болота, степные участки и галечники. Все они адаптированы к зимним отрицательным температурам.

Среди изученных видов 32 вида применяются в народной медицине, 4 вида (*Convallaria keiskei*, *Dioscorea nipponica*, *Sanguisorba officinalis*, *Securinega suffruticosa*) используются в официальной медицине [13], 42 — декоративны, есть также медоносы и пищевые растения.

Семена собирали в природных популяциях на территории Амурской обл. (Благовещенский, Бурейский, Тамбовский, Свободненский, Мазановский, Зейский р-ны) и Хабаровского края (отро-

ги Кур-Урмийского горного хребта в среднем течение р. Ярап) в 2014–2017 гг. Морфологические особенности семян изучали с помощью бинокулярного стереоскопического микроскопа Nikon SMZ 645, оборудованного окулярной камерой серии TourCam. Массу семян определяли, взвешивая 3 пробы (по 100 семян в каждой пробе), размеры — в 30-кратной повторности.

Семена прорастивали с учетом имеющихся рекомендаций [2, 3, 14, 15]; при отсутствии сведений условия проращивания подбирали эмпирически. Проращивание проводилось при  $23 \pm 1^\circ\text{C}$  на свету (использовали 12-ти часовое освещение) и в темноте, при  $7 \pm 1^\circ\text{C}$  в бытовом холодильнике. Для доразвития зародыша семена некоторых видов проращивали в климатической камере RUMED Type 1001 bis 1601 при 12-ти часовом освещении, 50% относительной влажности и переменных температурах в течение суток:  $8^\circ\text{C}$  — 12 ч,  $22^\circ\text{C}$  — 12 ч, а затем — при постоянной температуре. Холодную стратификацию проводили при температуре  $2^\circ\text{C}$ . Семена проращивали в стеклянных чашках Петри на ватно-бумажных матрасиках, увлажненных водопроводной водой. Лабораторную всхожесть определяли по методике, разработанной Г.Е. Левицкой [16] для дикорастущих видов Подмосковья. Всхожесть семян большинства видов определяли в выборке 200 шт. ( $4 \times 50$ ), для крупных семян использовали выборку 150 шт. ( $6 \times 25$ ), для семян с низким качеством — 200 шт. ( $8 \times 25$ ). В соответствии с рекомендациями [17], жизнеспособными считали проросшие и непроросшие (твердые) свежесобранные семена.

В таблицах представлены средние значения и их стандартные ошибки. Для определения статистической значимости различий параметров семян одного вида использовали непарный критерий *t* Стьюдента. Латинские названия растений в работе приведены в соответствии с международной базой The International Plant Names Index.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Перед постановкой опытов по проращиванию семян были изучены их морфологические особенности. Изучение внешнего строения семян показало, что форма, поверхность, окраска, а также выросты на поверхности семян видоспецифичны. Величины, характеризующие размеры и массу семян, могут изменяться в зависимости от года сбора и местообитания вида (табл. 1). Так, семена *Securinega suffruticosa*, собранные в разные годы в одной и той же популяции, различались массой, длиной и шириной, в то время как семена, собранные в разных популяциях приблизительно в одно и то же время, не имели достоверных различий линейно-весовых параметров семян. На примере некоторых видов (*Eremogone juncea*, *Hemerocallis minor*) можно отметить, что разнице в

**Таблица 1.** Масса и размеры семян изучаемых видов  
**Table 1.** Seed size and seed weight of the studied species

Вид Species	Дата сбора семян Seed collection date	Параметры семян (среднее значение и ошибка) Seed parameters (mean and standard error)		
		масса*, мг weight, mg	длина**, мм length, mm	ширина**, мм width, mm
<i>Aconitum kusnezoffii</i>	30.09.2016	154.97 ± 3.7	3.22 ± 0.04	2.06 ± 0.04
<i>Aconogonon divaricatum</i>				
плоды carpus	13.09.2015	575.63 ± 29.0	5.41 ± 0.08	2.80 ± 0.05
семена seeds		312.8 ± 5.05	2.23 ± 0.02	1.86 ± 0.02
<i>Adenophora gmelinii</i>	17.09.2015	15.10 ± 0.21	1.39 ± 0.01	0.44 ± 0.01
<i>A. pereskiifolia</i>	17.09.2015	18.67 ± 1.38	1.18 ± 0.02	0.68 ± 0.01
<i>A. sublata</i>	29.09.2015	23.5 ± 2.0	1.54 ± 0.02	0.75 ± 0.01
<i>A. verticillata</i>	17.09.2015	25.70 ± 0.4	1.34 ± 0.02	0.65 ± 0.01
<i>Allium gubanovii</i>	31.07.2015	92.27 ± 3.64	3.07 ± 0.08	1.39 ± 0.02
<i>A. ochotense</i>	20.07.2014	752.3 ± 4.4	2.48 ± 0.05	2.37 ± 0.05
<i>A. ramosum</i>	08.08.2014	284.5 ± 8.4 <sup>a</sup>	3.62 ± 0.04 <sup>a</sup>	2.38 ± 0.04 <sup>a</sup>
	02.09.2015	314.7 ± 10.28 <sup>b</sup>	3.68 ± 0.04 <sup>a</sup>	2.36 ± 0.04 <sup>a</sup>
<i>A. senescens</i>	04.10.2015	215.33 ± 2.51	2.63 ± 0.04	1.68 ± 0.03
<i>A. splendens</i>	13.08.2016	140.7 ± 1.78	3.09 ± 0.03	1.39 ± 0.03
<i>Androsace septentrionalis</i>	19.06.2015	8.17 ± 0.09	0.94 ± 0.06	0.7 ± 0.03
<i>Angelica cincta</i>	29.09.2016	211.23 ± 5.19	4.03 ± 0.08	3.28 ± 0.06
<i>A. czernaevia</i>	25.09.2015	69.90 ± 0.61	2.31 ± 0.03	1.72 ± 0.03
<i>A. maximowiczii</i>	24.09.2016	84.50 ± 2.0	2.72 ± 0.08	1.82 ± 0.06
<i>Aquilegia oxysepala</i>	10.08.2016	138.0 ± 0.29	2.06 ± 0.03	0.96 ± 0.01
<i>Arenaria redowskii</i>	14.08.2016	12.40 ± 0.15	0.73 ± 0.01	0.55 ± 0.01
<i>Asparagus oligoclonus</i>	15.09.2015	2097.67 ± 31.61	3.72 ± 0.07	2.95 ± 0.06
<i>A. schoberioides</i>	13.09.2015	3312.5 ± 7.3 <sup>a</sup>	4.09 ± 0.04 <sup>a</sup>	3.88 ± 0.05 <sup>a</sup>
	10.10.2016	3560 ± 8.8 <sup>b</sup>	4.34 ± 0.05 <sup>b</sup>	4.02 ± 0.04 <sup>a</sup>
<i>Bupleurum longiradiatum</i>	04.09.2015	196.5 ± 2.0	3.48 ± 0.1	1.00 ± 0.03
<i>B. scorzonrifolium</i>	04.10.2015	68.50 ± 0.36 <sup>a</sup>	2.16 ± 0.03 <sup>a</sup>	0.80 ± 0.01 <sup>a</sup>
	28.09.2016	86.83 ± 0.50 <sup>b</sup>	2.8 ± 0.02 <sup>b</sup>	0.86 ± 0.01 <sup>a</sup>
<i>Campanula cephalotes</i>	29.09.2015	9.63 ± 0.13	1.04 ± 0.02	0.62 ± 0.01
<i>C. punctata</i>	31.07.2017	7.37 ± 0.03	1.13 ± 0.01	0.64 ± 0.01
<i>Cardamine prorepens</i>	09.08.2016	44.97 ± 1.17	1.55 ± 0.04	1.02 ± 0.03
<i>Cardaminopsis petraea</i>	10.08.2016	14.30 ± 0.21	1.09 ± 0.01	0.58 ± 0.01
<i>Clematis fusca</i>	17.09.2015	1153.50 ± 16.93	6.58 ± 0.11	4.47 ± 0.08
<i>C. hexapetala</i>	04.10.2015	386.23 ± 11.28	4.13 ± 0.05	2.66 ± 0.04
<i>C. manschurica</i>	17.09.2015	437.87 ± 6.88	4.45 ± 0.07	3.02 ± 0.04
<i>Convallaria keiskei</i>	04.10.2015	1856.57 ± 38.70	3.89 ± 0.09	3.32 ± 0.07
<i>Cortusa amurensis</i>	10.08.2015	19.3 ± 0.52	0.92 ± 0.02	0.74 ± 0.01
<i>Dianthus chinensis</i>	02.08.2016	46.53 ± 1.27	1.96 ± 0.04	1.45 ± 0.03
<i>D. superbus</i>	01.08.2016	33.87 ± 2.19	1.81 ± 0.03	1.36 ± 0.04
<i>Dioscorea nipponica</i>				
1 популяция 1 population	18.10.2014	386.5 ± 8.2 <sup>a</sup>	4.16 ± 0.08 <sup>a</sup>	2.9 ± 0.08 <sup>a</sup>
2 популяция 2 population	23.10.2016	467.47 ± 13.35 <sup>b</sup>	4.34 ± 0.09 <sup>b</sup>	3.08 ± 0.07 <sup>b</sup>
<i>Draba nemorosa</i>	11.07.2017	3.87 ± 0.03	0.64 ± 0.02	0.42 ± 0.01

Таблица 1. Продолжение

Вид Species	Дата сбора семян Seed collection date	Параметры семян (среднее значение и ошибка) Seed parameters (mean and standard error)		
		масса*, мг weight, mg	длина**, мм length, mm	ширина**, мм width, mm
<i>Eremogone juncea</i>	17.09.2015	40.20 ± 1.07 <sup>a</sup>	1.80 ± 0.03 <sup>a</sup>	1.28 ± 0.02 <sup>a</sup>
	11.09.2016	37.47 ± 1.0 <sup>a</sup>	1.82 ± 0.03 <sup>a</sup>	1.27 ± 0.02 <sup>a</sup>
<i>Fritillaria maximowiczii</i>	01.08.2016	162.03 ± 0.69	4.39 ± 0.07	3.05 ± 0.07
<i>Halenia corniculata</i>	13.09.2015	51.0 ± 3.1	1.1 ± 0.1	0.8 ± 0.07
<i>Нemerocallis middendorffii</i>	08.08.2016	1379.80 ± 15.39	4.54 ± 0.08	3.53 ± 0.06
<i>H. minor</i>				
1 популяция 1 population	05.08.2014	322.6 ± 7.4 <sup>a</sup>	3.40 ± 0.04 <sup>a</sup>	2.25 ± 0.04 <sup>a</sup>
2 популяция 2 population	16.07.2017	371.40 ± 4.76 <sup>b</sup>	3.93 ± 0.08 <sup>b</sup>	2.11 ± 0.04 <sup>b</sup>
<i>Kitagawia terebinthacea</i>	09.10.2016	112.53 ± 0.58	2.66 ± 0.07	1.61 ± 0.08
<i>Leptopyrum fumarioides</i>	25.06.2017	15.03 ± 0.03	0.87 ± 0.1	0.58 ± 0.01
<i>Lilium pensylvanicum</i>	23.10.2016	687.07 ± 14.79	8.07 ± 0.08	6.84 ± 0.08
<i>Lobelia sessilifolia</i>	04.10.2015	19.03 ± 0.15	1.54 ± 0.03	0.88 ± 0.02
<i>Metaplexis japonica</i>	04.10.2015	361.43 ± 41.30	7.16 ± 0.10	3.81 ± 0.04
<i>Minuartia larinica</i>	11.09.2016	15.37 ± 0.7	1.10 ± 0.03	0.80 ± 0.02
<i>Ophelia diluta</i>	09.10.2016	7.37 ± 0.26	0.59 ± 0.01	0.49 ± 0.01
<i>Orostachys malacophylla</i>	11.11.2015	2.17 ± 0.03	0.62 ± 0.01	0.25 ± 0.00
<i>O. spinosa</i>	16.10.2015	3.87 ± 0.03	0.77 ± 0.02	0.32 ± 0.01
<i>Phyllodoce caerulea</i>	05.08.2016	—***	0.53 ± 0.01	0.25 ± 0.01
<i>Polygonatum odoratum</i>	17.09.2015	3292.13 ± 43.13	3.89 ± 0.04	3.50 ± 0.04
<i>Primula farinosa</i>	12.08.2016	7.37 ± 0.15	0.67 ± 0.01	0.48 ± 0.02
<i>Рycnostelma paniculatum</i>	23.10.2016	424.27 ± 13.12	4.70 ± 0.11	2.87 ± 0.08
<i>Rhododendron aureum</i>	08.08.2016	6.30 ± 0.12	1.54 ± 0.02	0.60 ± 0.02
<i>Sanguisorba officinalis</i>	13.09.2015	126.50 ± 8.5	3.14 ± 0.04	1.58 ± 0.03
<i>Scabiosa lachnophylla</i>	13.09.2015	218.53 ± 0.75	3.23 ± 0.06	1.64 ± 0.03
<i>Securinega suffruticosa</i>				
1 популяция 1 population	19.09.2015	256.8 ± 4.3 <sup>a</sup>	2.26 ± 0.02 <sup>a</sup>	1.59 ± 0.03 <sup>a</sup>
2 популяция 2 population	28.09.2015	240.5 ± 2.0 <sup>a</sup>	2.20 ± 0.04 <sup>a</sup>	1.53 ± 0.02 <sup>a</sup>
2 популяция 2 population	07.10.2016	274.2 ± 4.8 <sup>b</sup>	2.46 ± 0.04 <sup>b</sup>	1.60 ± 0.02 <sup>b</sup>
<i>Sieversia pusilla</i>	05.08.2016	27.30 ± 0.85	2.22 ± 0.05	0.68 ± 0.01
<i>Silene firma</i>	07.09.2015	22.40 ± 0.53	0.90 ± 0.01	0.71 ± 0.01
<i>S. jeniseensis</i>	13.09.2015	37.07 ± 0.22	1.02 ± 0.02	0.88 ± 0.02
<i>Sium suave</i>	04.10.2015	55.70 ± 1.00	2.09 ± 0.03	1.15 ± 0.02
<i>Thalictrum amurense</i>				
1 популяция 1 population	14.08.2016	30.07 ± 0.90 <sup>a</sup>	1.45 ± 0.03 <sup>a</sup>	0.88 ± 0.01 <sup>a</sup>
2 популяция 2 population	23.09.2016	26.20 ± 2.20 <sup>b</sup>	1.48 ± 0.04 <sup>a</sup>	0.76 ± 0.02 <sup>b</sup>
<i>Th. contortum</i>				
плоды carpus	13.09.2015	162.87 ± 5.10	4.44 ± 0.13	2.43 ± 0.10
семена seeds		132.17 ± 1.17	2.85 ± 0.08	1.01 ± 0.02
<i>Th. minus</i>	17.09.2015	133.97 ± 2.27	2.11 ± 0.04	0.94 ± 0.02
<i>Veratrum ussuriense</i>	04.10.2015	267.80 ± 13.81	7.07 ± 0.15	3.26 ± 0.06

Примечание: \* – среднее из 3 измерений 100 семян, \*\* – среднее из 30 измерений, \*\*\* – масса 100 семян была на уровне дискретности шкалы весов ( $d = 0.1$  мг). Разными буквенными индексами отмечены значения параметров семян данного вида, достоверно различающиеся на уровне значимости  $p \leq 0.05$ .

Note: \* – average of 3 measurements, \*\* – average of 30 measurements, \*\*\* – the 100-seed weight was comparable to scale resolution ( $d = 0.1$  mg). Different letters denote the values of seed parameters of a given species, significantly differing at  $P \leq 0.05$ .

массе не всегда соответствует разница в размерах, из-за различий в выполненности семян.

Одним из важных критериев при организации *ex situ* хранения растений, является качество сформировавшихся плодов и семян. Результаты, представленные в табл. 2, показывают, что большинство видов в годы наблюдений формировали семена высокого качества (более 80%). Средние показатели качества свежесобранных семян (50–80%) отмечены у *Allium ramosum*, *Angelica cincta*, *A. czernaevia*, *Cardamine prorepens*; низкое качество семян, собранных в разные годы в разных популяциях, – у *Dioscorea nipponica* и *Heimerocallis minor*.

В литературе [18, 19] распространено мнение, что формирование жизнеспособных семян зависит от распространения популяций вида в пределах своего ареала, наличия насекомых-опылителей, климатических и погодных условий в период цветения и созревания плодов и прочих экологических факторов. Данное утверждение справедливо, на наш взгляд, лишь отчасти. Так, низкое качество семян *Dioscorea nipponica* обусловлено нарушением морфогенетических корреляций в развитии семени, отсутствием зародыша как наиболее часто распространенной аномалии строения [20, 21]. У представителей семейства Fabaceae существует генетически закрепленная частичная гибель женского гаметофита, доля семязачатков с неоплодотворенными яйцеклетками составляет около 50% от числа фертильных семязачатков, а одной из причин дегенерации семязачатков с оплодотворенными яйцеклетками является нарушение в развитии эндосперма [22]. У некоторых хвойных растений имеет место партеноспермия, в результате чего формируются семена без зародышей [23]. Таким образом, причины низкого качества семян обусловлены не только факторами внешней среды, но и являются индивидуальными, закрепленными генотипом вида особенностями эмбриональных процессов.

Лабораторная всхожесть очищенных от плодовых оболочек семян *Aconogonon divaricatum*, *Clematis hexapetala*, *C. manschurica* и *Thalictrum contortum* значительно выше, чем у плодов. Перед закладкой на хранение следует прибегнуть к рентгенографии семян – одному из наиболее перспективных неdestructивных методов определения их качества [24]. Извлекать семена из плодовых оболочек для выбраковки неполноценных семян нецелесообразно потому, что околоплодник увеличивает продолжительность жизни семян.

Быстрая потеря всхожести семян при комнатном хранении отмечена у *Eremogone juncea* и *Kitagawia terebinthacea*. Семена этих видов после сбора находятся в слабом физиологическом покое, при проращивании на свету характеризуются высокой энергией прорастания, качеством семян и проростков. Спустя 6 месяцев комнатного хранения лабораторная всхожесть семян с 98% сни-

зилась до 54–60% (табл. 2), наблюдалось замедление процесса прорастания: увеличилось лаг-время, снизилась энергия прорастания, у проростков наблюдались аномалии формирования корешка. Данные нашего исследования совпадают с результатами Г.Е. Левицкой [25], указывающей, что старение семян зависит от срока их пребывания в комнатных условиях.

К микробиотикам также относятся *Adenophora pereskiiifolia*, *A. sublata*, *Angelica cincta*, *Halenia corniculata* и *Sieversia pusilla*: хранение семян в течение 1–3-х лет приводит к падению всхожести до 9–23%. Быстрая потеря жизнеспособности семян при хранении отмечена для *Cardamine prorepens*, семена которого характеризовались невысоким начальным качеством. Сходные закономерности выявлены в работах других авторов [26, 27].

Для исследуемых видов по классификации М.Г. Николаевой с соавторами [2], был определен тип покоя семян. Это имеет смысл даже в отношении уже изученных видов не только из-за неполноты имеющихся сведений и различий в методике определения лабораторной всхожести, но и потому, что семена одного вида в разных условиях могут иметь разный по глубине покой [28].

В большинстве случаев результаты нашего исследования совпали с литературными данными [2, 3, 14, 20]. Для четырех видов выявлены отличия в глубине покоя семян. Семена *Securinega suffruticosa*, имеющие глубокий физиологический покой [2], после 1 года хранения в комнатных условиях прорастают в течение 10 сут в темноте без предварительной холодной стратификации. Лабораторная всхожесть семян при проращивании в темноте составляет около 80%, на свету – 65% (табл. 2). Таким образом, большая часть семян двух изученных популяций этого вида не находится в состоянии глубокого физиологического покоя.

Свежесобранные семена *Lilium pensylvanicum* прорастают вслед за обсеменением, что также не совпадает с литературными сведениями [2], согласно которым семена этого вида имеют морфофизиологический эпикотильный покой (БВ–В<sup>3</sup>) и для вывода их из этого состояния необходима холодная стратификация. С.А. Волкова [15] при проращивании семян видов *Vupleurum* рекомендует использовать холодную стратификацию, которая повышает лабораторную всхожесть семян до 80–90%. В наших опытах данные рекомендации оказались малоэффективны в снятии покоя семян *B. longiradiatum*. При двухэтапной стратификации (30 сут – тепло, 60 сут – холод) лабораторная всхожесть семян возрастает в 2 раза, однако остается низкой (табл. 2).

У семян *Primula farinosa* выявлен глубокий органический покой, что не согласуется с литературными сведениями, указывающими на затрудненное прорастание семян на свету при комнатной температуре [2]. Лабораторная всхожесть

Таблица 2. Условия проращивания, лабораторная всхожесть и жизнеспособность семян исследуемых видов  
Table 2. Germination conditions, laboratory germination and viability of seeds of the tested species

Вид Species	Срок хранения семян, месяцы Seed storage period, months	Температура (°С)/время (сутки) Температура(°С)/period (days) of stratification	Температура проращивания, °С	Условия освещения: свет (+), темнота (-) Lighting conditions: light (+), dark (-)	Срок до начала проращивания с момента увлажнения, сутки Start of germination after moistening, days	Период проращивания, сутки Germination period, days	Лабораторная всхожесть, % Laboratory germination, %	Жизнеспособность, % Viability, %
<i>Aconitum kusnezoffii</i>	2	-	22-24	+	-	180	-	98.5 ± 1.9
	12 + 18*	-	6-8	-	40	450	46.5 ± 3.4	-
	12 + 18*	2/60	6-8	-	120	300	50.0 ± 10.3	-
<i>Aconogon divaricatum</i>	0	-	22-24	+	10	30	46.5 ± 10.2	52.0 ± 7.8
	6	-	22-24	+	4	20	50.0 ± 12.4	-
	6	-	22-24	+	3	20	93.5 ± 3.8	-
	0	-	22-24	+	-	-	-	98.5 ± 1.9
<i>Adenophora gmelinii</i>	12 + 18*	2/45	22-24	+	48	20	82.0 ± 1.6	-
	0	-	22-24	+	6	30	89.0 ± 2.6	93.0 ± 2.2
<i>A. pereskifolia</i>	0	-	22-24	-	-	-	-	95.5 ± 2.5
	12 + 18*	-	22-24	+	10	10	9.5 ± 1.9	-
	0	-	22-24	+	5	20	8.0 ± 2.0	96.0 ± 2.0
<i>A. subblata</i>	12 + 18*	-	22-24	+	10	20	12.0 ± 3.4	-
	0	-	22-24	+	19	30	7.0 ± 1.2	98.0 ± 1.6
<i>A. verticillata</i>	12 + 18*	-	22-24	+	7	20	52.0 ± 16.1	-
	12 + 18*	-	22-24	-	10	-	Ед./ Single	-
	12 + 18*	2/30	22-24	+	34	20	90.0 ± 1.6	-
	0	-	22-24	+	8	20	75.5 ± 1.7	91.5 ± 2.8
<i>Allium gubanovii</i>	0	-	22-24	-	5	10	77.0 ± 1.7	90.5 ± 2.5
	0	-	22-24	-	3	10	88.5 ± 3.0	-
	12	-	22-24	+	60	270	98.0 ± 1.0	-
<i>A. ochotense</i>	12 + 20*	8-22/180	22-24	+	183	30	95.0 ± 1.2	-
	12 + 20*	-	22-24	+	17	30	55.5 ± 2.3	55.5 ± 2.3
<i>A. ramosum</i>	0	-	22-24	-	12	30	54.5 ± 2.2	54.5 ± 2.2
	0	-	22-24	+	3	10	52.0 ± 1.6	-
	3 + 15*	-	22-24	+	-	-	-	-

Таблица 2. Продолжение

Вид Species	Срок хранения семян, месяцы Seed storage period, months	Температура (°С)/время (сутки) стратификации Temperature(°C)/period (days) of stratification	Температура проращивания, °С Temperature of germination, °C	Условия освещения: свет (+), темнота (-) Lighting conditions: light (+), dark (-)	Срок до начала прорастания с момента увлажнения, сутки Start of germination after moistening, days	Период прорастания, сутки Germination period, days	Лабораторная всхожесть, % Laboratory germination, %	Жизнеспособность, % Viability, %
<i>A. senescens</i>	0	—	22-24	—	7	20	46.0 ± 7.8	98.0 ± 1.0
	6	—	22-24	+	4	30	83.5 ± 6.4	—
	6	—	22-24	—	3	30	85.0 ± 3.0	—
<i>A. splendens</i>	3 + 15*	—	22-24	+	2	80	95.0 ± 1.2	—
	3 + 15*	—	22-24	—	2	15	94.5 ± 4.4	—
<i>Androsace septentrionalis</i>	12 + 20*	—	22-24	+	5	90	70.5 ± 2.5	—
	12 + 20*	—	22-24	—	6	—	Ед./Single	—
<i>Angelica cincta</i>	2	2/60	22-24	+	***	30	20.0 ± 2.1	78.5 ± 2.2
	12	2/90	22-24	+	95	30	52.5 ± 2.8	—
	12 + 17*	2/90	22-24	+	96	30	15.5 ± 2.2	—
<i>A. czernaevia</i>	0	—	22-24	+	12	30	14.5 ± 3.4	73.0 ± 2.6
	12 + 17*	2/90	22-24	+	96	30	56.0 ± 7.8	—
<i>A. maximowiczii</i>	0	—	22-24	+	—	90	—	96.5 ± 2.0
	12 + 6*	2/90	22-24	+	95	30	84.0 ± 2.4	—
<i>Aquilegia oxysepala</i>	0	—	22-24	+	11	30	90.5 ± 3.4	99.5 ± 1.0
	3 + 15*	—	22-24	+	10	20	95.0 ± 0.1	—
	3 + 15*	—	22-24	—	7	30	29.5 ± 2.5	—
<i>Arenaria redowskii</i>	2	—	22-24	+	4	20	73.5 ± 7.2	96.0 ± 1.6
	2	—	22-24	—	4	20	52.5 ± 6.6	—
	3 + 15*	—	22-24	+	5	20	91.5 ± 0.8	—
<i>Asparagus oligoclonos</i>	0	—	22-24	+	17	40	14.5 ± 1.9	93.0 ± 2.6
	0	—	22-24	—	5	40	98.0 ± 1.2	98.0 ± 1.2
	6	—	22-24	+	6	30	52.0 ± 20.4	—
	6	—	22-24	—	6	30	97.5 ± 1.9	—
	0	—	22-24	+	23	—	—	97.5 ± 1.9
	0	—	22-24	—	7	30	98.5 ± 1.9	98.5 ± 1.9
<i>A. schoberioides</i>	6	—	22-24	—	11	30	91.0 ± 2.6	—
	6	—	22-24	+	—	—	—	—

Таблица 2. Продолжение

Вид Species	Срок хранения семян, месяцы Seed storage period, months	Температура (°C)/время (сутки) стратификации Temperature(°C)/period (days) of stratification	Температура проращивания, °C Temperature of germination, °C	Условия освещения: свет (+), темнота (-) Lighting conditions: light (+), dark (-)	Срок до начала прорастания с момента увлажнения, сутки Start of germination after moistening, days	Период прорастания, сутки Germination period, days	Лабораторная всхожесть, % Laboratory germination, %	Жизнеспособность, % Viability, %
<i>Viburnum longiradiatum</i>	0	-	22-24	+	-	120	-	86.0 ± 2.5
	12 + 6*	2/90	22-24	+	130	30	7.5 ± 1.8	-
	12 + 6*	22-24/30-2/60**	22-24	+	94	30	18.0 ± 5.0	-
<i>Viburnum scorzonerifolium</i>	0	-	22-24	+	22	40	88.5 ± 2.0	96.5 ± 0.8
	0	-	22-24	-	29	20	14.0 ± 2.1	96.0 ± 0.8
	12 + 20*	-	22-24	+	10	20	93.0 ± 1.8	-
<i>Sampanula cephalotes</i>	0	-	22-24	+	6	20	15.5 ± 1.5	94.0 ± 1.8
	6 + 12*	-	22-24	+	7	15	90.5 ± 4.1	-
	6 + 12*	-	22-24	-	5	20	90.0 ± 1.6	-
<i>C. punctata</i>	8	-	22-24	+	13	30	19.5 ± 3.3	-
	8	-	22-24	-	-	-	-	-
	8	2/30	22-24	+	33	20	93.5 ± 1.8	-
<i>Cardamine prorepens</i>	1	-	22-24	+	9	-	Ед./Single	68.0 ± 3.4
	6	2/30	22-24	+	34	30	52.0 ± 3.8	-
	6 + 12*	2/30	22-24	+	36	30	40.5 ± 5.0	-
<i>Cardaminopsis petraea</i>	2	-	22-24	+	4	15	99.0 ± 1.2	99.0 ± 1.2
	2	-	22-24	-	3	10	67.0 ± 2.6	98.5 ± 1.0
	3 + 15*	-	22-24	+	5	60	64.5 ± 2.8	-
<i>Clematis fusca</i>	15 + 15*	-	22-24	+	18	120	67.0 ± 2.3	-
	15 + 15*	-	22-24	-	-	-	-	-
	15 + 15*	2/60	22-24	+	72	120	70.0 ± 1.6	-
<i>C. hexapetala</i> Плоды Fruits	2	-	22-24	+	31	90	46.0 ± 4.0	62.0 ± 2.5
	15 + 15*	-	22-24	+	16	60	62.0 ± 2.5	-
	15 + 15*	-	22-24	+	15	60	93.0 ± 2.0	-
<i>C. manschurica</i> Плоды Fruits	2	-	22-24	+	29	90	42.0 ± 8.7	64.5 ± 3.4
	15 + 15*	-	22-24	+	20	80	64.5 ± 3.4	-
	15 + 15*	-	22-24	+	22	80	90.0 ± 2.0	-



Таблица 2. Продолжение

Вид Species	Срок хранения семян, месяцы Seed storage period, months	Температура (°С)/время (сутки) стратификация Temperature(°C)/period (days) of stratification	Температура проращивания, °С Temperature of germination, °C	Условия освещения: свет (+), темнота (-) Lighting conditions: light (+), dark (-)	Срок до начала прораствания с момента увлажнения, сутки Start of germination after moistening, days	Период прораствания, сутки Germination period, days	Лабораторная всхожесть, % Laboratory germination, %	Жизнеспособность, % Viability, %
<i>Convallaria keiskei</i>	12 + 6* 12 + 6*	8-22/120 8-22/120	22-24 22-24	+ +	140 -	40 60	91.0 ± 2.8 -	- -
<i>Cortusa amurensis</i>	0 6 6	- 90 22-24/30-2/60**	22-24 22-24 22-24	+ + +	- 93 97	90 30 30	- 28.0 ± 4.5 36.0 ± 3.7	98.0 ± 1.6 - -
<i>Dianthus chinensis</i>	2 2 6 6	- - - -	22-24 22-24 22-24 22-24	+ - + -	3 8 3 3	30 20 20 30	44.5 ± 3.4 8.5 ± 1.9 81.0 ± 4.8 80.5 ± 4.4	98.0 ± 1.6 97.0 ± 2.6 - -
<i>D. superbus</i>	9 9 12	- - 2/30	22-24 22-24 22-24	+ - +	3 2 34	15 30 20	36.0 ± 7.1 26.0 ± 3.7 72.5 ± 2.2	- - -
<i>Dioscorea nipponica</i>	0 6 + 12* 6 + 12* 6 + 9*	- - - -	22-24 22-24 22-24 6-8	+ + - -	- - 9 58	60 60 10 40	- - 42.0 ± 6.3 45.0 ± 10.0	46.5 ± 9.8 - - -
<i>Draba nemorosa</i>	0 9 9	- - -	22-24 22-24 22-24	+ + -	- 6 6	- 30 -	- 96.5 ± 2.5 Ед./Single	98.0 ± 0.5 - -
<i>Eremogone juncea</i>	0 0 6	- - -	22-24 22-24 22-24	+ - +	2 3 2	10 - 30	98.5 ± 1.9 Ед./Single 60.5 ± 1.9	98.5 ± 1.9 98.0 ± 1.0 -
<i>Fritillaria maximowiczii</i>	9 9	8-22/60 -	6-8 6-8	- -	130 100	140 360	68.5 ± 3.0 23.5 ± 1.8	- -
<i>Halenia corniculata</i>	2 12 12 + 12*	- 2/90 8-22/90	22-24 22-24 22-24	+ + +	- *** 120	- 30 30	- 42.0 ± 5.0 11.0 ± 2.2	98.0 ± 1.5 - -
<i>Hemerocallis middendorffii</i>	3 + 15* 3 + 15*	- -	22-24 22-24	+ -	10 7	60 30	85.0 ± 2.6 83.5 ± 3.4	- -

Таблица 2. Продолжение

Вид Species	Срок хранения семян, месяцы Seed storage period, months	Температура (°С)/время (сутки) стратификации Температура(°С)/period (days) of stratification	Температура проращивания, °С Temperature of germination, °С	Условия освещения: свет (+), темнота (-) Lighting conditions: light (+), dark (-)	Срок до начала проращивания с момента увлажнения, сутки Start of germination after moistening, days	Период проращивания, сутки Germination period, days	Лабораторная всхожесть, % Laboratory germination, %	Жизнеспособность, % Viability, %
<i>H. minor</i>	0			+	12	60	42.5 ± 8.8	42.5 ± 8.8
	9	-	22-24	+	10	60	34.5 ± 8.0	-
	9	-	22-24	-	5	60	39.5 ± 8.8	-
<i>Kitagawia terebinthacea</i>	0	-	22-24	+	8	10	98.0 ± 0.8	98.0 ± 0.8
	6	-	22-24	+	10	30	50.0 ± 2.8	-
<i>Leptopyrum fumarioides</i>	9	-	22-24	+	5	20	93.5 ± 1.9	-
	9	-	22-24	-	5	30	95.5 ± 1.0	-
<i>Lilium pensylvanicum</i>	0	-	22-24	+	12	30	97.0 ± 1.8	97.0 ± 1.8
	0	-	22-24	-	7	30	95.0 ± 2.3	95.0 ± 2.3
	6	-	22-24	-	6	30	94.5 ± 2.0	-
<i>Lobelia sessilifolia</i>	0	22-24/30-2/90**	22-24	+	123	10	96.0 ± 0.8	98.0 ± 0.8
	9	-	22-24	+	13	-	Ед./Single	-
	9	2/30	22-24	+	33	20	83.0 ± 2.6	-
<i>Metaplexis japonica</i>	0	-	22-24	+	3	10	98.0 ± 0.5	98.0 ± 0.5
	0	-	22-24	-	5	10	16.0 ± 2.4	98.5 ± 0.8
	9	-	22-24	+	2	10	98.5 ± 1.0	-
	9	-	22-24	-	2	5	98.0 ± 1.6	-
<i>Minuartia loricata</i>	0	-	22-24	+	5	30	76.0 ± 3.2	98.0 ± 1.6
	9	2/15	22-24	+	18	30	87.0 ± 2.8	90.5 ± 1.5
<i>Ophelia diluta</i>	6	-	22-24	+	8	10	92.0 ± 6.7	-
	6	-	22-24	-	8	5	21.0 ± 2.6	-
<i>Orostachys malacophylla</i>	4	-	22-24	+	3	10	78.0 ± 3.7	97.0 ± 1.2
	12 + 18*	-	22-24	+	3	10	84.0 ± 1.6	-
<i>O. spinosa</i>	4	-	22-24	+	4	15	89.0 ± 8.1	98.5 ± 1.0
	12 + 18*	-	22-24	+	3	10	95.5 ± 1.0	-
<i>Phyllodoce caerulea</i>	2	-	22-24	+	13	20	77.0 ± 4.2	96.5 ± 1.0
	2	-	22-24	-	17	15	19.0 ± 5.8	96.0 ± 1.6
	6 + 12*	-	22-24	+	8	30	80.5 ± 2.8	-

Таблица 2. Продолжение

Вид Species	Срок хранения семян, месяцы Seed storage period, months	Температура (°С)/время (сутки) стратификации Temperature(°C)/period (days) of stratification	Температура проращивания, °С Temperature of germination, °С	Условия освещения: свет (+), темнота (-) Lighting conditions: light (+), dark (-)	Срок до начала проращивания с момента увлажнения, сутки Start of germination after moistening, days	Период проращивания, сутки Germination period, days	Лабораторная всхожесть, % Laboratory germination, %	Жизнеспособность, % Viability, %
<i>Polygonatum odoratum</i>	2	2/30	22-24	-	43	60	99.0 ± 0.5	99.0 ± 0.5
	6	-	22-24	-	20	90	98.5 ± 1.0	-
	6	-	22-24	+	-	-	-	-
<i>Primula farinosa</i>	2	-	22-24	+	7	30	18.5 ± 1.9	97.0 ± 1.2
	6 + 12*	-	22-24	+	8	90	22.0 ± 6.7	-
	6 + 12*	3/90	22-24	+	98	90	34.0 ± 2.8	-
	6 + 12*	8-22/180	-	+	12	90	23.0 ± 2.3	-
<i>Pycnostelma paniculatum</i>	3 + 15*	-	22-24	+	3	20	99.0 ± 1.2	-
	3 + 15*	-	22-24	-	3	10	98.0 ± 1.6	-
<i>Rhododendron aureum</i>	2	-	22-24	+	12	30	86.0 ± 2.8	99.5 ± 1.0
	6 + 12*	-	22-24	+	8	30	92.0 ± 1.5	-
	6 + 12*	-	22-24	-	10	-	Ед./Single	-
<i>Sanguisorba officinalis</i>	6	-	22-24	+	4	30	37.0 ± 3.2	-
	6	2/30	22-24	+	33	20	82.0 ± 5.1	-
<i>Scabiosa lachnophylla</i>	0	-	22-24	+	6	50	95.0 ± 1.2	95.0 ± 1.2
	12 + 18*	-	22-24	+	5	30	82.5 ± 1.9	-
	12 + 18*	-	22-24	-	5	20	83.0 ± 1.2	-
<i>Securinega suffruticosa</i>	0	-	22-24	+	10	-	Ед./Single	99.5 ± 1.0
	0	-	22-24	-	4	30	12.5 ± 3.4	99.5 ± 1.0
	12 + 18*	-	22-24	+	4	20	65.0 ± 6.5	-
	12 + 18*	-	22-24	-	2	10	79.5 ± 1.8	-
<i>Stevensia pusilla</i>	2	2/30	22-24	+	33	30	89.0 ± 2.6	92.5 ± 2.0
	12	2/30	22-24	+	35	30	26.5 ± 3.4	-

Таблица 2. Окончание

Вид Species	Срок хранения семян, месяцы Seed storage period, months	Температура (°С)/время (сутки) стратификация Temperature(°C)/period (days) of stratification	Температура проращивания, °С Temperature of germination, °С	Условия освещения: свет (+), темнота (-) Lighting conditions: light (+), dark (-)	Срок до начала прораствания с момента увлажнения, сутки Start of germination after moistening, days	Период прораствания, сутки Germination period, days	Лабораторная всхожесть, % Laboratory germination, %	Жизнеспособность, % Viability, %
<i>Silene firma</i>	0	-	22-24	+	5	30	84.5 ± 1.0	98.5 ± 1.0
	0	-	22-24	-	13	-	Ед./Single	97.0 ± 2.6
	6	-	22-24	+	3	10	98.5 ± 1.0	-
	6	-	22-24	-	2	10	93.0 ± 1.2	-
<i>S. jeniseensis</i>	0	-	22-24	+	10	30	72.5 ± 1.8	98.5 ± 0.5
	0	-	22-24	-	13	-	Ед./Single	98.0 ± 0.8
	6	-	22-24	+	4	30	96.0 ± 0.8	-
	6	-	22-24	-	4	10	93.0 ± 0.5	-
<i>Sium suave</i>	0	22-24/30-2/60**	22-24	+	93	20	86.5 ± 2.8	99.0 ± 0.8
	12 + 6*	2/90	22-24	+	93	30	68.5 ± 2.2	-
<i>Thalictrum amurense</i>	12 + 18*	-	22-24	+	11	30	89.0 ± 1.8	-
	12 + 18*	-	22-24	+	26	90	30.0 ± 2.2	-
<i>Th. contortum</i> Плоды Fruits Плоды Fruits Семена Seeds	0	-	22-24	+	24	60	62.5 ± 5.0	68.0 ± 4.2
	12 + 18*	-	22-24	+	12	60	60.5 ± 3.8	-
	2 + 18*	-	22-24	+	12	60	90.0 ± 2.0	-
	12 + 18*	-	22-24	+	10	20	83.5 ± 4.2	-
<i>Th. minus</i>	12 + 18*	-	22-24	-	7	30	42.0 ± 5.6	-
	0	-	22-24	+	30	60	98.0 ± 1.6	98.0 ± 1.6
<i>Veratrum ussuriense</i>	0	-	22-24	+	30	60	98.0 ± 1.6	-
	6	-	22-24	+	25	60	97.0 ± 2.0	-

Примечание: \* – срок хранения семян при температуре 4 °С, \*\* – двухэтапная стратификация, \*\*\* – прораствание началось во время стратификации.  
Note: \* – Storage period at 4 °С, \*\* – two-stage stratification, \*\*\* – germination started during stratification.

семян *P. farinosa* Кур-Урмийской популяции низкая (табл. 2); ее показатели приблизительно равны в трех вариантах опыта: холодная стратификация, тепло-холодная стратификация, переменные температуры в течение суток и в контроле (при проращивании семян без предварительной предпосевной обработки).

В ходе эксперимента выяснилось, что семена всех видов хорошо набухают. Хорошая водопроницаемость покровов указывает на отсутствие у них физического покоя и исключает необходимость скарификации и импакции. Из 59 видов, отсутствующих в справочнике М.Г. Николаевой с соавторами [2], по нашим данным в неглубоком физиологическом покое ( $B_1$ ) находятся семена *Aconogonon divaricatum*, *Adenophora pereskifolia*, *A. sublata*, *Arenaria redowskii*, *Vupleurum scorzonerifolium*, *Campanula cephalotes*, *Cardaminopsis petraea*, *Dianthus chinensis*, *Draba nemorosa*, *Eremogone juncea*, *Kitagawia terebinthacea*, *Leptopyrum fumarioides*, *Metaplexis japonica*, *Ophelia diluta*, *Orostachys spinosa*, *Pycnostelma paniculatum*, *Scabiosa lachnophylla*, видов *Silene*. У *Adenophora gmelinii*, *A. verticillata*, *Campanula punctata*, *Cardamine prorepens*, *Lobelia sessilifolia*, *Minuartia laricina*, *Sieversia pusilla* все семена или их большая часть находятся в состоянии промежуточного физиологического покоя ( $B_2$ ). Свежесобранные семена этих видов в лабораторных посевах дают всходы только в условиях двухэтапной тепло-холодной стратификации. Сухое хранение покоя семян полностью не снимает, для семенного воспроизводства следует прибегнуть к холодной стратификации.

Для видов *Aquilegia oxysepala*, *Orostachys malacophylla*, *Phyllodoce caerulea*, *Rhododendron aureum* отмечена вариабельность семян по степени глубины покоя: 80–90% семян образца находится в состоянии неглубокого физиологического покоя, 10–20% семян имеет промежуточный физиологический покой. Разнообразие семян по глубине покоя внутри одного образца, на наш взгляд, можно рассматривать как частный случай гетероспермии, под которой понимают варьирование семян по морфологическому и анатомическому строению, характеру прорастания и др. признакам [29]. На наличие неглубокого физиологического покоя у семян изученных образцов указывает высокая энергия прорастания, одновершинная кривая и короткий период прорастания семян. Наряду с микробиотиками, в первую очередь необходимо хранение в коллекциях семян с вынужденным или неглубоким органическим покоем. В отличие от семян с глубоким органическим покоем, у таких представителей не происходит накопление семян в почве.

Семена видов *Angelica* и *Sium suave* имеют глубокий физиологический покой ( $B_3$ ), для снятия которого требуется длительная холодная стратифика-

ция. У *A. czernaevia*, в отличие от других видов, около 10% всех жизнеспособных свежесобранных семян способны прорасти без предварительной предпосевной обработки.

Семена *Allium gubanovii*, *A. ramosum*, *A. splendens*, видов *Asparagus* и *Hemerocallis*, *Lilium pensylvanicum* и *Veratrum ussuriense* имеют морфологический тип покоя (Б): холодная стратификация не оказывает влияния на выход семян из состояния покоя, семена прорастают равномерно, без перерыва.

Морфофизиологический простой покой (Б–В) свойственен семенам *Allium senescens*, *Androsace septentrionalis*, *Clematis hexapetala*, *C. manschurica*, видам рода *Thalictrum*: доразвитие зародышей происходит в условиях теплой стратификации. Холодная стратификация не оказывает существенного влияния ни на лабораторную всхожесть, ни на энергию прорастания семян. Семена с морфофизиологическим покоем прорастают с перерывами и в течение более длительного периода в сравнении с семенами, для которых характерен морфологический покой.

Морфофизиологический сложный покой (БВ–В) выявлен у семян *Allium ochotense*, *Clematis fusca* и *Halenia corniculata*; эпикотильный (Б–В<sup>э</sup>) – у *Convallaria keiskei* и *Fritillaria maximowiczii*; глубокий (БВ–В<sub>3</sub>) – у *Aconitum kusnezoffii*. Для семян *Allium ochotense* Ю.Н. Днепровским с соавторами [14] выявлены очень низкая энергия прорастания и крайне медленное подземное развитие проростков: при посеве в грунт семена этого вида не дают всходов в тот же год. Авторы относят семена *A. ochotense* к стенотермному типу: суточные колебания температуры в режиме 10–20 °С тормозят прорастание семян, максимальные показатели лабораторной всхожести семян отмечены при 19–21 °С. В наших опытах получены сходные результаты: длительный период прорастания семян в условиях теплой стратификации, отсутствие всходов при проращивании семян в течение 6 месяцев в режиме суточных колебаний температуры 8–22 °С. Однако наше предположение о том, что суточные колебания температуры стимулируют доразвитие зародышей, подтверждает «взрывной» характер прорастания семян, наблюдаемый при смене переменного температурного режима на постоянный (табл. 2).

Подобная закономерность была выявлена и для семян *Fritillaria maximowiczii*. Стратификация семян этого вида в течение 2 месяцев в режиме суточных колебаний температуры почти в 2 раза сокращает период прорастания семян в сравнении с контролем. Предварительная предпосевная обработка семян *Aconitum kusnezoffii* оказалась малоэффективной: ни длительная холодная стратификация, ни проращивание семян в режиме суточных колебаний температур не оказывают существенного влия-

ния ни на лабораторную всхожесть, ни на энергию прорастания семян этого вида (табл. 2).

Доработка методик проращивания семян необходима в отношении *Cortusa amurensis* и *Primula farinosa*: лабораторная всхожесть остается весьма низкой, как в эксперименте с длительной холодной стратификацией, так и при проращивании семян в условиях двухэтапной тепло-холодной стратификации.

Изучение роли света как фактора покоя показало, что реакция свежесобранных семян *Adenophora pereskiiifolia*, *Vupleurum scorzonerifolium*, *Dianthus chinensis*, *Eremogone juncea*, *Metaplexis japonica*, видов *Orostachys* и *Silene* на свет является частным случаем неглубокого физиологического покоя, она полностью теряется по мере сухого хранения семян. В большинстве случаев свет стимулирует прорастание семян, но на свежесобранные семена *Securinega suffruticosa* свет воздействует как ингибитор (табл. 2).

Светочувствительность выявлена нами у семян *Adenophora verticillata*, *Draba nemorosa*, *Campanula punctata*, *Clematis fusca*, *Cortusa amurensis*, *Ophelia diluta*, *Phyllodoce caerulea* и *Rhododendron aureum*; подтверждена – у *Androsace septentrionalis*, *Primula farinosa* и *Sanguisorba officinalis*, ранее известных светочувствительными свойствами семян [2, 3]. Сухое хранение не снимает покой у семян этих видов, при проращивании в темноте всходы, как правило, единичные, при перенесении чашек Петри на свет, семена выходят из состояния покоя. Часть семян *Aquilegia oxuysepala* и *Thalictrum minus* после сухого хранения проявляют светочувствительные свойства. Данные нашего исследования о светочувствительности семян являются неполными потому, что у большинства видов светочувствительность проявляется при определенных температурных условиях [30].

На прорастание семян некоторых видов свет оказывает тормозящее действие. Так, если семена *Allium gubanovii*, *A. splendens*, *Asparagus oligoclonus*, видов *Hemerocallis*, *Lilium pensylvanicum* можно отнести к темновсхожим [3] (при проращивании на свету увеличивается лаг-время, снижается энергия прорастания), то на семена *A. schoberioides*, *Convallaria keiskei*, *Polygonatum odoratum* и *Dioscorea nipponica* свет действует как ингибитор. В темноте все жизнеспособные семена *D. nipponica* прорастают в течение 20 сут с момента их увлажнения. При проращивании семян на свету в течение 90 сут всходов не отмечено (табл. 2). После перенесения чашек Петри в темноту всходы появляются уже на 4-е сут, а все жизнеспособные семена прорастают в течение последующих 10 сут. Семена *D. nipponica* имеют широкие температурные границы прорастания: при температуре  $7 \pm 1$  °C прорастают на 58-е сут с момента их увлажнения. Это противоречит литературным данным, указывающим, что

доразвитие зародышей семян происходит только при 23 °C [23]. Семена *Convallaria keiskei* после предварительного проращивания в режиме суточных колебаний температуры в темноте прорастают в течение 40 сут, а при проращивании на свету всходов не дают (табл. 2).

Следует отметить весьма слабую изученность представителей аборигенной флоры ДВР на предмет светозависимости их семян. В обобщающих сводках [2–4] есть информация о светочувствительности семян отдельных ее представителей. Сведений о видах, на семена которых свет действует как ингибитор, нами не обнаружены. По-видимому, это связано с тем, что и торможение прорастания светом изучалось значительно меньше, чем явление светочувствительности [30]. Светочувствительность семян связывают с эколого-ценотическими условиями обитаний растений, объясняя это тем, что в лесных и лугово-болотных ценозах свет, а не влажность выступает лимитирующим фактором прорастания семян [4].

Температурный диапазон прорастания семян нами не изучался, однако в ходе опытов выяснилось, что оптимальной для проращивания семян большинства видов является температура 22–24 °C. Пониженная температура (6–8 °C) необходима для проращивания семян *Aconitum kusnezoffii* и *Fritillaria maximowiczii*. Температурные оптимумы прорастания семян, также как, и светочувствительность, связывают с экологическими условиями обитаний растений [3, 4, 14]. Анализ литературных данных показывает, что эвритермные семена в основном свойственны видам открытых и периодически сухих местообитаний: остепненных склонов, галечников, опушек леса, а стенотермные – представителям мезофильной лугово-лесной флоры.

В целом характер зависимости прорастания семян изученных видов от экологических факторов является преимущественно видовой особенностью, сложившейся, как отмечали и другие исследователи, под действием современных климатических и эколого-ценотических условий в течение всей истории формирования вида.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение семян 64 видов флоры ДВР выявило изменчивость линейно-весовых и некоторых биологических признаков семян. За небольшим исключением дикорастущие виды в годы наблюдений продуцировали семена высокого качества. Целесообразным в дальнейшем является изучение потери всхожести семян при хранении в условиях низких отрицательных температур, которое позволит подобрать для каждого вида оптимальную температуру хранения семян. К микробиотикам относятся *Adenophora pereskiiifolia*, *A. sublata*,

*Angelica cincta*, *Eremogone juncea*, *Halenia corniculata*, *Kitagawia terebinthacea*, *Sieversia pusilla*: долговечность семян этих видов при хранении в комнатных условиях не превышает 3-х лет.

Физиологический покой семян свойственен большинству представителей: неглубокий ( $B_1$ ) характерен для *Aconogonon divaricatum*, *Adenophora pereskiiifolia*, *A. sublata*, *Aquilegia oxysepala*, *Arenaria redowskii*, *Bupleurum scorzonerifolium*, *Campanula cephalotes*, *Cardaminopsis petraea*, *Dianthus chinensis*, *Draba nemorosa*, *Eremogone juncea*, *Kitagawia terebinthacea*, *Leptopyrum fumarioides*, *Metaplexis japonica*, *Ophelia diluta*, видов *Orostachys* и *Silene*, *Phyllodoce caerulea*, *Ruscostelma paniculatum*, *Rhododendron aureum*, *Sanguisorba officinalis*, *Scabiosa lachnophylla*; промежуточный ( $B_2$ ) — *Adenophora gmelinii*, *A. verticillata*, *Campanula punctata*, *Cardamine prorepens*, *Lobelia sessilifolia*, *Minuartia larinica*, *Sieversia pusilla*; глубокий ( $B_3$ ) — видов *Angelica* и *Sium suave*. Морфологический покой (Б) свойственен семенам *Allium gubanovii*, *A. ramosum*, *A. splendens*, видам родов *Asparagus* и *Hemerocallis*, *Lilium pensylvanicum*, *Veratrum ussuriense*; морфофизиологический простой (Б–В) — *Allium senescens*, *Androsace septentrionalis*, *Clematis hexapetala*, *C. manschurica*, видам рода *Thalictrum*; морфофизиологический сложный (БВ–В) — *Allium ochotense*, *Clematis fusca*

и *Halenia corniculata*; эпикотильный (Б–В<sup>3</sup>) — *Convallaria keiskei* и *Fritillaria maximowiczii*; глубокий (БВ–В<sub>3</sub>) — *Aconitum kusnezoffii*.

Для видов, семена которых характеризуются низкой лабораторной всхожестью (*Bupleurum longiradiatum*, *Cortusa amurensis*, *Primula farinosa*), требуется доработка методик проращивания семян. Оптимальной для проращивания семян большинства видов является температура 22–24 °С, пониженная температура (6–8 °С) необходима для проращивания семян *Aconitum kusnezoffii* и *Fritillaria maximowiczii*. Светочувствительность выявлена у семян *Adenophora verticillata*, *Draba nemorosa*, *Campanula punctata*, *Clematis fusca*, *Cortusa amurensis*, *Ophelia diluta*, *Phyllodoce caerulea* и *Rhododendron aureum*. На семена *Asparagus schoberioides*, *Convallaria keiskei*, *Polygonatum odoratum* и *Dioscorea nipponica* свет оказывает ингибирующее действие.

Результаты проведенного исследования послужат рекомендациями при формировании банка семян и семенного воспроизводства видов в культуре.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен к. б. н. Э.В. Некрасову за помощь в проведении экспериментальной части исследования.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Tikhonova V.L. 1999. Long-Term Storage of Seeds. — Russian J. Plant Physiology: 46(3): 400–408.
2. Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. 1985. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л. 348 с.
3. Norman C.D. 1993. Seed Germination: Theory and Practice. Baltimore. 242 p.
4. Baskin C.C., Baskin J.M. 2014. Seeds: Ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. 2nd ed. San Diego. 1600 p.
5. Нестерова С.В. 2004. Криоконсервация семян дикорастущих растений Приморского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 24 с.
6. Воронкова Н.М., Холина А.Б. 2010. Сохранение эндемичных видов Дальнего Востока России с помощью глубокого замораживания семян. — Известия РАН. Сер. биол. 5: 581–586.
7. Воронкова Н.М., Холина А.Б. 2017. Биология прорастания и хранение семян эндемичных видов рода остролодка (*Oxytropis* DC., семейство Fabaceae) Сибири и Дальнего Востока России. — Вестник ДВО РАН. 2: 23–30.
8. Ступникова Т.В. 2018. Биологические особенности семян редких и исчезающих видов растений юга Дальнего Востока России. — Раст. ресурсы. 54(1): 5–25.
9. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 855 с.
10. Красная книга Амурской области: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. 2009. Благовещенск. 446 с. <http://oort.aagi.ru/ref/260>
11. Красная книга Хабаровского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. 2008. Хабаровск. 630 с. <http://oort.aagi.ru/ref/98>
12. Безделев А.Б., Безделева Т.А. 2006. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток. 296 с.
13. Лекарственное растительное сырье. Фармакогнозия: Учеб. пособие. 2004. СПб. 765 с.
14. Днепровский Ю.М., Черемушкина В.А., Судобина В.П. 1991. Особенности прорастания семян корневищных луков Северной Азии. — Бюллетень ГБС АН СССР. 159: 89–95.
15. Волкова С.А. 2008. Биология прорастания семян некоторых видов семейства Ариáceае Дальнего Востока. — Раст. ресурсы. 44(3): 30–35.
16. Левицкая Г.Е. 2009. Биологические характеристики семян представителей флоры южного Подмосквья и их реакция на криоконсервацию. — Раст. ресурсы. 45(3): 9–30.
17. International rules for seed testing. 1985. — Seed Sci. and Technol. 13(2): 437–438.
18. Ходачек Е.А. 1993. Прорастание семян арктических растений. — В. кн.: Проблемы репродуктивной биологии семенных растений. Тр. БИН имени В.Л. Комарова. Вып. 8. С. 126–134.

19. Ишмуратова М.М., Ткаченко К.Г. 2009. Семена травянистых растений: особенности латентного периода, использование в интродукции и размножении *in vitro*. Уфа. 116 с.
20. Торшилова А.А. 2007. Репродуктивная биология *Dioscorea nipponica* Makino (Dioscoreaceae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 22 с.
21. Торшилова А.А. 2018. Процесс двойного оплодотворения у *Dioscorea nipponica* и *D. caucasica* (Dioscoreaceae). — Бот. Журн. 103(3): 283–296.  
<https://doi.org/10.1134/S0006813618030018>
22. Колясникова Н.Л. 2012. Эмбриология некоторых кормовых растений семейства Fabaceae Lindl. — Вестник Пермского университета. Биология. 2: 4–7.  
[http://www.psu.ru/files/docs/ob-universitete/smi/nauchnyj-zhurnal/biologiya/2012\\_2.pdf](http://www.psu.ru/files/docs/ob-universitete/smi/nauchnyj-zhurnal/biologiya/2012_2.pdf)
23. Попов П.П., Арефьев С.П., Гашеева Н.А., Казанцева М.Н. 2015. Качество семян *Picea obovata* (Pinaceae) на северной границе ареала (Ямало-Ненецкий автономный округ). — Раст. ресурсы. 51 (4): 512–516.  
<http://elibrary.ru/item.asp?id=24347084>
24. Ткаченко К.Г., Староверов Н.Е., Грязнов А.Ю. 2018. Рентгенографическое изучение качества плодов и семян. — Hortus Botanicus. 13: 4–18.  
<https://doi.org/10.15393/j4.art.2018.5022>
25. Левицкая Г.Е. 2014. Влияние температуры хранения на жизнеспособность семян дикорастущих видов. 1. Семена с вынужденным покоем и неглубоким физиологическим покоем. — Раст. ресурсы. 50 (4): 534–548.
26. Тихонова В.Л., Викторов В.П. 2005. Долговечность семян (справочник). М. 135 с.
27. Андриянова Е.А. 2014. Жизнеспособность семян растений Севера Дальнего Востока после различных сроков хранения. — Раст. ресурсы. 50 (3): 367–375.
28. Николаева М.Г., Лянгузова И.В., Поздова Л.М. 1999. Биология семян. СПб. 231 с.
29. Анисимова Г.М. 2000. Гетероспермия. В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. Ред. Батыгина Т.Б. СПб. С. 279–286.
30. Николаева М.Г. 1982. Покой семян. В кн.: Физиология семян. М. С. 125–184.

## Biological Characteristics of the Seeds of Some Russian Far East Species

T. V. Stupnikova\*

Amur branch of Botanical Garden-Institute FEB RAS, Blagoveshchensk State Pedagogical University,  
Blagoveshchensk, Russia

\*e-mail: [stupnikovat@yandex.ru](mailto:stupnikovat@yandex.ru)

**Abstract**—Our research included assessment of seed laboratory germination and viability of seeds, organic dormancy and ways to break it. Fruits and seeds of 64 species from different families used in the experiments were collected in 2014–2017 in the natural populations of the Amur and Khabarovsk regions. The biological features of the seeds were studied according to the standard methods. The laboratory germination rate of the seeds was determined for the most species in 4 replicates (50 seeds each) according to the method developed by G.E. Levitskaya [16]. The viability of seeds was calculated for freshly harvested seeds as the sum of germinated and non-germinated ones [17]. A type of organic dormancy was determined according to the classification given by M.G. Nikolaeva et al. [2]. It was found that most species produced seeds of high viability during the period of observation. Seeds of low viability were found for *Dioscorea nipponica* Makino and *Hemerocallis minor* Mill. Physiological dormancy was established for seeds of *Aconogonon divaricatum* (L.), *Aquilegia oxyssepala* Trautv. et C.A. Mey., *Leptopyrum fumarioides* Rchb., *Ophelia diluta* Ledeb., *Scabiosa lachnophylla*, species of family Apiaceae, Asclepiadaceae, Brassicaceae, Campanulaceae, Caryophyllaceae, Crassulaceae, Ericaceae and Rosaceae. Morphological dormancy was observed for seeds of some species of genus *Allium*, *Asparagus* and *Hemerocallis*, *Lilium pensylvanicum* Ker Gawl., and *Veratrum ussuriense* Nakai. Simple morphophysiological dormancy was found for *Allium senescens* L., *Clematis hexapetala* Pall., *C. manschurica* Rupr., and the species of *Thalictrum*. Epicotyls morphophysiological dormancy was in *Convallaria keiskei* Miq., *Fritillaria maximowiczii* Freyn. *Aconitum kusnezoffii* Rchb. was characterized by deep morphophysiological dormancy. It was found that all studied species can be recommended for long-term storage at  $-18^{\circ}\text{C}$ . Among the studied species, four belong to microbotic: *Adenophora pereskiiifolia* G. Don, *A. sublata* Kom., *Angelica cincta* H. Boissieu, *Eremogone juncea* (M. Bieb.) Fenzl, *Halenia corniculata* (L.) Cornaz., and *Kitagawia terebinthacea* (Fisch. ex Trevir.) Pimenov. A recommended temperature of seed germination is  $22-24^{\circ}\text{C}$  for the majority of the studied species and  $6-8^{\circ}\text{C}$  for *Aconitum kusnezoffii* and *Fritillaria maximowiczii*. Seeds of 8 species are photosensitive: *Adenophora verticillata* Fisch., *Draba nemorosa* L., *Campanula punctata* Lam., *Clematis fusca* Turcz., *Cortusa amurensis* Fed., *Ophelia diluta* Ledeb., *Phyllodoce caerulea* (L.) Bab., *Rhododendron aureum* Georgi. Light inhibits seed germination of *Asparagus schoberioides* Kunth, *Convallaria keiskei*, *Polygonatum odoratum* and *Dioscorea nipponica*.

**Keywords:** wild plant species, germination, seed viability, organic dormancy, Russian Far East



## ACKNOWLEDGEMENTS

The author is thankful to the E.V. Nekrasov, Candidate of Biological Sciences, for his assistance in conducting the experimental part of the study.

## REFERENCES

1. *Tikhonova V.L.* 1999. Long-Term Storage of Seeds.—Russian Journal of Plant Physiology: 46(3): 400–408.
2. *Nikolayeva M.G., Razumova M.V., Gladkova V.N.* 1985. [Reference book on dormant seed germination]. Leningrad. 348 p. (In Russian)
3. *Norman C.D.* 1993. Seed Germination: Theory and Practice. 2nd Ed. Baltimore. 242 p. <https://naldc.nal.usda.gov/download/41278/PDF>
4. *Baskin C.C., Baskin J.M.* 2014. Seeds: Ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. San Diego. 1600 p.
5. *Nesterova S.V.* 2004. [Cryoconservation of the Primorye Territory wild plants seeds: Abstr. Dis. ... Cand. (Biology) Sci.]. Vladivostok. 24 p. (In Russian)
6. *Voronkova N.M., Kholina A.B.* 2010. Conservation of Endemic Species from the Russian Far East Using Seed Cryopreservation. — Biology Bulletin. 37(5): 496–501. <https://doi.org/10.1134/S1062359010050092> (In Russian)
7. *Voronkova N.M., Kholina A.B.* 2017. Germination biology and seed storage of endemic species of crazyweed genus (*Oxytropis* DC., Fabaceae family) from Siberia and Russian Far East. — Bulletin of the Far Eastern Branch Russian Academy of Sciences. 2: 23–30. (In Russian)
8. *Stupnikova T.V.* 2018. Biological characteristics of the seeds of rare and endangered plant species of the southern Russian Far East. — Rastitelnye resursy. 54(1): 5–25. (In Russian)
9. [Red data book of the Russian Federation (plants and fungi)]. 2008. Moscow. 855 p. <http://oopt.aari.ru/ref/38> (In Russian)
10. [Red data book of the Amur Region: Rare and endangered species of animals, plants and fungi]. 2009. Blagoveshchensk. 446 p. <http://oopt.aari.ru/ref/260> (In Russian)
11. Red book of the Khabarovsk krai: Rare and endangered plant and animal species. 2008. Khabarovsk. 630 p. <http://oopt.aari.ru/ref/98> (In Russian)
12. *Bezdelev A.B., Bezdeleva T.A.* 2006. [Life forms of the seed plants of the Russian Far East]. Vladivostok. 296 p. (In Russian)
13. [Medicinal plant raw materials. Pharmacognosy: Study guide.] 2004. St. Petersburg. 765 p. (In Russian)
14. *Dneprovskiy Yu.M., Cheremushkina V.A., Sudobina V.P.* 1991. [Features of seed germination of the rhizomatous onions from the North Asia]. — Byulleten GBS AN SSSR. 159: 89–95. (In Russian)
15. *Volkova S.A.* 2008. Biology of seed germination of some Family *Apiaceae* species of Far East. — Rastitelnye resursy. 44(3): 30–35. (In Russian)
16. *Levitskaya G.E.* 2009. The biological characteristics of seeds of some species of the flora of the southern of Moscow region and their response to cryoconservation. — Rastitelnye resursy. 45(3): 9–30. (In Russian)
17. International rules for seed testing. 1985. — Seed Sci. and Technol. 13(2): 299–520.
18. *Khodachek E.A.* 1993. [Patterns of seed germination in arctic plants]. In: [Problems of Reproductive Biology of Seed Plants]. — Trudy Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova RAN 126–134.
19. *Ishmuratova M.M., Tkachenko K.G.* 2009. [Seeds of herbaceous plants: features of the latent period, use in introductions and reproduction *in vitro*]. Ufa. 116 p.
20. *Torshilova A.A.* 2007. [Reproductive biology of *Dioscorea nipponica* Makino (Dioscoreaceae): Abstr. ... Diss. Cand. (Biology) Sci.]. St. Petersburg. 22 p. (In Russian)
21. *Torshilova A.A.* 2018. Process of double fertilization in *Dioscorea nipponica* and *Dioscorea caucasica* (Dioscoreaceae). — Botanicheskii Zhurnal. 103(3) 283–296. <https://doi.org/10.1134/S0006813618030018> (In Russian)
22. *Kolyasnikova N.L.* 2012. Embryology of some of the food plants of the family *Fabaceae* Lindl. — Bulletin of Perm University. Biology. 2: 4–7. [http://www.psu.ru/files/docs/ob-universitete/smi/nauchnyj-zhurnal/biologiya/2012\\_2.pdf](http://www.psu.ru/files/docs/ob-universitete/smi/nauchnyj-zhurnal/biologiya/2012_2.pdf) (In Russian)
23. *Popov P.P., Arefiev S.P., Gasheva N.A., Kazantseva M.N.* 2015. Quality of seeds of *Picea obovata* (Pinaceae) on the northern border of the range (Yamalo-Nenets Autonomous Okrug). — Rastitelnye resursy. 51(4): 512–519. <http://elibrary.ru/item.asp?id=24347084> (In Russian)
24. *Tkachenko K.G., Staroverov N.E., Gryaznov A. Yu.* 2018. X-ray quality control of fruits and seeds. — Hortus Botanicus. 13: 4–18. <https://doi.org/10.15393/j4.art.2018.5022> (In Russian)
25. *Levitskaya G. E.* 2014. The influence of the storage temperature on the seeds of wild species. 1. The not-dormant seeds and seeds with non-deep physiological dormancy. — Rastitelnye resursy. 50(4): 534–548. (In Russian)
26. *Tikhonova V.L., Viktorov V.P.* 2005. [Durability of seeds (Reference book)]. Moscow. 136 p. (In Russian)
27. *Andriyanova E.A.* 2014. The seed viability of plants from the Northern Far East after different periods of storage. — Rastitelnye resursy. 50(3): 367–375. (In Russian)
28. *Nikolaeva M.G., Lyanguzova I.V., Pozdova L.M.* 1999. [Seed biology]. St. Petersburg. 231 p. (In Russian)
29. *Anisimova G.M.* 2000. [Heterospermy]. — In: [Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 3. Reproductive systems]. St. Petersburg. P. 279–286. (In Russian)
30. *Nikolaeva M.G.* 1982. Pokoy semyan [Seed dormancy]. — In: [Seed physiology]. Moscow. P. 125–184. (In Russian)