ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР
«ЯКУТСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК» – ОБОСОБЛЕННОЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ КРИОЛИТОЗОНЫ СИБИРСКОГО
ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

АНДРОСОВА Дария Николаевна

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ПРИРОДНОЙ ФЛОРЫ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ ПРИ ИНТРОДУКЦИИ

03.02.08 – «Экология» (биологические науки)

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание ученой степени,
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
Данилова Надежда Софроновна
доктор биологических наук, профессор

Якутск – 2021

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ……. 4

Глава 1. ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН (Обзор литературы) ……. 8

Глава 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ. РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ…… 28

2.1 Объекты и методы исследований ……... 28

2.2 Физико-географические условия района работ ……. 33

Глава 3. ВСХОЖЕСТЬ И ХАРАКТЕР ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН РАСТЕНИЙ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ…… 38

3.1 Всхожесть и характер прорастания свежесобранных семян…. 38

3.2 Всхожесть и характер прорастания семян после сухого хранения…… 44

3.3 Рентгеноскопический анализ семян ……. 45

3.4 Влияние стратификации на прорастание семян с затрудненным прорастанием семян (III группа) ……..... 48

Глава 4. ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ……..... 56

4.1 Прорастание семян растений различных эколого-фитоценотических групп……. 56

4.2 Всхожесть и характер прорастания семян в связи с систематическим положением……. 76

4.3 Всхожесть и характер прорастания семян в условиях культуры и природы……..... 87

Глава 5. ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И ОСАДКОВ НА МОРФОЛОГИЮ, ВСХОЖЕСТЬ И ХАРАКТЕР ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН ТРАВЯНИСТЫХ ДИКОРОСОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ……. 91

5.1 Зависимость всхожести и характера прорастания семян некоторых видов растений от температуры…… 91

5.2 Влияние температурно-влажностного режима на морфологию, прорастание семян……..... 98

Глава 6. ВЛИЯНИЕ СРОКОВ ХРАНЕНИЯ НА ВСХОЖЕСТЬ И ХАРАКТЕР ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ЯКУТИИ……..... 106

6.1 Долговечность семян при хранении в лабораторных условиях……..... 106

6.2 Влияние долговременного хранения семян в условиях многолетнемерзлых грунтов на всхожесть и характер их прорастания……. 112

Глава 7. ВСХОЖЕСТЬ И ХАРАКТЕР ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН РЕДКИХ РАСТЕНИЙ ЯКУТИИ……. 116

ВЫВОДЫ ……. 123

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ …… 125

ПРИЛОЖЕНИЕ …… 157

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. В связи с промышленным и сельскохозяйственным освоением природа Центральной Якутии испытывает сильное антропогенное воздействие. Резко сокращается численность популяций ряда полезных видов растений, некоторые из них находятся под угрозой исчезновения. В то же время флора Центральной Якутии – источник полезных растений, обладающих комплексной устойчивостью к суровым климатическим условиям региона. Сохранение биоразнообразия природной флоры и обогащение культурной – две задачи, ведущая роль в их решении принадлежит ботаническим садам. В рамках этих проблем особое значение приобретает изучение семенного размножения растений. Знания особенностей всхожести и характера прорастания, долговечности семян растений, относящихся к различным подразделениям растительного покрова необходимы для понимания биологии видов, выбора путей сохранения генетического разнообразия растений, восстановления численности видов в природных сообществах и для обогащения культурной флоры местными устойчивыми хозяйственно ценными видами растений. Это дает возможность планировать сбор семян для проведения реинтродукционных мероприятий, поддержания и развития коллекционных фондов, рационально подойти к разработке агротехнических приемов размножения полезных видов растений.

Цель исследования. Изучить эколого-биологические закономерности и характер прорастания семян травянистых растений природной флоры Центральной Якутии при интродукции.

В связи с этим были поставлены следующие **задачи**:

1. Разработать классификацию прорастания семян травянистых растений флоры Центральной Якутии.
2. Выявить закономерности в характере прорастания семян растений различных эколого-фитоценотических групп.
3. Сравнить характер прорастания, всхожесть и морфологические показатели семян конкретных видов, в том числе семян редких и исчезающих растений

флоры Якутии, собранных в культуре и природных местообитаниях, а также в различные по метеоусловиям годы.

4. Определить долговечность семян травянистых растений, хранившихся в лабораторных условиях и в толще многолетнемерзлых пород.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Разработанная нами классификация прорастания семян отражает эколого-биологические особенности растений природной флоры Центральной Якутии.
2. Характер прорастания семян зависит от эколого-фитоценотической приуроченности вида: семена растений сухих степных местообитаний характеризуются ускоренным прорастанием, влажных (луговых, лесных, прибрежно-водных) – замедленным и затрудненным прорастанием.
3. Основные показатели прорастания семян видоспецифичны. Семена, одного вида, сформированные в различных условиях произрастания (природа и культура, гидротермические условия разных вегетационных сезонов) не проявляют существенных различий по своим основным показателям (ход прорастания, всхожесть), принадлежность к группе прорастания остается неизменной.

Научная новизна. Впервые выявлены особенности прорастания свежесобранных и после 5-7 месяцев хранения семян 204 видов растений природной флоры Якутии. Разработана классификация прорастания семян травянистых растений Центральной Якутии. Выявлены эколого-фитоценотические аспекты их прорастания. Определены оптимальные, минимальные и максимальные температурные режимы прорастания семян (12 видов) Центральной Якутии. Проанализированы изменчивость размеров и массы семян, всхожесть и характер прорастания семян конкретных видов растений, сформированных в разные вегетационные сезоны. Определены биологическая (39 видов) и интродукционно-рентабельная долговечность семян (42 видов), а также реакция семян (7 видов) на криохранение в толще многолетнемерзлых грунтов при температуре от -6 до -10ºС.

Практическая значимость. Результаты исследований прорастания и долговечности семян травянистых растений могут быть использованы в ботанических садах, генных банках при сохранении и восстановлении генофонда,

при рекультивационных и озеленительных работах, для реинтродукционных мероприятий, которые могут способствовать восстановлению численности их природных популяций. Изучение прорастания семян редких и исчезающих видов позволяет разработать необходимые меры их охраны. Материалы диссертации могут использоваться в учебных курсах «Ботаника. Анатомия и морфология растений», «Семеноведение» и полевых практиках студентов ФГАОУ ВО СВФУ им. М.К. Аммосова и ФГБОУ ВО Арктический ГАТУ.

Степень достоверности и апробации работы. Достоверность результатов исследования подтверждается большим количеством материала, использованием классических и современных методов исследования. Обработка полученных результатов выполнялась с использованием программ статистической обработки. Основные положения и материалы работы в виде докладов были представлены на 4 международных, всероссийских и региональных конференциях (Всероссийская научно-практическая конференция «Растения в холодном регионе», Якутск, 2016; IX международный симпозиум «Баланс углерода, воды и энергии и климат бореальных и арктических регионов с особым акцентом на Восточную Евразию», Якутск, 2016; III научно-практическая конференция с международным участием и Научной школы по клеточной биотехнологии, Якутск, 2018; Всероссийская конференция с международным участием «Оценка состояния биоразнообразия: исследование стабильности развития», Москва, 2019).

Публикации. Основное содержание диссертации отражено в 13 печатных работах, 5 из которых опубликованы в журналах рекомендованных ВАК при Минобрнауки России и 2 статьи в журналах, входящих в международные базы WoS и Scopus.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, обзора литературы (глава 1), описания объектов и методов исследования (глава 2), пяти глав собственных исследований (главы 3 - 7), выводов, списка цитируемой литературы, включающего 314 наименований, из которых 258 на русском, 56 на английском языках, приложений. Работа представлена на 181 страницах, включая текст, 19 таблиц, 13 рисунков и 4 приложений.

Личное участие соискателя в получении результатов. Весь объем исследований - получение исходных данных научных экспериментов, обработка и обобщение результатов, разработка классификации прорастания семян природной флоры Центральной Якутии – выполнен автором лично. Автором лично сформулированы выводы диссертации, подготовлены иллюстрационные материалы. Подготовка основных публикаций проводилась с соавторами, при этом основной вклад принадлежит соискателю.

Благодарности. Глубоко признательна своему руководителю д.б.н., проф., Надежде Софроновне Даниловой за помощь и поддержку в выполнении работы, за продуктивное обсуждение теоретических вопросов и всемерное содействие. Благодарна за профессиональные консультации и помощь сотрудникам кафедры Электронных приборов и устройств Санкт-Петербургского государственного электротехнического университета «ЛЭТИ» им. В.И. Ульянова (Ленина) – Н.Е. Староверову и проф., д.т.н. А.Ю. Грязнову, Ботанического сада СВФУ имени М.К. Аммосова (Якутск) – к.б.н. С.З. Борисовой, ИБПК СО РАН – лаборатории генезиса и экологии почвенно-растительного покрова к.б.н. Г.В. Филипповой и м.н.с. С.Н. Андреевой, лаборатории экологической и медицинской биохимии, биотехнологии и радиобиологии – к.б.н. И.А. Прокопьеву и многим другим специалистам в различных областях ботаники и экологии, а также всем коллегам сотрудникам ботанического сада ИБПК СО РАН – П.А. Павловой, О.А. Николаевой за помощь в сборе образцов семян. Признательна моим родным за терпение, помощь и поддержку при выполнении работ.

ГЛАВА 1. ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН

(обзор литературы)

Наиболее существенный признак стабильности природных популяций – это способность к репродуктивному воспроизводству. У большинства цветковых растений оно осуществляется семенами. В литературе существует много определений семени (Крокер и Бартон, 1955; Терехин, 1996; Меликян, 2001 и др.), на наш взгляд, наиболее лаконичное и точное определение дано М.Г. Николаевой с соавторами (1985): семя - это основная единица распространения и размножения растений. Как и другие авторы (Николаева и др., 1985; Тихонова, Викторов, 2005 и др.), под семенами мы понимаем не только семена так таковые, но и другие диаспоры, являющиеся единицами распространения вида: плоды, части плодов, редко соплодия.

Возможность семенного размножения растений, как в местах естественного произрастания, так и в условиях культуры, в конечном счете, зависит от качества семян. Показатели качества семян определяют возможность ценопопуляции к самовоспроизведению, пригодности семян к посеву, с их помощью рассчитывают площадь, необходимую для посева, определяют норму высева, предугадывают комплекс агротехнических мероприятий по подготовке почвы и уходу за посевами.

Разнообразие хода прорастания семян. Одним из основных критериев качества семян является всхожесть. К важным показателям качества характера прорастания семян растений относят начало, длительность прорастания и всхожесть (Вихирева-Василькова, 1958; Беспалова и др., 1980; Борисова, 1996 и др.).

Изучая прорастание семян степных и пустынных растений Казахстана и Монголии И.В. Борисова (1996) отмечает, что активно прорастающие, и постепенно прорастающие семена имеют одинаковые дни начала прорастания. Так семена начинают прорастать на 1, 2, 3-й день, а далее прорастание может идти очень медленно, редкими порциями (*Anabasis brevifolia, Astragalus junatovii* и др.)

или очень быстро (как у некоторых *Caragana* и *Artemisia*). Этот показатель в определенной мере обусловлен систематической принадлежностью вида, так как многие растения одного семейства прорастают одновременно или почти одновременно, считая от дня постановки опыта. А.С. Ионесова (1970) также отмечает, что число дней до начала прорастания, не влияет на характер дальнейшего прорастания. У быстро прорастающих семян он короткий и составляет 2-5 дней, тогда как покоящимся семенам требуется более продолжительное время (Фомина, 2012). Семена растений различных сообществ и разных экологических групп отличаются периодом до начала прорастания семян (Борисова, 1998; Елисафенко, 2015). И.В. Борисовой (1998) отмечено, что семена степных кустарников и полукустарников начинают прорастать в основном на 2-3 день, степных злаков и разнотравья – на 3-5-й день, а галофильно-луговых видов несколько позже – на 4-6-й день. В экологических группах рода *Viola* L (Violaceae) Т.В. Елисафенко (2015) выявила, что для гигромезофитов и мезофитов характерен короткий период до начала прорастания семян (4-9 дней), для остальных – более 10 дней. Начало прорастания семян зависит также от длительности их хранения. При более длительном хранении у большинства видов прорастание начинается позже (Беспалова и др., 1984, Борисова, 1996, 1998; Сарлаева и Байкова, 2006 и др.).

Систематизации прорастания семян посвящено не так много работ. В качестве критериев при группировке семян по характеру прорастания авторы указывают на скорость прорастания (быстрое или медленное) или их порционность прорастания (Филимонов, 1954; Вихирева-Василькова, 1958; Salisbury, 1961, по: Жизнеспособность семян, 1978; Попцов, 1965, 1971; Вайнагий, 1975; Беспалова и др., 1980; Борисова, 1996; Андриянова, 2008). М.А. Филимонов (1954) объединил в 5 групп семена культурных растений (сем. злаковые и бобовые) по срокам начала прорастания, но с учетом длительности и максимума их прорастания. Исследования В.В. Вихирева-Васильковой (1958) позволили ей выделить пять типов прорастания семян арктических растений в зависимости от всхожести и длительности прорастания. Три типа прорастания семян предложил E. Salisbury (1978): одновременное прорастание (унимодальный тип с невысоким

коэффициентом вариации); непрерывное (унимодальный тип с высоким коэффициентом вариации) и прерывистое многовершинное прорастание семян. И.В. Вайнагий (1975) на примере семян арктических растений выделил группы семян по длительности прорастания и приуроченности максимума прорастания семян к началу или концу его. В классификации А.В. Попцова (1965; 1971) представлены 2 типа: нормальное (без покоя) и затрудненное прорастание семян. Шкала З.Г. Беспаловой и соавторов (1980) включает три типа семян по длительности, скорости и энергии их прорастания. Основываясь на этих работах И.В. Борисова (1996), на примере степных и пустынных растений Казахстана и Монголии выделила 9 типов прорастания свежесобранных и хранившихся семян. Первые 2 типа объединяют семена с ускоренным прорастанием – взрывным и быстрым, 4 типа – семена с замедленным прорастанием (отличающиеся разной приуроченностью максимальной порции в ходе прорастания к началу, середине или концу его, а также равномерным (порционное прорастание) и 3 типа – семена со слабым прорастанием или совсем не прораставшие в свежесобранном состоянии. Е.А. Андриянова (2008) на основе изучения семян растений Северо-Востока Азии выделила 6 типов и 5 подтипов прорастания семян по срокам начала и окончания прорастания и характера прорастания. Несмотря на то, что литература по изучению всхожести и характера прорастания обширна, сведения о семенах интродуцированных растений скудны. В этом направлении можно отметить работы с семенами флоры Мурманской области Л.Н. Филипповой (1981), растений Молдавии В.Н. Фроля (1987), для декоративных растений коллекций Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН (Новосибирск) Т.И. Фоминой (2012, 2016а, б; 2018), по видам рода *Viola* Т.В. Елисафенко (2015) и др.

Покой семян. Длительность и характер прорастания семян связаны с состоянием покоя. Изучению природы покоя семян и условиям его преодоления посвящены работы многих авторов (Крокер и Бартон,1955; Цингер,1958; Harper, 1959; Попцов, 1965; Коблова, 1965; Николаева, 1967, 1977, 1981, 1982, 1999, 2001; Овчаров, 1969; Роберте, 1978; Rolston, 1978; Werker, 1980-1981; Николаева и др., 1985; Кан, 1982; Некрасов, 1985; Vleeshouwers et al., 1995; Rees, 1997; Baskin и

Baskin, 1989, 1998, 2004, 2014; Thompson et al., 2003; Поздова и др., 2003; Finch-Savage, Leubner-Metzger, 2006 и др.).

Более полная и детальная система классификации покоя семян разработана М.Г. Николаевой (1967), в дальнейшем ею же модифицированная и расширенная (М.Г. Николаевой (1977, 2001), а также другими авторами – G.A. Lang et al. (1985, 1987); G.A.Lang (1987); J.M.Baskin, C.C. Baskin (1989, 1998, 2004); L.M.Vleeshouwers et al. (1995) и K. Thompson et al. (2003).

Различают типы экзогенного, эндогенного и комбинированного покоя семян (М.Г. Николаева, М.В. Разумова, В.Н. Гладкова, 1985):

1) Экзогенный (химический – $А_х$, механический – $А_м$, физический – $А_ф$, слабый – $А_1$ и сильный – $А_2$) – тормозящее действие вызывает околоплодник, за счет содержания в нем ингибиторов, затруднения вымывания ингибиторов из семени, создания вокруг зародыша неблагоприятного осмотического давления, затруднения поступления воды в семя и сильного ухудшения газообмена зародыша. Условиями нарушения покоя является удаление или повреждение околоплодника (скарификация), промывание плодов, длительная тепловая или холодная стратификация, некоторые другие термические воздействия, обработка H_2SO_4 и др.

2) Эндогенный морфологический (Б), причиной которого является недоразвитость зародыша. Устраняется тепловой стратификацией.

3) Эндогенный физиологический (В): неглубокий – $В_1$, промежуточный – $В_2$, глубокий – $В_3$, зависит от действия физиологического механизма торможения (ФМТ). Неглубокий покой характерен для свежесобранных семян и нарушается под действием различных факторов: сухого хранения, кратковременного прогревания или, напротив, кратковременной холодной стратификации, проращивания при определенных световых или температурных условиях, в частности при меняющемся в течение суток температурном режиме, обработкой семян растворами физиологически активных веществ. При промежуточном покое для прорастания семенам необходима довольно длительная от 1 до 3 месяцев холодная стратификация. Глубокий физиологический покой устраняется только

под влиянием длительной холодной стратификации (при температурах в пределах 1 – 8ºС), а в естественных условиях – после действия осенне-весенних холодов.

4) Эндогенный морфофизиологический (Б – В), (простой – Б – $В_1$, промежуточный – Б – $В_2$ и глубокий – Б – $В_3$), устраняется сочетанием смен длительной тепловой и холодной стратификации.

5) Комбинированный (А – Б – В) вызывается различными сочетаниями экзогенных и эндогенных причин. Нарушение такого покоя достигается сложной предпосевной подготовкой или длительной стратификацией семян.

Исходя из того, что покой семян представляет собой явление, возникшее в процессе эволюции, следует скорее ожидать существования определенных закономерностей, связей между особенностями прорастания семян и происхождением видов растений (Николаева, 1967). Виды с похожей филогенетической историей имеют общие черты (Cavender-Bares J et al., 2009; Burns and Strauss, 2011; Carta et al., 2016).

Характер, глубина и продолжительность периода покоя семян даже в одинаковых условиях проращивания различны у разных видов. Это наследственно закрепленное свойство, выработанное в процессе приспособления растений к определенным условиям существования, способствующее сохранению и распространению видов. R. Scharfetter (1922) справедливо допускает существование как видов с наследственно прочно закрепленным периодом покоя семян, так и таких видов, жизненные ритмы которых легче поддаются изменениям под влиянием меняющихся условий существования. Благодаря способности переходить в состояние покоя, семена предохраняются от несвоевременного прорастания, длительное время сохраняется их жизнедеятельность, создается запас семян в почве. О «степени глубины покоя» в какой-то мере можно судить по времени начала прорастания, всхожести, а также жизнеспособности семян, оставшихся не проросшими (Беспалова и др., 1980).

В зависимости от времени возникновения покоя семян или от филогенетического возраста тех или иных групп растений определенные типы покоя могут быть связаны либо с крупными таксономическими группами,

например классами, порядками или семействами, что будет свидетельствовать о древнем происхождении этого свойства; либо эти связи наблюдаются в пределах более мелких систематических групп растений, например рода, указывая на более позднее возникновение этих особенностей семян или на относительную молодость данной таксономической группы. На характер покоя существенное влияние оказывают современные особенности климата, зависимость между географическими условиями формирования семян того или иного растения и характером их прорастания (Николаева, 1958). Существует мнение, что близкородственные виды часто демонстрируют сходные модели прорастания независимо от географического распространения и климатических условий (Thompson et al., 1979). Например, виды сем. Fabaceae, распространенные по всему миру, обычно имеют физическое состояние покоя и нуждаются в скарификации, чтобы позволить воде проникать сквозь оболочку семян и нарушать состояние покоя (Baskin и Baskin, 1998). Таким образом, если конкретные требования по нарушению покоя для вида неизвестны, может быть полезно обратиться к другим видам того же рода или семейства за указаниями по смягчению покоя. Однако во многих случаях близкородственные виды не имеют одинакового ответа на прорастание (Walder и Erschbamer, 2015) или даже классификации покоя (например, не все Fabaceae имеют физически покоящиеся семена (Baskin и Baskin, 1998, 2014).

Физиологический механизм торможения прорастания и недоразвитие зародыша встречаются почти во всех подклассах двудольных, но выражены сильнее у более примитивных таксонов, т.е. оно не зависит от систематического положения растений. Сила действия ФМТ и особенности его проявления складываются у разных видов в процессе их формирования в разных географических и экологических условиях местообитания (Николаева, 1988, 1989 а, б).

Факторы, влияющие на прорастание семян. К изучению влияния факторов среды на прорастание семян дикорастущих растений призывали многие крупные русские ботаники. Роль экологических факторов в стимулировании

прорастания семян поистине огромна. Необходимыми условиями для прорастания семян являются, прежде всего, достаточная влажность, доступ кислорода и благоприятная температура.

Вода обуславливает процесс прорастания, и поэтому семена впитывают ее с огромной силой. Обычно они поглощают ее в жидком состоянии, а иногда и в виде паров. Примером могут служить зерновки хлебных злаков, которые могут прорастать, поглощая только водяные пары. Оптимальное для прорастания количество воды во внешней среде определяется видовыми особенностями растения, химическим составом и условиями созревания. Необеспеченность растений влагой в период их роста и развития оказывает существенное влияние не только на урожай, но и на период покоя семян (Овчаров, 1976). Избыток воды уменьшает или прекращает прорастание, снижая количество кислорода.

Не менее важным условием относится и воздух, а точнее находящийся в нем кислород. Ведь зародыш семени, как и все живые организмы, дышит. Дыхание семян зависит от взаимодействия многих внешних (температура, pH, обеспеченность влагой и др.) и внутренних (наличие необходимого субстрата, клеточных структур и т.п.) факторов. Даже сухие семена очень слабо дышат. Неодинаково реагируют на кислород семена, находящиеся в разных фазах созревания. Дозревшие семена реагируют на повышение содержания кислорода в среде в меньшей степени. При недостатке кислорода нарушаются многие стороны обмена веществ в семенах, что приводит к торможению прорастания. Условия, снижающие обеспеченность прорастающих семян кислородом (длительное намачивание, образование почвенной корки, глубокая заделка семян), приводят к глубоким нарушениям обмена и тем самым к задержке появления всходов, а иногда и к гибели семян.

Наиболее важную роль среди такого рода специфических условий играет температура (Крокер и Бартон, 1955; Овчаров, 1976; Попцов и др., 1981; Vleeshouwers et al., 1995; Opik and Rolfe, 2005; Wröbel et al., 2005; Finch-Savage and Leubner-Metzger, 2006; Baskin and Baskin, 1998, 2014 и др.). В научной литературе существуют различные мнения относительности температуры, необходимой для

прорастания семян. Так, для прорастания семян одних видов нужна низкая температура, другие прорастают только при высокой температуре, третьи требуют для прорастания дополнительных факторов (свет, снятие покровов и др.) (Крокер и Бартон, 1955; Попцов и др., 1981; Николаева и др., 1985 и др.).

Для семян растений любых типов растительных сообществ существует определенный температурный диапазон, за пределами которого они не прорастают. Такой диапазон зависит от условий среды, оптимальных для данных типов и видов растений. М.Г. Николаева (1959) отмечает, что в климатических зонах с резкими колебаниями температур, отношение к основному фактору – температуре проявляется у разных видов по-разному. Она считает, что это свидетельствует о различном происхождении и сложности путей формирования растительности. Семена растений южных областей имеют более высокие оптимумы и максимумы температур прорастания от 15 до 35 °С, а семенам растений северных стран требуются преимущественно более низкие от 5 до 25 °С (Николаева и др., 1983, 1985). У видов северных областей, оптимальной температурой прорастания является обычно 18 – 20 ºС, минимальной +10 ºС (а по некоторым данным +1 °С) (Николаева и др., 1992). Для семян арктических растений оптимальной температурой является комнатная и близкая природной переменная температура 12 – 30 ºС (Земцова, 1965), 18 – 23 ºС (Вихирева-Василькова, 1958) или 20 – 30 °С (Тыртиков, 1980). Для семян сибирских видов характерно прорастание в широком температурном диапазоне: от 0-(+6) ºС до +18-(+30) ºС (Семенова, 2007).

Периодические изменения температуры действуют стимулирующим образом, следовательно разница между днем и ночью, которая наблюдается в естественных условиях, влияет на прорастание положительно, особенно на недостаточно зрелые семена (Крокер и Бартон, 1955). М.Г. Николаева с соавторами (1983) отмечают особенно благоприятное влияние переменных температур на прорастание семян различных видов растений, произрастающих на севере и в условиях умеренного климата.

У одних видов ход прорастания характеризуется высокой энергией прорастания при любых температурных условиях, у других растянут и зависит от

температурного режима. Так для семян тундровых растений действие суточных смен температуры от 0 – 3 ºС до 20 ºС, хотя и замедляет начало прорастания, во многих случаях повышает процент их прорастания (Николаева и др., 1983). Характер прорастания семян *Taraxacum kok-saghyz* не остается постоянным при созревании в разных географических условиях, а изменяется, в первую очередь от температурного фактора. Закономерное изменение характера прорастания семян этого вида можно объяснить и различиями в генетическом составе исходного материала. Об этом можно судить при сравнении всхожести семян, собранных в естественном ценозах и искусственных посевах, 84,6 и 90,9% соответственно (Попцов и др., 1981).

Для растений, обитающих в очень холодных климатических условиях, таких как Арктика, температура около 15°С уже может быть источником теплового стресса. В условиях умеренного климата тепловое напряжение имеет место в интервале температур 35 – 40°С. В научной литературе под тепловым напряжением понимаются температуры, превышающие оптимальные значения примерно на 10 - 15°С (Larkindale et al., 2005).

О.Н. Гранитова (1955) отмечает, что отношение семян дикорастущих растений среднеазиатских пустынь к температурному фактору связано как с условиями среды обитания вида в настоящее время, так и еще и в большей степени с его экологическим прошлым. Вследствие этого и всхожесть иногда варьирует в зависимости от места произрастания растений. Характер температурного фактора прорастания семян дикорастущих растений может обуславливаться и экологическими особенностями той среды, где эти растения длительное время произрастали (Проскоряков, 1952), поэтому и могут наблюдаться различные потребности к температуре у семян одного и того же вида в разных точках ареала.

Большое влияние на всхожесть семян оказывает свет. У одних видов свет увеличивает всхожесть и энергию прорастания семян (Цингер, 1958; Овчаров, Кизилова, 1966; Строна, 1966; и др.), у других наоборот, тормозит прорастание семян (Николаева и др., 1985). Для большинства он не является непременным

условием прорастания, так как в естественных условиях свет проникает в почву только на небольшую глубину (Мирошниченко, 1976).

Прорастание семян в связи с эколого - фитоценотической приуроченностью растений. Экологические условия прорастания семян в природных фитоценозах гораздо сложнее и разнообразнее, часто суровее, чем в пахотном горизонте полей. Семена дикорастущих видов при прорастании должны преодолеть отрицательное влияние многих факторов: плотной дернины (луга, степи) или мертвой подстилки (леса), избыточного увлажнения (низинные луга, болота) или дефицита влаги, низких температур почвы (зона вечной мерзлоты; заморозки в умеренных широтах) или ее прогрева. Наконец, велико действие богатой почвенной микрофлоры и фауны, аллелопатического влияния обильных корневых выделений. Ко всем этим условиям прибавляется еще меняющиеся химический состав и концентрация почвенного раствора, аэрация почвы и световой режим. Взаимодействие, различные сочетания и подвижность перечисленных факторов создают специфическую экологию прорастания семян в природе и обуславливают чрезвычайную методическую сложность ее изучения. Кроме того, экологические условия, необходимые для той или иной стадии прорастания, могут быть несущественными для других стадий (Злобин, 1977).

Всхожесть и характер прорастания семян степных и пустынных растений изучали (Soyrinki, 1938-1939; Стешенко, 1962, 1963, 1966; Райкова, 1962; Борисова, 1974; Беспалова и Борисова, 1979; Беспалова и др., 1980, 1982, 1984; Борисова, 1996; 1998 и др.). Авторы отмечают быстрое и дружное прорастание семян у большинства степных видов. По исследованиям З.Г. Беспаловой с соавторами (1980) в Северном Гоби растения, распространенные в наиболее жестких условиях существования – в пустыне, на скалистых обнажениях, в местах резкой смены увлажнения (чии), сорные однолетники, как *Salsola pastifera* и *Artemisia annua* обладают семенами с очень быстрым «взрывным», характером прорастания. По данным И.В. Борисовой (1996) абсолютное большинство изученных видов степных, пустынно-степных и степно - пустынных и пустынных растений Казахстана и Монголии обладают взрывным характером прорастания. В

Украинских Карпатах быстро прорастают семена *Phleum alpinum, Arnica Montana, Leucanthemum vulgare* и др. (Вайнагий, 1962). Очень быстро прорастают семена черного саксаула, растущего в Каракумах (Перская, 1955). Растения горных сухих степей и скалистых обнажений характеризуются также быстрым прорастанием семян. Особого внимания требует изучение направленных на воспроизводство потомства приспособительных свойств у растений, произрастающих в районах Севера с суровыми климатическими условиями, высокой вероятностью заморозков в летний период и другими климатогеографическими особенностями. Северные природные экосистемы отличаются значительной потенциальной уязвимостью. Вместе с тем, исследований, посвященных адаптации растений к условиям обитания на территории криолитозоны, немного (Данилова, 1993; Шеин и др., 2013).

По данным Е.А. Андрияновой (2008) на Северо-Востоке Азии быстро и с высокой всхожестью прорастают семена видов сухих склонов южных экспозиций. Имеют высокую всхожесть доминирующие виды степных и пустынных сообществ на Восточном Памире (Свешникова, 1948, 1961; Райкова, 1962; Стешенко, 1963; Иконников, 1967) и на плакорных и горных участках Монголии и Казахстана (Беспалова и др., 1980).

Затрудненное прорастание свойственно семенам большинства растений горных тундр, заболоченных местообитаний Северо-Востока Азии (Андриянова, 2008), в «плакорных тундрах» на Западном Таймыре (Полозова, 1974, с.589). Порционный характер прорастания семян отмечен у тундровых растений *Oxytropis nigrescens* и *Astragalus umbellatus* (Вихирева-Василькова, 1958). W. Kinzel (1920) и L.C. Bliss (1958) на основании опытов пришли к выводу, что семена арктических растений прорастают хуже, чем семена альпийских и лесных видов. Семена видов Арктики и Субарктики могут долго не прорастать, но сохраняются живыми (Bliss, 1962; Söyrinki, I-1938; II- 1939).

По мнению И.А. Райковой (1962) растянутый период появления всходов отражает не «низкую энергию прорастания», а наоборот, высокую степень избирательности и высокую степень приспособленности к специфическим

«крайним» для жизни условиям в высокогорьях с континентальным климатом – высокую жизнестойкость этого вида. Этим объясняется способность *Puccinéllia*, «как бы пережидать» условия, неблагоприятные для появления всходов и относительно быстро реагировать повышением энергии прорастания на более благоприятные, а вернее, на условия более соответствующие таковым в истории формирования данной группы форм в природе.

Прорастание семян дикорастущих злаков, произрастающих на пойменных, материковых, горных лугах, а также в лесах Урала и Предурала изучал А.М. Овеснов (1965). Различные свойства лесных злаков, являются отражением разнообразий экологической обстановки различных типов леса и флористической неоднородностью травянистых растений лесов. Покой семян у различных видов варьирует от очень слабого и короткого до очень глубокого и длительного. В первом случае покой преодолевается при сухом хранении и регулируется температурой и светом. Приспособления растений к постоянно изменяющейся среде сопровождаются выработкой определенных свойств семян, которые обеспечивают существование вида в конкретной экологической обстановке, поэтому при изложении результатов опытов по отдельным видам А.М. Овеснов (1965) придерживался не систематического порядка, а экологической приуроченности.

Среди лесных травянистых видов встречается большое разнообразие типов прорастания, как быстро прорастающие семена с растянутым прорастанием и прорастающие небольшими частями семян (Андриянова, 2008; Фомина, 2012).

Семена лесных трав имеют некоторые общие биологические особенности. Обычно у них небольшая масса: она в среднем равна 2,6 мг — по расчетам для видов лесов умеренной зоны Евразии и Северной Америки. Всхожесть их обычно менее 50%, хотя у некоторых видов она может быть и очень высока. У большинства лесных травянистых растений, семена имеют длительный период покоя и прорастают только через 1-2 года и более. Этот интервал времени очень важен. Так, у растений умеренных широт прорастание стимулируется именно низкими зимними температурами. Такой фактор внешней среды, как освещенность, не

всегда оказывает влияние на условия прорастания семян, так как большинство из них развиваются в темноте (Алексеев др., 1988).

Известны случаи, когда семена одноименных видов в различных местах могут иметь близкую всхожесть и характер прорастания так, например, *Zygophyllum rosovii, Krascheninnikovia ceratoides* и другие в условиях Восточного Памира и Северного Гоби (только у *Krascheninnikovia ceratoides* на Памире прорастание семян несколько растянутое по сравнению с прорастанием семян в Северном Гоби). Семена *Androsace septentrionalis*, произрастающего в тундре (Полозова, 1974), в Средней Азии (Шацкая, 1965) и в Монголии (Борисова, 1996), слабо прорастают в свежем состоянии, но быстро прорастают после 1-2 и более месяцев хранения. Памирские семена *Krascheninnikovia ceratoides, Artemisia pamirica, A. macrocephala* прорастают также быстро, как и монгольские (Свешникова, 1948; Райкова, 1962; Стешенко, 1963), а у *Zygophyllum rosovii* (IIIB) требуют пониженной температуры для прорастания (Свешникова, 1948).

Работая со злаками, В.П. Селедец (1973) показал, что значительно быстро прорастают семена, обитающие на прибрежных отмелях, каменистых россыпях, песчаных, глинистых, щебнистых обнажениях с фрагментарным несформировавшимся растительным покровом.

По данным литературных источников (Котт, 1961; Бирюков и др., 1982; Кислова, 2006; Сорные растения, 1970 и др.), многие семена сорняков сохраняют всхожесть, пройдя через пищеварительный тракт животных и птиц, и вместе с тем, сохраняя способность к прорастанию, могут быть занесены с навозом на питомник (*Matricaria inodora, Chenopodium album, Rumex acetosella* и др.). Как показали исследования многих ученых (Бирюков и др., 1982; Кислова, 2006; Тихонова, 2000; Самсонова, 2006), семена сорных растений обладают исключительной приспособленностью к прорастанию. При благоприятных условиях окружающей среды семена некоторых сорняков прорастают через несколько дней после созревания и опадения их на землю. При неблагоприятных же условиях (сухость или чрезмерная влажность почвы) они не прорастают, но способны сохранять всхожесть в течение нескольких лет. Способность семян сорняков сохраняться в

почве годами объясняется состоянием оболочки. Она у большинства видов плотная, покрыта кутикулой, трудно проницаемой для воды и воздуха, предохраняющей зародыш от неблагоприятных факторов внешней среды в период покоя семян. Кроме свойств околоплодника и оболочки семян, на способность семян к прорастанию влияет температура воздуха и почвы, а также глубина нахождения их в почве. Биологическая приспособленность семян сорняков к внешним условиям среды приводит к большому накоплению их в почве, что обусловливает сложность борьбы с засоренностью питомников (Нечаева, Бабич, 2010).

При исследовании лабораторной всхожести семян сорной растительности питомников средней подзоны тайги Архангельской области показано, что всхожесть семян многолетних сорняков в 1,7 раза выше, чем семян однолетних. Наблюдается связь между размером семян и количеством их на растении, а также прямая связь – между числом семян с растения и их всхожестью. В лабораторных условиях стопроцентной всхожестью обладают семена *Stellaria media*. Хорошо прорастают семена *Phleum pratense* (95%), *Plantago major* (94%), *Viola tricolor* (61%), *Sonchus arvensis* (57%) и др. В отличие от семян большинства сорняков семена *Chamerion angustifolium*, *Sonchus arvensis* прорастают растянуто. По литературным данным, всхожесть зрелых свежесобранных семян *Chamerion angustifolium* достигает 90%, но к весне снижается до 35%. В силу своих биологических особенностей в лабораторных условиях не проросли семена следующих корневищных и корнеотпрысковых многолетников: *Linaria vulgaris*, *Achillea millefolium*, *Elytrigia repens* и др. Многие из них имеют либо длительный период покоя, либо твердую структуру семенной оболочки, препятствующей проникновению в семена воды, воздуха – факторов, активизирующих жизнедеятельность семян (Нечаева, Бабич, 2010). В.Н. Доброхотов (1961) определяет причину низкой всхожести (4%) *Chenopodium album* в том, что в пределах одного растения данного вида наблюдается полиморфизм семян.

Семена сорных растений отличаются недружностью прорастания из-за различной продолжительности покоя. Эта особенность дает возможность семенам

сорняков прорастать длительный период, тем самым, сохраняя шанс выжить виду. Поэтому малейшее отклонение от эффективной агротехники приводит к засорению посевов культурных растений (Баздырев и др., 2004).

Долговечность семян. Знания о всхожести и характере прорастания семян в процессе хранения дают возможность рационально планировать сбор семян для пополнения обменного семенного фонда, поддержания коллекционных образцов, а также для реинтродукционных и рекультвационных мероприятий. Качество и жизнеспособность сформировавшихся плодов и семян являются важными критериями, которые необходимо учитывать как перед закладкой их на краткосрочное и/или длительное хранение, так и перед выращиванием из них новых растений (Ткаченко и др., 2018).

Характер прорастания свежесобранных семян зависит от года и времени их сбора (Попцов и др., 1981; Беспалова и др., 1984; Борисова, 1996). Так, у пустынного кустарника *Zygophyllum xanthoxylon* семена после первого и второго цветения имеют разную всхожесть (71 и 97%) и различный тип прорастания (IIA и IA) (Борисова, 1996). По характеру прорастания А.В. Попцов с соавторами (1981) семена делят на две группы 1) семена сразу же после созревания прорастают по типу нормального прорастания (*Salix, Populus, Tussilago farfara*); 2) семена приходят к этому типу в результате послеуборочного дозревания или стратификации (виды *Gramineae, Taraxacum Kok-saghyz*). Т.В. Елисафенко (2015) при изучении семян разных экологических групп видов секции *Violidum* подрода *Nomidium* рода *Viola* L. выявила различия по энергии прорастания семян у всех экологических групп между свежесобранными семенами и семенами первого года хранения. Обнаружено, что у петрофитов и мезоксерофитов интенсивность энергии прорастания у семян первого года хранения выше, чем у свежесобранных. Гигромезофиты, мезофиты и ксеромезофиты не отличались по динамике прорастания.

Долговечность семян растений при разных условиях хранения изучалась многими авторами (Янишевский, Первухина, 1941; Нестеренко, 1960; Бартон, 1964; Уткин, 1964; Короткова, 1971; Короткова, Салтыкова, 1971, 1974;

Серебрякова, Кирьянова, 1973; Вайнагий 1975, 1977; Хорошайлов, Жукова, 1978; Филиппова, 1981; Данилова, Жукова, 1986; Светлакова, 1987, Васильева-Немерцалова, Коваленко, 1991; Николаева и др., 1992; Галич, 1993; Амельченко, Агафонова, 1994; Борисова, 1996, 1998; Волкова, Моторина, 1999; Фомина, 2008; Андриянова, 2014; Елисафенко, 2015; Ступникова, 2018 и др.). В справочнике долговечности семян В.Л. Тихоновой и В.П. Викторова (2005) даются результаты изучения продолжительности жизни семян более 1430 видов (более 1730 образцов), относящихся к 499 родам из 94 семейств на основании анализа мировой практики (свыше 270 источников). Массовое хранение семян в регулируемых температурных условиях (низкие положительные температуры, неглубокое замораживание) началось только в последние десятилетия и публикаций в этом направлении немного (Тихонова, Викторов, 2005). Для длительного сохранения жизнеспособности семян и их генетической стабильности на высоком уровне, многие ученые стали применять криоконсервирование при низких (-10 °С) и очень низких (в жидком азоте при -196°С) температурах (Хорошайлов, Жукова, 1978; Данилова, 1982; Воронкова и др., 2008; Левицкая, 2014, 2017 и др.).

Большинство авторов при изучении долговечности семян используют схему A. Ewart (1908), согласно которой семена делятся на 3 группы: микробиотики, сохраняющие всхожесть до 3 лет, мезобиотики - от 3 до 15 лет, макробиотики - от 15 до 100 лет. Но как отметил С. А. Котт (Kott, 1947), не может быть единой шкалы долговечности семян для всех областей земного шара. И. В. Борисова (1998), изучая прорастание семян степных и полупустынных областей Казахстана и Монголии, предложила следующую классификацию: инфрамикробиотики семена сохраняют всхожесть менее 1 года или 1 (реже 2 года), микробиотики – от 2 - 3 до 5 - 6 лет, мезобиотики – от (5) 6 до 10 (11) лет, макробиотики – от 10 и до 20 лет, ультрамакробиотики свыше 20 лет.

Редкие и сокращающие ареал виды чаще всего попадают в группу микробиотиков. Подавляющее большинство культурных и возделываемых видов растений относятся к группе мезобиотиков. Группу макробиотиков представляют в большей мере сорные виды растений, и дикорастущих растений, бобовые,

злаковые (Бартон, 1964; Хорошайлов, Жукова, 1978; Тихонова, Смирнов, 1999). И.В. Борисова (1998) выявила, что у степных растений преобладают мезо- и макробиотики, а у пустынных растений примерно одинаковое участие всех основных типов. Известно, что большинство дикорастущих видов имеют ортодоксальные семена, легко теряющие воду при созревании, но сохраняющие высокую жизнеспособность. В основном они принадлежат к мезобиотикам, а некоторые к макробиотикам.

В.П. Амельченко (2010) определяет критический срок сохранения всхожести – 30%-ами от начальной всхожести. Т.В. Елисафенко (2013) понижает этот показатель до 10%, и определяет его как интродукционно- рентабельная долговечность. Важным признаком для характеристики биологии прорастания семян другие считают период падения всхожести семян на 50 % (период потери половины всхожести) – P50 (Стрельцов и др., 1988; Dowsett et al., 2012). М.Г. Николаева с соавторами (1999) считают, что для растений разных видов темп утраты семенами жизнеспособности во время хранения при постоянных условиях окружающей среды подразделяется на три периода. Первый период заканчивается на уровне 75-90% живых семян, второй (скорость гибели семян резко возрастает) - в живых остается от 10 до 25%, третий– пока все семена не погибнут.

Продолжительность жизни семян варьирует от нескольких суток до многих десятилетий в зависимости от систематического положения вида, места произрастания растения, условий созревания и хранения семян (Николаева и др., 1999). За счет снятия неглубокого физиологического покоя во время сухого хранения, всхожесть может быстро снижаться при хранении в комнатных условиях (Николаева и др., 1985) или наоборот повышаться (Крокер и Бартон, 1955; Николаева и др., 1985). Известно, что после длительного сухого хранения всхожесть семян у многих растений повышается (Крокер, Бартон, 1955; Стешенко, 1966; Николаева, 1967; Полозова,1974; Борисова, 1998; Ступникова, 2018 и др.). Это наблюдалось в опыте Т.Г. Полозовой (1974) у семян Таймырских растений после пятилетнего лабораторного хранения: *Gastrolychnis apetala* (с 1 до 86%), *Valeriana capitata* (с 2 до 43%) и *Senecio atripurpureus* (с 5 до 25%). Сходные

результаты были получены А.П. Стешенко (1966) в опыте семенами *Gastrolychnis apetala* сразу после сбора совершенно не прорастали, а после 8 мес. хранения всхожесть их оказалось равной 69%. Семена тундровых ив Севера Дальнего Востока при хранении в комнатных условиях (18 – 20Cº) снижают всхожесть через 20 дней и теряют ее в течение 2 месяцев (Андриянова, 2008).

Потенциальная возможность к длительному хранению может быть реализована лишь при благоприятных условиях формирования семян на материнском растении. Семена, выращенные в дождливые годы, с затяжным периодом созревания, быстрее теряют всхожесть, чем полученные в сухие годы (Пискунова, 1985). Характер прорастания семян может изменяться от срока их хранения как у *Viola mirabilis* L. (Елисафенко, 2012), *Platicodon drandiflorus* и *Allium montibaicalensis* (Балакина, Елисафенко, 2017), *Artemisia pauciflora, Artemisia frigida* и др. (ускоряется) и *Ptilotrichum canescens, Rheum nanum* и др. удлиняется (растягивается), это в основном виды, семена которых со временем становятся твердыми или остаются без изменений, например, у семян *Artemisia xerophytica, Haplophyllum davuricum* и др. (Борисова, 1996). Но в тоже время достоверного увеличения продолжительности периода прорастания семян при длительном хранении, у некоторых видов семейства Asteraceae не выявлено (Сарлатаева, Байкова, 2006).

Исследованиями Всесоюзного института растениеводства доказано, что семена, выращенные в северных районах страны менее долговечны, чем сформированные в южных районах. Л.Г. Пискунова (1985) указывает, что управляя условиями выращивания, можно получить в любых условиях семена с высокими биологическими качествами.

Начальная всхожесть и энергия прорастания семян у различных видов зависят от экологических и биологических особенностей последних. У одних эти показатели высокие непосредственно после сбора, у других - постепенно возрастают по мере их хранения. Наименьшую долговечность имеют семена ранневесенних многолетников влажных местообитаний, а наименьшую – луговые мезофиты травянистых растений Карпат (Вайнагий, 1975).

Одни авторы считают, что основная причина большой продолжительности жизни семян – непроницаемость их оболочки, другие придают значение наследственности, третьи – способам хранения. Было замечено, что низкое содержание влаги в семенах – одно из условий, способствующих удлинению их жизни (Ohga, 1926; Крокер и Бартон, 1955; Филимонов, 1961; Baskin и Baskin, 1998). Предпочтительные условия хранения семян, рекомендуемые международными экспертами отрицательных температур -18ºС (Genebank Standarts. Rome: Agriculture Organization of the United Nations, International Plant Genetic Resources Institute. 1994). На основании исследования влияния долговременного хранения на жизнеспособность семян зернобобовых культур Б.М. Кершенгольцем с соавторами (2012) показано, что перспективны температуры от -5,5 до - 6,0ºС. Однако температурные условия хранения зависят от вида растений, а рост продолжительности эффективного хранения семян с понижением температуры имеет затухающий характер. Поэтому наиболее оптимальными для длительного сохранения жизнеспособности и генетической целостности семян являются температуры от -6 до -10ºС. влажность 3-7% (в зависимости от вида растения) (Криохранение семян…, 2014). Изучено влияние длительного хранения семян сельскохозяйственных культур в условиях толщи многолетних грунтов (Данилова, Жукова, 1986), а также на жизнеспособность и фенотипическую изменчивость (Сторожева, 2006), использование вечной мерзлоты в сохранении генетического материала (Данилова, 1984; Данилова и Филипенко, 1984; Данилова и др., 1984; Павлов и др., 2000; Сторожева, 2000; Кершенгольц и др., 2011, Kershengolts, et al., 2013; Филипенко и др., 2012; Storozheva, 2018 и др.). Большое внимание исследователи уделяют выяснению основных факторов, обуславливающих долголетие семян и сохранение способности к прорастанию. Эти вопросы приобрели актуальность в последние годы в связи необходимостью разработки научных рекомендаций по охране генофонда растений путем создания генных банков для сохранения наследственных свойств особенно редких и исчезающих видов (Международная программа ботанических садов ..., 2000; Семенова, 2007; Ишмуратова, Ткаченко, 2009; Данилова и др. 2012 и др.).

Данные о прорастании, условиях хранения и долговечности семян редких и исчезающих видов растений изучались многими исследователями (Томилова, 1974, 1977, 1986, 1987; Амельченко, Агафонова, 1994; Воронкова и др., 1995, 1996, 2000; Андриянова и др., 1999; Волкова, Моторина, 1999; Семенова, 1994, 2002, 2004, 2007; Амельченко, 2010; Дорогина, Елисафенко, 2014; Котельникова, 2015; Балакина, Елисафенко, 2017; Ступникова, 2018 и др.).

Специальных исследований по изучению эколого-биологических закономерностей и характера прорастания семян дикорастущих растений Центральной Якутии, ранее не проводилось. Есть лишь информация по изучению некоторых арктических растений Якутии (Вихирева-Василькова, 1958), особенностей биологии и карпологии семян *Valeriana alternifolia* (Барышникова и др., 2018) или имеются отрывочные данные по всхожести отдельных видов растений (Данилова, 1993; Семенова, 2013 и др.).

Таким образом, изучение эколого-биологических закономерностей и характера прорастания семян флоры Центральной Якутии становится актуальной для его изучения.

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ. РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Объекты и методы исследований

Объектом наших исследований являлись семена 204 вида травянистых растений природной флоры Якутии (Приложение 1). Семена для исследования были собраны в коллекции природной флоры Якутии Ботанического сада ФИЦ Института биологических проблем криолитозоны СО РАН (далее БС, ФИЦ ИБПК СО РАН) и в природных популяциях в окрестностях г. Якутска. Работа проводилась в течение шести лет с 2014 по 2019 гг. Изучение долговременного хранения семян было начато в 2006 г. (С.З. Борисовой, Н.С. Даниловой, П.А. Павловой), с 2014 г. работы были продолжены нами.

Сбор семян проводился в фазе полной зрелости. Изучение прорастания семян проводилось в соответствии со стандартными методиками М.К. Фирсовой (1969), З.Г. Беспаловой с соавторами (1980) и И.В. Борисовой (1996) в лабораторных условиях. Условия прорастания семян: температура 23±1° и естественное освещение (днем на свету, ночью в темноте). Всего было высеяно 412 тыс. семян, поставлено более 1030 опытов. Опыты проводились в чашках Петри (диаметр 9 см), в 4-х повторностях по 50-100 штук (в зависимости от запаса семенного материала и размера семян) на бумажном ложе, без какой-либо предварительной обработки. Увлажнитель – дистиллированная вода, семена увлажнялись по мере необходимости через 1-2 дня. Подсчеты проросших семян проводились ежедневно от начала до конца прорастания. Семя считали проросшим при наличии корешка, размер которого равен семени. Семена ставились на проращивание в день сбора (Филиппова, 1981; Борисова, 1996), таким образом, возможность послеуборочного дозревания, здесь совершенно исключалась, повторно – после 5-7 месяцев сухого хранения, что дало возможность сравнивать всхожесть и характер прорастания семян свежесобранных и после их хранения. Не проросшие за 30 дней семена рассматривали как невсхожие, хотя не исключено сохранение ими

жизнеспособности. Жизнеспособным считается семя, способное прорасти при благоприятных условиях, если будет снято любое из возможных состояний покоя. Поэтому при определении жизнеспособности учитывали и «свежие не проросшие семена» (Международные правила анализа семян, 1984), т.е. семена потенциально жизнеспособные, но не вышедшие за время проращивания из состояния покоя, т.е. сумма всхожих и «свежих не проросших» семян приведена под названием жизнеспособность (Фирсова, 1978; Viability of seeds, 1972). Оценку жизнеспособности не прорастающих и имеющих затрудненное прорастание семян (у 20 видов) определяли рентгенографическим методом (Грязнов и др. 2015; Староверов и др., 2015). Рентгенографический анализ репродуктивных диаспор проводили на установке ПРДУ, которая предназначена для оперативного контроля различных объектов: в сельскохозяйственной отрасли для контроля качества продовольственного и фуражного зерна, семян зерновых и овощных культур, саженцев различных растений. ПРДУ состоит из рентгенозащитной камеры, источника излучения и пульта управления рентгеновским излучением. Диапазон изменения анодного напряжения – 5…50 кВ; диапазон изменения анодного тока – 20…200 мкА. Для исследования образцов был выбран следующий режим: напряжение, подаваемое на трубку – 17 кВ; ток трубки – 70 мкА; экспозиция – 2 секунды. Приёмник излучения – специальная пластина с фотостимулированным люминофором, такой люминофор способен запоминать (накапливать) часть поглощённой в нем энергии рентгеновского излучения, а также под действием лазера испускать люминесцентное излучение, интенсивность которого пропорциональна поглощённой энергии. Фотоны люминесцентного излучения преобразуются в электрический сигнал, кодирующийся для получения цифрового изображения. Сканирование пластины выполняется с помощью сканера DIGORA PCT. Полученное с помощью сканера изображение передаётся на компьютер, что позволяет производить последующую обработку изображения. Время от начала экспозиции до получения изображения составляет около 3 минут (Архипов, Потрахов, 2008; Архипов и др., 2010; Потрахов, Грязнов, 2009; Потрахов и др., 2012).

При сильном поражении семян плесенью их промывали дистиллированной водой и помещали на чистое ложе. Низшие грибы, повреждая семенную оболочку, могут способствовать прорастанию семян. Поэтому нецелесообразно промывать семена при первых же признаках появления плесени.

В ходе опыта определились следующие параметры для изучения: период до начала прорастания семян, периода прорастания, процент проросших семян на 3, 5, 7, 10-й день, всхожесть семян, средневзвешенное значение периода прорастания семян. Период до начала прорастания семян - дни от момента укладки семян на субстрат до момента появления первого проросшего семени. Продолжительность прорастания – промежуток времени между началом и полным прорастанием семян. Для характеристики прорастания семян учитывали процент проросших семян на 3-е, 5-е, 7-е и 10-е сутки от начала постановки опыта. Лабораторную всхожесть определяли по числу проросших семян в процентах. Средневзвешенное значение периода прорастания семян - это числовой показатель, он является частным от деления суммы всех отдельных произведений процента проросших семян и соответствующего числа дней от начала до завершения их прорастания на суммарный процент всхожести семян за весь срок испытания. Средневзвешенное значение периода прорастания семян определили по формуле А.Ф. Бухарова с соавторами (2017).

$$\mathbf{T}_{\text{ср.}} = \frac{\sum(t \times n)}{\sum n}$$

где: $T_{ср.}$ – средневзвешенное значение периода прорастания семян; t – время в сутках, начиная с 0 дня (день постановки опыта); n – количество проросших семян в отдельные сутки; Σn –общее количество проросших семян.

При выделении групп по отношению к режиму увлажнения местообитаний мы исходили из собственных наблюдений видов в природе и экологических шкал, разработанных для территории Сибири с включением материалов по Якутии (Королюк и др., 2005; Секретарева, 2004; Флора Якутии…, 2010). В результате, виды изучаемой флоры отнесены к следующим группам: ксерофиты,

мезоксерофиты, ксеромезофиты, мезофиты, гигромезофиты, мезогигрофиты, гигрофиты, гидрофиты.

Массу 1000 семян определяли в результате 10-кратного взвешивания порций по 100 шт., среднее арифметическое пересчитывали на 1000 (Лищук, 1991). Масса оценивалась с использованием презиционных весов OHAUS, с точностью 0,0001 г. Морфология (ширина и длина) семян в 30-кратной повторности изучалась с помощью бинокулярного стереоскопического микроскопа МБС-10 (Биолам), снабженного микрометрическими шкалами.

При слабом или отсутствии прорастания в лабораторных условиях семена были подвергнуты разным срокам и способам стратификации. Холодовую стратификацию проводили при постоянных (от 0 до +3 ºС, +5 ºС, +8 ºС) температурах. Тепловую стратификацию проводили при 23±1 ºС. При слабом и отсутствии прорастания в лабораторных условиях семена были подвергнуты разным срокам стратификации (от 1 до 3 месяцев) в климатокамере BINDER KBWF 240 в условиях длинного дня (16 ч. свет: 8 ч. темнота) при температуре от 0 до +3 ºС, +5 ºС, влажности 60%, на влажной фильтровальной бумаге в течение 1-3 мес. и для семян видов рода *Iris* в холодильной камере при +8 ºС. Естественная стратификация семян проведена в сыром песке под открытым небом в течение 60 дней в апреле-мае, температурный режим воздуха в апреле-мае 2015 г., в период проведения стратификации опускалась от -2 до -14 ºС, или повышалась от +10 до +18 ºС.

Для изучения биологической долговечности семена одного года урожая хранились в бумажных пакетах в лабораторных условиях (при +20…25 ºС) и ежегодно в течение нескольких лет проращивались до потери всхожести. При определении биологической долговечности семян придерживались классификации И.В. Борисовой (1998). Интродукционно-рентабельную долговечность (сохранение всхожести до 10% от начальной) определяли по методике Т.В. Елисафенко (2013). Для определения влияния условий хранения семян на всхожесть и урожай одного срока сбора они были помещены в разные температурные условия хранения: лабораторные (23±1°С) и в криохранилище в

толще многолетнемерзлых грунтов на глубине 10м (от - 6 до – 10 ºС). Влажность семян определяли перед закладкой на длительное хранение весовым методом (высушиванием при температуре 105 ºС до постоянного веса) в трехкратной повторности.

Действие постоянной температуры 5, 10, 20, 25, 30, 35 ºС на семена в течение месяца проводилось в климатокамере BINDER KBWF 240, при этом другие факторы: влажность 60%, аэрация и свет (16 ч. на свету, 8 ч. в темноте) были равнозначны.

Сравнительный анализ погодных условий вегетационных сезонов проводили с помощью суммы эффективных температур, количества осадков и гидротермического коэффициента (ГТК) по Г.Т. Селянинову (Лосев, 1974). Гидротермический коэффициент определен как отношение суммы осадков в миллиметрах за период с температурами выше 10ºС к сумме температур в градусах за то же время, уменьшенное в 10 раз.

В связи с тем, что при изучении биологии прорастания семян используется небольшая повторность опыта, вслед за О.В. Дорогиной и Т.В. Елисафенко (2014), мы считаем, что целесообразнее указывать диапазон результатов и максимальную всхожесть. Графически представляли динамику прорастания семян в течение всего опыта (от начала до конца). Для построения графика мы использовали данные варианта с максимальной всхожестью семян.

Сравнение средних значений выборок проводили методом дисперсионного анализа (ANOVA). Значимость отличий между средними значениями определяли, используя критерии Даннета, Стъюдента и Бонферрони для множественного сравнения при уровне $p \leq 0{,}05$ и $p \leq 0{,}008$ в программе Statplus. Достоверность полученных в ходе исследования результатов подтверждена дискриминантным и кластерным анализом методом Варде. Факторный анализ по методу главных компонент (PCA) и дискриминантный, кластерный анализ осуществляли в программе Statistica v.8.

Названия растений даны согласно Конспекту флоры Азиатской части России (2012), Конспекту флоры Якутии (2012), работам Л.В. Кузнецовой (2012), Т.А.

Шеметовой и др. (2013). Авторские имена видов растений приведены в приложении 1.

2.2 Физико-географические условия района работ

Территория Центральной Якутии охватывает юго-восточную часть Сибирского плоскогорья, южную часть Центрально-Якутской низменности и северную половину Приленского плато (рис. 1). Вся эта территория относится к Центрально-Якутскому флористическому району (Караваев, 1958). К этому флористическому району относятся Алдано-Ленский, Вилюйский и Верхневилюйский округа Центрально-Якутской подпровинции среднетаежной подзоны (Основные особенности …,1987).

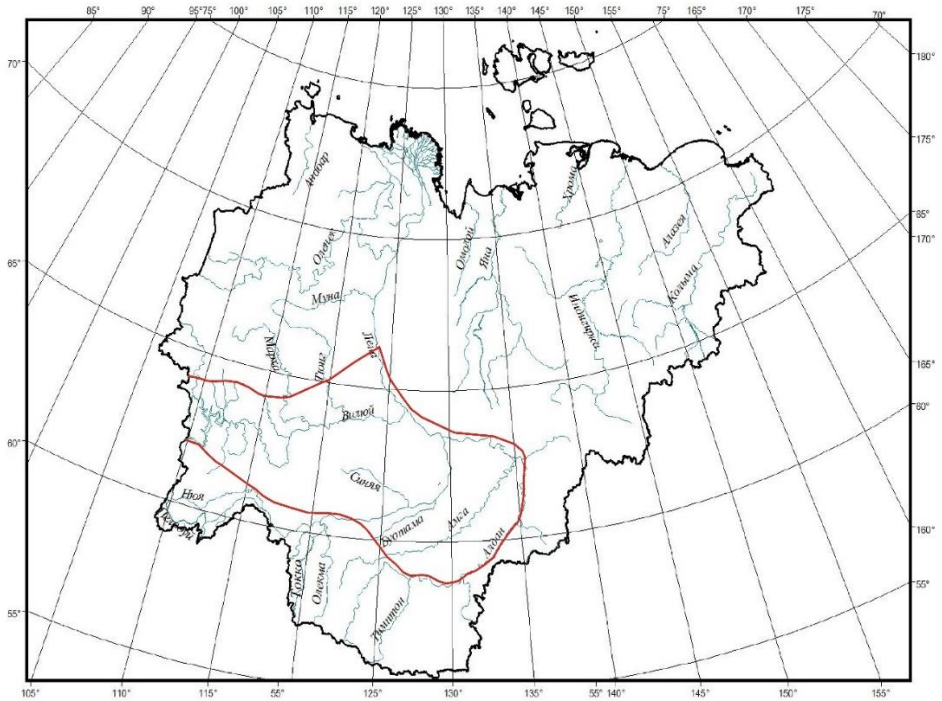


Рисунок 1 – Карта территории Центрально-Якутского флористического района (Разнообразие растительного мира Якутии, 2005).

Рельеф. Поверхность представляет собой в основном плоскогорье, расчлененное долинами рек Лены, Алдана, Вилюя. Почти со всех сторон

плоскогорье окружено горами или горными возвышенностями: Верхоянские хребты (2000-3000 м), Алданское и Витимское нагорья (1200-1300 м.), водоразделы Средне - Сибирского плоскогорья (600-700 м.). Своеобразием в рельефе Центральной Якутии является наличие многочисленных котловин и западин, образующихся в результате протаивания многолетних мерзлых горных пород и проседания грунта. С ними связано большое количество озер и «аласов» - обширных лугов в озерных котловинах. Для Лено-Амгинской провинции характерно широкое развитие типичных аласов, представленных котловинным и котловинно-долинным типами рельефа (Десяткин, 2008). На Лено-Амгинском междуречье преобладают термокастовые аласы, а на Лено-Вилюйском – неглубокие понижения, образованные после обсыхания террас. По левобережью р. Лена (Хангаласский, Якутский, Намский) аласный ландшафт слабо выражен (Пермякова, 1961). Северную часть Лено-Алданской провинции занимает Лено-Амгинский песчаниковый район. Представляет собой слаборасчлененную, пологоволнистую равнину плато с абсолютными высотами 380 – 420 м., уклонами 2-3º. Характерной особенностью рельефа Лено - Амгинского известняково-карстового района является наличие карстовых понижений на плакорных участках (Босиков и др., 1985).

Климат. Климат Центральной Якутии описан В.Ю. Визе (1927), Н.О. Галаховым (1936), Д.И. Шашко (1961), М.К. Гавриловой (1973) и др. По климатическим условиям Центральная Якутия занимает второе место в республике по наличию самых низких температур зимой и первое – по высоким температурам летом (Гаврилова, 1973). Климат Центральной Якутии определяется ее географическим положением и своеобразными атмосферными процессами, обусловленными удалением и защищенным горными массивами от Атлантического и Тихого океанов (Шашко, 1961; Агроклиматический справочник…, 1963; Агроклиматические ресурсы...,1973; Гаврилова, 1973; Зональная система земледелия…,1982).

Особенностью климата Центральной Якутии является резкая континентальность, характеризующаяся контрастностью сезонов года, что создает

не наблюдаемые в северном полушарии условия перезимовки многолетних растений. Для перезимовки многолетних плодоносящих растений крайне опасным является зимний минимум в течение трех месяцев (декабрь-февраль), когда температура опускается ниже -50ºС. Абсолютный минимум -64ºС отмечен в Якутске. Продолжительность холодного периода (ниже 0 ºС) около 220 дней, сумма отрицательных температур 5000 – 6000ºС; среднегодовая температура воздуха -10,8ºС. Толщина снегового покрова – 28 - 30 см, редко - 40 см. Средняя температура воздуха в июле от 16 - 19ºС. Абсолютная максимальная температура составляет 38ºС. Безморозный период длится 70 - 100 дней (Витвицкий, 1965; Гаврилова, 1973; Справочник…, 1975; Атлас..., 1989; Сивцев и др., 1990). В силу короткого вегетационного периода основная масса якутских растений интенсивно развивается в первой половине лета, чтобы успеть пройти полный цикл развития побегов, дать зрелые полноценные семена. На основании этого считается, что устойчивость одно - и многолетних растений в условиях Центральной Якутии определяется их ранним и быстрым вегетативным развитием (Данилова, 1993).

Атмосферные осадки являются одной из важнейших характеристик климата. Количество выпадающих осадков и их распределение, как в пространстве, так и во времени тесно связаны с географическим положением и атмосферными процессами, протекающими над территорией Якутии. Годовое количество осадков в Центральной Якутии относительно невелико: примерно 250-300 мм. По количеству выпадающих осадков Центральная Якутия приближается к степным и полупустынным районам Средней Азии и Казахстана. Осадки в течение года выпадают неравномерно. Наименьшее количество осадков по всем станциям приходится на зиму, причем минимум их наблюдается в феврале – марте (6-10 мм), за весь период выпадает 50-70 мм осадков. Малое количество осадков зимой объясняется циркумполярными условиями этого времени года – преобладанием антициклонального состояния погоды. Преобладающая часть осадков приходится на теплое время года: за летние месяцы выпадает приблизительно 50% (115-130 мм) их годового количества (Гаврилова, 1973). Самое сухое время года приходится на апрель - июнь, причем в мае - июне относительная влажность днем (13 ч.)

составляет 40-45 %, из них 10-15 дней наблюдается минимальное значение – 30 % и менее (Копанев, Швер, 1991). При норме осадков 200 мм испарение достигает 300-350 мм. Отсюда ярко выявляется положительная роль многолетней мерзлоты, за счет которой в известной мере восполняется этот недостаток влаги в период вегетации растений (Коржуев, 1959). Начало вегетации (май, июнь) характеризуется незначительным количеством осадков, что отрицательно сказывается на прорастании семян растений, а большая их часть выпадает во второй половине лета (Кононов, 1982).

Почвы. Почвенный покров Центральной Якутии отличается большой пестротой: основной фон создают мерзлотные таежные палевые в разной степени осолоделые почвы – типичный зональный тип, не имеющий аналогов в мире (Зольников, 1954; Еловская, 1965; Саввинов, Слепцов, 1987; Десяткин, 2009). Лишенные естественного дренажа и гидрологического стока мерзлотные ландшафты Центральной Якутии относятся к территориям современного соленакопления (Ковда, 1973). Участие засоленных почв в строении почвенного покрова составляет до 20-30% от общей площади. Мерзлотные палевые почвы являются наиболее плодородными, содержат большое количество гумуса. Кроме того, на водораздельных и межаласных пространствах под тайгой выделяются мерзлотно-таежные дерново-карбонатные и подзолистые почвы, а также подбуры. В понижениях рельефа и в аласах развивается лугово-черноземные и черноземно-луговые.

Вся территория республики входит в зону сплошного распространения многолетнемерзлых пород. Мощность мерзлых пород в Центральной Якутии составляет 350 - 450 м, максимальная же толщина многолетнемерзлого слоя обнаружена в бассейне р. Оленек и достигает 1500 м. Температура мерзлых пород в районе г. Якутска составляет от -4°С до – 7ºС. На равнинной части приповерхностные слои мерзлых грунтов включают «ледовый комплекс», состоящий из повторно-жильных льдов и вмещающих их пород. Повторно-жильные льды формируются в виде полигональной решетки в результате замерзания воды в морозобойных трещинах. На территории Центрально-якутской

равнины мощность повторно- жильных льдов составляет 40 - 60 м при ширине 3 - 7 м в верхней части, которые занимают более 50% объема ледового комплекса (Качурин, 1965; Иванов, 1980; Коноровский, 1990).

Глубина сезонного протаивания почвогрунта в зависимости от рельефа, литологии, экспозиции и растительного покрова колеблется от 0,3 до 3,2 м. В условиях близкого залегания многолетней мерзлоты тепло, поступающее в почву, расходуется иначе, чем в других зонах. Так, если в районах вне области многолетней мерзлоты большая часть этого тепла идет на прогревание талого слоя почвы, то в мерзлотных почвах оно расходуется в основном на протаивание деятельного слоя и на прогревание многолетнемерзлых пород, поэтому мерзлотные почвы в районах сплошного распространения криолитозоны – самые холодные в Северном полушарии (Саввинов, 1976).

Таким образом, разнообразие климатических условий, материнских пород, условий залегания многолетнемерзлых пород и почв обуславливает развитие неоднородного растительного покрова и его распределение и влияет на сроки плодоношения, созревания, прорастания семян.

ГЛАВА 3. ВСХОЖЕСТЬ И ХАРАКТЕР ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

3.1 Всхожесть и характер прорастания свежесобранных семян растений Центральной Якутии

Наличие первичного (Работнов, 1950) и особенно вторичного (Крокер, Бартон, 1955; Николаева, 1967) покоя семян дикоросов способствует сохранению их в почве и поддержанию устойчивости данного вида в фитоценозе. В связи с этим, основной задачей, ставившейся при проращивании свежесобранных семян, было выяснение наличия первичного покоя у различных растений Центральной Якутии.

В эксперимент были включены семена 182 видов, относящихся к 38 семействам и 125 родам. В основу классификации положены основные показатели прорастания – период до начала прорастания, продолжительность прорастания, процент проросших семян на 3, 5, 7 и 10 день и лабораторная всхожесть. В результате кластерного анализа методом Уорда (рис. 2) видно четкое разделение семян на 3 группы с учетом всех показателей, наиболее значимыми из которых являются лабораторная всхожесть и процент проросших семян на 10-й день опыта.

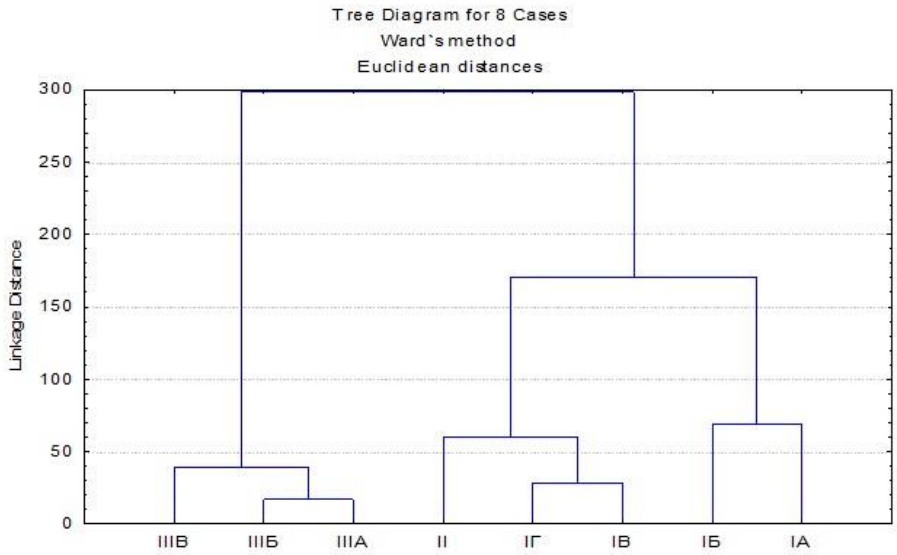


Рисунок 2 – Дендрограмма групп прорастания свежесобранных семян

В распределении 8 подгрупп (IА, IБ, IВ, IГ; II; IIIА, IIIБ, IIIВ), первоначальную роль играет показатель – процент проросших семян на 3, 5, 7, 10 день опыта (табл.1). Это основное отличие от других классификаций, в которых в качестве основных критериев служат скорость прорастания семян (быстрое или замедленное) или порционность их прорастания (Филимонов, 1954; Вихирева-Василькова, 1958; Беспалова и др., 1980; Борисова, 1996; Андриянова, 2008 и др.).

Дискриминантный анализ выявил достаточно четкие различия между группами и подгруппами по комплексу выбранных показателей (рис. 3).

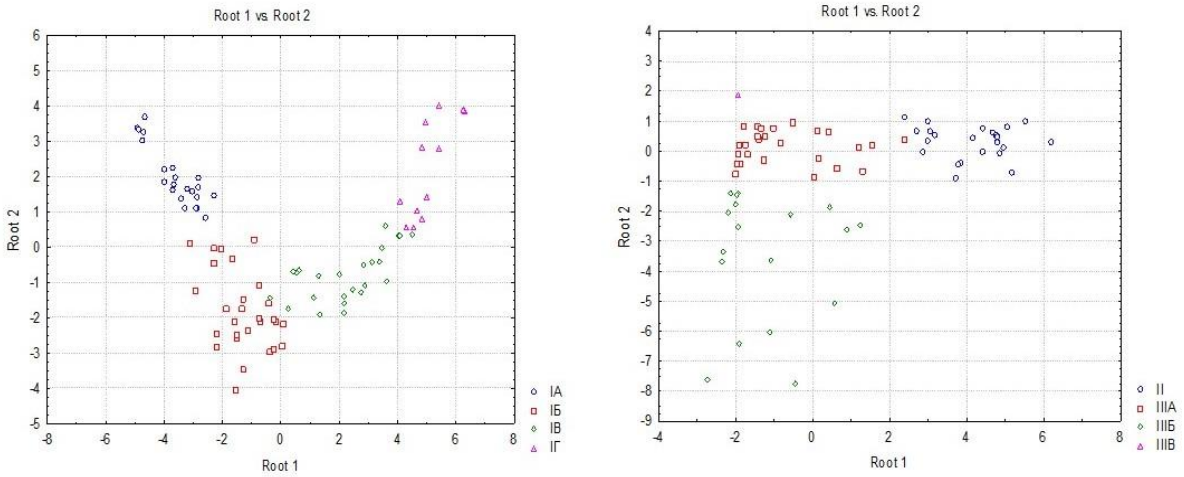


Рисунок 3 – Распределение выборок I (слева) и II-III групп (справа) в пространстве первой Root 1) и второй (Root 2) дискриминантных функций
Root 1 – лабораторная всхожесть – вклад в функцию 87%, Root 2 – процент проросших семян на 10 день – вклад в функцию 45%)

Наибольший вклад в изменчивость вносят два показателя из восьми: лабораторная всхожесть и процент проросших семян на 10-й день. Вклад этих показателей в функции составляет 87% и 45% соответственно. По данным дискриминантного анализа суммарная точность классификации составила 93,4%. Наиболее обособленными оказались подгруппы IА и IIIВ (точность прогноза-100%), IБ, IВ, IГ, II, IIIА (точность прогноза составляет от 91,3% до 96,3%), наименьшая точность прогноза подгруппа IIIБ (77,8%). Распределение подгрупп в пространстве первой и второй дискриминантных функций показало, что подгруппы четко различаются, хотя характер прорастания семян некоторых видов

оказываются очень сходными с семенами других подгрупп, что видно перекрыванием точек по периферийной части подгрупп IБ и IВ, IВ и IГ.

Таблица 1 – Классификация прорастания семян

Группа, подгруппа	Период, дни		Процент проросших семян		Число видов	
	до прорастания	прорастания	на 3-й и 5-й день	на 7-й и 10-й день	свеже собран ные	после хранения
I группа. Семена с высокой всхожестью от 70 до 100%						
IА	1 – 3	3 – 41	50 – 100	50 – 100	22	51
IБ	1 – 8	5 – 78	0 – 49	50 – 100	28	38
IВ	2 – 9	4 – 53	0 – 24	1 – 49	24	16
IГ	10 – 23	11 – 62	0	0	10	3
II группа. Семена со средней всхожестью от 40 до 69%						
II	1 – 8	9 – 83	0 – 43	1 – 49	25	17
III группа. Семена с низкой всхожестью от 1 до 39% и 0%						
IIIА	2 – 8	1 – 30	0 – 12	1 – 31	27	29
IIIБ	10 – 29	1 – 75	0	0	18	13
IIIВ	0	0	0	0	28	15

Группа I – семена с высокой всхожестью от 70 до 100% объединяет три подгруппы, всего 84 видов. Подгруппы различаются характером прорастания семян.

Подгруппа IА. Семена с взрывным характером прорастания. У семян отсутствует первичный покой, период до начала прорастания составляет от 1 до 3 дней. Семена отличаются высокой всхожестью и высоким процентом проросших семян (от 50 до 100%) на 3-5-е сутки. Таким характером прорастания обладают свежесобранные семена 22 видов (*Artemisia vulgaris*, *Chamerion angustifolium* (рис. 4а), *Plantago major*, *Gypsophila altissima* и другие) (прил.2).

Подгруппа IБ. Семена с быстрым прорастанием. Период до начала прорастания семян составляет от 1 до 8 дней. Семена отличаются быстрым и дружным прорастанием от 50 до 100% на 7-й (у 17 видов) и 10-й (у 11 видов) дни. На 3 и 5-й день всхожесть составляет всего от 0 до 49%. Такие семена свойственны 28 видам – *Krascheninnikovia ceratoides*, *Delphinium grandiflorum*, *Ephedra monosperma*, *Viola gmelinii* (рис. 4б) и др. (прил.2).

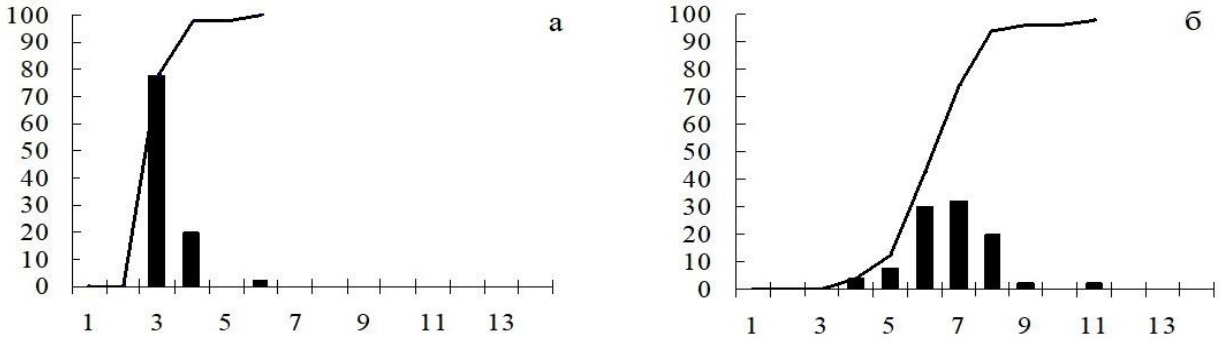


Рисунок 4 – Ускоренное прорастание семян с высокой всхожестью. Взрывное прорастание (подгруппа IA) семян *Chamerion angustifolium* (а) и быстрое прорастание (подгруппа IБ) семян *Viola gmelinii* (б).

Здесь и в последующих рисунках: по оси ординат: % проросших семян; число проросших семян. По оси абсцисс – дни прорастаний. Диаграммой показано число проросших семян в день наблюдений, сплошной линией – ход прорастания (% проросших семян).

Наши данные по ряду видов совпадают с результатами авторов, работавших в разных регионах. Быстрое и дружное прорастание семянок видов полыни преимущественно из подрода *Artemisia* отмечали другие авторы (Райкова, 1962; Стешенко, 1963; Беспалова и др., 1982). Ускоренный (взрывной) характер прорастания свежесобранных семян отмечены у *Aster alpinus* в степях Казахстана и Монголии (Борисова, 1996), на Колыме у *Gypsophila altissima* и *Scorzonera radiata* (Андриянова, 2008). Но по некоторым видам имеются расхождения по скорости прорастания, так, у семян казахской популяции *E. monosperma* И.В. Борисова (1996) отмечает замедленное равномерное, порционное прорастание, в отличие от якутских семян, которые характеризуются быстрым характером прорастания. Второй пример - прорастание свежесобранных семян *Delphinium grandiflorum* в Амурской области. Т.В. Ступниковой (2018) показано, что семена этого вида показали стабильно высокие показатели качества (80 - 100%) за все годы наблюдений, но, в отличие от семян якутских растений, они характеризуются замедленным прорастанием, период их прорастания составляет 45 - 60 дней, срок до начала прорастания может затягиваться от 8 до 30 дней.

Подгруппа IB. Период до начала прорастания семян - от 2 до 9 дней. Процент проросших семян на 3 и 5 дни составляет от 0 до 24%, а на 7 и 10-й день достигает

до 1 – 49%. К этой подгруппе относятся свежесобранные семена 24 видов – *Androsace incana* (рис. 5а), *Thalictrum contortum*, *Redowskia sophiifolia*, *Zigadenus sibirica* и другие (прил.2).

Подгруппа IГ. Семена начинают прорастать с небольшой задержкой. Период до начала прорастания семян составляет от 10 до 23 дней. Процент проросших семян на 10 день от начала опыта составляет 0%. Таким прорастанием обладают свежесобранные семена 10 видов: *Anemone sylvestris*, *Aquilegia parviflora*, *Ranunculus propinquus* (рис. 5б), *R. turneri* subsp. *jacuticus* (прил.2).

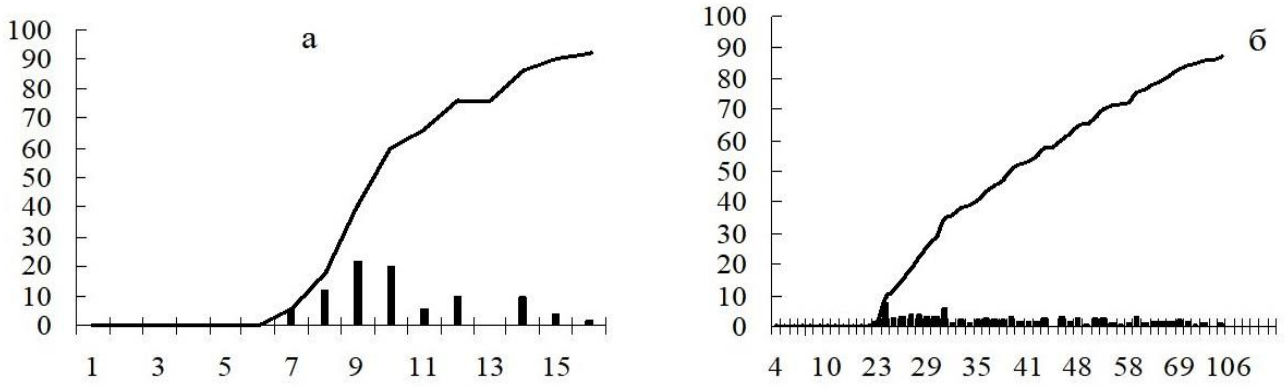


Рисунок 5 – Прорастание семян Семена *Androsace incana* (а), *Ranunculus propinquus* (б) с медленным и равномерным прорастанием (IВ и IГ).

Группа II – семена со средней всхожестью от 40 до 69%. Низким от (0)1 до 49% процентом проросших семян в первые 10 дней опыта. Период до начала прорастания семян составляет от 1 до 8 дней (лишь у семян *Draba sibirica* – 21 день и *Pulsatilla turczaninovii* – 11 день). Таким характером прорастания семян обладают свежесобранные семена 25 видов – *Allium senescens* (рис. 6а), *A. schoenoprasum*, *Lupinaster pentaphyllus* (рис. 6б), *Onobrychis arenaria*, *Valeriana alternifolia* и др. (прил.2).

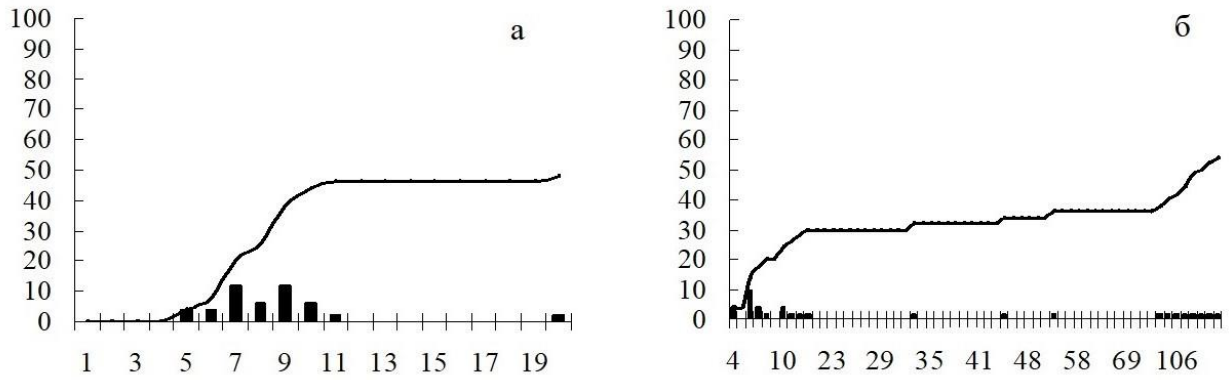


Рисунок 6 – Медленное прорастание семян со средней всхожестью. Семена *Allium senescens* (а) и семена *Lupinaster pentaphyllus* (б) (группа II).

Сведения В.В. Семеновой и П.С. Егоровой (2013) по всхожести свежесобранных семян *V. alternifolia* (38,5%) соотносятся с нашими результатами. По данным Т.В. Ступниковой (2018) свежесобранные семена *Pulsatilla turzcaninovii* в Амурской области прорастают замедленно, также с задержкой срока до начала прорастания, но в отличие от якутской популяции показывают низкую всхожесть 5-6%, при жизнеспособности 35-90 %.

Группа III – семена с нулевой и низкой всхожестью от 1 до 39%. Объединяет 3 подгруппы, 2 из них различаются проценту проросших семян на 3, 5, 7, 10-е дни опыта. Всего 73 вида.

Подгруппа IIIА. Виды, со слабым прорастанием семян, всхожесть составляет от 1 до 39%, процент проросших семян от 1 до 31% (на 7-й и 10-й день). Продолжительность периода до начала прорастания первого семени варьирует от двух до восьми дней. Длительность прорастания семян также сильно колеблется, от 1 - 4 дней (*Descurainia sophia, Galatella dahurica* и др.) до 60 дней (*Mulgedium sibiricum*). К этой подгруппе относятся семена 27 видов (*Aconitum barbatum, Arnica iljinii, Polemonium boreale* и др.) (прил.2).

Подгруппа IIIБ. Семена с низкой лабораторной всхожестью от 1 до 39% и нулевым процентом прорастания семян (на 10-й день от начала опыта). Период до начала прорастания составляет от 10 до 29 дней. Длительность прорастания семян также сильно варьирует как и в IIIА подгруппе от 1 до 75 дней. Относятся семена

18 видов: *Delphinium elatum, Dracocephalum ruyschiana, Phlojodicarpus sibiricus, Iris setosa* и др. (прил.2).

Подгруппа IIIB. Семена с нулевой всхожестью. В неё входят семена 28 видов: *Aconitum kusnezoffii, Actaea erythrocarpa, Adonis sibirica* и др. (прил.2). Для их прорастания необходимы иные условия (сухое хранение, температура, свет и др.).

3.2 Всхожесть и характер прорастания после сухого хранения семян растений Центральной Якутии

Для выведения из состояния неглубокого физиологического покоя семена многих видов нуждаются в сухом хранении. В воздушно - сухом состоянии они постепенно изменяют свои биологические свойства во времени. Длительность покоя у разных видов варьирует от нескольких суток до 5-12 месяцев, а иногда они выходят из этого состояния после хранения в течение нескольких лет. Это изменение свойств семян во времени имеет приспособительное значение, как способ избежания преждевременного прорастания (Попцов, 1961). Результаты опыта по определению изменения биологических свойств семян 182 видов при воздушно-сухом хранении в течение 5-7 месяцев в лабораторных условиях представлены на рисунке 7. После хранения значительно увеличилось количество видов с ускоренным прорастанием и высокой всхожестью (IA и IБ). Если до хранения быстро и дружно на 3-5-й (IA) и 7-10-й (IБ) день с высокой всхожестью прорастали семена 22 (т.е. 12% от всех участвовавших в опыте) и 28 (15%) видов, то через 5 - 7 месяцев, их количество увеличилось в 2,3 и 1,4 раза до 51 и 38 (28 и 20%). Пополнение IA подгруппы идет, в основном, за счет дозревания семян подгруппы с высокой всхожестью и с быстрым и дружным прорастанием на 7-й и 10-й дни (IБ), а подгруппы IБ – за счет семян с замедленным прорастанием (IB) и частично, за счет семян групп II и III. Количество видов с семенами со средней всхожестью изменилось мало - с 25 (14%) до 17 (9%). Семена видов III группы после хранения ведут себя неоднозначно – часть семян пополнили группы I и II, семена других видов продолжают оставаться труднопрорастающими и с нулевой

всхожестью. Одновременно с этим наблюдается обратный процесс (рис. 7). Из групп I и II после хранения в группу III переходят виды, семена которых в процессе хранения уходят в покой, приобретают «твердосемянность», в силу чего всхожесть их падает. В целом III-я группа сократилась на 32 вида (18%), но одновременно пополнилась 12-ю видами из групп I и II (7%). Это виды Fabaceae, Ranunculaceae и Poaceae. Прорастание семян с низкой и нулевой всхожестью (III группы) после 5-7-месячного хранения говорит о наличии неглубокого покоя семян у этих растений. Семена 28 видов этой группы переходят в первую группу: IА – 11, IБ -5, IВ – 5 и IГ -1 и во вторую – 6 видов.

В целом, сухое хранение в течение 5-7 месяцев оказывает положительное действие на семена большинства видов: сокращается период до начала прорастания и продолжительность прорастания семян, повышается процент проросших семян и лабораторная всхожесть.

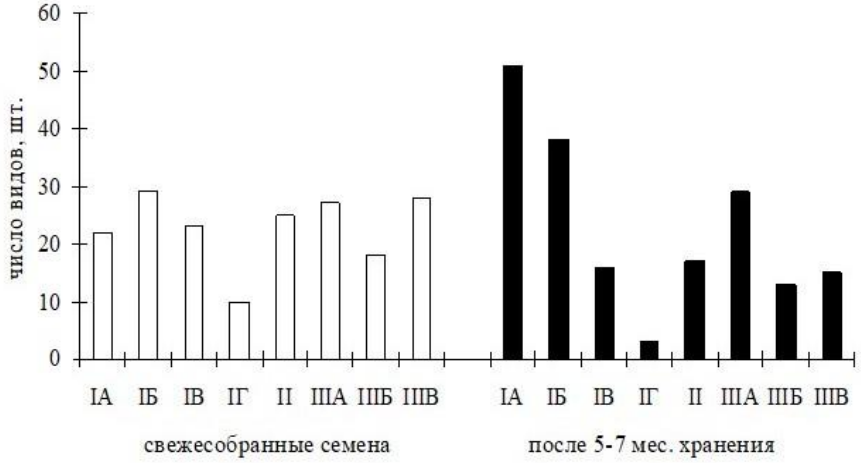


Рисунок 7 – Характер прорастания свежесобранных семян и после 5-7 месяцев хранения

3.3 Рентгеноскопический анализ семян интродуцированных растений Центральной Якутии

Для определения выполненности семян весьма перспективна рентгенография, так как она позволяет получить информацию о качестве семян без их гибели, что очень важно для маленьких образцов, это также дает возможность

отбирать из партии лишь выполненные и качественные для посева и закладки на хранение (Некрасов, 1973; Смирнова, 1978; Грязнов и др., 2015; Фирсов и др., 2015, 2016; Ткаченко, 1998, 2016а, б, 2017; Ткаченко и др., 2015 а, б; 2016 а, б; 2018).

Для оценки способности семян к прорастанию (жизнеспособности) был проведен рентгенографический анализ семян 20 видов, которые до и после хранения не прорастали или имели низкую всхожесть от 1 до 14%. Хотя при визуальной оценке они характеризовались как «выполненные», рентгенограмма показала неоднозначные результаты (табл. 2, прил. 3). При дешифровании рентгеновских снимков семена были разделены на выполненные и невыполненные. Выполненные, т. е. хорошо сформированные семена (на негативе – наиболее светлые) хорошо выделяются из общей массы. Внутренние структуры их развиты и полностью поглощают рентгеновские излучения. К выполненным также были отнесены семена с неразвитыми зародышами (содержимое заполняет лишь часть полости), видны на негативе – как наиболее светлая часть. Невыполненные, с неразвитыми внутренними структурами семена практически полностью прозрачны (просвечены рентгеновским излучением), вид на негативе – темные.

К первой группе с жизнеспособностью от 70 до 100% относятся семена 13 видов (*Actaea erythrocarpa, Calla palustris, Iris laevigata, I. sanguinea* и др.) (табл. 2). Эти виды обладают наиболее качественными семенами. На рис. 8А представлены изображения семян *I. laevigata* и их рентгенограмма, на которой видно, что основная масса семян данной партии хорошо выполнена и лишь 1,4% семян оказались с неразвитой внутренней структурой. У выполненных семян (на фотографии они светлые), внутренние структуры развиты полностью. При этом лабораторная всхожесть свежесобранных и после 6 месяцев хранения семян этого вида нулевая.

Ко второй группе, с качеством семян более половины от 43,8 до 65,8% относятся семена пяти исследованных видов (*Beckmannia syzigachne, Delphinium elatum, Comarum palustre, Galatella dahurica, Phlojodicarpus sibiricus*) (табл. 2). На рис. 8Б, где представлены семена *Comarum palustre*, видно, в разной степени развитые плоды. Всхожесть семян данного вида нулевая до и после хранения. Это

свидетельствует о том, что семена видов, обладающих высокой и средней жизнеспособностью, находятся в покое, и для вывода их из этого состояния необходимо создание соответствующих условий.

Таблица 2 – Жизнеспособность семян некоторых растений Центральной Якутии

Вид	Всхожесть семян (%) с различным сроком хранения (мес.)		Количество семян, шт.	Жизнеспособность семян, %	
	0	5-7		выполненные семена	невыполненные семена
I группа – от 70 до 100%					
Actaea erythrocarpa	0	0	180	100	0
Adonis sibirica	0	0	108	79,6	20,4
Anemonidium dichotomum	0	0	126	87,8	12,2
Calla palustris	0	39	180	100	0
Chenopodium album	0	10	184	83,0	17,0
Filipendula palmata	2	2	171	70,0	30,0
Inula britannica	1	10	160	81,3	18,7
Iris laevigata	0	0	72	98,6	1,4
Iris sanguinea	0	0	80	97,5	2,5
Mertensia sibirica	3	10	117	87,2	12,8
Polygala hybrida	0	14	144	90,3	9,7
Thalictrum minus	2	4	166	71,1	28,9
Trollius sibiricus	0	0	192	77,6	22,4
II группа – от 43,8 до 69%					
Beckmannia syzigachne	0	0	144	43,8	56,2
Comarum palustre	0	0	240	65,8	34,2
Delphinium elatum	10	6	110	59	41
Galatella dahurica	2	4	43	65	35
Phlojodicarpus sibiricus	20	6	101	51,5	48,5
III группа – от 0,1 до 26,5%					
Cacalia hastata	0	0	68	26,5	73,5
Saussurea alpina	1	1	220	0,9	99,1

К третьей группе относятся семена двух видов (*Cacalia hastata* и *Saussurea alpina*) с низкой жизнеспособностью 26,5 и 0,9 %, соответственно (табл. 2). Семена

их тактильно определяются полными. На рис. 8В показано низкое качество семян *Saussurea alpina*. Сопоставление показателей жизнеспособности семян этого вида в 0,9% и лабораторной всхожести до и после хранения в 1%, дает возможность предполагать, что всхожесть жизнеспособных семян этого вида потенциально может составить 100%. Напротив, нулевая всхожесть семян *Cacalia hastata* обусловлена не только низкой жизнеспособностью семян, но, в большей мере тем, что семена этого вида находятся в глубоком покое, о чем свидетельствует тот факт, что нами не было отмечено прорастания ни у свежесобранных семян, ни после их хранения.

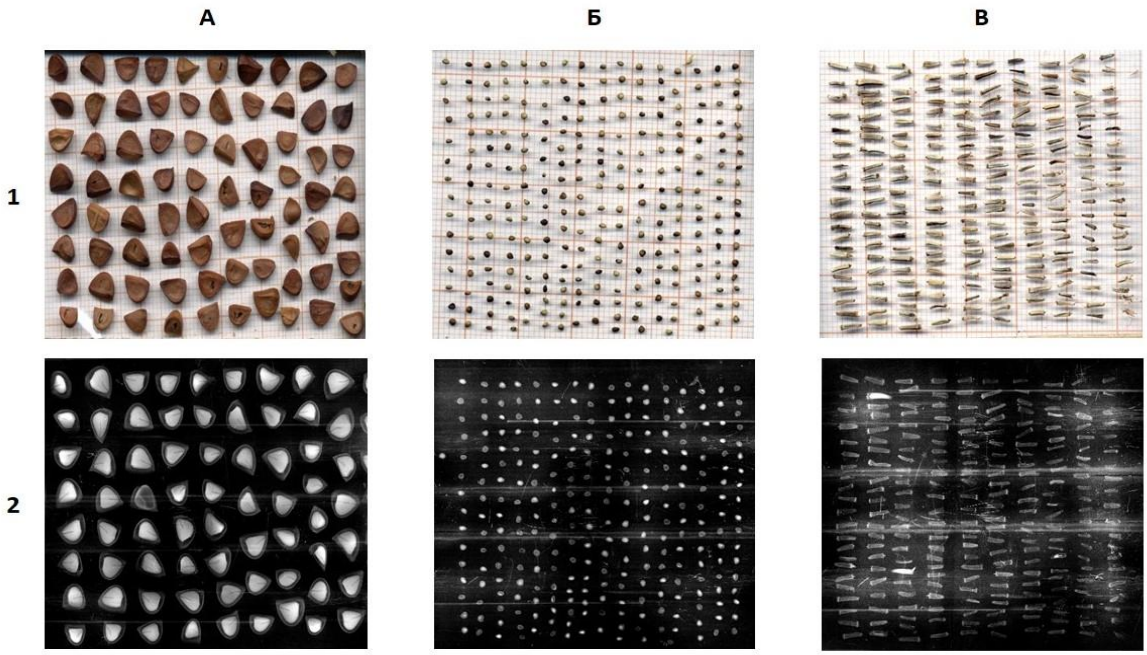


Рисунок 8 – Семена *Iris laevigata* (А), *Comarum palustre* (Б), *Saussurea alpina* (В), 1 - сканированные семена, 2 – рентгенограмма

3.4 Влияние стратификации на прорастание семян с замедленным и затрудненным прорастанием семян

Холодная стратификация является наиболее распространенным методом для вывода из состояния покоя семян многолетних травянистых растений умеренных регионов. У одних видов оптимальной для холодной стратификации является более низкая (от 0 до 4 ºС), а у других – более высокая (от 5 до 7 ºС) температура.

Многими авторами отмечено, что стратификации требуют многие виды из семейства Rosaceae, Ranunculaceae, Iridaceae, Polygonaceae, Campanulaceae, Liliaceae и др. (Николаева и др., 1985; Baskin и Baskin, 2014 и др.).

Для доразвития зародыша и устранения физиологического механизма торможения (ФМТ) семена 36 видов, относящиеся к 15 семействам (сем. **Ranunculaceae** - *Aconitum kusnezoffii*, *A. volubile*, *Actaea erythrocarpa*, *Adonis sibiricus*, *Anemonidium dichotomum*, *Delphinium elatum*, *Ranunculus turneri* subsp. *jacuticus*, *Trollius asiaticus*, *T. sibiricus*, *Thalictrum minus*; **Paeoniaceae** - *Paeónia anómala*; **Rosaceae** - *Comarum palustre*, *Filipendula palmata*, **Rubiaceae** – *Galium boreale*; **Fabaceae** - *Astragalus danicus*, *Vicia amoena*, *Hedysarum dasycarpum*, *Thermopsis lanceolata* subsp. *Jacutica*; **Polygalaceae** - *Polygala sibirica*, **Apiaceae** - *Phlojodicarpus sibiricus*, *Heracleum dissectum*; **Asteraceae** - *Galatella dahurica*, *Inula britannica*, *Saussurea alpina*, *Mulgedium sibirica*; **Iridaceae** - *Iris laevigata*, *I. sanguinea*, *I. setosa*; **Poaceae** - *Beckmannia syzigachne*, *Phragmites australis*; **Polemoniaceae** - *Polemonium boreale*; **Chenopodiaceae** - *Chenopodium album*; **Polygonaceae** - *Rumex aquaticus*; **Lamiaceae** - *Dracocephalum ruyschiana*; **Boraginaceae** - *Mertensia sibirica*, *Linaria acutiloba*) подвергались одноэтапной и двухэтапной стратификации. Первая представляет собой холодную стратификацию, вторая тепловую стратификацию при комнатной температуре, которая сменяется холодной. Холодная стратификация проводилась при разных температурных условиях от 0 до +3 ºС и +5 ºС, в режиме климатокамеры с установленным фотопериодом (16 ч. продолжительность светового периода и 8 ч. - темноте), в холодильной камере – +8 ºС, различной продолжительностью от 2 недель до 1 - 3 месяцев в нескольких позициях.

Одноэтапная стратификация:

1) Действие пониженной переменной температуры от 0 до +3 ºС, в течение 1 месяца;

2) Действие пониженной переменной температуры от 0 до +3 ºС, в течение 3-х месяцев;

3) Действие пониженной постоянной температуры +5 ºС, в течение 1 месяца;

4) Стратификация семян при +8 ºС в течение двух недель;

Двухэтапная стратификация:

5) I этап – в тепле, в течение 3-х недель, при 23±1 ºС, II этап – действие пониженной переменной температуры от 0 до +3 ºС в течение 2-х месяцев;

Кроме того семена подвергались естественной стратификации под открытым небом.

6) естественная стратификация семян в течение апреля - мая, температура опускалась до -2 ÷ -14 ºС, и повышалась до +10 ÷ +18 ºС (табл. 3).

Таблица 3 – Влияние выдерживания семян при различной температуре на лабораторную всхожесть

Вид	Лабораторная всхожесть семян, %						
	Контроль	Стратификация (температура, длительность)					
	23±1ºС	0 ÷+3ºС		+5ºС	I – 23 ± 1ºС; II – 0 ÷+3ºС	+8ºС	от -2 ÷ -14ºС, до +10 ÷ +18ºС
		1 мес	3 мес				
1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**
Aconitum kusnezoffii	0	3	4	5	10	-	-
Aconitum volubile	0	0	0	-	0	-	-
Actaea erytrocarpa	0	0	0	0	0	-	-
Adonis sibirica	0	0	0	0	0	-	35
Anemonidium dichotomum	0	0	0	0	0	-	-
Astragalus danicus	10	3	6	2	0	-	-
Beckmannia syzigachne	8	17	3	1	8+1	-	-
Chenopodium album	28	27	-	-	28+1	-	-
Comarum palustre	0	0	0	0	0	-	-
Delphinium elatum	6	8	4	2	-	-	-
Dracocephalum ryschiana	4	6	2	-	4+6	-	-
Filipendula palmata	2	4	60	-	2+40	-	-
Galatella dahurica	4	0	4	14	4+0	-	-
Galium boreale	1	-	-	86	-	-	-
Hedysarum dasycarpum	30	34	52	-	30+18	-	-
Heracleum dissectum	0	0	64	0	0+8	-	-
Inula britannica	10	10	8	0	0	-	-
Iris laevigata	0	91	96	70	0+95	8	-
Iris sanguinea	0	1	3	-	0	73,5	-
Iris setosa	8	76	92	29	1+56	10	-
Linaria acutiloba	0	25	-	-	0	-	-

Продолжение таблицы 3

1	2	3	4	5	6	7	8
Mertensia sibirica	10	4	0	18	10+0	-	-
Mulgedium sibirica	4	-	-	78	-	-	-
Paeonia anomala	0	0	0	0	0	-	52,5
Phlojodicarpus sibiricus	6	42	49	-	6+21	-	-
Phragmites australis	1	2	1	-	1+0	-	-
Polemonium boreale	38	44	52	93	38+0	-	-
Polygala sibirica	0	16	-	-	0+36	-	-
Ranunculus turneri ssp. *jacuticus*	10	-	-	59	-	-	-
Rumex aquaticus	12	-	-	48	-	-	-
Saussurea alpina	1	8	6	0	1+0	-	-
Thalictrum minus	1	-	-	1	-	-	-
Thermopsis lanceolata subsp. jacutica	4	2	0	-	0	-	-
Trollius asiaticus	0	0	0	0	0+12	-	-
Trollius sibiricus	0	-	-	2	-	-	-
Vicia amoena	8	-	-	1	-	-	-

Примечание: Прочерк обозначает отсутствие наблюдений

Для некоторых семян исследуемых видов ранее были определены наличие и тип покоя, которые охарактеризованы М.Г. Николаевой с соавторами (1985). В соответствии с этим, глубокий физиологический покой ($В_3$) отмечается у семян *Dracocephalum ruyschiana* и *Iris setosa*. Семена *Chenopodium album* гетерогенны, имеют менее глубокий ($В_1$) и глубокий ($В_3$) покой. Морфологический покой (Б) имеют семена *Heracleum dissectum*, морфофизиологический неглубокий покой (Б — $В_1$) - семена *Delphinium elatum* и глубокий (Б — $В_3$) - семена *Paeonia anomala* и *Thalictrum minus,* (БВ—$В_3$) *Trollius asiaticus*. Комбинированный покой у семян *Adonis vernalis* ($А_2$—Б —$В_1$) и *Phlojodicarpus sibiricus* (—, Б —В1). Но как пишет М.Г. Николаева (1999), семена популяций одного вида в разных условиях могут иметь разный по глубине покой.

<u>Пониженная температура от 0 ºС до + 3 ºС в течение месяца.</u> Данным условиям стратификации были подвергнуты семена 29 видов, имеющие низкую всхожесть – от 1 до 38% или невсхожие в свежесобранном состоянии и после хранения. После стратификации семена 25 видов оказались невсхожими или сохранили свою первоначальную низкую всхожесть. Это невсхожие семена

Aconitum volubile, Actaea erythrocarpa, Adonis sibiricus, Anemonidium dichotomum и др. и сохранившие низкую всхожесть *Delphinium elatum* и *Dracocephalum ruyschiana* (табл. 3). Семена *Aconitum kusnezoffii* и *Iris sanguinea* свежесобранные и после 5 - 7 мес. сухого хранения невсхожие, после 1 месячной стратификации (при температуре от 0 до + 3 ºС) дали единичные всходы. Невсхожие до стратификации семена *Polygala sibirica* и *Linaria acutiloba* после стратификации проявили всхожесть до 16% и 25%, как видно, здесь также отмечен большой процент не проросших семян. Семена перечисленных видов имеют длительный морфофизиологический покой.

Положительно холодная стратификация от 0 до +3 ºС в течение месяца повлияла на семена 4 видов (*Iris setosa, I. laevigata, Phlojodicarpus sibiricus* и *Polenonium boreale*). После стратификации семена *Iris laevigata* и *I. setosa* начинают прорастать на 3 – 4-й день и в течение 5 и 13 дней их всхожесть достигает до 76% и 91 % соответственно. Максимальное количество семян прорастает на 4 и 5 день и составляет 75% и 85% соответственно. Семена *Phlojodicarpus sibiricus* и *Polemonium boreale* до стратификации имеющие низкую всхожесть 6 %, повышают ее до 42 и 44% после 1 мес. пребывания на холоде при температуре от 0 до +3 ºС.

Длительное, в течение трех месяцев действие пониженной переменной холодной температуры от 0 до + 3 ºС не повлияло на вывод из состояния покоя семян 22 видов, только семена 7 видов (*Heracleum dissectum, Filipendula palmata, Phlojodicarpus sibiricus, Polemonium boreale, Hedysarum dasycarpum, Iris laevigata* и *I. setosa*) повысили изначальную всхожесть от 0 - 8% до 49 - 96% (после стратификации). Семена *Heracleum dissectum* и *Filipendula palmata* приобретают способность к прорастанию. Семена первого вида начинают прорастать на 5-й день, в течение 13 дней всхожесть достигает 64%, процент проросших семян на 5-й день прорастания составляет 22%. Наши результаты совпадают с данными, приведенными Е.В. Тюриной (1978), в ее эксперименте всхожесть семян *Heracleum dissectum* после подобной стратификации составила – 42%. Семена *Filipendula palmata* начинают прорастать на 4-й день, они имеют медленное и равномерное прорастание, в течение месяца всхожесть составила 60%. Также повысилась

всхожесть *Hedysarum dasycarpum* от 30 (в контроле) до 52% (табл. 3). Продление длительности холодной стратификации на 3 месяца не повлияло на всхожесть семян *Phlojodicarpus sibiricus*, но привело к сокращению как периода до начала прорастания на 1 день, так и продолжительности прорастания от 47 до 28 дней. У семян *Iris setosa* не отмечено влияния этого режима стратификации на сроки начала прорастания и длительность прорастания семян, но повышается всхожесть до 92%, а у семян *I. laevigata* продолжительность прорастания сокращается с 13 дней до 5, при этом всхожесть повышается от 85% (0-3º, 1 мес.) до 96%.

Пониженная постоянная температура +5 ºС в течение месяца. Испытаны семена 24 видов. Выдерживание при постоянной температуре 5 ºС положительно влияет на процесс доразвития зародыша и процесс прорастания семян 6 видов (*Galium boreale*, *Iris laevigata*, *Mulgedium sibirica*, *Polemonium boreale*, *Ranunculus turneri jacuticus*, *Rumex aquaticus*) (табл. 3). Лабораторная всхожесть этих семян повысилась с (0)1 – 12% (без стратификации) до 48 - 93%. Семена быстро начинают прорастать на 1 – 3-й день. Период продолжительности прорастания семян составляет 5 - 8 дней (*Mulgedium sibiricus*, *Iris laevigata* и другие) или 12 - 18 дней (*Galium boreale*). Только семена одного вида *Ranunculus turneri* subsp *jacuticus* медленно в течение 69 дней маленькими порциями прорастают, при этом всхожесть его семян повышается от 10 (до стратификации) до 59% (после стратификации). Для семян четырех видов (*Astragalus danicus*, *Beckmannia syzigachne*, *Delphinium elatum* и *Vicia amoena*) влияние холодной температуры в 5 ºС снизило изначально низкую всхожесть, которая изменилась от 6 - 10% до 1 - 2%, а для 2 видов (*Inula britannica*, *Saussurea alpina*) до нуля. Семена *Thalictrum minus* после стратификации сохранили начальную всхожесть. Лабораторная всхожесть в обоих случаях составила 1%. У ряда видов при 5 ºС также как при температуре 0 ÷ 3 ºС отмечено единичное прорастание как у *Aconitum kusnezoffii* или устраняется покой у незначительной части семян. Так у *Iris setosa* прорастает только 26% семян, большая часть остается в состоянии покоя. Семена 6 видов не прорастают до и после стратификации (табл. 3).

Стратификация при температуре +8 ºС в течение двух недель. Этой температуре подвергались семена 3 видов сем. Iridaceae, которые в свежесобранном и после сухого хранения (5 - 7 мес.) имели единичное прорастание семян или нулевую всхожесть.

Непродолжительная стратификация в течение 2 недель не стимулировала прорастание семян *I. laevigata* и *I setosa*. Их семена единично прорастали, со всхожестью 8 и 10%, большая часть семян в течение опыта оставались твердыми и не загнивали. В отличие от них у *I. sanguinea* отмечено прорастание 73,5% семян, хотя семена в чашке дозревали в течение месяца и начали прорастать только на 32 день. Прорастание семян растянутое, продолжается в течение 3 месяцев (табл. 3).

Двухэтапная стратификация семян. I этап - при 23±1 ºС, в течение 3-х недель, II этап – от 0 до +3 ºС в течение 2-х месяцев.

Согласно М.Г. Николаевой с соавторами (1985) простой морфофизиологический покой нарушается в ходе двухэтапной стратификации: I этап – в тепле, II этап – при 0 ÷ 10 ºС. Доразвитие зародыша происходит в тепле при 10 ÷ 25 ºС, а устранение ФМТ прорастания - на холоде. Нами были испытаны семена 27 видов двухэтапной стратификацией. Результаты опытов следующие.

При двухэтапной стратификации доразвитие зародыша и устранение ФМТ незначительной части семян наблюдается у 3-х видов (*Aconitum kuznezoffi, Trollius asiaticus* и *T. sibiricus*). Всхожесть при этом низкая, составляет 10 и 14%. При других режимах семена этих видов не прорастали или показали более низкую всхожесть, от 2 до 4%. Не прорастают семена 17 видов, в том числе виды, которые имели единичные всходы в тепле, но после воздействия холодовой температуры при 0 ÷ +3 ºС рост и развитие семян прекращается, так как они впадают во вторичный покой. Это семена *Astragalus danicus, Galatella dahurica, Inula britannica, Mertensia sibirica, Phragmites australis, Polemonium boreale, Saussurea alpina*. Единичное прорастание семян в тепле и после воздействия холодом (0 ÷ +3ºС) наблюдается у *Beckmannia syzigachne, Chenopodium album, Dracocephalum ruyschiana, Hedysarum dasycarpum, Heracleum dissectum.* Смена тепла и холода выводит небольшую часть от 0 - 8% до 27 - 57% семян у *Iris setosa, Filipendula*

palmata, *Phlojodicarpus sibiricus*, *Polygala sibirica*, а у *Iris laevigata* 95% семян прорастают в течение 6 суток (табл. 3).

Стратификация семян в естественных условиях при температуре от -2 ÷ -14ºС до +10 ÷+18 ºС.

Ежегодно в питомнике отмечается обильный весенний самосев *Adonis sibirica* и *Paeonia anomala,* по всей вероятности, прорастающий из семян, пролежавших в почве 2-3 года и прошедших длительную естественную стратификацию. При посеве в грунт не стратифицированными семенами, всходы этих видов появляются через 3 года, при этом полевая всхожесть составляет от 30% у семян *Adonis sibirica* и до 90% у *Paeonia anomala.*

Испытание в лабораторных условиях различных режимов стратификации семян *Adonis sibirica* и *Paeonia anomala* не дало результата, эффективным оказалось выдерживание семян в сыром песке под открытым небом в течение 60 дней в апреле-мае, температурный режим воздуха в апреле-мае 2015 г., в период проведения стратификации приведен в таблице 4. Лабораторная всхожесть семян составила 35,0 и 52,5% соответственно.

Таблица 4 – Температурный режим воздуха в апреле-мае 2015 г. (Якутск), ºС

	средняя температура месяца	минимальная температура месяца	максимальная температура месяца
Апрель	-2,3	-14,0	10,0
Май	11,4	-2,0	18,0

ГЛАВА 4. ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

4.1 Прорастание семян растений различных эколого-фитоценотических групп

На обширной природной территории Центральной Якутии растительный покров весьма неоднороден. Основными типами растительности здесь являются леса, луга, степи, прибрежно-водная и сорная растительность. Наибольшие площади заняты лесами, на надпойменных террасах и коренных берегах рек развита степная растительность, на поймах и террасах распространены луга. По берегам рек, озер, болот распространена прибрежно-водная и болотная растительность. В последние годы, в связи с агропромышленным освоением Центральной Якутии значительную долю в растительности региона занимает сорная.

Нами изучены закономерности прорастания семян растений, приуроченных к различным типам растительности и экологическим группам. Наиболее представлены в эксперименте степные виды, в одинаковой степени луговые и лесные, меньшей степени – сорные и водно-болотные. В пределах этих подразделений растительного покрова выделены соответствующие экологические группы. Всего в опыте представлено примерно одинаковое количество мезофитов, ксеромезофитов 45 и 44 соответственно. Больше всего мезоксерофитов, их 58. Наименьшее количество составляют ксерофиты – 23 и гигрофиты – 7, гигромезофиты - 2, мезогигрофиты -3, гидрогигрофит - 1 (табл. 5).

Лесные растения. Изучены семена 35 видов лесных травянистых растений (табл. 5). Среди них по отношению к влаге выделены экологические группы - ксеромезофиты – растения сухих, светлохвойных, смешанных лесов и мезофиты – лесов среднего увлажнения. Экологические условия под пологом леса далеко не

одинаковы и различаются по освещенности, температурному режиму, влажности почв и определяются многими факторами, например, уровнем сомкнутости крон,

Таблица 5 – Распределение групп прорастания семян по эколого-фитоценотической приуроченности

Тип растительности	Экологические группы	Группа прорастания						Число видов
		свежесобранные семена			После 5-7 месяцев хранения			
		I	II	III	I	II	III	
Леса	Всего:	11	5	19	16	4	15	35
	ксеромезофиты	6	2	9	9	1	7	17
	мезофиты	5	3	10	7	3	8	18
Луга	Всего:	21	6	18	22	6	17	45
	мезоксерофит	5	2	1	6	0	2	8
	ксеромезофиты	4	2	3	5	3	1	9
	мезофиты	10	2	11	11	2	10	23
	гигромезофиты	1	0	0	0	0	1	1
	мезогигрофит	1	0	2	0	1	2	3
	гигрофит	0	0	1	0	0	1	1
Степи	Всего:	45	14	17	60	6	10	76
	ксерофиты	11	9	3	18	3	2	23
	мезоксерофиты	27	5	12	34	3	7	44
	ксеромезофит	7	0	2	8	0	1	9
Водно-болотные	Всего:	0	0	7	0	0	7	7
	гигрофиты	0	0	6	0	0	6	6
	гидрофиты	0	0	1	0	0	1	1
Сорные	Всего:	5	1	13	11	3	5	19
	мезоксерофиты	2	1	3	3	2	1	6
	ксеромезофиты	2	0	7	5	1	3	9
	мезофиты	1	0	3	3	0	1	4
	Всего:	84	24	74	109	19	54	182

препятствующей приходу солнечного тепла, отсутствием или наличием мохового покрова – мох является сильным теплоизолятором и мешает прогреванию почвы.

В лиственничных лесах весной и летом почвы заметно холоднее, чем на открытых местах зато осенью, зимой наблюдается обратная картина – почвы, благодаря более высокому снежному покрову менее выстужаются и условия

перезимовки травянистых растений мягче (Саввинов, 2013). Задержание атмосферных осадков травянистым покровом по абсолютной величине заметно уступает задержанию их кронами деревьев. По исследованиям Л.К. Позднякова (1963) в Центральной Якутии лиственничные леса в среднем задерживают около 15% выпадающих над ним осадков. В лесах также специфичен режим освещенности. В редкостойных сухих лесах растения травянистого яруса в процессе эволюции более приспособлены к приглушенному освещению. Окраины лесов с экологической точки зрения могут быть неблагоприятными для прорастания видов из-за повышенного освещения и более высоких температурных колебаний по сравнению с внутренними участками лесов. Таким образом, эти специфические требования могут сыграть важную роль в уменьшении прорастания семян лесных растений на опушках леса (Tetsuya Kondo et al, 2011).

Прорастание семян растений сухих лесов (ксеромезофиты). Изучены семена 17 видов. Среди них имеются виды с ускоренным, замедленным и затрудненным прорастанием или отсутствием его. Не имеют первичный покой и прорастают сразу на 3-7 день семена 7 (41%) видов (*Chamaerion angustifolium, Dianthus superbus, Hieracium umbellatum, Patrinia sibirica, Ranunculus propinquus, Zigadenus sibiricus* - 10 день, *Viola mauritii* - 12 день) (прил.2). Взрывным (IA) прорастанием отличаются семена 3-х видов (*Chamaerion angustifolium, Dianthus superbus* и *Hieracium umbellatum*), которые прорастают в течение короткого времени. Например, 100% семян *Chamaerion angustifolium* прорастают в течение 7-ми дней, также 57 и 58% семена *Dianthus superbus* и *Hieracium umbellatum* прорастают в течение 5 дней опыта. Замедленно прорастают семена остальных четырех видов (см. выше). На десятый день опыта прорастание их семян составляет от 3 до 5% или 0% (прил.2). Прорастание семян этих видов равномерное с продолжительностью двух и трех недель (у *Patrinia sibirica, Viola mauritii* и *Zigadenus sibiricus*) до 7,5 недель (*Ranunculus propinquus*) (прил. 2).

После сухого хранения в течение 5-6 мес. сохраняют высокую всхожесть семена 5 видов: *Dianthus superbus, Chamaerion angustifolium, Patrinia sibirica, Viola mauritii, Zigadenus sibiricus*), но быстрота и дружность прорастания их семян

повышается, кроме *Chamaerion angustifolium.* Прорастание семян *Chamaerion angustifolium* замедляется в 3 раза, что привело к понижению процента проросших семян в 2 раза (на 5-й день опыта от 98 до 43%). Начало прорастания семян у *Zigadenus sibiricus* задерживается на 3 дня, по сравнению со свежесобранными семенами. Наоборот у семян *Viola mauritii* она сокращается от 11 до 7 дней, что сказывается на проценте проросших семян в первые дни опыта. Семена *Patrinia sibirica* немного повысили процент проросших семян от 5 до 32% семян на 10-й день, но это изменение вписывается в рамки подгруппы IB. Воздушно-сухое хранение в течение 5-7 мес. способствует сокращению периода прорастания семян *Hieracium umbellatum* от 28 до 17 дней, при этом всхожесть семян понижается от 76 до 48%, но сохраняются средние показатели процента прорастания семян. Семена *Ranunculus propinquus* после хранения затрудненно прорастают, резко понижая лабораторную всхожесть до 6%.

Семенам более половины (59%) изученных видов лесных ксеромезофитов свойственно затрудненное и заторможенное прорастание. Низкой всхожестью и нулевым процентом проросших семян на 3, 5, 7, 10-е день опыта характеризуются свежесобранные семена 4 видов (*Astragalus danicus, Galatella dahurica, Trifolium repens, Campanula punctata).* Эти виды имеют разные семена, с покоем и без покоя. Без покоя семена прорастают не сразу, они дозревают в чашке Петри (во время опыта), и прорастают на 10 - 24-й день опыта. Большая часть семян этих видов имеют покой. Так, свежесобранные семена *Campanula punctata* имели всхожесть 4%, но после хранения прорастают ускоренно, повышая всхожесть до 96 %. Семена остальных трех видов имеют более глубокий покой, т.к. они прорастают слабо до и после хранения. Также более продолжительный период покоя имеют свежесобранные семена 6 видов: *Adonis sibirica, Dasystephana macrophylla, Chrysanthemum zawadskii, Euphorbia esula, Geranium pseudosibiricum, Heracleum dissectum.* Их семена не прорастали в течение 30 дней опыта, но семена 4 видов при сухом хранении в течение 6 месяцев дозревают и могут прорастать. Всхожесть их семян различна: от низкой - 33% (*Geranium pseudosibiricum*), средней – 42% (*Euphorbia esula*) до высокой 72 и 80% (*Dasystephana macrophylla* и *Chrysanthemum*

zawadskii). Особых условий требуют семена 2 лесных ксеромезофитов – *Adonis sibirica* и *Heracleum dissectum*. Семена их не прорастают ни в свежем состоянии, ни после хранения.

Прорастание семян растений лесов среднего увлажнения (*мезофиты*). Всего испытано 18 видов. В отличие от семян лесных ксеромезофитов среди них нет видов со «взрывно» прорастающими семенами. Свежесобранные семена только 5 (27%) видов прорастают с высокой всхожестью от 72% у *Artemisia tanacetifolia* до 84%, 88% и 92% у семян *Aquilegia parviflora, Viola dissecta* и *Cerastium maximum, Chelidonium majus.* Семена их характеризуются как коротким периодом до начала прорастания – на 2-й, 6-й день (*Artemisia tanacetifolia и Viola dissecta*) так и несколько растянутым – на 13, 16 и 21-й дней (*Aquilegia parviflora, Cerastium maximum* и *Chelidonium majus*). Быстро и дружно прорастают семена только одного лесного вида *Viola dissecta.* Семена остальных видов прорастают медленно. После сухого хранения сокращаются количество дней до начала и продолжительности прорастания семян. Длительность прорастания семян у *Chelidonium majus* и *Cerastium maximum* ускоряются в 4 и 14 раз соответственно.

Со средней всхожестью прорастают свежесобранные семена 3 (17%) лесных мезофитов - *Aster sibiricus, Solidago dahurica* и *Valeriana alternifolia.* Отличаются они процентом прорастания семян на 7 - 10-й день: от низкой - 4% (*Solidago dahurica*) до более высокой - 46% (*Aster sibiricus*). Лабораторная всхожесть их семян после хранения не меняется, но незначительно понижается процент проросших семян на 10-й день *Aster sibiricus* - от 46 до 33%.

Также как и семена лесных ксеромезофитов для семян лесных мезофитов (10 видов, что составляет 56% от всего числа исследованных лесных мезофитов) характерны слабое, затрудненное прорастание или отсутствие его. Относятся они к III группе (табл. 1). Очень слабо прорастают свежесобранные семена 7 лесных мезофитов, их лабораторная всхожесть составляет от 2 до 9%. При сухом хранении семена *Hesperis sibirica* дозревают и прорастают быстро, в течение 11 дней, с высокой всхожестью 94%. Остальные виды (*Filipendula palmata, Mulgedium sibiricum* и др.), после хранения также как и до него, слабо прорастают, кроме семян

Campanula dasyantha, которые вовсе не выходят из состояния покоя. Семена 3 видов (*Aconitum kusnezoffii*, *Actaea erytrocarpa* и *Cacalia hastata*) не прорастают ни в свежесобранном состоянии и ни после хранения (относятся к подгруппе IIIB). Для вывода из состояния покоя их семенам требуются особые условия.

Луговые растения. Луга, по определению А.П. Шенникова (1938), это сообщества травянистых многолетних мезофитов. В лесной зоне Якутии по степени увлажнения выделены настоящие, остепненные, переувлажненные и пустошные луга (Основные особенности…1987).

Остепненные луга занимают менее высокие гривы, чем пойменные луга, и отдаленные от русла возвышенные, редко заливаемые или вообще выходящие из режима поемности участки. Почвы под ними такие же как под степями, но лучше увлажнены (с менее острым периодом пересыхания). Из-за недостатка влаги в почве снижается общий расход воды на транспирацию и на испарение с поверхности почвы, поэтому расход тепла на испарение от весны к лету постепенно снижается. В результате этого возрастает доля тепла на нагревание приземного слоя воздуха, что при недостатке влаги в почве вызывает чрезмерное нагревание поверхности почвы и выгорание растений. В условиях высокой поймы данное обстоятельство является главной причиной остепнения и низкой продуктивности этих лугов (Кононов, 1982).

Настоящие луга, в понимании А.П. Шенникова (1938) приурочены к более выровненным участкам поймы. Участки настоящих лугов заливаются полой водой почти ежегодно, реже 1-2 года. Наиболее благоприятные условия для роста и развития луговых трав на пойме создаются на участках настоящих лугов, это объясняется наилучшим соотношением распределения энергетических ресурсов на этих участках (Кононов, 1982).

Влажные луга заливаются полой водой ежегодно и на продолжительное время (Кононов, 1982; Саввинов, 2013). За короткое лето Якутии они не успевают просохнуть, поэтому почва под ними болотистого типа (Кононов, 1982).

Нами изучены семена 45 видов луговых растений. Среди них по отношению к влаге выделены ксеромезофиты – обитатели остепненных лугов, мезофиты -

представители настоящих, пойменных разнотравных лугов и гигрофиты - произрастающие на переувлажненных лугах (табл. 5).

Прорастание семян растений остепненных лугов (мезоксерофиты и ксеромезофиты). Остепненные луга в нашем эксперименте представлены 17 видами, в т. ч. мезоксерофитами (8 видов), ксеромезофитами (9 видов).

Прорастание мезоксерофитов остепненных лугов. Свежесобранные семена мезоксерофитов сухих лугов не имеют первичного покоя, начинают прорастать на 2-6 день после сбора, лишь семена *Armeria scabra* на 14 день. С высокой всхожестью прорастают семена 5 (63%) видов. Ускоренным «взрывным» прорастанием (по типу IA) отличаются свежесобранные семена *Artemisia remotiloba, Gypsophila altissima* и *Heteropappus biennis*. Хранение в течение 5-6 месяцев, кроме семян *Artemisia remotiloba* не влияет на изменение характера и всхожести прорастания их семян. Семена его понижают процент проросших семян от 56 до 22% на 5-й день опыта. Быстро и дружно прорастают (по типу IБ) семена *Plantago depressa*, 50% семян прорастает на 7-й день опыта. Замедленно прорастают свежесобранные семена *Armeria scabra* (по типу IГ). После хранения семена *Plantago depressa* и *Armeria scabra* изменяют свои биологические свойства, период продолжительности прорастания семян у первого ускоряется в 4 раза, процент проросших семян на 10-й день опыта у второго повышается в 5 раз.

Свежесобранные семена 3 (37%) мезоксерофитов остепненных лугов *Campanula glomerata, Lupinaster pentaphyllus* и *Oxytropis candicans* прорастают со средней всхожестью - 63 и 54 и 40% соответственно. После хранения семена *Campanula glomerata* дозревают и повышают всхожесть до 90%. Сухое хранение двух видов бобовых (*Lupinaster pentaphyllus* и *Oxytropis candicans*) замедляет их период прорастания и понижает всхожесть до 12 и 32%. Вероятно, это замедление связано с их твердосемянностью. В работах ряда авторов (Малиновский, 1957; Ищенко, 1960; Свешникова, 1961 и др.) отмечается, что зрелые семена бобовых после некоторого срока хранения имеют сравнительно низкую всхожесть и характеризуются сильно растянутым периодом прорастания. А.В. Попцов (1976) указывает, что в процессе лежки у бобовых уплотняется семенная оболочка и это

является одним из биологических приспособительных свойств семян. В результате непроницаемости оболочки семени для воды и воздуха, зародыш из-за повышенного содержания в семени CO_2 находится в анабиотическом состоянии (Работнов, 1983). Но в то же время, у некоторых видов после созревания и подсыхания твердые семена становятся способными приобретать свойство проницаемости кожуры. Это весьма важная особенность для сохранения и продления жизни вида в фитоценозе (Крокер и Бартон, 1955; Николаева, 1967; Попцов, 1976 и мн. др.).

Прорастание ксеромезофитов остепненных лугов. После сбора семена ксеромезофитов остепненных лугов начинают прорастать на 3 - 7 дней (лишь *Hedysarum dasycarpum* – на 12 день). Без первичного покоя с высокой всхожестью от 79 до 99% прорастают семена 4 видов (45%). Из них ускоренный взрывной характер (IA) проявляют семена *Sanguisorba officinalis, Taraxacum ceratoporum* и *T. officinale*. Процент прорастания семян на 5-й день опыта составляет от 62 до 73%. После хранения семена первых двух сохраняют характер прорастания семян, в отличие от них семена последнего прорастают по типу подгруппы IБ. Замедленно прорастают свежесобранные семена *Acetosa thyrsiflora*. Процент прорастания его семян на 10-й день опыта составили 25%.

Со средней всхожестью прорастают семена 2-х (22%) видов *Myosotis imitata* и *Tanacetum vulgare*. После хранения характер и всхожесть прорастания семян первого вида меняется, в отличие от второго. Семена *Myosotis imitata* дозревают, о чем свидетельствует повышение процента прорастания семян на 10-й день и всхожести от 49 до 91% и от 62 до 96% соответственно.

Низкой всхожестью прорастали свежесобранные семена 3 (33%) ксеромезофитов остепненных лугов: *Arnica iljinii, Hedysarum dasycarpum* и *Vicia cracca*. Сухое хранение повышают всхожесть семян только у *Arnica iljinii*, семена видов Бобовых остаются без изменений.

Прорастание семян растений настоящих лугов (мезофиты). Настоящие луга в эксперименте представлены 23 видами, большую часть которых составляют семена с затрудненным прорастанием.

В отличие от семян мезоксерофитов и ксеромезофитов остепненных лугов у мезофитов настоящих лугов многие виды 10 (43%) прорастают с небольшой задержкой от 7 до 26 дней или вовсе не прорастают в течение 30 дней опыта.

Высокой всхожестью прорастают семена 9 (39%) видов. Видов, семена которых проявляют ускоренный характер прорастания всего 2 вида (*Oberna behen* и *Festuca rubra*). Свежесобранные семена *Oberna behen* прорастают в течение 29 дней, хотя 61% их семян прорастают всего за 5 дней от начала опыта, остальные семена прорастают равномерно и растянуто. После хранении его семена дружно и быстро прорастают всего за 2 дня. Семена *Festuca rubra* не меняют характер прорастания до и после хранения.

Замедленно прорастают семена остальных 7 видов с высокой всхожестью (*Lilium pensylvanicum, L. pilosiusculum, Ranunculus turneri* subsp. *jacuticus* и др.). После хранения прорастание семян *Geum aleppicum* и *Lilium pilosiusculum* ускоряется (прорастают по типу IA и IБ). В отличие от них семена *Geranium pratense, Ranunculus turneri* subsp. *jacuticus* и *Vicia amoena* средне и очень слабо прорастают, всхожесть снижается с 80 до 46% и 96 до 10%, с 72 до 8%. Вероятно, из-за сухого хранения, семена последних впадают во вторичный покой. Остальные виды не меняют свой характер прорастания семян.

Со средней всхожестью прорастают семена 3 видов (*Allium schoenoprasum, Draba sibirica* и *Hordeum brevisubulatum*). После хранения у первого вида она сохраняется, а второй вид снижает его с 69 до 38%. Интересно прорастают свежие семена *Draba sibirica*, его семена дозревают во влажной чашке Петри и начинают прорастать на 22 день опыта - из покоя выходит примерно 1/3 часть семян (44%), остальные остаются твердыми. При сухом хранении семена дозревают и в последующем опыте через 6 месяцев прорастают полностью, лабораторная всхожесть при этом составляет 92%. По данным Т.И. Фоминой (2012) семена *Draba sibirica* в Новосибирской области обладают ускоренным прорастанием, высокой лабораторной всхожестью 75%.

Свежесобранные семена 11 (48%) луговых мезофитов имеют слабое или нулевое прорастание. Семена их после хранения прорастают по-разному:

ускоренно прорастают семена *Veronica longifolia* (по типу IБ), замедленно с высокой всхожестью (IВ и IГ) - семена *Aconitum barbatum* и *Potentilla anserina*, со средней (II) - *Thalictrum simplex*. Крайне слабо (со всхожестью от 6 до 14%) прорастают семена *Delphinium elatum, Polygala hybrida, Cnidium dahuricum, Polemonium boreale* и *Inula britannica* (по типу III группы). Не прорастают как в свежесобранном состоянии, так и после хранения семена *Anemonidium dichotomum* и *Trollius sibiricus*. Возможно, у мезофитов в процессе эволюции выработалось затрудненное прорастание семян, как приспособительное свойство к условиям регулярного заливания водами.

Прорастание семян растений переувлажненных лугов (гигромезофиты, гигрофиты, мезогигрофиты). Этих растений в эксперименте насчитывается 5 видов. Их семенам свойственно затрудненное или отсутствие прорастания в свежесобранном состоянии (*Alopecurus arundinaceus, Iris setosa, Iris sanguinea*). При сухом хранении семена *Alopecurus arundinaceus* выходят из покоя и медленно прорастают с низкой всхожестью 39%. Это одно из приспособлений семян влажных местообитаний. Замедленное прорастание отмечается у свежесобранных семян *Lathyrus palustris* и быстрое - *Parnassia palustris*. У первого прорастание по IВ - равномерное и растягивается до 47 дней, у второго вида семена прорастают в течение 29 дней, с максимальным пиком в первые 7-10 дней (по типу IБ), после сухого их хранения прорастание становится равномерным. При этом всхожесть значительно снижается с 72 и 74% до 8% и 22 % соответственно. М.Г. Николаева с соавторами (1985) отмечает растянутость прорастания семян *Parnassia palustris* до 3 лет. Причины затрудненного прорастания семян обусловлены структурными и физиологическими свойствами семян (Попцов и др., 1981; Николаева и др., 1999).

Степные растения. Степные сообщества в Центральной Якутии формируются на безлесных склонах коренных берегов, а также на надпойменных террасах долины Лены. На степных склонах происходит быстрое и глубокое оттаивание грунта, быстрый сход снега весной, в результате этого во время вегетации устанавливается постоянный дефицит влаги в почве (Захарова, 2009).

Летом почва южных безлесных склонов нагревается до 45ºС, а зимой охлаждается до -50ºС (Иванова, 1971). Сообщества на склонах сложены в большей степени ксерофитами, в меньшей мезоксерофитами (Захарова, 2014). На надпойменных террасах складываются более оптимальные условия, в этой обстановке преобладают мезоксерофиты. Быстрое и полное прорастание семян степных растений отмечается в ряде публикаций (Беспалова и др., 1980; Борисова, 1996; Флоря, 1987; Фомина, 2012; Андриянова, 2008 и др.).

Прорастание семян растений степных склонов. Всего изучены семена 39 видов, в том числе 22 ксерофита и 17 мезоксерофитов (табл. 5).

Ксерофиты степных склонов. Опыты показали, что свежесобранные семена 12 (54%) ксерофитов степных склонов, характеризующихся постоянным дефицитом влаги, не требуют периода покоя и прорастают с высокой всхожестью. Они прорастают на 3-4 день после уборки. Из них ускоренным «взрывным» (по типу IA) прорастанием обладают семена двух видов (*Alyssum obovatum* и *Dracocephalum jacutense*). Всхожесть их семян на 5-й день достигает до 65 и 68%. Семена 5 видов (*Artemisia frigida, Astragalus inopinatus, Ephedra monosperma, Goniolimon speciosum, Krascheninnikovia ceratoides*) быстро и дружно прорастают. На 7-й и 10-й день опыта всхожесть достигает до 41 – 73% и 53 – 94% соответственно. У семян 4 видов (*Allium prostratum, Eremogone saxatilis, Phlox sibirica, Redowskia sophiifolia*) характерно замедленное прорастание (по типу IB), низкий процент прорастания семян на 10-й день опыта составляет всего 24 – 43%. Только у одного вида *Saxifraga bronchialis* – семена дозревают в мокрой чашке Петри в течение 18 дней опыта. Тип прорастания его семян - IГ.

Средней всхожестью обладают семена 8 (36%) видов (*Agropyron cristatum, Alyssum lenense, Allium senescens и др.*) (прил.2). Относятся они ко второй группе. Всхожесть их семян варьирует от 40% (*Cleistogenes squarrosa*) до 50% (*Stipa capillata*). От 17 до 42% семян прорастают на 10-й день опыта.

С очень слабым прорастанием или отсутствием его (по типу III) прорастают семена всего 3 (13%) видов (*Androsace maxima, Phlojodicarpus sibiricus* и *Gagea pauciflora*).

Интересным представляется проследить влияние сухого хранения в лабораторных условиях на семена, прорастающие по I и II типу. Семена большинства ксерофитов в результате сухого хранения выводятся из состояния неглубокого покоя, что выражается в ускорении прорастания, повышении лабораторной всхожести семян. У семян большинства видов сокращается период до начала прорастания на 1 - 4 дня, у *Saxifraga bronchialis* и *Phlojodicarpus sibiricus* он сокращается более значительно – на 12 дней. Не влияет хранение на период до начала прорастания у 8 видов (*Alyssum lenense, Dracocephalum jacutense, Stipa capillata* и др.). Этот показатель для семян *Allium prostratum, Astragalus lenense* и *Eremogone saxatilis* незначительно удлиняется, на 1 день, но хранение влияет на продолжительность периода прорастания семян. После хранения преобладающее большинство семян ксерофитных видов ускоряют прорастание. Начинают прорастать ускоренно не только замедленно прорастающие в свежесобранном состоянии семена, относящиеся к подгруппам IВ (*Allium prostratum, Eremogone saxatilis, Phlox sibirica, Redowskia sophiifolia*) и IГ (*Saxifraga bronchialis*), но также и быстро прорастающие свежие семена по типу IБ (*Goniolimon speciosum, Krascheninnikovia ceratoides*), которые после хранения проявляют взрывное и быстрое прорастание (по типам IА и IБ). Сокращается период продолжительности прорастания семян, разница которого может составлять от 3 - 4 дней у семян *Krascheninnikovia ceratoides, Ephedra monosperm*а и другие (прил. 2) до 40 - 43 дней у семян *Redowskia sophiifolia, Eremogone saxatilis*. Семена 5 видов (*Alyssum obovatum и Dracocephalum jacutense* – IА, *Ephedra monosperm*а – IБ, *Alyssum lenense* – II и *Phlojodicarpus sibiricus* - IIIА) не меняют свой характер прорастания семян.

Значительна разница между лабораторной всхожестью свежесобранных семян и после хранения. У большинства степных видов всхожесть семян после хранения изменяется в сторону повышения (табл. 6).

Среди ксерофитов, в отличие от других экологических групп, имеется всего 3 вида с затрудненным прорастанием свежесобранных семян. Свежесобранные семена ксерофитов: *Androsace maxima* и *Gagea pauciflora*, обладают неглубоким

покоем, который устраняется в результате сухого хранения и прорастание хранившихся семян идет по типу I групп (прил. 2).

На семена с глубоким покоем *Phlojodicarpus sibiricus*, обусловленное недоразвитием зародыша сухое хранение не влияет, для прорастания их семян необходимо иные условия воздействия.

Таблица 6 – Лабораторная всхожесть семян степных склонов различных сроков хранения

Вид	Лабораторная всхожесть, %	
	Свежесобранных семян	После хранения
Agropyron cristatum	45±2	93±3
Allium senescens	46±2	88±6
Alyssum lenense	40±3	78±5
Androsace maxima	6±2	61±1
Cleistogenes squarrosa	37±3	69±4
Gagea pauciflora	0	97±2
Goniolimon speciosum	59±3	95±3
Papaver jacuticum	44±4	99±1
Thymus sibiricus	46±2	91±5

Мезоксерофиты степных склонов. Из свежесобранных семян 18 изученных мезоксерофитов прорастают с высокой всхожестью (группа I) – 13 видов, средней (группа II) – 2 и с низкой (группа III) – 3 вида.

Прорастание семян мезоксерофитов после хранения протекает различно: сохраняют характер прорастания семян – 6 видов (*Androsace incana*, *Artemisia commutata*, *Potentilla pensylvanica*, *Pulsatilla angustifolia*), ранее прораставшие по типу I группы и *Astragalus suffruticosus* – II группы, *Thalictrum foetidum* – III группы. Ход прорастания у остальных 13 видов меняется. Ускоряют характер прорастания семена 8 видов (*Allium ramosum*, *Androsace septentrionalis*, *Aster alpinus*, *Scorzonera radiata*, *Serratula marginata* и др.). Их семена переходят из подгрупп IБ →IА или IВ и IГ → IА и IБ (прил. 2). Повышают всхожесть и скорость прорастания семена, ранее относящиеся к II и III группам: *Pulsatilla nuttalliana* (IIIА → IВ), *Patrinia*

rupestris (II → IB) и *Clausia aprica* (IIIA → IIA), наоборот понижает процент прорастания в первые 10 дней или всхожесть семян *Leontopodium ochroleucum* (IA → IIA). Семена *Oxytropis pilosa* после хранения проявляют затрудненное прорастание, что связано с биологической особенностью видов сем. Fabaceae - твердосемянностью, обуславливающей непроницаемость кожуры для воды и воздуха.

Прорастание семян растений степных участков II-й надпойменной террасы долины Лены. Степные сообщества надпойменных террас в основном сложены мезоксерофитами, в эксперименте испытано – 27 видов, ксеромезофитов - 8 и ксерофитов всего 1.

В отличие от семян ксерофитов, произрастающих на склонах, семена *Astragalus inopinatus* характеризуются замедленным прорастанием, продолжающимся до 101 дня и высокой всхожестью - 88%. После хранения прорастание растягивается до 123 дня с резким понижением всхожести до 27%, что является типичным для семян бобовых.

Мезоксерофиты степных участков надпойменной террасы. Семена 15 (57%) видов прорастают без первичного покоя через 1 - 4 дней, взрывно (IA) – 5 видов и быстрым (IБ) прорастанием – 10. У «взрывно» прорастающих семян на 3-й и 5-й день опыта прорастает максимальный процент семян, например: на 3-й день опыта у *Artemisia dracunculus* и *A. jacutica* прорастает 88 и 74%, на 5-й день *Dianthus versicolor* - 56%, *Dracocephalum nutans* - 78%, *Taraxacum dissectum* - 95%. У быстро прорастающих семян максимальное количество прорастает первые 7 и 10 дней опыта, например: на 10 –й день у *Schizonepeta multifida* и *Viola gmelinii* прорастает 92 и 94% семян.

Со средней всхожестью (II) прорастают семена 3-х видов (*Melilotus suaveolens, Onobrychis arenaria* и *Potenilla stipularis*). Семена 6 видов имеют затрудненное прорастание (по типу III группы). Начало их прорастания варьирует, они начинают прорастать через 2 - 4 дня (*Melidago falcata, Plantago canescens, Saussurea amara*) или 16 и 21 день (*Dracocephalum ruyschiana* и *Buplecurum*

sibiricum). Всхожесть не превышает 6 – 34%. Не прорастают свежесобранные семена 2-х видов *Leonurus deminutus* и *Polygala sibirica*).

После хранения семена 19 (73%) видов (*Artemisia jacutica, Dracocephalum nutans, Dianthus versicolor* и др.) проявляют ускоренное прорастание. Эту группу кроме изначально быстро прораставших составили и семена всех видов, в свежем состоянии прораставшие по II типу и часть семян со слабым и нулевым прорастанием (по типу III). Замедленно (равномерно и растянуто) прорастают семена 4 (15%) видов (*Artemisia dracunculus, Potentilla bifurca, Thalictrum foetidum*). Не меняют характер прорастания семена 9 видов, сюда относятся виды ранее прораставшие по I – III группам (прил.2).

Ксеромезофиты степных участков надпойменной террасы.

Свежесобранные семена начинают прорастать на 3-6 дни, лишь у *Anemone sylvestris, Hypericum attenuatum* на 11 и 13 дни. Семена 6 (75%) видов прорастают с высокой всхожестью, которая варьирует от 76% (*Crepis tectorum*) до 98% (*Dasystephana decumbens*). Из них быстрым и дружным прорастанием обладают семена 4-х видов*: Achillea millefolium, Delphinium grandiflorum, Crepis tectorum* и *Dasystephana decumbens*. Процент прорастания их семян на 7-й и 10-й день достигает до 66 – 92%. Медленным прорастанием характеризуются семена *Anemone sylvestris* и *Allium splendens*. Процент их прорастания на 7-й и 10-й день составляет всего 0 и 2%. С низкой всхожестью, очень слабо, затрудненно прорастают семена *Hypericum attenuatum* и *Galium boreale*.

После хранения семян сокращаются периоды до начала прорастания и продолжительности прорастания, процент прорастания семян на 3, 5, 7, 10-й день опыта увеличивается у *Achillea millefolium, Allium splendens, Crepis tectorum* и *Dasystephana decumbens*, при этом высокая всхожесть сохраняется (прил. 2). У семян *Anemone sylvestris, Delphinium grandiflorum* и *Galium boreale* эти показатели сохраняются. Повышается от 19 до 90% лабораторная всхожесть, сокращается в 3 раза период до начала прорастания у семян *Hypericum attenuatum* (прил. 2).

Прибрежно - водные растения. Прибрежно-водная растительность локализована по илистым берегам стариц, озер, рек, представляет переход к

травяным болотам. Здесь происходит обеднение состава видов и падение видовой насыщенности. В видовом составе сообществ так же, как и в сообществах влажных лугов, преобладают гигрофиты, приспособленные к произрастанию в условиях избыточного увлажнения.

Прорастание семян водных и прибрежно-водных растений. Изучены семена 7 видов, представленные: гигрофитами и гидрофитом.

Среди изученных видов семян с высокой (I группа) и средней (II группа) всхожестью и ускоренным и замедленным прорастанием до и после хранения не отмечено. Свежесобранные семена изученных водно-болотных видов характеризуются как очень слабо или не прорастающие, относящимися к III группе. Для большинства водных и прибрежно - водных растений основным способом размножения является вегетативное.

Слабо прорастают свежесобранные семена гигрофита *Rumex aquaticus*, всхожесть их составляет 5%. После хранения семена медленно прорастают, в течение 54 дней и характеризуются еще и невысокой всхожестью 15%. Очень слабо, с лабораторной всхожестью – 2 - 3% прорастают семена гигрофитов *Phragmites australis*, *Mertensia sibirica* и не прорастают семена *Beckmannia syzigachne*. Также низка полевая всхожесть последнего, что отмечается в работах сотрудников ЯНИИСХ (Семеноводство многолетних трав…, 2008). После сухого хранения наблюдаются незначительные сдвиги в начале прорастания семян в сторону опережения на 2 дня (*P. australis*), семена их мало увеличивают лабораторную всхожесть, до 9 - 10%, т.е. большой процент семян 90-91% находятся в состоянии физиологического покоя. Свежесобранные и после сухого хранения семена 2 (29%) видов – гигрофитов *Comarum palustre* и *Iris laevigata* не прорастают. Отсутствие прорастания семян *C. palustre* связано с их глубоким покоем, у семян *I. laevigata* – наличием плотной семенной кожуры и недоразвитием зародыша. Также не прорастают свежесобранные семена 1 (14%) вида - гидрофита *Calla palustris*. О наличии покоя у свежесобранных семян *Calla palustris* отметил Е.А. Беляков с соавторами (2017), это подтвердилось и в наших опытах с якутскими семенами. После сухого хранения всхожесть семян достигла 36%. В процессе

прорастания семена требуют постоянной влажности, начинают прорастать после 10 дней лежки. Основным способом его размножения является вегетативное, характерное для большинства водных и прибрежно-водных растений.

Сорные растения. Флора Центральной Якутии отличается обилием сорных растений, что указывает на сильное антропогенное воздействие на данной территории. В результате хозяйственной деятельности человека сорные растения заселяют территории, на которых дикорастущие полностью или частично уничтожены. Фитоценозы из сорных растений чаще бывают «открытыми», растительный покров их изреженный, не сомкнутый в надземном и подземном ярусах, преобладают в нем малолетние жизненные формы растений (Мальцев, 1932).

Как показали исследования многих ученых (Фисюнов, 1984; Самсонова, 2006; Бабич, 2010 и др.), семена сорных растений обладают исключительной приспособленностью к прорастанию. При благоприятных условиях окружающей среды семена некоторых сорняков прорастают через несколько дней после созревания и опадения их на землю. При неблагоприятных же условиях (сухость или чрезмерная влажность почвы) они не прорастают, но способны сохранять всхожесть в течение нескольких лет. Способность семян сорняков сохраняться в почве годами объясняется состоянием оболочки. Она у большинства видов плотная, покрыта кутикулой, трудно проницаемой для воды и воздуха, предохраняющей зародыш от неблагоприятных факторов внешней среды в период покоя. Кроме свойств околоплодника и оболочки семян, на способность семян к прорастанию влияет температура воздуха и почвы, а также глубина нахождения их в почве (Бабич, 2010).

Прорастание семян сорных растений. Изучены семена 19 сорных видов. По отношению к влаге среди изученных сорных видов выделены экологические группы – мезоксерофиты, ксеромезофиты и мезофиты (табл. 5).

Свежесобранные семена 5 (26,3%) видов прорастают с высокой всхожестью, без первичного покоя, на 3 - 4 сутки. За исключением семян *Leptopyrum fumarioides*, они прорастают быстро и дружно. Ускоренным взрывным (по типу

IA) характером прорастают семена мезофита *Artemisia vulgaris*, мезоксерофита *Lepidium densiflorum* и ксеромезофита *Plantago major*. Семена первого и третьего видов достигают высокой всхожести 80 и 97% в течение 3 дней опыта, второго на 5-й день – 74%. После хранения они не меняют характер прорастания. Ускоренно быстро и дружно (по типу IБ) прорастают семена *Melilotus albus*. Ее семена начинают прорастать на 2-й день опыта и на 10-й день его достигают 58%, остальная часть семян прорастает мелкими порциями. Замедленным прорастанием обладают свежесобранные семена мезоксерофита *Leptopyrum fumarioides* – на десятый день опыта всхожесть составляет всего 22%. После сухого хранения семена его дозревают и максимально «взрывно» прорастают (по типу подгруппы IA), всхожесть возрастает до 100%, процент прорастания на 7-й день опыта достигает до 93%. В отличие от этого, у семян *Melilotus albus* (бобовые), процент прорастания на 10-й день и всхожесть семян снижается до 4 и 22% соответственно.

Средней всхожестью прорастают семена 1 (5,3%) мезоксерофита *Lappula squarrosa*. Хранение повышает процент прорастания семян в первые 10 дней опыта и всхожесть семян этого вида.

Свежесобранные семена 13 (68,4%) видов не всхожие и/или затрудненно прорастают, с очень низкой лабораторной всхожестью (группа III). Сухое хранение семян 8 видов (ксеромезофитов – *Descurainia sophia, Erodium cicutarium, Plantago media, Sonchus arvensis, Thlaspi arvense*, мезоксерофита – *Arabis sagitata*, мезофитов - *A. pendula, Capsella bursa-pastoris*) приводит к устранению покоя, повышению всхожести. В течение этого времени семена большинства видов дозревают и прорастают дружно и быстро по типу I группы - *Arabis pendula, A. sagittata, Descurainia sophia* и другие. Некоторые виды могут продуцировать разнородные семена с глубоким покоем и без него (или с покоем разной глубины) (Крокер и Бартон, 1955; Кулешов, 1963 и др.). В нашем случае такими растениями являются *Chenopodium album, Hordeum jubatum* и др. Более ¼ семян *Chenopodium album* дозревают при сухом хранении в течение 4 месяцев. После хранения они начинают прорастать на 3-й день опыта, и в течение 16 дней лабораторная всхожесть

достигает 28%, но большая часть (72%) семян находятся в глубоком физиологическом покое, для их прорастания необходимо более длительное сухое хранение, а также другие температурные или иные условия проращивания. Мы согласны с В.Н. Доброхотовым (1961), который определяет причину низкой всхожести мари белой в том, что в пределах одного растения данного вида наблюдается полиморфизм. Это одно из проявлений гетерокарпии и приспособление к выживанию растений и пополнению их ценопопуляций. Семена *Nonea rossica* и *Linaria acutiloba* не прорастают до и после хранения. В питомнике семена *Nonea rossica*, прошедшие в течение зимы естественную стратификацию, могут единично прорастать. Семена его имеют твердую оболочку, которая препятствует проникновению в них воздуха, воды, вследствие чего запасные питательные вещества семени находятся в нерастворимой форме и не могут потребляться зародышем (Попцов, 1976). Из состояния покоя могут вывести внешние условия: периодическая смена влажности и температуры, мороз. При этом оболочки семян становятся проницаемыми для воды и воздуха и семена начинают прорастать.

Слабо прорастают семена - *Hordeum jubatum* и *Elytrigia repens* как свежесобранные, так и после хранения. Прорастание свежесобранных семян *Hordeum jubatum* растягивается более чем на 3 месяца, при этом всхожесть составила 27%. После хранения этот период сокращается в 2 раза, в течение которого прорастает всего 7% семян. Семена дикорастущего пырея ползучего отличаются низкой лабораторной и полевой всхожестью, после двух репродукций в культуре эти показатели сильно повышаются. Вид хорошо приспособлен к вегетативному размножению с помощью корневищ, успешно растет на различных типах почв, отличается высокой засухоустойчивостью, солевыносливостью, устойчивостью к затоплению (Семеноводство многолетних трав…, 2008). В нашем случае прорастание семян *Elytrigia repens* растянутое, если в свежесобранном состоянии всхожесть за 132 дня достигает до 36%, то после 6 месяцев хранения в течение 80 дней – 40%.

Таким образом, в процессе эволюции у растений разных эколого-фитоценотических групп сложился различный характер прорастания, имеющий адаптивное значение:

– Семенам влажных местообитаний свойственно затрудненное прорастание, обусловленное покоем, который препятствует несвоевременному их прорастанию. Так, у луговых растений процессе эволюции выработалось затрудненное прорастание, как приспособительное свойство к условиям весеннего заливания водой;

– Семенам растений сухих степных местообитаний, наоборот, свойственно ускоренное прорастание или замедленное с максимальным всплеском прорастания в начале. В условиях длительного дефицита воды сформировались семена, готовые к быстрому прорастанию при повышении влажности. Учитывая это обстоятельство, почвенный банк степных растений после обильных дождей истощается, поэтому необходимо обратить особое внимание на охрану уникальных степных сообществ Центральной Якутии;

– Для свежесобранных семян растений переходных экологических групп - мезоксерофитов и ксеромезофитов, характерна более или менее равномерная представленность ускоренного, замедленного и затрудненного прорастания. После сухого хранения значительно увеличивается число видов с ускоренно прорастающими семенами;

– У растений разных экологических групп выявлены различия качества семян. Наиболее высокое качество семян характерно для растений сухих местообитаний – ксерофитов (степных склонов), мезоксерофитов (остепненных лугов, сухих лесов). Подавляющая их часть обладает высокой всхожестью. Семена растений влажных местообитаний ведут себя неоднозначно, часть видов повышают качество семян после сухого хранения, остальные требуют особых условий;

– Прорастание семян сорных растений имеет свои особенности. Свежесобранные семена многих видов имеют затрудненное прорастание или вовсе не прорастают, но после сухого хранения семена проявляют взрывное и быстрое прорастание с высокой всхожестью от 80 до 100%.

4.2 Всхожесть, характер прорастания и морфология семян растений Центральной Якутии в связи с систематическим положением

По мнению М.Г. Николаевой (1967), определенные закономерные связи между особенностями прорастания семян существуют в пределах систематических, а не каких бы то ни было экологических групп.

В пределах систематических положений наблюдается сходство структурно-физиологических свойств семян в крупных таксонах, тогда как на уровне рода проявляется разнообразие в типах покоя, и особенно, в его глубине. Это связано с видовыми различиями прорастания семян с влиянием современных эколого-географических условий обитания растений (Николаева, 1967, 1988, 1999; Некрасов, 1985; Алексеев, 1996; Борисова, 1996; Андриянова, 2008; Елисафенко, 2015).

Нами рассмотрена всхожесть и характер прорастания семян 8 ведущих семейств Центральной Якутии. Общее количество видов этих семейств в нашем опыте составляет 114 (63%), родов - 77 (62%), остальные семейства представлены 1 - 5 видами. Наибольшее число видов рассмотрено в 2-х семействах: Ranunculaceae и Asteraceae (табл. 7).

Сем. Asteraceae. Изучены семена 30 видов из 21 родов. Семена большинства видов сем. Asteraceae сразу после созревания способны прорастать или находятся в физиологическом покое, большей частью неглубоком, и лишь у некоторых видов – в глубоком физиологическом или комбинированном покое (Короткова и Салтыкова, 1974; Чуваев, Шестерникина, 1974, 1976; Беспалова и др., 1982; Фроля, 1985; Николаева и др., 1985; Николаева, 1989б; Борисова, 1996; Гавриленко и Волробьева, 2007; Андриянова, 2008; Фомина, 2012; 2016а и др.). Е.А. Андрияновой (2008) при изучении семян Астровых Колымского нагорья, было отмечено, что семенам растений, произрастающим на сухих открытых каменистых местообитаний лесного пояса и приснежных лужаек, свойственно быстрое прорастание, медленное прорастание отмечено у 4-х видов произрастающих

исключительно в горной тундре, приморских галечниках и песках, типичный представитель крупнотравья, с низкой всхожестью от 3 до 24%.

Таблица 7 – Ведущие семейства в эксперименте

Семейства	Число	
	родов	видов
Asteraceae	21	30
Ranunculaceae	10	21
Fabaceae	11	17
Brassicaceae	10	12
Rosaceae	5	10
Poaceae	9	10
Caryophyllaceae	6	7
Lamiaceae	5	7
Всего:	77	114

В наших опытах семена изученных видов семейства Астровые показали следующие особенности прорастания: без первичного покоя с высокой всхожестью прорастают семена 18 (т.е. 60% от изученных видов данного семейства) видов. Из них взрывной характер прорастания (IA) характерен для 10 видов: *Artemisia dracunculus, A. jacutica, A. remotiloba, A. vulgaris, Heteropappus biennis, Hieracium umbellatum, Leontopodium ochroleucum subsp. campestre, Taraxacum ceratophorum, T. dissectum, T. officinale*. Быстрое и дружное прорастание семян по типу подгруппы IБ отмечается у 5 видов *Achillea millefolium, Artemisia commutata, A. frigida, Aster alpinus, Crepis tectorum*. Медленное и равномерное прорастание (IB) характерно для семян 3-х видов: *Artemisia tanacetifolia, Scorzonera radiata, Serratula marginata*. Все эти виды, преимущественно растут на сухих местообитаниях: на степных склонах, степной надпойме р. Лены и остепненных лугах.

Со средней всхожестью прорастают семена 3-х (10%) видов: *Aster sibiricus* и *Solidago dahurica*, обитающих в сухих лесах и остепненных лугах *Tanacetum vulgare.*

Низкая всхожесть от 2 до 39% характерна для свежесобранных семян 7 (23%) видов: *Arnica iljinii, Saussurea amara, Sonchus arvensis, Galatella dahurica, Inula*

britannica, Mulgedium sibiricum, Saussurea alpina. Не прорастают семена 2 (7%) вида (*Cacalia hastata* и *Chrysanthemum zawadskii*). Возможно, затрудненное и слабое прорастание связано, во-первых, с низким качеством семян, во-вторых, глубоким или комбинированным покоем семян. Что было показано рентгенографическим анализом его семян *Cacalia hastata* (см. глава 3.3, стр. 48) и/или прорастанием семян *Chrysanthemum zawadskii* после их сухого хранения.

После хранения виды с ускоренным прорастанием семян сохраняют характер прорастания, например *Artemisia vulgaris, Taraxacum dissectum* и др. Быстрое (IБ) и замедленное (IВ) прорастание сменяется взрывным (IА) у семян *Achillea millefolium, Artemisia tanacetifolia, Aster alpinus, Crepis tectorum, Heteropappus biennis и Leontopodium ochroleucum* subsp. *campestre.* Сухое хранение способствовало повышению лабораторной всхожести семян - *Saussurea amara* от 6 до 76%, *Mulgedium sibiricum* от 4 до 24%, *Sonchus arvensis* от 2 до 65%. У двух видов рода *Artemisia* (*Artemisia dracunculus, A. remotiloba*) понижается процент прорастания семян на 3 - 5 дни, но сохраняется их высокая всхожесть (прил. 2).

Сем. Ranunculaceae. Сведения о прорастании семян некоторых представителей этого семейства содержатся в работах многих авторов, которые вошли в справочник по проращиванию семян М.Г. Николаевой с соавторами (1985), и последующих работах Н.П. Лубягиной (1985); И.В. Борисовой (1996); Л.М. Поздовой и др. (2003); С.И. Юдин (2005); И.Г. Гавриленко и Д.Д. Басаргин (2006); Е.А. Андрияновой (2008); Т.И. Фоминой (2012); Л. Грудзинской и др. (2016) и многих других. Для большинства представителей этого семейства характерно недоразвитие зародыша, в силу чего семена находятся большей частью в морфологическом и морфофизиологическом покое (Николаева, 1988).

Нами изучались семена 21 вида из 10 родов *Aconitum, Delphinium, Pulsatilla, Thalictrum* и др. Исследуемые виды характерны для степных склонов, сухих и среднеувлажненных лесов, остепненных и пойменных лугов Центральной Якутии. В первом опыте, со свежесобранными семенами, взрывного прорастания (по типу IА) среди них не отмечается. Опыты показали, что свежесобранные семена только одного вида *Delphinium grandiflorum* прорастают быстро, спустя 5 дней после

намачивания и не нуждаются в каком - либо предварительном выдерживании на холоде. Процент прорастания его семян на 10-й день опыта достигает до 69%. Для большинства видов данного семейства свойственна задержка в начале прорастания семян от 10 до 25 дней. Для них характерно замедленное прорастание семян по типу подгрупп IВ и IГ. Очень низкую всхожесть и невысокий процент прорастания семян в начале опыта имеют свежесобранные семена видов рода *Thalictrum, Delphinium, Aconitum barbatum* и др. (прил. 2). Семена этих видов разнородны по глубине покоя. Не прорастают свежесобранные семена ряда видов *Aconitum, Trollius, Actaea, Adonis, Anemone*. Известно, что к числу видов с глубоким морфофизиологическим покоем семян относятся представители рода *Trollius* (Николаева и др., 1987; Буглова и др., 2011; Фомина, 2012), *Aconitum, Anemone* (Фомина, 2012) и некоторых других. Для представителей рода *Adonis* кроме недоразвития зародыша, весьма ощутимое тормозящее действие на прорастание оказывает внешняя часть кожуры, не сросшаяся с тонкой внутренней ее частью (Николаева, 1988).

Весьма различно семена видов сем. Ranunculaceae реагируют на сухое хранение. У одних видов (*Aconitum kusnezoffii, Trollius sibiricus, Actaea erythrocarpa, Adonis sibirica, Anemonidium dichotomum*) сухое хранение при комнатной температуре не влияет на развитие недоразвитого зародыша семян. Для семян видов рода *Pulsatilla* хранение заметно ускоряет прорастание семян, способствуя уменьшению глубины покоя.

Семена трех видов после хранения резко понижают лабораторную всхожесть – это виды рода *Ranunculus turneri subsp. jacuticus, R. propinquus* и *Thalictrum foetidum*. Вероятно, семена из-за условий хранения впадают во вторичный покой.

У некоторых видов при хранении повышается всхожесть, ускоряется прорастание, это виды *Aconitum barbatum* (30%), *Delphinium cheilantum* (6%) и *Pulsatilla nuttalliana* (30%). Лабораторная всхожесть у них повышается до 88%, 74% и 72% соответственно. Сухое хранение также влияет на продолжительность прорастания семян, например, у семян *Thalictrum contortum* она сокращается от 29

до 12 дней, но высокая всхожесть и низкий процент прорастания семян на 10-й день остаются без изменения.

Сем. Fabaceae. Изучены семена 17 видов из 11 родов. Семена бобовых имеют твердую оболочку. Это особенность анатомической структуры семенной кожуры, которая в необходимых случаях вступает в действие, защищая семена от несвоевременного прорастания. Степень твердосемянности сильно варьирует у разных видов и даже в пределах одного вида в зависимости от условий созревания и хранения семян (Попцов, 1976; Николаева, 1989б).

Среди свежесобранных и хранившихся семян изученных бобовых отсутствует взрывное прорастание по типу подгруппы IA (табл. 1), но при этом семена некоторых бобовых лучше прорастают в свежесобранном состоянии, с более высокой лабораторной всхожестью, чем после хранения. Подобное прорастание семян бобовых сразу после созревания отмечает М.Г. Николаева (1989б). Также в опытах А.П. Стешенко (1962) свежесобранные семена бобовых луговых местообитаний Памира показали высокую всхожесть.

В нашем опыте высокой всхожестью прорастают свежесобранные семена 6 видов. Из них быстро и дружно (по типу IБ) прорастают семена всего трех видов: *Astragalus inopinatus*, *Melilotus albus*, *Thermopsis lanceolata* R. Br. subsp. *jacutica*. Остальные три вида: *Lathyrus palustris*, *Oxytropis pilosa*, *Vicia amoena* – медленно по типу IГ. Для семян бобовых период до начала прорастания короткий от 1 до 4 дней. Более длительный у семян *Hedysarum dasycarpum*, *Lathyrus palustris*, *Vicia amoena* и *V. cracca*, что составляет от 5 до 7 дней.

Со средней всхожестью прорастают семена *Astragalus lenensis*, *A. suffruticosus Lupinaster pentaphyllus*, *Melilotus suaveolens*, *Onobrychis arenaria*, *Oxytropis candicans*. Всхожесть их варьирует от 40% (*Oxytropis candicans*) до 69% (*Onobrychis arenaria*).

Низкой всхожестью от 2 до 23% прорастают семена *Astragalus danicus*, *Melidago falcata*, *Vicia cracca*, *Trifolium repens*.

После сухого 6-тимесячного хранения всхожесть семян многих видов резко падает. У свежесобранных семян *Oxytropis pilosa* она составляет 98%, после

хранения наблюдается снижение до 15%, растягивается прорастание семян до 117 дней. Подобным образом прорастают семена *Astragalus inopinatus*, *Lathyrus palustris*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Melilotus albus* и др. (прил. 2).

У некоторых представителей бобовых наряду с непроницаемой семенной кожурой могут встречаться и покоящиеся зародыши. Такие семена могут нуждаться, помимо определенной обработки семенной кожуры, в последующем выдерживании их в условиях низких температур для выведения зародышей из состояния покоя (Крокер и Бартон, 1955). В нашем случае такими семенами обладают *Astragalus danicus* и *Trifolium repens*. Свежесобранные и после 6-7 мес. хранения семена этих видов очень слабо прорастают, с лабораторной всхожестью от 2 до 9%. Надо отметить, что семенная продуктивность этих видов чрезвычайно низка, размножение их в культуре и природе происходит в основном вегетативным путем.

Сем. Brassicaceae. Изучены семена 12 видов из 10 родов. Для семян данного семейства характерна гетерокарпия, крупный зародыш, отсутствие или неглубокий физиологический покой (Николаева, 1989б, 1999).

Alyssum obovatum, произрастающий на степных склонах и рудеральный вид *Lepidium densiflorum*, имеют семена с высокой всхожестью 95 и 88% соответственно. Процент прорастания их семян на 5-й день опыта составляет 65 и 74%, а на 10-й день – 79 и 86% соответственно. Замедленно прорастают семена узколокального эндемика Центральной Якутии *Redowskia sophiifolia,* произрастающего на уступах и расщелинах известняковых скал Ленских и Синских столбов (тип подгруппы IB). Со средней всхожестью 43 и 44% прорастают свежесобранные семена растений остепненных лугов - *Alyssum lenense* и *Draba sibirica*. Для большинства изученных видов данного семейства характерен первичный покой свежесобранных семян, всхожесть их низкая от 2 до 9% (20 – 33%). Это семена сорных видов - *Arabis sagittata*, *A. pendula*, *Descurainia sophia*, *Thlaspi arvense*; лесных - *Hesperis sibirica*; степных склонов - *Clausia aprica*. Не прорастают семена сорного вида *Capsella bursa-pastoris*.

Сухое хранение семян видов сем. Brassicaceae выводит их из неглубокого физиологического покоя. Семена *Clausia aprica* прорастают по типу II, повышается лабораторная всхожесть от 20 до 44%. Остальные изученные виды сем. Brassicaceae прорастают ускоренно по IA и IБ подгруппам, имеют высокую лабораторную всхожесть от 78 до 100%. Процент прорастания семян на 3-й день опыта у трех видов: *Alyssum obovatum, Descurainia sophia, Lepidium densiflorum* составляет от 2 – 33% (свежесобранном виде) до 71 – 91% (после хранения). На 5-й день опыта у *Arabis sagittata, A. pendula, Thlaspi arvense*; *Hesperis sibirica, Capsella bursa-pastoris* прорастают от 57 до 100% семян.

Сем. Rosaceae. Изучены семена 10 видов из 5 родов. В литературе имеются данные о том, что семена видов сем. Rosaceae имеют крупный зародыш, ¼ величины семени до заполняющих все семя (Martin, 1946) и обладают широким спектром типов покоя (Николаева, 1989б; Baskin и Baskin, 1998). В справочнике М.Г. Николаевой с соавторами (1985) есть сведения о прорастании семян из числа изученных нами видов, например, *Sanguisorba officinalis* (B_1 - неглубокий покой), по их сведениям свежесобранные семена этого вида прорастают быстро. Наши исследования подтверждают это, семена *Sanguisorba officinalis* произрастающего на остепненных лугах прорастают быстро, обладают всхожестью 79%, которая сохраняется и после сухого хранения. Среди видов семейства розоцветных А.В. Попцов (1961) выделяет род *Potentilla*, обладающий высокой всхожестью свежесобранных семян. В наших опытах всхожесть свежесобранных семян *Potentilla* варьирует от 0 до 96%. Ускоренно (взрывно и быстро) и с высокой всхожестью прорастают семена *P. multifida, P. pensylvanicum* и *P. nivea*, произрастающие на степных склонах. Замедленно прорастают, со средней всхожестью семена *P. stipularis*, произрастающего на степных участках надпоймы. Семена полукустарничка *P. bifurca,* обитающего на степных участках надпойм, обладают затрудненным прорастанием и низкой всхожестью (до 31%). После хранения у его семян отмечается замедленное прорастание и повышение лабораторной всхожести в 2,9 раза. Возможно в этот период идет дозревание семян. Не прорастают свежие семена *P. anserina* – растения пойменных лугов. После

сухого хранения наблюдается ускорение прорастания семян, с сохранением высокой всхожести и повышением средней всхожести у большинства изученных видов рода *Potentilla*. После сухого хранения семена *Geum aleppicum,* произрастающего в разреженных лесах, прорастают быстрее в 3 раза, сохраняя при этом высокую всхожесть 100% (прил.2). Семена *Filipendula palmata* имеют первичный покой и начинают прорастать после дозревания в чашке Петри на 29 и 30 день, их лабораторная всхожесть составляет 1 и 2%, не повышается и после 5-6 мес. сухого хранения. Стратификация семян при 0-3 ºС (см. выше) повышает его всхожесть до 40 - 60%.

Сем. Poaceae. Свежесобранные семена (зерновки) изученных видов сем. Poaceae обладают физиологическим покоем разной глубины (по классификации Николаевой, 1967), который снимается при сухом хранении. Нами изучены семена 10 видов из 9 родов. В зависимости от места произрастания и видовых особенностей семена растений злаковых прорастают по-разному. Без первичного покоя быстро и с высокой всхожестью прорастают семена *Festuca rubra,* произрастающего на остепненных лугах. Семенам видов, растущих на степных склонах - *Agropyron cristatum*, *Cleistogenes squarrosa* и *Stipa capillata*, а также на пойменных лугах *Hordeum brevisubulatum* свойственно замедленное прорастание. Семена их имеют среднюю всхожесть от 40 до 67% (прил.2).

Затрудненно с низкой всхожестью прорастают семена сорных видов *Elytrigia repens* и *Hordeum jubatum,* а также *Phragmites australis, Alopecurus arundinaceus* и *Beckmannia syzigachne* предпочитающие сырые места, по берегам рек и озер и на сырых пойменных лугах и болотах. После сухого хранения семена *Elytrigia repens, Hordeum jubatum, Phragmites australis* и *Beckmannia syzigachne* сохраняют замедленный характер прорастания. Семенам других видов свойственно дозревание и соответственно они сокращают период прорастания и повышают лабораторную всхожесть. Например, всхожесть семян *Agropyron cristatum* достигает 94% в течение 10 дней опыта или семена *Cleistogenes squarrosa* прораставшие в свежесобранном состояние в течение 18 дней сокращают период прорастания после 6 мес. хранения до 7 дней. Неглубокий покой семян (зерновки)

Stipa capillata также отмечают З.Г. Беспалова и И.В. Борисова в Казахстане и Монголии (1979) и у семян *Festuca rubra* Г.А.Зуева (2009).

Сем. Caryophyllaceae. Известно, что у подавляющего большинства представителей гвоздичных семена имеют крупный зародыш, для них типичен разный по глубине физиологический покой, иногда осложненный присутствием околоплодника или кожуры. Глубокий физиологический покой обнаружен у семян видов *Dianthus*, у родов *Gypsophila* и *Silene* глубина покоя варьирует в зависимости от вида (Николаева и др., 1985; Николаева, 1988). У семян сем. Caryophyllaceae Т.И. Фоминой (2016б) выявлена значительная внутривидовая изменчивость прорастания семян большинства видов, обусловленная комплексом факторов: погодными условиями вегетационных периодов, различным географическим происхождением и формовым разнообразием интродукционных образцов. Нами изучены семена 7 видов из 6 родов. Для них характерно отсутствие периода покоя, семена начинают прорастать сразу после сбора на 3 - 6 день (кроме семян *Cerastium maximum* – 17 день). Все виды имеют качественные семена, с высокой всхожестью. Ускоренно взрывно (по типу IA) прорастают семена: *Dianthus versicolor, D. superbus, Oberna behen, Gypsophila altissima*. Например: семена *Gypsophila altissima* – встречающийся на остепненных лугах в течение 5 дней достигают до 92%. Семенам пойменных лугов характерно замедленное прорастание, например семена *Cerastium maximum*, имеют растянутое и равномерное прорастание (IГ). Быстро (IБ) с высокой всхожестью прорастают семена *Silene amoena*. Медленно, но с максимальным пиком в начале (по типу IВ) прорастают семена *Eremogone saxatilis*. Процент прорастания их семян варьирует от 40 до 80%. Лабораторная всхожесть семян до и после хранения высокая >80%. По данным Т.Г. Полозовой (1974) семена гвоздичных тундровых луговин и эродированных склонов Западного Таймыра показали высокую и удовлетворительную всхожесть (50-100%), многие из них обнаружили большую процент прорастания семян после 3-х месячного хранения. Сухое хранение семян видов семейства Caryophyllaceae повышает скорость их прорастания, IВ и IГ типы прорастания сменяются IA и IБ типом. В отличие от Э.Я. Муйжарая с соавторами (1983), которые отмечают глубокий покой (B_3) у *Dianthus*

superbus, у якутской популяции он не выявлен. В целом, семена изученных видов сем. Caryophyllaceae не требуют воздействия пониженных температур, кроме сухого хранения.

Сем. Lamiaceae. В литературе имеются сведения о том, что семена видов сем. Lamiaceae обладают физиологическим покоем различной глубины (Николаева, 1989б; Фомина, 2018). Нами получены данные по прорастанию семян 7 видов из 5 родов, характерных для степных склонов – *Dracocephalum jacutense, Schizonepeta multifida, Phlomoides tuberosa, Thymus sibiricus* и степных участков надпойменной террасы Лены - *Dracocephalum nutans, D. ruyschiana и Leonurus deminutus*. Семена растений степных склонов свежесобранные и после хранения отличаются быстрым прорастания, спустя 2 - 3 дня от начала опыта. Продолжительность прорастания варьирует от 5 дней (*Th. sibiricus*) до 24 (*P. tuberosa*). Процент прорастания семян высокая, в течение 5 дней достигает >48 – 90%. Лабораторная всхожесть семян варьирует от 46 (*Th. sibiricus*) до 76 - 100% у остальных. После хранения сокращается продолжительность прорастания, семена прорастают в течение 7-8 дней, т.е. скорость прорастания семян ускоряется в 2-3 раза.

Семена трех видов, обитающих степных участках надпоймы прорастали по разному. Свежесобранные и после хранения семена *Dracocephalum nutans* не имеют первичного покоя и могут прорастать с высокой всхожестью, тогда как семена *D. ruyschiana* после воздушно сухого хранения в течение 6 месяцев остаются в состоянии покоя. Семена его затрудненно, растянуто прорастали в течение более 2-х месяцев (прил.2). В работе Э.Я Муйжарая с соавторами (1983) отмечено, что семена *D. ruyschiana* находятся в глубоком физиологическом покое (B_3) и рекомендуют стратификацию при 4ºС в течение трех месяцев. Для семян *D. ruyschiana* якутского происхождения этот срок не достаточен. Стратификация при переменной температуре от 0 до +3º в течение одного и трех месяцев не повысила всхожесть семян (см. выше). Совсем не прорастают свежесобранные семена *Leonurus deminutus*. Семена его находятся в неглубоком покое, что доказывает быстрое прорастание их после сухого 5 месячного хранения. Лабораторная всхожесть при этом, составила 74%.

Таким образом, рассмотренные семейства неоднозначны по характеру прорастания семян. Многие виды могут продуцировать неоднородные семена (гетерокарпия), без покоя или с покоем разной глубины. Это является приспособлением к выживанию растений и сохранению их популяций. Часть семян могут прорасти сразу после созревания и отделения от материнской особи, а остальные зачатки пополняют почвенный банк семян и таким образом способствуют сохранению вида.

В пределах каждого семейства отмечено разнообразие характера прорастания от ускоренного до затрудненного, но вместе с тем каждое семейство имеет свои особенности в прорастании (табл. 8).

Таблица 8 – Особенности прорастания семян различных семейств

Семейства	Группы прорастаний						всего
	Свежесобранных семян			После 5-7 месяцев хранения			
	I	II	III	I	II	III	
Asteraceae	18	3	9	18	7	5	30
Ranunculaceae	9	0	12	10	0	11	21
Fabaceae	6	6	5	0	4	13	17
Brassicaceae	3	2	7	11	1	0	12
Rosaceae	5	1	4	8	0	2	10
Poaceae	1	4	5	4	1	5	10
Caryophyllaceae	7	0	0	7	0	0	7
Lamiaceae	4	1	2	6	0	1	7

Семена видов сем. Brassicaceae в свежем состоянии прорастают единично или не прорастают, после хранения семена большинства видов дозревают и приобретают ускоренный тип прорастания. У видов сем. Fabaceae свежесобранные семена могут медленно и равномерно максимально прорастать, но через 5-7 мес. хранения приобретают твердосемянность и прорастание становится затрудненным. Свежесобранные семена большинства видов сем. Ranunculaceae имеют глубокий покой, не снимающийся даже при сухом хранении.

4.3 Всхожесть, характер прорастания и морфология семян в условиях культуры и природы.

Репродуктивная способность интродуцентов во многом зависит от степени соответствия биологии растений новым условиям среды (Некрасов, 1973). Как правило, растения, попадая в более выровненные, благоприятные условия культуры, изменяют ряд морфологических признаков и биологических свойств, одним, из которых является формирование полноценных семян (Коропачинский, 1977). Нам было интересным проследить, насколько сильно проявляются различия в характере прорастания семян, собранных в природных местообитаниях и интродуцентов.

Для эксперимента были выбраны семена 16 видов, относящихся к различным группам прорастания, из них семена 8 видов характеризовались с высокой всхожестью (I группа), средней всхожестью – 5 видов (II группа) с низкой и нулевой – 3 вида (III группа).

Были изучены следующие показатели: продолжительность периода до начала прорастания, длительность прорастания, процент проросших семян в первые 10 дней опыта (3, 5, 7 и 10 дни) и лабораторная всхожесть (табл. 9). При этом надо отметить, что природные местообитания, в которых собирались семена, были заложены в окрестностях г. Якутска, в пределах ценопопуляций, из которых в свое время шло привлечение растений в культуру. В культуре исследуемые виды, независимо от их экологической приуроченности, находились в одинаковых условиях, на одном агротехническом фоне. Все они устойчивы в культуре, ежегодно цветут и плодоносят, также дают регулярный устойчивый самосев.

Одним из важных показателей прорастания семян является продолжительность периода до начала прорастания. По этому показателю у всех 16 видов между семенами, собранными в природе и культуре не выявлено различий или отмечена небольшая разница в сторону сокращения или растягивания длительности этого периода в 1-2 дня и с разницей в 3 дня у *Zigadenus sibiricus* (табл. 9).

Таблица 9 – Всхожесть и характер прорастания свежесобранных семян культуры и природы

Вид	МС	Период, дни		Процент проросших семян, %				ЛВ, %	ГП
		НП	П	3-й	5-й	7-й	10-й		
Acetosa thyrsiflora	п	2	33	41±1*	81±1*	84±2*	85±3*	97.8±1	IA
	к	3	30	1.5±2	2±2	23.5±4	25±5	97.5±1	IB
Potentilla multifida	п	4	17	0	29.0±1	37±1	50.5±1	90.3±1	IБ
	к	4	8	0	10.0±4	51.5±4*	82±4*	90.8±1	IБ
Veronica incana	п	3	18	0	0.5±1	15.5±1	69.5±1	78.8±1	IБ
	к	4	23	0	40.0±0*	51±1*	60±2	85.5±1*	IБ
Hylotelephium tryphillim	п	3	23	0	40.0±0	47±1	62±2	79.5±1	IБ
	к	1	28	20.0±0	45.0±1	67.5±1*	70.5±1	84.3±1*	IБ
Allium prostratum	п	3	22	0.3±1	0.5±1	46±2*	78.5±2*	94.0±1	IБ
	к	2	17	2±0	13.3±1*	17.3±1	34.7±1	97.3±1	IB
Allium splendens	п	5	14	0	0	4±0	18.5±1*	78.3±1	IB
	к	6	16	0	0	0.5±1	1.5±1	82.8±2	IB
Galium verum	п	5	44	0	0	9±1	30.5±1	83.0±0,4	IB
	к	6	33	0	0	8±0	44.5±1*	92.5±1*	IB
Lilium pensylvanicum	п	7	18	0	0	0	39.3±1	89.3±1	IB
	к	5	11	0	0	56.5±1	95.5±1*	99.8±0.3*	IБ
Alyssum lenense	п	2	22	0	6.0±3	6±3	6±3	40.3±2	II
	к	2	21	3.0±1	10.0±0	15±1*	24±0*	39,3±1	II
Goniolimon speciosum	п	2	5	14.0±2*	49.0±2*	51±2	-	50.3±1	II
	к	2	12	1.5±1	13,5±1	41.5±1	54±2	58.8±1*	II
Linum komarovii	п	3	36	0	30.0±0	49,3±1	69,3±1	63,3±1	II
	к	3	44	0	23.5±1	53±1	64±3	77,3±1*	IБ
Sanguisorba officinalis	п	3	22	0	29.0±1	37±1	50.5±1	52.3±1	II
	к	2	8	0.5±1	64.5±1*	73±1*	74.5±2*	75.3±2*	IA
Zigadenus sibiricus	п	6	23	0	0	8±0	35.5±1*	64.0±1	II
	к	9	20	0	0	0	3±2	71.5±2*	IB
Aconitum barbatum	п	7	34	0	0	0	1,5±1	17.0±0,4	IIIA
	к	7	30	0	0	0	1±1	28.3±1*	IIIA
Heracleum dissectum	п	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	к	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
Gagea pauciflora	п	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	к	0	0	0	0	0	0	0	IIIB

Примечание: МС- место сбора (к - культура, п - природа), НП- период до начала прорастания семян, П - период прорастания, ЛВ – лабораторная всхожесть, ГП – группа и подгруппа прорастания. Прочерк – опыт завершен

* – Средние значения статистически различимы при $p < 0.05$ (t - критерий Стьюдента).

Вторым показателем является период продолжительности прорастания семян. Различия по этому показателю у семян, собранных в природе и культуре также небольшие, позволяющие семенам изученных видов оставаться в рамках их группы (табл. 9).

Различия между семенами, собранными в природе и культуре по третьему показателю – проценту проросших семян на 3, 5, 7 и 10-е сутки опыта более разнообразны, разные виды проявляют себя неодинаково (табл.9):

- семена, собранные в культуре прорастают в первые 10 дней опыта медленнее (*Acetosa thyrsiflora, Allium prostratum*). В течение первых 5 дней прорастает 81% семян *Acetosa thyrsiflora*, когда как в условиях культуры она составляет всего 2%.

- семена, собранные в условиях культуры прорастают в первые 10 дней опыта быстрее (*Lilium pensylvanicum, Sanguisorba officinalis*) ускоряется.

- семена, собранные в природе и культуре, прорастают в первые 10 дней опыта с одинаковой скоростью (табл. 9).

Возможно, изменение или сохранение скорости прорастания семян при переносе растений в культуру связано с их происхождением, экологической природой или другими биологическими особенностями видов, этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Что касается лабораторной всхожести, то можно однозначно сказать, что в условиях культуры этот показатель повышается. Различия в лабораторной всхожести между семенами, собранными в культуре и природе в пределах группы I незначительны и повышаются на 10% и не выходят за рамки, соответствующие этой группе. Семена видов, относящихся к III группе, собранные как в природе, так и в культуре имеют нулевую всхожесть, т.е. находятся в состоянии покоя, что и определяет их принадлежность к этой группе. Несколько другая картина наблюдается у семян, относящихся ко II группе прорастания. Из изученных семян 5 видов этой группы, семена *Alyssum lenense* и *Goniolimon speciosum,* собранные в природе и культуре проявляют среднюю всхожесть и находятся в пределах II группы. Что касается остальных 3 видов (*Linum komarovii, Sanguisorba officinalis* и *Zigadenus sibiricus*), то из таблицы 9 видно, что по показателю лабораторной всхожести семена интродуцентов прорастают по типу I группы, а семена, собранные в природе по типу группы II. Это объясняется тем, что, значения лабораторной всхожести семян у этих видов находятся близко к значениям,

пограничным для этих двух групп и разница в показателях не так велика и составляет 7, 13 и 23%.

Таким образом, можно сказать, что больших различий в ходе прорастания семян, собранных в природных условиях и в культуре, не отмечается. Менее изменчивы первые два показателя - продолжительность периода до начала прорастания и длительность прорастания, более – процент проросших семян на 3, 5, 7 и 10 день и лабораторная всхожесть семян. Это свидетельствует о том, что эти основные показатели прорастания семян являются видовой особенностью растений.

В большей степени могут меняться морфологические характеристики семян (табл. 10). Семена, сформировавшиеся в естественных условиях произрастания, отличаются от интродуцентов более мелкими размерами и низкой массой 1000 семян.

Таблица 10 – Морфометрические показатели семян

Вид	Вес 1000 семян, мг.		Средние размеры семян, мм			
	Природа	Культура	Природа		Культура	
			Длина	Ширина	Длина	Ширина
Acetosa thyrsiflora	370±40	400±40	1.44±0.03*	0.81±0.01	1.32±0.02	0.78±0.01
Aconitum barbatum	1480±20	1700±7*	2.50±0.06	1.70±0.05	2.90±0.03*	1.90±0.03*
Allium prostratum	1430±100	1740±300	2.00±0.03	1.20±0.04	2.30±0.03*	1.40±0.02*
A. splendens	790±10	1250±60*	2.50±0.05	0.96±0.02	3.10±0.03*	1.02±0.007*
Alyssum lenense	630±80	870±3	1.50±0.02	1.20±0.03	1.80±0.02*	1.30±0.02*
Galium verum	410±10*	310±7	0.83±0.03	0.65±0.03	1.38±0.02*	0.91±0.01*
Goniolimon speciosum	1380±5	1420±20	2.68±0.02	0.70±0.01	2.76±0,02*	0.75±0.01*
Lilium pensylvanicum	5080±600	7660±90*	5.72±0.10	3.94±0.09	9.76±0,09*	7.63±0.10*
Linum komarovii	1540±20	1890±20*	3.60±0.06	1.90±0.04	3.70±0.06	2.01±0.01*
Potentilla multifida	120±1	140±6*	0.90±0.02	0.60±0.03	1.30±0.01*	0.80±0.01*
Sanguisorba officinalis	1330±50	1520±30*	2.89±0.07	1.19±0.03	3.04±0.04	1.39±0.01*
Sedum telephium	3±0	6±0*	1.21±0.04	0.25±0.01	1.37±0.01*	0.28±0.00*
Veronica incana	39±6	77±1	0.56±0.03	0.40±0.02	0.66±0.01*	0.52±0.01*
Zigadenus sibiricus	450±50	690±30	4.52±0.09*	1.02±0.02	4.16±0.06	1.03±0.01

Примечание: * – Средние значения статистически различимы при $p < 0.05$ (t - критерий Сьюдента).

ГЛАВА 5. ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И ОСАДКОВ НА МОРФОЛОГИЮ, ВСХОЖЕСТЬ И ХАРАКТЕР ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН ТРАВЯНИСТЫХ ДИКОРОСОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

5.1 Зависимость всхожести и характера прорастания семян некоторых растений Центральной Якутии от температуры

Прорастание семян является важным этапом в жизненном цикле растения и напрямую регулируется температурой. Изучение биологических особенностей семян многолетних травянистых растений с учетом оптимального температурного режима дает возможность разработать эффективные приемы подготовки семян к посеву, обеспечивающие получение наиболее жизнеспособных растений и высокий выход посадочного материала в коллекции.

Характер зависимости прорастания семян от температуры является преимущественно видовой особенностью, сложившейся, как отмечали ряд авторов (Тараканов, 1950; Николаева, 1959; Культиасов, 1963; Даева, 1966), в течение всей истории формирования растительности. Ф. Хаберландтом (1879) установлены три кардинальные точки температур – минимальная, максимальная и оптимальная. Темп прорастания характеризуется таким показателем, как число средневзвешенного значения периода прорастания семян – $T_{ср}$ (Бухаров и др., 2017).

Растения, приуроченные к засушливым условиям пустынь и степей, формируют эвритермные семена (Райкова, 1962; Борисова, 1998; Днепровский и др., 1991). Для видов влажных местообитаний характерно формирование семян ближе к стенотермному типу (Днепровский и др.,1991). И.А. Райковой (1962) установлено, что семена луговых растений прорастают при низких температурах (0 ÷ 10 ºС) или при их резких колебаниях. В своей работе А.П. Стешенко (1963) указывает, что большинство семян луговых растений способны прорастать при более высоких температурах (15 ÷ 20 ºС). При этом их семена имеют среднюю и низкую всхожесть, но значительно повышают ее при резкой смене температур.

Нами изучены температурные условия прорастания семян 20 видов травянистых растений из разных фитоценозов (степных – 3, лесных – 11, луговых - 4, и прибрежно-водных – 2). Семена до проращивания хранились при комнатной температуре в течение 5-6 месяцев. Для выяснения влияния температурного фактора на всхожесть и характер прорастания семян, их подвергали действию постоянной температуры при 5, 10, 20, 25, 30, 35 ºС в течение месяца, при этом другие факторы: влажность 60%, аэрация и свет (16 ч. на свету, 8 ч. в темноте) были постоянными.

Согласно И.Г. Строна (1966) в качестве критерия оптимальной температуры мы рассматриваем максимальный процент всхожести и темп прорастания ($T_{ср}$.).

Семена 8 видов (*Aconitum kusnezoffii*, *Actaea erytrocarpa*, *Adonis sibirica*, *Anemonidium dichotomum*, *Heracleum dissectum*, *Iris laevigata*, *Trollius sibiricus*, *Thalictrum minus*) не прорастают при температурном диапазоне от 5 ÷ 35 ºС.

Температурный диапазон прорастания семян у остальных изученных видов широк (табл. 11). Для большинства степных видов он составляет 5 ÷ 35 °С, лесных - 10 ÷ 35 °С, луговых на примере *Acetosa thyrsiflora* - 5 ÷ 35 °С и для прибрежно-водного вида *Rumex aquaticus* - 10 ÷ 35°С. Прорастание семян в широком диапазоне температур увеличивает способность сохранения и возобновления вида. Исследованные виды относятся к эвритермному типу прорастания, что является адаптивным признаком, способствующим выживанию видов в экстремальных условиях.

По требовательности к теплу в момент прорастания виды распределились на 2 группы: **Первая группа** – семена растений, начинающие прорастать при 5 °С, это степные виды, луговой *Acetosa thyrsiflora* и лесной *Solidago dahurica*. **Вторая группа –** растения, начинающие прорастать при 10°С - луговые, лесные, прибрежно-водный виды.

При температуре 5 °С – семена 7 видов не прорастают. У остальных 5 видов, задерживается начало прорастания, период прорастания растягивается и снижается процент всхожести. Отмечается прорастание с низкой всхожестью у семян степных

видов *Goniolimon speciosa* и *Allium senescens*, а также фиксируются единичные всходы у *Veronica incana*. Особняком стоят два вида: луговой - *Acetosa thyrsiflora* и

Таблица 11 – Температура прорастания семян

Вид	Температурный диапазон прорастания семян, tºC	Температура, tºC		
		минимум	оптимум	максимум
Степные				
Allium senescens	5 - 35	5	20 - 25	-
Goniolimon speciosum	5 - 35	5	20 – 35	-
Veronica incana	5 - 30	5	20 – 25	30
Лесные				
Chelidonium majus	10 – 30	10	10	30
Hesperis sibirica	10 – 35	10	25	-
Hieracium umbellatum	10 – 35	10	20	-
Mulgedium sibirica	10 – 35	10	20	-
Solidago dahurica	5 – 30	5	5	30
Viola dissecta	10 – 30	10	20 – 25	30
Луговые				
Acetosa thyrsiflora	5 – 35	5	10 - 25	-
Geum aleppicum	10 – 35	10	25	-
Прибрежно-водные				
Rumex aquaticus	10 – 35	10	20, 35	-

лесной - *Solidago dahurica*, которые при таком же ходе прорастания, имеют высокую всхожесть 71 и 99% (табл. 12, рис. 9). Высокая всхожесть семян этих видов при низкой температуре 5 °С говорит о их способности к прорастанию ранней весной. Показатель $T_{ср}$ при температуре 5°С варьирует от 16,4 (*Acetosa thyrsiflora*) до 25,75 (*Goniolimon speciosum*) суток.

Температура 10 °С вызывает прорастание семян всех 12 видов (рис. 9). Ряд авторов (Billings & Mooney 1968; Thompson 1968) отмечают, что прорастание семян видов из экстремально холодных местообитаний вызывается температурами только выше 10 °С. Начало и продолжительность прорастания хотя и затягиваются, но второй показатель становится значительно короче, чем при 5 °С. Всхожесть семян по сравнению с 5 ºС увеличилась от 2 до 86% у *Veronica incana*, от 24 до 73% у *Goniolimon speciosa*, от 19 до 66% у *Allium senescens*, от 70 до 81% у *Acetosa thyrsoflora* и наоборот снижается у *Solidago dahurica* от 99 до 37% (табл. 12, рис. 9).

Для семян *Asetosa thyrsiflora* и *Chelidonium majus* температура 10 °С является оптимальной, повышается темп прорастания семян, $T_{ср}$ составляя 5,7 и 5,3 суток соответственно. С низкой всхожестью и с задержкой в начале, на 21-й день прорастает 1% семян *Geum aleppicum.* Низкую всхожесть имеют семена - *Mulgedium sibirica, Rumex aquaticus, Hieracium umbellatum* и *Solidago dahurica*.

Температура 20 - 25°С для многих видов является оптимальной (табл. 11). Семена приобретают дружное и быстрое прорастание, увеличивается темп прорастания семян и соответственно всхожесть семян. Семена большинства видов начинают прорастать на 3-5 день (лишь у семян *Chelidonium majus* на 9-й день). У семян *Geum aleppicum* - всхожесть семян повысилась от 1 (при 10°С) до 96 и 100% (при 20 и 25°С), *Mulgedium sibirica* - от 4 (10°С) до 24% (20°С), и т.д. (табл. 12).

При температуре 30°С прорастают семена всех видов. Для семян 4 видов (*Veronica incana, Viola dissecta, Solidago dahurica, Chelidonium majus*) данный температурный режим является максимальным (табл. 11). В отличие от других температур у многих видов значительно понижается всхожесть и темп прорастания семян. Всхожесть варьирует от 4 до 53%, исключение составляют семена 2 видов (*Goniolimon speciosum* и *Geum aleppicum*), у которых она составляет 89 и 93% соответственно (табл. 12, рис. 9).

При температуре 35°С семена 4 видов совсем не прорастают, но хорошо прорастают после смены температуры на более низкие (20 – 25°С). Например, в течение 3-х дней у *Acetosa thyrsiflora* всхожесть достигла 100% (рис. 9).

Для семян 8 видов мы не смогли определить максимальную температуру прорастания, но можем предположить, что температура 35 ºС является максимальной для 6 изученных видов, их семена при этой температуре прорастают очень слабо со всхожестью от 1 до 15%, так зародыши *Geum aleppicum* после высвобождения от покровной оболочки или не растут совсем, или трогаются в рост медленно. Отличаются ходом прорастания семена 2 видов: *Goniolimon speciosum* и *Rumex aquaticus*, при 35 ºС всхожесть этих семян составляет 92% и 46% соответственно, при этом и показатель $T_{ср}$. равен 2,03 и 5,6 семян в сутки, что говорит об оптимальности этого температурного режима.

Оптимальным температурным режимом прорастания семян у степных видов является высокие температуры от 20 до 35 ºС, для семян лесных растений характерен узкий диапазон - 5, 10, 20 ºС, 25 ºС и 20-25 °С, который различается у разных видов, у луговых варьирует от узкого до наиболее широкого от 10 до 25 ºС и 25 °С. Для прибрежно-водного *Rumex aquaticus* – характерны 2 оптимума прорастания 20 и 35 ºС (табл. 11). Подобная картина с 2-мя пиками отмечена у О.В. Даевой (1966), у семян *Allium galanthum* Kar. et Kir., обитающего по каменистым склонам. Его семена лучше прорастают при температуре 5 и 20 °С, при которых всхожесть составляет 60 и 30% соответственно. В литературе имеются сведения о том, что семена видов из местообитаний с высоким уровнем водоснабжения имеют тенденцию прорастать при относительно высоких температурах (Grime et al. 1981). Наши данные о высоком прорастании *Rumex aquaticus* при 35 ºС хорошо соотносятся с этим мнением. Как считают авторы Бутник с соавторами (2016) различные оптимумы прорастания в рамках одного типа прорастания объясняются происхождением видов и занимаемой ими экологической нишей и широкой амплитудой колебания среды.

При низких (5 °С) и высоких (35 °С) температурах у исследуемых видов наблюдается задержка прорастания семян, снижается их всхожесть и темп, прорастание семян становится затрудненным. З.Г. Беспалова с соавторами (1982) считают, что задержка прорастания при очень низкой температуре является приспособлением, защищающим семена от преждевременного прорастания в конце осени. Похожую картину отмечали М.Г. Николаева и др. (1983) и В.В. Вихирева-Василькова (1958) у семян растений Крайнего Севера, И.В. Борисова (1998) – у семян некоторых степных и луговых растений Монголии и т.д. Семена растений из холодных регионов, как правило, имеют теплое прорастание, чтобы предотвратить появление всходов, когда морозы более вероятны (Rosbakh, Poschlod, 2015). Отсутствие прорастания при высоких температурах является, как указывает В.В. Скрипчинский (1959) приспособлением, предотвращающим преждевременное появление проростков в то время, когда они были бы обречены на гибель.

Таблица 12 – Всхожесть и средневзвешенное значение периода ($T_{ср}$) прорастания семян, (M±SD)

Показатели	Температурные режимы, t ºC					
	5	10	20	25	30	35
Acetosa thyrsiflora						
ЛВ,%	70±3.6[а]	81±3.7[б]	95±4.5[б]	97±2.9[б]	48±3.6[в]	2±0.8[г]
$T_{ср}$, сутки	16.4±0.4[а]	5.7±0.1[б]	4.3±0.2[б]	3.6±0.1[б]	7.8±0.2[д]	10.5±0.3[е]
Allium senescens						
ЛВ,%	19±0.8[а]	66±0.8[б]	65±0.8[б]	92±0.8[в]	39±2.2[е]	1.3±0.5[г]
$T_{ср}$, сутки	25.7±0.4[а]	11.8±0.1[б]	9.6±0.2[б]	9.6±0.3[б]	16.9±0.5[а]	4.0±0.8[в]
Chelidonium majus						
ЛВ,%	0	99±0.8[а]	85±2.2[б]	68±1.4[в]	47±2.4[г]	0
$T_{ср}$, сутки	0	5.3±0.1[а]	16.1±0.1[б]	14.7±0.1[б]	20.5±0.4[в]	0
Geum aleppicum						
ЛВ,%	0	1.3±0.5[а]	96±2.9[б]	10 ±0[в]	93±0.8[б]	12±1.6[г]
$T_{ср}$, сутки	0	21.0±1.0[а]	10.9±0.1[б]	7.5±0.1[б]	11.3±0.5[в]	15.3±0.1[г]
Goniolimon speciosum						
ЛВ,%	24±0.8[а]	73±0.8[б]	89.2±0.7[в]	78±0.8[г]	89±0.8[в]	91±0.9[в]
$T_{ср}$, сутки	25.8±0.1[а]	8.9±0.1[б]	3.2±0.1[в]	4.5±0.1[в]	3.2±0.1[в]	2.03±0.0[в]
Hesperis sibirica						
ЛВ,%	0	45±0.8[а]	75±7.1[б]	91±2.8[в]	14±1.5[г]	9±0.8[д]
$T_{ср}$, сутки	0	7.2±0.5[а]	5.9±0.1[б]	3.4±0.2[в]	20.5±0.3[г]	8.1±0.2[д]
Hieracium umbellatum						
ЛВ,%	0	24±1.4[а]	47±3.6[б]	41±6.5[б в]	38±0.8[в]	15±0.8[г]
$T_{ср}$, сутки	0	11.5±0.2[а]	12.7±0.1[б]	6.3±0.4[в]	10.9±0.6[г]	10.6±0.2[г]
Mulgedium sibiricum						
ЛВ,%	0	4±0.8[а]	24±1.6[б]	5±0.8[а]	4±0.8[а]	4±0.9[а]
$T_{ср}$, сутки	0	10.0±0.8[а]	11.1±0.7[а]	6.4±0.2[б]	9.0±0.8[а]	8.3±0.1[а]
Rumex sibirica						
ЛВ,%	0	5±0.8[а]	44±1.6[б]	20±1.6[в]	24±0.8[в]	46±1.6[б]
$T_{ср}$, сутки	0	11.6±4.0[а]	7.6±2.9[б]	5.2±2.4[в]	4.3±2.1[в]	5.6±2.4[б]
Solidago dahurica						
ЛВ,%	87±4.9[а]	37±0.8[б]	56±0.8[в]	34±2.2[б]	53±2.2[в]	0
$T_{ср}$, сутки	20.6±0.4[а]	8.6±0.3[б]	10.6±0.2[в]	13.9±0.1[в]	12.5±4.0[в]	0
Veronica incana						
ЛВ,%	2±0.8[а]	86±0.8[б]	94±0.8[в]	92±1.4[в]	35±0.8[г]	0
$T_{ср}$, сутки	23.5±0.2[а]	11.5±0.3[б]	7.6±0.2[в]	5.9±0.2[в]	10.6±0.4[б]	0
Viola dissecta						
ЛВ,%	0	67±0.8[а]	97±2.4[б]	91±3.7[в]	9±0.8[г]	0
$T_{ср}$, сутки	0	12.9±0.1[а]	8.6±0.4[б]	6.6±0.3[б]	12.9±0.1[а]	0

Примечание: ЛВ – лабораторная всхожесть, %; $T_{ср.}$ – средневзвешенное значение периода прорастания семян, в сутках. Средние значения с одинаковыми буквенными индексами статистически не различимы при $p<0.008$, n =4.

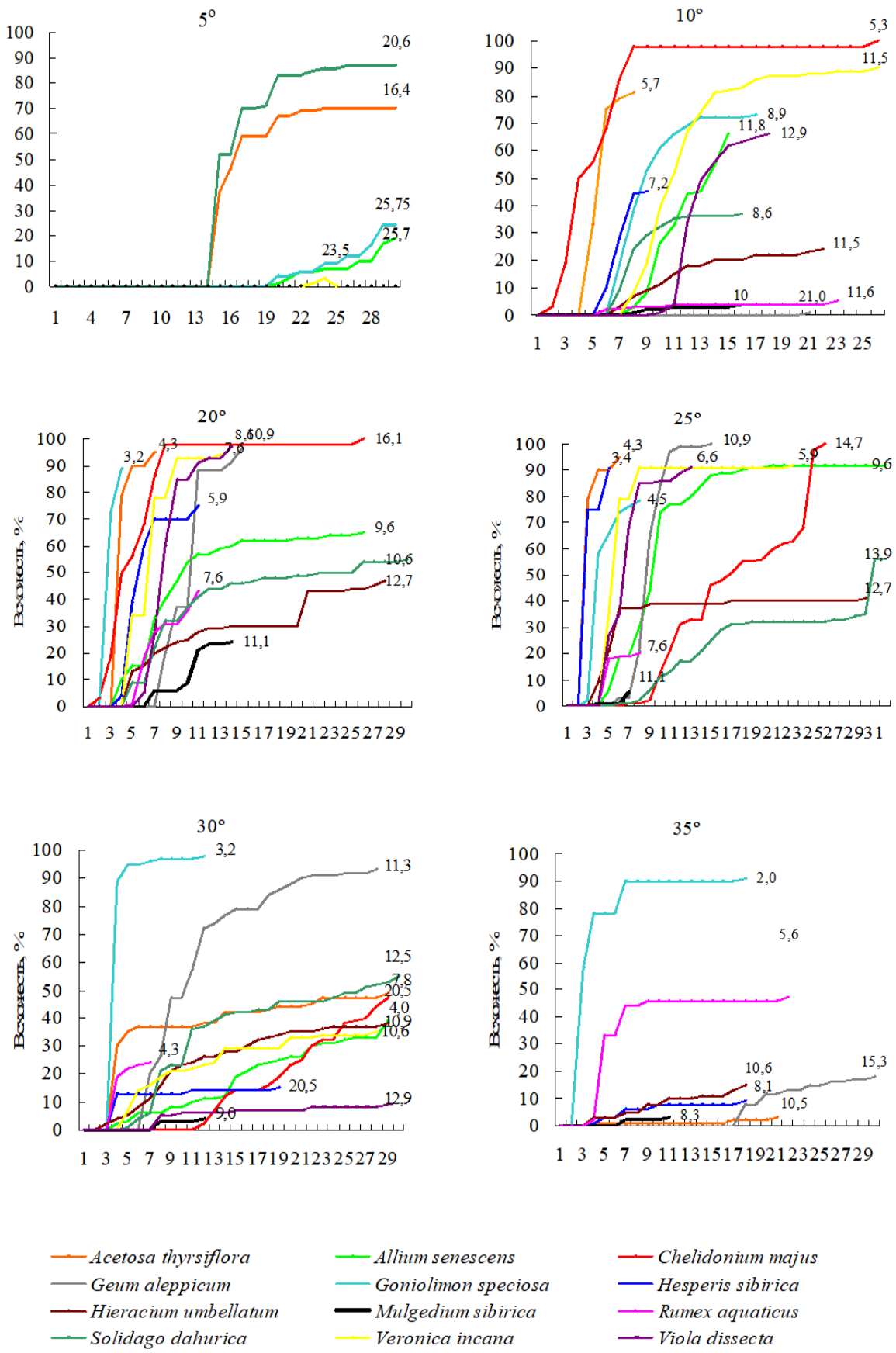


Рисунок 9 – Ход прорастания семян

Примечание: по оси абсцисс – прорастание семян (дни); по оси ординат – всхожесть семян, %
Цифрами обозначены значения $T_{ср.}$

5.2 Влияние температурно-влажностного режима на морфологию, прорастание семян

Неодинаковая способность растений адаптироваться к условиям окружающей среды, приобретенная в результате эволюционного развития, обусловила распространение растений на территориях с различными эколого-географическими особенностями. Виды растений, имеющие широкий диапазон нормы реакции, в условиях воздействия неблагоприятных факторов обладают высокими адаптационным потенциалом и устойчивостью, что дает возможность произрастать в условиях засухи, переувлажнения, высокой или низкой температуры, засоленности почв и т.д.

Нами исследовано 6 видов многолетних растений из 5 семейств. Опыт по изучению влияния температур и осадков на прорастание и морфологии семян был проведен в 2014-2016 гг. Сбор семян осуществляли на одних и тех же природных участках, не подвергнутых антропогенным воздействиям (табл. 13).

Таблица 13 – Сроки прохождения некоторых фенофаз исследуемых видов растений

Вид	Отрастание	Цветение	Полное созревание семян
Melilotus albus	Май (II)	Июнь (III)	Август (III)
Oxytropis candicans	Апрель (III)	Июнь (I)	Август (III)
Aster alpinus	Апрель (III)	Июнь (III)	Август (I)
Plantago canescens	Май (I)	Июнь (II)	Июль (I-II)
Rumex aquaticus	Май (II)	Июнь (III)	Август (III)
Allium ramosum	Май (II)	Июнь (II)	Август (III)

Примечание: В скобках указан номер декады соответствующего месяца

На основании значений суммы эффективных температур и количества осадков по годам наблюдений были рассчитаны ГТК четырех месяцев, соответствующих периоду вегетации от момента отрастания растений до созревания семян (табл. 14).

Сравнительный анализ погодных условий вегетационных сезонов показал, что значения ГТК соответствующих месяцев существенно отличались по годам наблюдений. Экстремально низкое количество осадков и, следовательно,

недостаточное увлажнение при высоких значениях суммы эффективных температур обусловило очень низкий ГТК в мае (0.14) и июне (0.39) 2014 г., т.е. в месяцы, соответствующие отрастанию и цветению исследуемых видов растений (см. табл. 13 и 14). В 2015 г. подобные условия были зафиксированы в июле (0.24) и августе (0.32), тогда как в мае и июне количество осадков превышало климатическую норму.

Таблица 14 – Погодные условия в период вегетации растений

Номер декады	Сумма эффективных температур, ^{0}С, год			Количество осадков, мм, год			ГТК, год		
	2014	2015	2016	2014	2015	2016	2014	2015	2016
Май									
I	49.5	10.6	–	0.4	2.9	5.5	0.08	2.74	–
II	81.7	21.4	–	–	6.6	2.9	–	3.08	–
III	131.8	57.0	74.8	3.4	20.2	6.8	0.26	3.54	0.91
Всего	263.0	89.0	74.8	3.8 (20)	29.7 (20)	15.2 (20)	0.14	3.34	2.03
Июнь									
I	115.3	136.9	168.1	14.7	8.9	6.1	1.28	0.65	0.36
II	207.5	175.0	161.5	1.2	1.2	21.2	0.06	0.07	1.31
III	180.3	135.5	151.5	3.8	40.1	6.2	0.21	2.96	0.41
Всего	503.1	447.4	481.1	19.7 (35)	50.2 (35)	33.5 (35)	0.39	1.12	0.70
Июль									
I	188.8	204.3	209.0	55.0	–	13.3	2.91	–	0.64
II	227.5	235.5	138.2	15.8	2.2	33.4	0.70	0.09	2.42
III	204.1	192.6	203.8	3.8	12.8	26.4	0.19	0.67	1.30
Всего	620.4	632.4	551.0	74.6 (39)	15.0 (39)	73.1 (39)	1.20	0.24	1.33
Август									
I	166.4	186.4	160.2	4.2	5.6	15.5	0.25	0.30	0.97
II	171.6	157.1	150.4	5.3	11.5	6.9	0.31	0.73	0.46
III	156.4	185.8	83.5	34.8	–	13.3	2.23	–	1.59
Всего	494.4	529.3	394.1	44.3 (37)	17.1 (37)	35.7 (37)	0.90	0.32	0.91
Итого	1880.9	1698.1	1501.0	142.4	112.0	157.5	0.76	0.66	1.05

Примечание: В скобках указаны значения климатической нормы осадков, мм.

Вегетационный период 2016 г. характеризовался затяжной весной и низкими значениями суммы эффективных температур (кроме июня) по сравнению с 2014 и 2015 гг. В целом весь вегетационный период 2014 г. оценивали, как засушливый

(ГТК=0.76) и наиболее соответствующий среднемноголетним климатическим наблюдениям для Центральной Якутии (ГТК$_{ср}$= 0.72), 2015 г. – очень засушливый (ГТК = 0.66), а 2016 г. – слабозасушливый (ГТК = 1.05).

Анализ температурно-влажностных условий вегетации исследуемых видов показал, что отличительные особенности сравниваемых годов в большей степени были обусловлены совокупностью таких показателей, как количество осадков в мае, температура и осадки – в июне, температура середины июля и количество осадков – в августе (рис. 10).

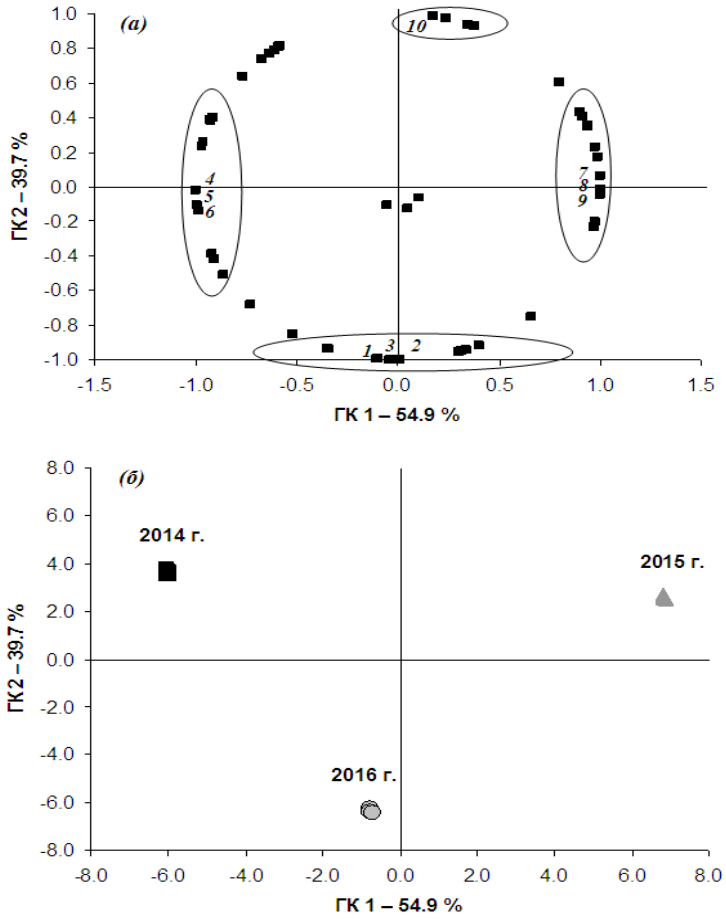


Рисунок 10 – Распределение в пространстве первой и второй главных компонент, полученное на основе анализа данных по температурно-влажностным условиям вегетационных сезонов. *а* – график нагрузок, *б* – график счетов; *1*– осадки в первой декаде августа, *2* – ГТК первой декады августа, *3* – ГТК второй декады июня, *4* – температура июня, *5* – осадки июня, *6* – осадки августа, *7* – ГТК июня, *8* – ГТК второй декады августа, *9* – осадки мая, *10* – температура второй декады июля.

Семена исследуемых растений начали прорастать на 2–4-й день и завершали этот процесс на 12–29-й день (рис. 11). Изученные виды различаются по характеру

прорастания: по ускоренному типу I группы прорастают семена *Allium ramosum*, *Aster alpinus* и *Plantago canescens*, затрудненно с низкой всхожестью по типу III - *Oxytropis candicans*, *Melilotus albus* и *Rumex aquaticus*. Все исследуемые виды характеризовались порционностью прорастания.

Семена одного вида, собранные в разные годы, отличались по срокам начала прорастания (*Melilotus albus*, *Aster alpinus*, *Rumex aquaticus*, *Allium ramosum*), проценту прорастания в первые 10 дней опыта, а также длительности прорастания (все виды; см. рис. 11). Для семян, собранных в наиболее благоприятном 2016 г. (ГТК = 1.05), характерны наиболее интенсивные темпы прорастания (за исключением *Plantago canescens*, *Oxytropis candicans*) в первые 10 дней от момента посева по сравнению с семенами 2014 г. (ГТК = 0.76) и 2015 г. (ГТК = 0.66). Несмотря на задержку начала массового прорастания, снижение процента прорастания в первые дни опыта и увеличение периода прорастания у семян 2014 и/или 2015 гг. сбора, всхожесть в некоторых случаях была сопоставима с семенами 2016 г. Так, статистически достоверно не отличались показатели всхожести семян *Aster alpinus* и *Plantago canescens* 2014 и 2016 гг. сбора, *Allium ramosum* – 2015 и 2016 гг. и *Oxytropis candicans* –2014–2016 гг. (см. рис. 11).

Как видно из рис. 11 характер прорастания семян этих видов в разные годы по ГТК годам не изменяется, различия могут быть только в пределах групп прорастания. Эти различия в пределах групп определяется в основном, показателем всхожести, который является более лабильным признаком. Родительские эффекты, которые могут быть результатом взаимодействия генотипа и окружающей среды, включая изменения экспрессии генов, являются определяющими в процессах прорастания семян (вероятности и скорости) и имеют высокие адаптивные последствия для выживания видов (Luzuriaga et al., 2006). Показано, что у одних видов семена разных вегетационных сезонов отличаются по всхожести (Zhang et al., 2017), а у других этот параметр очень стабилен (Harniss, Medonough, 1976). Анализ влияния окружающих условий на всхожесть семян *Arabidopsis thaliana* (Donohue et al., 2007) и *Plantago lanceolata* (Alexander, Wulff, 1985) показал положительное влияние высокой температуры, а для *Lactuca sativa*, наоборот,

низкой (Koller, 1962). Сухие и теплые условия формирования семян способствовали снижению интенсивности покоя у *Ifloga spicata*, *Rumex pictus* и *Senecio glaucus* по сравнению с влажными (Tielbörger, Valleriani, 2005). У *Cenchrus ciliaris* при низкой влажности почвы интенсивность покоя была больше, чем при высокой (Scarifzadel, 2000). Нами обнаружено, что всхожесть семян отличалась по годам наблюдений у пяти из исследованных видов растений (*Melilotus albus*, *Aster alpinus*, *Rumex aquaticus*, *Allium ramosum* и *Plantago canescens*).

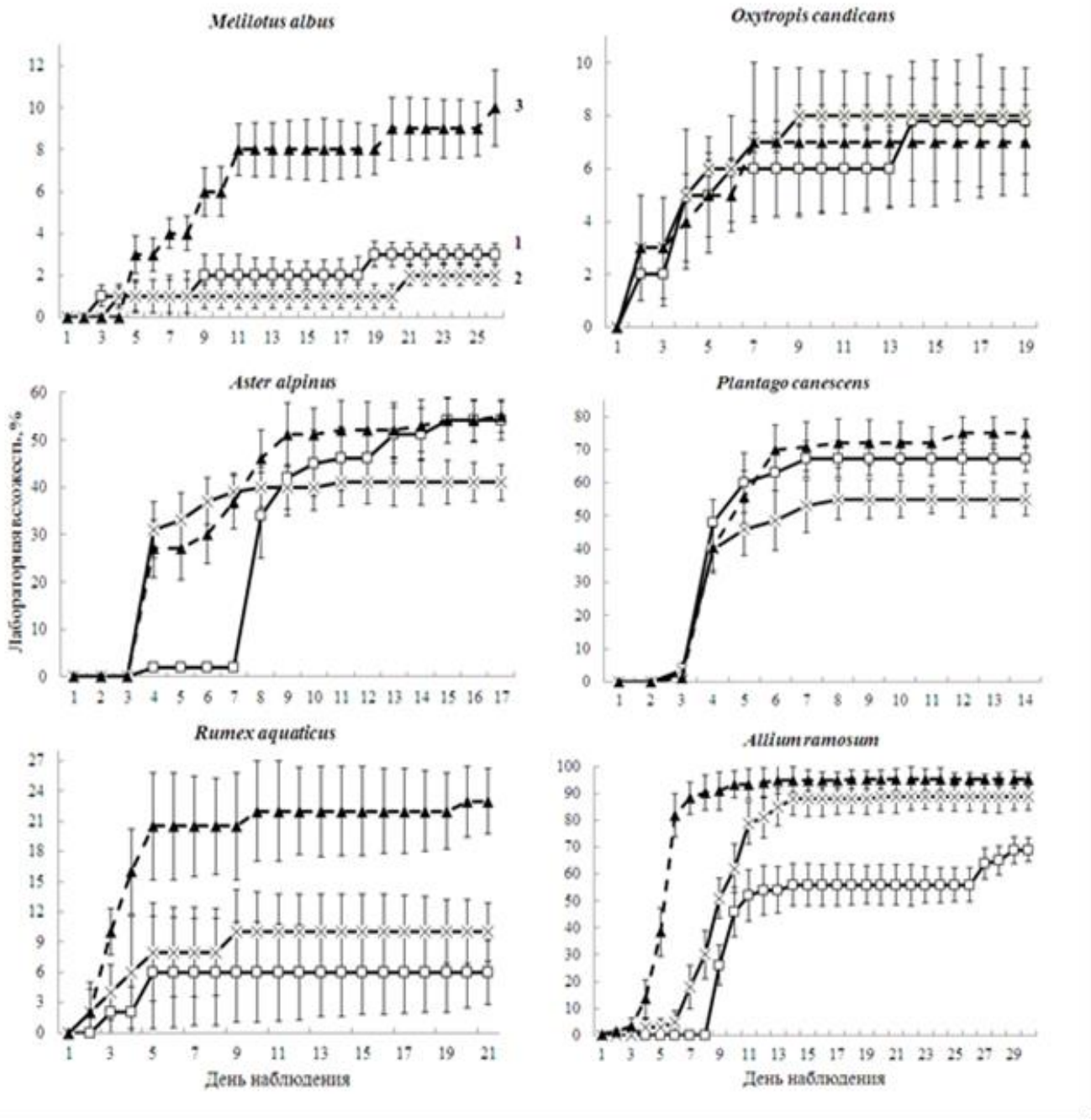


Рисунок 11 – Темпы прорастания и всхожесть семян по годам наблюдений: 1 – 2014 г., 2 – 2015 г., 3 – 2016 г.

В наиболее благоприятных условиях 2016 г. – низкие температуры и большое количество осадков – были сформированы семена, которые по показателю всхожести и/или темпам прорастания имели наибольшие значения относительно семян 2014 и 2015 гг.

Считается, что условия произрастания материнских растений (называемые материнской средой) определяют будущий размер семян, который является проявлением эффекта доступности ресурсов (Stanton, 1984; Schmid и Dolt, 1994). Согласно исследованиям, проведенным в контролируемых условиях, при доступности воды формируются более развитые семена (Wright et al., 1999), при низкой температуре увеличивается масса семян (Lacey et al., 1997), а при длительной засухе на стадии формирования семян отмечено значительное снижение их массы (El Balla et al., 2013). В этой связи в нашем исследовании следовало бы ожидать, что наиболее «крупные» и «тяжелые» семена будут сформированы в 2016 г., наиболее благоприятном с точки зрения температурно-влажностных условий, а более «мелкие» и «легкие» – в 2015 г. Вместе с тем у *Oxytropis candicans*, *Melilotus albus*, *Rumex aquaticus*, *Allium ramosum* и *Aster alpinus* семена с наименьшей массой были сформированы в 2014 г. (табл. 15), занимающим промежуточное положение среди сравниваемых годов по значению ГТК.

Таблица 15 – Средняя масса 1000 семян по годам наблюдений, г

	Melilotus albus	*Oxytropis candicans*	*Aster alpinus*	*Plantago canescens*	*Rumex aquaticus*	*Allium ramosum*
2014 г.	1.75±0.02a	0.38±0.01a	1.30±0.01a	0.16±0.01a	1.36±0.01a	2.50±0.05a
2015 г.	1.94±0.01b	0.61±0.02b	1.33±0.01b	0.17±0.001a	1.53±0.04b	3.28±0.02b
2016 г.	1.96±0.01b	0.45±0.01c	1.45±0.01c	0.17±0.01a	1.59±0.01c	3.06±0.03c

Средние значения с одинаковыми буквенными индексами статистически не различимы при $p \leq 0.05$, n=10

Низкие значения линейных размеров семян были отмечены у двух видов: *Rumex aquaticus* и *Allium ramosum* (табл. 16). В слабозасушливый 2016 г. семена с одновременно большой массой и размерами семян были сформированы у трех видов (*Melilotus albus*, *Oxytropis candicans*, *Rumex aquaticus*; см. табл. 15 и 16).

Таблица 16 – Морфометрические показатели семян по годам наблюдений, мм

	Melilotus albus	*Oxytropis candicans*	*Aster alpinus*	*Plantago canescens*	*Rumex aquaticus*	*Allium ramosum*
Длина						
2014 г.	2.05±0.04a	1.67±0.03a	2.72±0.05a	1.35±0.01a	1.98±0.05a	2.98±0.04a
2015 г.	1.88±0.03b	1.63±0.03a	2.12±0.04b	1.29±0.05a	2.90±0.05b	2.98±0.04a
2016 г.	2.08±0.03a	1.72±0.02b	2.40±0.05c	1.38±0.01b	3.10±0.04c	3.13±0.05b
Ширина						
2014 г.	1.35±0.02a	1.52±0.02a	1.13±0.03a	0.70±0.01a	0.98±0.02a	1.90±0.04a
2015 г.	1.30±0.02b	1.48±0.02a	0.90±0.03a	0.71±0.01a	1.31±0.04b	2.26±0.04b
2016 г.	1.30±0.03ab	1.60±0.02b	1.10±0.03a	0.72±0.01a	1.52±0.02c	2.15±0.03c

Примечание: Средние значения с одинаковыми буквенными индексами статистически не различимы при $p \leq 0.05$, n=30.

У *Aster alpinus* и *Allium ramosum* наибольшая масса семян была отмечена в очень засушливом 2015 г. Для *Plantago canescens*, имеющего короткие сроки созревания (I–II декады июля), масса семян не отличалась по годам наблюдений, а длина семян была наибольшей в 2016 г. Такого рода стабильность вне зависимости от условий материнской среды была отмечена в работе (Luzuriaga et al., 2006) в отношении семян *Sinapis arvensis*.

Анализ взаимосвязи температурно-влажностных условий вегетационных сезонов с морфологией и массой семян методом главных компонент позволил выделить две группы растений (рис. 12): первую группу составили семена 2016 г. сбора, вторую – 2014 и 2015 гг.

Таким образом, в наиболее благоприятных температурно-влажностных условиях вегетационного сезона 2016 г. были сформированы более развитые семена всех исследуемых видов растений. Вместе с тем размеры семян по годам наблюдений имели видоспецифический характер, очевидно, обусловленный биологическими особенностями вида. Например, в ряду факторов, оказывающих влияние на качество семенного потомства в условиях ограниченной доступности ресурсов у *O. candicans*, могла быть чувствительность к межвидовой конкуренции (Семенова, Данилова, 2017). Для A. *ramosum* отмечают разновозрастность цветков в пределах соцветия, которая выражается в неодновременном распускании цветков, а также влияние облачности на число раскрывающихся цветков.

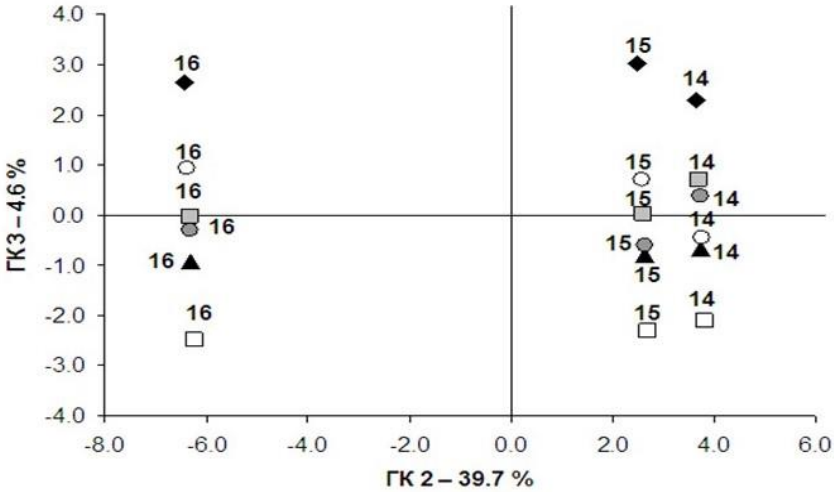


Рисунок 12 – Распределение в пространстве второй и третьей главных компонент, полученное на основе анализа данных по температурно-влажностным условиям вегетационных сезонов и морфологии и массе семян: черные ромбы – *A. ramosum,* белые круги – *R. aquaticus,* серые квадраты – *M. albus*, серые круги – *A. alpinus,* черные треугольники – *O. candicans*, белые квадраты – *P. canescens*; 14 – 2014 г., 15 – 2015 г., 16 – 2016 г.

Кроме того, у большинства видов природных фитоценозов в зависимости от внешних условий число завязавшихся семян не всегда соответствует числу семяпочек, что также было отмечено для *A. ramosum* (Данилова, 1993). В ухудшающихся условиях среды, при нарастании конкурентных отношений между органами, отмечается усиление явления гетерокарпии, свойственного многим семействам, что может быть обусловлено отличиями в размерах проводящих пучков, обеспечивающих физиологически активными и питательными веществами репродуктивные органы в зависимости от пространственного положения (Левина, 1957). Очевидно, что видовые особенности являются определяющими в реализации типа стратегии выживания, отмеченного для большинства луговых и степных растений (Grime et al., 1988; Frank, Klotz, 1988). Температурно-влажностные условия, сопутствующие моменту цветения и оплодотворения, по-видимому, критически важны в формировании адаптивной пластичности, поскольку обусловливают в том числе массу будущего семенного потомства.

ГЛАВА 6. ВЛИЯНИЕ СРОКОВ ХРАНЕНИЯ НА ВСХОЖЕСТЬ И ХАРАКТЕР ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН РАСТЕНИЙ ЯКУТИИ

6.1 Долговечность семян при хранении в лабораторных условиях

Одной из проблем семеноведения является изучение долговечности семян. Сведения о всхожести, характере прорастания семян и их долговечности дают возможность рационально планировать и использовать семенные фонды.

Нами изучены всхожесть и динамика прорастания семян 50 видов флоры Якутии, относящиеся к 20 семействам и 38 родам (Андросова, Данилова, Борисова, 2019). Выбор видов случаен, определялся имеющимся запасом семян. Анализировались данные, полученные в течение 13 лет. Для 39 видов эксперимент закончен, долговечность семян прослежена полностью, до полной потери всхожести (прил. 4). Подавляющая часть семян являются мезобиотиками. Ниже дана группировка изученных видов по долговечности.

Микробиотики - семена, сохраняющие всхожесть в течение 1-2,5 (3) лет: *Galatella dahurica, Phlomoides tuberosa, Thalictrum simplex, Zigadenus sibiricus.*

Мезобиотики 1 – семена, сохраняющие всхожесть от (3)3,5 до 5,5(6) лет: *Acetosa thyrsiflora, Achillea millefolium, Aconitum barbatum, Anemone sylvestris, Aquilegia parviflora, A. sibirica, Alyssum lenense, Hemerocallis minor, Pulsatilla angustifolia, P. nuttalliana, P. turczaninovii, Ranunculus turneri subsp. jacuticus, Patrinia rupestris, Phlox sibirica, Potentilla tollii, Sanguisorba officinalis, Tanacetum vulgare, Veronica incana, Viola dactyloides.* Для 3 видов опыт не завершен, при 3,5 годам хранения у семян первого *Ranunculus propinquus* всхожесть составляет всего 6%, скорее он пополнит список мезобиотиков 1, второй и третий (*Gentiana decumbens и Dracocephalum jacutense*) имеют высокую всхожесть – 88 и 74% соответственно (прил. 4).

Мезобиотики 2 – семена, сохраняющие всхожесть от 6,5 (7) до 8,5 лет: *Allium ramosum, Aster alpinus, Aster sibiricus, Delphinium grandiflorum, Dianthus superbus, Festuca komarovii, Gagea pauciflora, Hedysarum dasycarpum, Leonurus deminutus,*

Lilium pilosiusculum, Papaver jacuticum, Redowskia sophiifolia, Rumex aquaticus, Serratula marginata. Для 6 видов опыт не завершен, но срок хранения их семян уже выше 6,5 лет: *Allium prostratum, Allium schoenoprasum, Allium senescens, Dianthus versicolor, Linum komarovii, Potentilla multifida.*

Мезобиотики 3 – семена, сохраняющие всхожесть от 9 до 15 лет: *Allium splendens, Lilium pensylvanicum, Cleistogenes squarrosa* и *Onobrychis arenaria* (для двух последних видов опыт еще не завершен).

Макробиотики в эксперименте пока не выявлены. Потеря всхожести семян *Cleistogenes squarrosa* и *Onobrychis arenaria* лежит за пределами 10,5 лет, на 11 году хранения всхожесть составила соответственно 6% и 10%, потенциально эти два вида могут составить группу макробиотиков. Не окончен эксперимент с семенами *Allium prostratum* и *A. senescens,* лабораторная всхожесть которых на 8 году хранения достаточно высока и составляет 68% и 42% соответственно, на уровне 65% сохраняется на 8 году хранения всхожесть семян *Dianthus versicolor*, у семян *Linum komarovii* через 7 лет хранения она составляет 61%. Опыты также не завершены для *Dasystephana decumbens, Dracocephalum jacutense, Ranunculus propinquus,* которые предположительно пополнят список мезобиотиков.

При рассмотрении фитоценотической приуроченности растений, можно отметить, что группу микробиотиков на 50 % составляют семена лесных видов, также они сосредоточены в первой подгруппе мезобиотиков, сохраняющих всхожесть от 3,5 до 5,5 лет - это позволяет говорить о недолговечности семян лесных видов. Семена луговых видов равномерно в умеренном количестве представлены в первой и второй подгруппе мезобиотиков. К мезобиотикам также относятся семена степных видов, но они более тяготеют к 2 и 3 подгруппам семян, сохраняющих всхожесть дольше. Кроме того, с семенами некоторых степных видов эксперимент еще не закончен, потеря всхожести у них лежит за пределами 7 - 9,5 лет.

О долговечности семян соотносительно их систематического положения растений говорить трудно, т. к. представленность семейств, родов и видов в эксперименте немногочисленна и неравнозначна. И. В. Борисова (1998) указывает,

что для семейства Asteraceae характерны мезобиотики, что справедливо и для якутских видов, макробиотики преобладают в сем. Fabaceae и Poaceae - наши немногочисленные данные, вполне согласуются с этим утверждением – семена *Cleistogenes squarrosa* и *Onobrychis arenaria* наиболее долговечные из испытанных нами семян. Также можно отметить, что семена значительной части испытанных видов Ranunculaceae (8 видов из 9) теряют всхожесть в течение 2 - 6 лет хранения, лишь степной вид *Delphinium grandiflorum* сохраняет её в течение 7 лет. Склонны к долговечности семена видов сем. Alliaceae – семена *Allium splendens* сохраняют способность прорастать на 10 году хранения, предварительные данные по ходу прорастания долговечности семян степных видов Alliaceae (*A. prostratum* и *A. senescens*) позволяют предполагать сохранение их жизнеспособности в течение еще нескольких лет.

При хранении меняется не только лабораторная всхожесть, меняется и характер прорастания семян. У микробиотиков, которым свойственна быстрая потеря всхожести, прорастание в течение короткого времени (1-2 года) идет по II или III типу. Это семена лесных видов, для которых характерна низкая начальная всхожесть и замедленное прорастание, которые быстро сменяются полной потери всхожести (*Galatella dahurica*). У микробиотиков с высокой начальной всхожестью в течение 1,5-2,5 лет она стремительно падает на фоне замедления прорастания. Так, быстрый характер прорастания семян степного вида *Phlomoides tuberosa* на второй год сменяется на замедленный (II), на третьем году хранения отмечается потеря всхожести.

Основная часть изученных семян является мезобиотиками. Среди мезобиотиков отмечен один вид, характерный для прибрежно-водных местообитаний - *Rumex aquaticus.* В первый год хранения семена этого вида показали невысокую всхожесть (15%), прорастание шло по III типу. После 1,5 лет хранения всхожесть резко возросла до 94%, прорастание имело взрывной характер по IA типу, далее всхожесть и характер прорастания вернулись на исходные позиции и потеря всхожести была отмечена через 6,5 лет. Лесные мезобиотики сосредоточены только в 1-ой подгруппе и обладают высокой

начальной всхожестью, от 80 до 98%. Хотя для них характерно быстрое прорастание, оно не имеет взрывного характера. Через 1,5-2,5 года хранения удлиняется период до начала прорастания, скорость прорастания семян замедляется, снижается всхожесть (II группа). Далее максимум проросших семян может сдвигаться к середине или концу периода прорастания.

Семена луговых растений сохраняют всхожесть дольше, чем лесных и представлены во всех подгруппах мезобиотиков. Им более свойственно замедленное прорастание, хотя среди них встречаются семена и с взрывным (*Acetosa thyrsiflora, Achillea millefolium),* и с быстрым прорастанием (*Dianthus superbus, Lilium pilosiusculum, Tanacetum vulgare).* Первоначальная всхожесть семян многих луговых видов достаточно высока (80-98%) и держится на этом уровне в течение 3-5 лет, одновременно с этим отмечается замедленное прорастание, скорость которого с каждым годом падает. Снижение всхожести у одних видов происходит резко, в течение 1 года, у других оно идет более плавно. Прорастание семян с начальной низкой всхожестью идет, как правило, по III типу.

Для подавляющего большинства семян степных растений характерна начальная высокая всхожесть и сохранение её в течение 3-5-6 лет. Прорастание в эти годы идет по типу I группы – взрывное или быстрое, постепенно сменяясь на замедленное. Несколько отличаются ходом прорастания виды *Pulsatilla* (Ranunculaceae), обладающие начальной всхожестью среднего уровня и замедленным прорастанием. Также выделяются из общей картины семена *Onobrychis arenaria* (Fabaceae), *Festuca komarovii, Cleistogenes squarrosa* (Poaceae), сохраняющие жизнеспособность семян на более длительные сроки. Семена этих видов при хранении не проявляют направленности при изменении всхожести, как у других видов. В течение 10 лет всхожесть семян колеблется, то повышаясь, то понижаясь. Что касается характера прорастания семян этих двух злаков, то у *Festuca komarovii* оно постепенно замедляется, от быстрого прорастания в первый год хранения по IБ типу, на третий год переходит II типу и на 5 год хранения – по типу III группы. Характер прорастания семян *Cleistogenes squarrosa* при хранении постоянно меняется, быстрое прорастание по типу IБ сменяется замедленным III,

затем с повышением всхожести на 3-5 году хранения семена прорастают по IБ и IА типу, проявляя быстрое и взрывное прорастание, затем скорость прорастания опять замедляется.

В отличие от всхожести, жизнеспособность семян снижается равномерно или сохраняется на одном уровне в течение нескольких лет. У большинства видов потеря всхожести и жизнеспособности отмечаются в одинаковые сроки (прил. 4).

Определена интродукционно-рентабельная долговечность семян (сохранение более 10% от начальной всхожести) у 42 видов (табл. 17). Для большинства изученных видов она составляет 3,5 - 5,5 лет.

Таблица 17 – Интродукционная рентабельность семян

Интродукционная рентабельность семян, лет	Виды
1,5	*Zigadenus sibiricus*
2,5	*Thalictrum simplex, Phlomoides tuberosa, Galatella dahurica*
3,5	*Aconitum barbatum, Pulsatilla angustifolia, P. nuttalliana, P. turczaninovii, Ranunculus propinquus, R. turneri subsp. jacuticus, Phlox sibirica, Hemerocallis minor, Gagea pauciflora*
4,5	*Aquilegia parviflora, Alyssum lenense, Redowskia sophiifolia, Potentilla tollii, Sanguisorba officinalis, Patrinia rupestris*
5,5	*Anemone sylvestris, Aquilegia sibirica, Acetosa thyrsiflora, Viola dactyloides, Veronica incana, Achillea millefolium, Aster alpinus, A. sibiricus, Tanacetum vulgare*
6,5	*Delphinium grandiflorum, Papaver jacuticum, Rumex aquaticus, Leonurus deminutus, Allium ramosum*
7,5	*Dianthus superbus, Serratula marginata, Lilium pensylvanicum, L. pilosiusculum, Allium schoenoprasum, Festuca komarovii*
8,5	*Hedysarum dasycarpum*
9,5	*Allium splendens, Cleistogenes squarrosa*

Сравнение долговечности семян одного вида в различных географических пунктах показало, что в условиях Севера семена теряют всхожесть быстрее, что

вполне объяснимо природными условиями региона (табл. 18). Так, семена *Viola dactyloides* репродукции Якутского ботанического сада теряют всхожесть на 5 год хранения (сохраняя при этом невысокую жизнеспособность), в то время как в условиях Новосибирска, долговечность семян, полученные от интродуцентов якутского происхождения составляет 7 лет (Елисафенко, 2015). Исследованиями ВИР доказано, что семена, выращенные в северных районах страны менее долговечны, чем сформированные в южных районах.

Таблица 18 – Долговечность семян дикорастущих видов в различных географических пунктах

№	Вид	Биологическая долговечность семян, лет	Район изучения, литературный источник
1	2	3	4
1.	**Ranunculaceae** *Aquilegia parviflora*	5,5 5,5	Якутск Магаданская обл. (Андриянова, 2014)
2.	*Delphinium elatum*	3 3 7	Якутск Новосибирск (Светлакова, 1987) Новосибирск (Фомина, 2008)
3.	*D. grandiflorum*	6,5 7,5	Якутск Новосибирск (Светлакова, 1987)
4.	*Pulsatilla nuttalliana*	3 1-3	Якутск Магаданская обл. (Андриянова, 2014)
5.	**Violaceae** *Viola dactyloides*	5,5 7	Якутск Новосибирск (Елисафенко, 2015)
6.	**Rosaceae** *Sanguisorba officinalis*	4,5 5-6 5-6	Якутск Новосибирск (Короткова, 1971; Короткова, Салтыкова, 1974) Саратов (Шилова, Григорьева, 2007)
7.	**Fabaceae** *Melilotus albus*	>2,5 >15	Якутск Новосибирск (Короткова, Салтыкова, 1974)
8.	*Onobrychis arenaria*	>9,5 >10	Якутск Новосибирск (Короткова, Салтыкова, 1974)
9.	**Scrophulariaceae** *Veronica incana*	6 6,5	Якутск Магаданская обл. (Андриянова, 2014)
10.	**Asteraceae** *Achillea millefolium*	6 >10 7	Якутск Новосибирск (Короткова, Салтыкова, 1974) Новосибирск (Фомина, 2008)
11.	*Tanacetum vulgare*	5,5 10-11	Якутск Новосибирск (Короткова, Салтыкова, 1974)

Продолжение таблицы 18

1	2	3	4
12.	**Liliaceae** *Lilium pensylvanicum*	10 7	Якутск Новосибирск (Фомина, 2008)
13.	*L. pilosiusculum*	8 5 7	Якутск Сыктывкар (Волкова, Моторина, 1999) Новосибирск (Фомина, 2008)
14.	**Alliaceae** *Allium ramosum*	7 4,5 7	Якутск Саратов (Серебрякова, Кирьянова, 1973) Новосибирск (Фомина, 2008)
15.	*A. schoenoprasum*	>6,5 7	Якутск Новосибирск (Короткова, Салтыкова, 1974)
16.	**Poaceae** *Cleistogenes squarrosa*	> 9,5 12	Якутск Казахстан, Монголия (Борисова, 1998)
17.	**Lamiaceae** *Phlomoides tuberosa*	3 3	Якутск Молдавия (Нестеренко, 1960)
18.	**Caryophyllaceae** *Dianthus superbus*	8 8 5	Якутск Томск (Амельченко, Агафонова, 1994) Кольский п-ов (Филиппова, 1981)
19.	*D. versicolor*	>7,5 12	Якутск Томск (Амельченко, Агафонова, 1994)

6.2 Долговременное хранение семян в условиях многолетнемерзлых грунтов на всхожесть и характер их прорастания

В настоящее время альтернативным решением вопроса сохранения генофонда коллекции семян, с точки зрения энергоэффективности, является низкотемпературное сохранение в толще многолетнемерзлых грунтов с использованием естественного холода (Данилова, 1982; Кершенгольц и др., 2008; Филиппова и др., 2014). Семена злаковых и бобовых культур в стеклянной, герметически закрытой таре после более 30-летнего хранения сохраняют высокую всхожесть (на уровне 90 – 100%) (Khlebnyy et.al., 2011). По Международному стандарту генбанка семян растений высокой степенью сохранности считается сохранение жизнеспособности семян на уровне не менее 65% от исходной при сроках хранения 10-20 лет (Genebank Standarts…, 1994).

В 2006 г. были заложены на длительное хранение в хранилище, сооруженном в толще многолетней мерзлоты семена 7 видов урожая 2005 г.: *Aconogonon divaricatum*, *Alopecurus arundinaceus*, *Dianthus superbus*, *Hemerocallis minor*,

Hesperis sibirica, Festuca komarovii, Oberna behen. Хранилище семян с использованием естественного холода грунтов находится на территории Института мерзлотоведения им. П.И. Мельникова (ИМЗ) СО РАН, на глубине более 10 м., площадью 110 м^2 в толще многолетнемерзлых пород. Оно предельно энергомалозатратное, автономное, защищенное от природных и техногенных событий. В хранилище достигнута стабильность стабильность рабочего температурного диапазона в хранилище (-6 ÷ -10 °С) (Кузьмин и Панин, 2014).

Начальная всхожесть семян составляла 16% - *Alopecurus arundinaceus*, 56% - *Aconogonon divaricatum*, 79% - *Hesperis sibirica*, 97% - *Dianthus superbus* и *Oberna behen*, 100% - *Festuca komarovii* и *Hemerocallis minor*, влажность семян от 5,9 до 15,4% (табл. 19). Семенной материал был упакован в стеклянной, герметически закрытой таре. Семена изученных видов относятся к ортодоксальному типу. По В.Л. Тихоновой (1999) ортодоксальные семена по сравнению с рекальцитратными более благополучно переносят замораживание.

Семена 4 изученных видов являются мезобиотиками (см. стр. 106-107), при хранении в комнатных условиях (22-24°С) *Hemerocallis minor* и *Alopecurus arundinaceus* полностью теряют всхожесть через 5,5 лет (мезобиотик 1), *Dianthus superbus* – 7,5 (мезобиотик 2) и *Festuca komarovii* – 10,5 лет (мезобиотик 2). Семена остальных 3 видов не были исследованы на предмет долговечности в комнатных условиях.

Контрольная проверка всхожести семян была проведена через 11 лет после закладки. Оказалось, что семена *Hemerocallis minor, Dianthus superbus* и *Oberna behen* не только не потеряли всхожесть за это время, но и сохранили ее на высоком уровне, первые два вида переместились из группы мезобиотиков 1 и 2 в группу мезобиотики 3. Вполне возможно, что в условиях многолетнемерзлых грунтов семена этих видов в дальнейшем проявят себя как макробиотики. Сохранение высокого качества семян этих видов дает возможность рекомендовать их пересев через 8-9 лет. Также средние показатели всхожести сохранили семена *Aconogonon divaricatum* (табл. 19).

Более значительное снижение всхожести на 40 и 27% по сравнению с контролем (2006 г.) отмечено у семян *Festuca komarovii и Hesperis sibirica*, при этом снижение всхожести происходит с замедленным темпом по сравнению семенами, хранившимися в комнатных условиях (рис. 13).

Таблица 19 – Изменение лабораторной всхожести семян после хранения при низкой температуре

Вид	В, %	Процент проросших семян, %								ЛВ, %	
		ДХ (день)				ПХ (день)				ДХ	ПХ
		3-й	5-й	7-й	10-й	3-й	5-й	7-й	10-й		
Aconogonon divaricatum	9.5±0.5	0	0	28	50	31	43	47	48	56	50
Alopecurus arundinaceus	13.3±0.4	0	0	0	0	0	7	54	58	16	69
Dianthus superbus	8.1±0.2	0	0	70	94	1	33	49	72	97	90
Festuca komarovii	13.3±0.2	0	0	0	0	0	0	28	43	100	60
Hemerocallis minor	9,0±0.1	0	0	14	51	0	0	16	56	100	85
Hesperis sibirica	5.9±0.2	0	75	79	-	36	46	49	49	79	52
Oberna behen	15.4±0.3	0	0	96	-	50	55	73	81	97	90

Примечание: В – влажность, %; ДХ – до хранения; ПХ – после хранения в толще мерзлоты (через 11 лет); ЛВ – лабораторная всхожесть, %; прочерк – опыт завершен.

Сравнение характера прорастания показало, что у семян, хранившихся в мерзлоте, сокращается период до начала прорастания, они начинают прорастать на 3-5 день, в то время как свежесобранные, в основном, на 7-й день. Ярко это проявляется у семян *Alopecurus arundinaceus* и *Festuca komarovii*. Вероятно, это происходит за счет дозревания семян или низкой температуры хранения, которая повлияла на них как холодная стратификация (рис. 13).

Таким образом, хранение семян дикорастущих трав в естественном криобанке позволяет удлинить сроки сохранения качества семян. В связи с этим, целесообразно использовать естественный холод круглогодично стабильных температур (от -6 до -10°С) многолетнемерзлых грунтов Центральной Якутии не только с позиций энергосбережения (независимости от внешних источников энергии) и надежности хранения (при различных природных и техногенных катаклизмах), но и для более длительного сохранения качества семян.

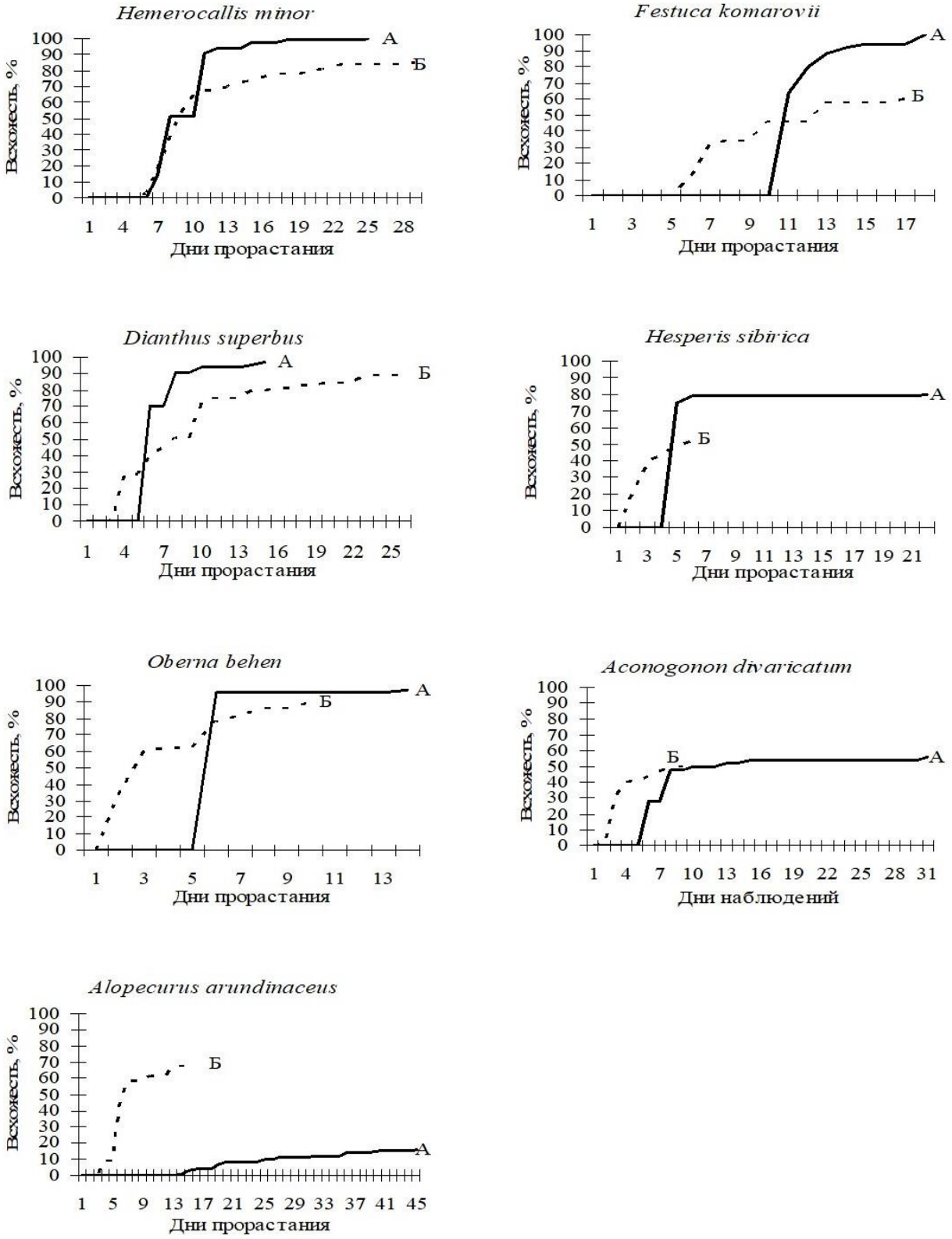


Рисунок 13 – Динамика прорастания семян у хранившихся семян

Примечание: А – свежесобранных, Б - хранившихся 11 лет в толще многолетнемерзлых грунтов

ГЛАВА 7. ВСХОЖЕСТЬ И ХАРАКТЕР ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН РЕДКИХ РАСТЕНИЙ ЯКУТИИ

Самым уязвимым звеном биологического разнообразия флоры являются редкие и исчезающие растения.

Нами изучена всхожесть и характер прорастания семян 45 редких, исчезающих и сокращающих численность видов флоры Якутии, из которых 23 вида распространены в Центральной Якутии (Красная книга РС(Я), 2017). Из них 5 подлежат федеральной охране (Красная книга РФ, 2008), в т.ч. под угрозой исчезновения (категория 1) находятся 3 вида: *Redowskia sophiifolia*– эндемик Центральной Якутии, неогеновый реликт, связанный с обнажениями известняков и гипсов кембрийского возраста, *Dracocephalum jacutense* – известный только из 2 точек в окр. пос. Сангар Кобяйского района, в зоне подземного горения угольных пластов, что является потенциальной угрозой пирогенного уничтожения его экотопов и *Gagea pauciflora* – плейстоценовый реликт.

Свежесобранные семена 2 видов, находящихся под угрозой исчезновения (категория 1) прорастают без первичного покоя с высокой всхожестью. Ускоренное прорастание характерна для семян *Dracocephalum jacutense,* замедленное - *Redowskia sophiifolia.* Семена *Gagea pauciflora,* имеют первичный покой. После 5-7 месячного сухого хранения семена его дозревают и начинают прорастать с 8-го дня, на 14-й день их лабораторная всхожесть составляет 100%, а семена *Redowskia sophiifolia* – ускоряют почти в 2 раза продолжительность прорастания. Семена *Dracocephalum jacutense* сохраняют исходные значения качества семян.

Многие виды сокращают численность, происходит это в результате нарушения местообитаний, хозяйственного и промышленного освоения территорий (категория 2): *Ephedra monosperma, Delphinium grandiflorum, Krascheninnikovia ceratoides, Thermopsis lanceolata* R. Br. subsp. *jacutica, Allium prostratum, A. ramosum* (2а), а также чрезмерного использования хозяйственно-полезных видов (2б) *Phlojodicarpus sibiricus, Adonis sibirica, Aquilegia sibirica,*

Trollius asiaticus, Rhodiola rosea, Iris laevigata, Lilium pensylvanicum, L. pilosiusculum, Hemerocallis minor, Paeonia anomala.

Свежесобранные семена 10 видов, сокращающих численность (категория 2) прорастают без первичного покоя с высокой всхожестью. Из них ускоренно быстро и дружно прорастают семена *Ephedra monosperma, Delphinium grandiflorum, Krascheninnikovia ceratoides* и *Thermopsis lanceolata* subsp. *jacutica*. Замедленно прорастают семена *Aquilegia sibirica, Allium prostratum, A. ramosum, Lilium pensylvanicum, L. pilosiusculum* и *Hemerocallis minor*. После 6 месяцев хранения характер прорастания может меняться в ту или иную сторону. Исходные значения качества семян сохраняют семена *Ephedra monosperma, Lilium pensylvanicum* и *Hemerocallis minor*. Повышается скорость прорастания до взрывного (IA) у семян *Allium prostratum* и *Krascheninnikovia ceratoides* или до быстрого (IБ) у семян *Allium ramosum* и *Lilium pilosiusculum.* Всхожесть семян *Thermopsis lanceolata* subsp. *jacutica* с хранением падает, что связано с их твердосемянностью. Степень твердосемянности у свежесобранных семян этого растения она еще развита не в полной мере и семена легко прорастают. С течением времени покровы семян затвердевают и утолщаются, что обуславливает их водонепроницаемость и препятствует прорастанию. У семян *Aquilegia sibirica*, после 6 месяцев хранения период до начала прорастания сокращается от 14 дней до 8 дней, но при этом замедляется процесс прорастания, длительность прорастания увеличивается в 2,6 раз, но высокая всхожесть остается неизменной.

Затруднено прорастание свежесобранных семян *Phlojodicarpus sibiricus* и *Rhodiola rosea,* которое и после их сухого хранения не снимается. На затрудненное прорастание свежесобранных семян этих видов указывают и другие авторы. По данным Е.Л. Нухимовского (1974) и Ю.М. Фролова и И.И. Пролетаевой (1998) семена *Rhodiola rosea*, выращенные в Московской области и на европейском северо-востоке в момент отделения от материнского растения находятся в состоянии физиологического или комбинированного покоя, обусловленного недоразвитием зародыша, а также воздухо- и водонепроницаемостью семенных покровов, чем объясняется невысокая всхожесть семян. По данным Е.В. Тюриной

(1978) семена *Phlojodicarpus sibiricus* находятся в состоянии физиологического покоя, также обусловленного недоразвитием зародыша.

Не прорастали в течение всего месячного периода проращивания свежесобранные и после 6-ти месячного сухого хранения семена 4 видов (*Adonis sibirica, Trollius asiaticus, Iris laevigata* и *Paeonia anomala*). Вероятно, семена этих видов имеют глубокий физиологический покой. Глубокий физиологический покой семян *Paeonia anomala, Trollius asiaticus,* кроме этого сильный экзогенный у семян *Adonis vernalis* отмечают и другие авторы (Николаева и др., 1985).

Большую группу изученных видов составляют редкие виды (категория 3). Среди охраняемых видов особое место занимают узкоареальные эндемы (3а), являющиеся редкими компонентами реликтовых степей: *Papaver jacuticum, Astragalus lenensis, Oxytropis scheludjakovae и Potentilla tollii* и др. Кроме степных видов узколокальными эндемиками также являются известный из одной точки (устье р. Кыстатыам) в низовье р. Лены *Astragalus zhiganicus* и *Taraxacum pseudonivale* – вид с узкой экологической приуроченностью к влажным щебнистым склонам в альпийском и субальпийском поясах и ограниченным ареалом в южной части Восточной Сибири. Эндемики северо-востока России представлены *Artemisia remotiloba* и *Saussurea pseudoangustifolia* (Красная книга РС(Я), 2017). Но здесь необходимо отметить, что эндемичными являются и виды, относящиеся к другим категориям редкости, например, растения степных сообществ Центральной и Северной Якутии – это упомянутые выше *Redowskia sophiifolia, Dracocephalum jacutense* (категория 1), виды, сокращающие численность (категория 2) *Thermopsis lanceolata* subsp. *jacutica.*

Часть видов имеют значительный ареал, но в пределах Якутии встречаются спорадически и небольшой численностью популяций (3б), таких видов в эксперименте немного – *Callianthemum isopyroides* и *Festuca komarovii.* Также в нашем опыте представлены 2 вида, имеющие узкую экологическую приуроченность, связанную со специфическими условиями произрастания (3в) – *Mertensia rivularis* и *Polygala sibirica*. Значительная часть изученных видов произрастает в пределах Якутии на границе их распространения, образуя

периферические или изолированные популяции (3г). В научной литературе последних лет всё чаще встречаются публикации об эволюционном потенциале периферических и изолированных популяций, которые представляют собой резерв вида и реализуют его тенденции к экспансии за границы ареала и переходу в новую экологическую нишу (Ивантер, 2017). С этой точки зрения большой интерес представляют *Aconitum volubile, Aquilegia glandulosa, Pulsatilla turczaninovii, Dianthus superbus, Viola dactyloides, Bergenia crassifolia, Oxytropis pilosa, Scutellaria baicalensis, Ligularia sibirica, Iris sanguinea, Polygonatum odoratum, Cleistogenes squarrosa*, распространенные в Якутии на северо-восточной или северной границе своих ареалов. Особого внимания заслуживает находящийся на грани исчезновения *Gagea pauciflora,* особенностью которого является изолированность якутской популяции от основного ареала. Угрозой существованию этого вида является нарушение местообитаний, хозяйственное и промышленное освоение территорий, редкость вида на пределе ареала, малочисленность популяций.

Прорастание семян редких видов (категории 3) исследовано на примере 26 видов. Без первичного покоя с высокой всхожестью прорастают свежесобранные семена 8 видов. Из них «взрывно» (IA) прорастают семена эндемика северо-востока России *Artemisia remotiloba* и *Dianthus superbus*, имеющий ограниченный ареал в Якутии. Быстро (IБ) прорастают семена узкоареальных редких видов: *Bergenia crassifolia* и *Hedysarum gmelinii.* Замедленное прорастание характерно для семян *Astragalus zhiganicus, Festuca komarovii, Oxytropis pilosa, Taraxacum pseudonivale.*

Свежесобранные семена 7 видов (*Astragalus lenensis, Cleistogenes squarrosa, Papaver jacuticum, Potentilla tollii Scutellaria baicalensis, Pulsatilla turczaninovii, Viola dactyloides*) прорастают со средней всхожестью (II группа). Большая доля (от 40 до 60%) их семян находятся в морфофизиологическом покое. Процент проросших семян на 10-е сутки варьирует от 21% (*Astragalus lenensis*) до 54% (*Potentilla tollii*). Период до начала прорастания семян двух видов составляет 11 дней - *Pulsatilla turczaninovii* и 16 дней - *Viola dactyloides*. После шестимесячного хранения повысилось качество семян, период продолжительности прорастания

значительно сокращается. Повышается лабораторная всхожесть семян, что свидетельствует о том, что в течение этого времени идет их дозаривание, наиболее ярко это видно на примере *Cleistogenes squarrosa*, всхожесть которого повысилась от 40 до 95%. Также повышение ее наблюдается и у семян остальных видов: *Scutellaria baicalensis* – от 66 до 99%, *Papaver jacuticum* – от 44 до 93%, *Potentilla tollii* – от 58 до 100%, *Pulsatilla turczaninovii* – от 60 до 76% и *Viola dactyloides* – от 42 до 92%.

Семена многих редких видов, относящихся к 3 категории, характеризуются затрудненным прорастанием. Это *Oxytropis scheludjakovae, Rumex jacutensis, Mertensia rivularis, Aquilegia glandulosa, Saussurea pseudoangustifolia, Aconitum volubile, Iris sanguinea, Ligularia sibirica, Polygala sibirica, Polygonatum odoratum, Callianthemus isopyroides.* Среди них есть виды, свежесобранные семена которых не прорастают или слабо прорастают, но быстро прорастающие после 6 месяцев хранения. Подобным образом, но менее ярко проявляют себя семена *Polygonatum odoratum.* Семена *Saussurea pseudoangustifolia*, характеризующиеся слабым прорастанием свежесобранных семян (7%) и *Ligularia sibirica* – с нулевой всхожестью после 6 месяцев хранения начинают слабо и длительно прорастать. Так, всхожесть семян *Saussurea pseudoangustifolia* после хранения повысилась до 28%, при этом процесс прорастания составил 79 дней. Всхожесть свежесобранных семян *Mertensia rivularis* и *Rumex jacutensis* составила 4 и 40 %, но из-за отсутствия запаса семян определить изменение их всхожести через 6 месяцев не было возможности.

Обращает на себя внимание преобладание среди редких растений семена с затрудненным и нулевым прорастанием видов сем. Ranunculaceae и Paeoniaceae (*Aquilegia glandulosa, Aconitum volubile, Adonis sibirica, Trollius asiaticus, Paeonia anomala* и др.), характерной чертой которых является недоразвитый зародыш, что обуславливает их глубокий морфофизиологический покой. Недоразвитость зародыша может быть одной из адаптаций к холодной зиме, препятствующей прорастанию семян после их осыпания – тем самым, избегая гибели проростков и ювенильных растений в зимний период.

Среди 45 представленных в эксперименте - 21 вид являются степными, компонентами сокращающихся уникальных реликтовых степных группировок Центральной и Северной Якутии. Поэтому хотелось бы остановиться на этой группе растений подробнее. Для семян большинства степных видов - характерно отсутствие или неглубокий морфофизиологический покой, быстрое прорастание и высокая всхожесть. Свежесобранные семена прорастают по типу I группы: у *Allium prostratum, A. ramosum, Astragalus zhiganicus, Delphinium grandiflorum, Dracocephalum jacutense, Ephedra monosperma, Krascheninnikovia ceratoides, Hedysarum gmelinii, Oxytropis pilosa, Redowskia sophiifolia, Gagea pauciflora* (после 6 месяцев хранения), начало прорастания отмечается на 1-3-8-й день, характер прорастания взрывной или быстрый - длительность прорастания составляет обычно несколько дней, всхожесть семян составляет 80-100% (прил.2). Наиболее яркую картину представляет прорастание семян *Krascheninnikovia ceratoides.* Семена этого вида в лабораторных условиях после сухого хранения начинают прорастать через 3 часа после закладки опыта и в течение 2-х суток прорастают на 100 %. Подобное же происходит в природе - после раннелетних обильных дождей, а в питомнике после первого сезонного полива всходы, образуют сплошной ковер, но в последующем также массово происходит их гибель, выживают лишь единичные растения. Все это приводит к мысли, что степные виды, с взрывным характером прорастания, с высокой всхожестью и низкой выживаемостью проростков могут представлять собой уязвимый компонент реликтовых степных группировок. Прорастая после обильных весенних осадков почти на 100%, они не обеспечивают пополнения почвенного запаса семян, который служил бы гарантией сохранения популяций вида при неблагоприятных обстоятельствах. Это также можно применить к эндемичным видам, значительная часть которых прорастает быстро и с высокой всхожестью.

Также будет уместным отметить, что подавляющее большинство видов с семенами с быстрым прорастанием по типу IA и IБ, относятся к таксонам, сокращающимся в численности, редкость которых обусловлена не их биологическими особенностями, а внешними факторами (категория 2).

Семена изученных степных видов, прорастающие по типу II группы *Cleistogenes squarrosa*, *Papaver jacuticum*, *Potentilla tollii*, *Pulsatilla turczaninovii*, *Scutellaria baicalensis* образуют максимальное количество проросших семян в начале прорастания. Всхожесть их средняя, в пределах от 40 до 60%, прорастание может затягиваться от 6 (*Potentilla tollii*) до 23 дней (*Pulsatilla turczaninovii*). Растянутая всхожесть, т.е. неодновременный выход семян из состояния покоя говорит о разнокачественности семян, т.е. одновременном присутствии быстро и замедленно прорастающих семян. В грунте часть семян этих видов также легко прорастает, гибель их всходов также высока, но разнокачественность семян в некоторой степени может обеспечить сохранение определенного количества семян в почве.

Семена четырех луговых видов (*Aquilegia sibirica*, *Lilium pensylvanicum*, *L. pilosiusculum*, *Hemerocallis minor*), представленных в эксперименте и относящихся к категории 2, сокращающих численность популяций вследствие антропогенной деятельности обладают высоким качеством, прорастают по типу IВ и IГ.

Затрудненное прорастание семян некоторых луговых, лесных, болотных видов *Rumex jacutensis, Callianthemum isopyroides, Ligularia sibirica, Saussurea pseudoangustifolia* и др. (по подтипам III группы), имеющих небольшие ареалы на территории Якутии, дает основание предполагать, что качество семян является одним из факторов, ограничивающих их более широкое распространение.

В целом, качество семян редких видов в условиях интродукции дает возможность для воспроизводства растений для поддержания коллекционного фонда, а также реинтродукционных мероприятий в природных местообитаниях.

ВЫВОДЫ

1. На основании изучения 182 видов травянистых растений флоры Центральной Якутии разработана классификация прорастания семян. Выделены 3 группы и 8 подгрупп. В основе выделения групп лежит показатель лабораторной всхожести, подгрупп – процент проросших семян на 3-е, 5-е, 7-е, 10-е сутки, период до начала прорастания и продолжительность прорастания.
2. Сухое хранение в течение 5 - 7 месяцев способствует выведению семян многих видов из состояния неглубокого покоя: повышается лабораторная всхожесть, процент проросших семян на 3-5-й, 7-10-е сутки опыта, сокращается период до начала прорастания и период продолжительности прорастания семян.
3. В процессе эволюции у растений разных эколого-фитоценотических групп сложился различный характер прорастания семян, имеющий адаптивное значение:
- семенам влажных местообитаний свойственно затрудненное прорастание, обусловленное покоем, который препятствует несвоевременному их прорастанию;
- семенам растений сухих степных местообитаний свойственны высокая всхожесть и ускоренное прорастание. В условиях длительного водного дефицита формируются семена, готовые к быстрому прорастанию при повышении влажности, что приводит к истощению почвенного запаса семян степных растений после обильных дождей. В связи с этим необходимо обратить особое внимание на охрану уникальных степных сообществ Центральной Якутии.
4. Оптимальный температурный режим прорастания семян большинства растений изученных типов растительности обеспечивается при следующих температурах: для степных растений от 20º до 25-30-35ºС, лесных – 5º ÷ 10-25ºС, луговых - 10º ÷ 25ºС, для прибрежно-водных – 20º ÷ 35ºС.
5. Основные характеристики семян видоспецифичны. Характер прорастания семян одного вида, сформировавшихся в различных условиях (в природе и культуре, в разные по гидротермическим условиям годы), существенно не меняется, незначительные различия, обусловленные лабильностью показателя всхожести, не выходят за пределы групп прорастания.

6. Семена большинства изученных видов травянистых растений Центральной Якутии являются мезобиотиками, их интродукционно–рентабельная долговечность составляет от 3,5 до 5,5 лет. При длительном хранении семян снижается не только лабораторная всхожесть семян, но меняется и характер их прорастания. Одним из путей более длительного сохранения качества семян является хранение их с использованием естественного холода круглогодично стабильных температур (-6 ÷ -10ºС) многолетнемерзлых грунтов Центральной Якутии. Это целесообразно и с позиций энергосбережения (независимости от внешних источников энергии) и надежности хранения (при различных природных и техногенных катаклизмах).

7. Для видов, сокращающихся в численности (категории 2), редкость которых обусловлена не их биологическими особенностями, а внешними факторами, характерны семена с быстрым прорастанием по типу IА и IБ, с высокой всхожестью. Затрудненное прорастание (группа III) семян редких видов, имеющих небольшие ареалы на территории Якутии, дает основание предполагать, что качество семян является одним из факторов, ограничивающих их более широкое распространение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроклиматические ресурсы Якутской АССР: [Справочник] / Гл. упр. гидрометеорол. службы при Совете Министров СССР. Якут. упр. гидрометеорол. службы Якут. гидрометеорол. обсерватория. – Л.: Гидрометеоиздат, 1973. – 112 с.

2. Агроклиматический справочник по Якутской АССР: [Справочник] / Глав. упр. гидрометеорол. службы при Совете Министров СССР. Якут. упр. гидрометеорол. службы. Якут. гидрометеорол. обсерватория. – Л.: Гидрометеоиздат, 1963. – 146 с.

3. Алексеев, Ю. Е. Лесные травянистые растения. Биология и охрана: справочник / Ю. Е. Алексеев, М. Г. Вахрамеева, Л. В. Денисова, С. В. Никитина – М.: Агропромиздат, 1988. – 223 с.

4. Алексеев, Ю. Е. Осоки / Ю. Е. Алексеев – М.: Аргус, 1996. – 252 с.

5. Амельченко, В. П. Особенности прорастания семян редких и исчезающих травянистых растений Томской области / В. П. Амельченко, Г. И. Агафонова // Особенности развития и прорастания семян интродуцентов: сборник тез. докл. X совещ. по семеноведению интродуцентов. — М. 1994. – С. 4-5.

6. Амельченко, В. П. Редкие и исчезающие растения Томской области (анатомия, биоморфология, интродукция, реинтродукция, кариология, охрана) / В. П. Амельченко. – Томск: Из-во Томского гос. ун-та, 2010. – 238 с.

7. Андриянова, Е. А. Биология семян растений Северо-Востока Азии: автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук: 03.00.05 / Андриянова Елена Александровна – Магадан, 2008. – 32 с.

8. Андриянова, Е. А. Всхожесть семян некоторых эндемичных видов Дальнего Востока / Е. А. Андриянова, А. Н. Беркутенко, Н. В. Синельникова // Сб. тез. Всеросс. Науч. конф. – Сыктывкар, 1999. – С. 92-93.

9. Андриянова, Е. А. Жизнеспособность семян растений Севера Дальнего Востока после различных сроков хранения / Е. А. Андриянова // Раст. ресурсы. – 2014. – Вып. 50, № 3. – С. 367-375.

10. Андросова, Д. Н. Влияние сроков хранения на всхожесть и характер прорастания семян растений Якутии / Д. Н. Андросова, Н. С. Данилова, С. З. Борисова // Раст. ресурсы. – 2019. – Т. 55, №3 – С. 353-361. DOI: 10.1134/S003399461903004X

11. Архипов, М. В. Микрофокусная рентгенография растений / М. В. Архипов, Н. Н. Потрахов. – СПб.: Технолит, 2008. – 194 с.

12. Архипов, М. В.Рентгенография растений при решении задач семеноведения и семеноводства / М. В. Архипов, А. М. Демьянчук, Л. П. Гусакова, Л. П. Великанов, Д. В. Алфёрова // Известия СПбГАУ. – 2010. – №19. – С. 36-40.

13. Атлас сельского хозяйства Якутской АССР. – М.: ГУГК, 1989. – 115 с.

14. Бабич, Н. А. Сорная растительность лесных / Н. А. Бабич, И. С. Нечаева. – Архангельск: Северный (Арктический) федеральный университет, 2010. – 187 с.

15. Баздырев, Г.И. Сорные растения и меры борьбы с ними в современном земледелии: Учеб. пособие для студентов вузов по агр. спец. / Г.И. Баздырев, Л.И. Зотов, В.Д. Полин. – М.: Изд-во МСХА, 2004. – 287 с.

16. Балакина, В. Н. Влияние условий хранения семян некоторых редких и исчезающих видов растений Сибири на биологию прорастания семян / В. Н. Балакина, Т. В. Елисафенко // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – Барнаул, 2017. – С. 284-288.

17. Бартон, Л. Хранение семян и их долговечность / Л. Бартон. – М.: Колос, 1964. – 240 с.

18. Барышникова, Н. И. Биология семян и биотехнологические аспекты сохранения *Valeriana alternifolia* Ledeb. / Н. И. Барышникова, М. М. Ишмуратова, Э. Н. Сулейманова, Э. М. Газиева, А. Р. Ишбирдин, М. М. Черосов // Вестник СВФУ. – 2018. – Т. 67, №5. – С. 7-14.

19. Беляков, Е. А. Экология прорастания семян и особенности онтогенеза сплавинообразующего гигрогелофита *Calla palustris* (Araceae) в лабораторных условиях / Е. А. Беляков, А. Г. Лапиров, О. А. Лебедева // Biosystems Diversity. – 2017. – Т. 4, №25. – С. 282-288.

20. Беспалова, З. Г. Всхожесть и особенности прорастания зерновок ковылей *Stipa* L. (Poaceae) / З. Г. Беспалова, И. В. Борисова // Бот. журн. – 1979. – Т. 64, №8. – С. 1081-1090.

21. Беспалова, З. Г. Всхожесть и характер прорастания семян некоторых монгольских видов рода Caragana (Fabaceae) / З. Г. Беспалова, И. В. Борисова, М. Н. Калесник // Бот. журн. – 1984. – Т. 69, №6. – С. 792-799.

22. Беспалова, З. Г. Всхожесть и характер прорастания семянок некоторых видов полыни (*Artemisia* L.) Центрального Казахстана и Монголии / З. Г. Беспалова, И. В. Борисова, Ж. Санжид // Бот. журн. – 1982. – Т. 67, №10. – С. 1321-1328.

23. Беспалова, З. Г. Семенное возобновление растений / З. Г. Беспалова, И. В. Борисова, Т. А. Попова, Ж. Санжид. // Пустынные степи и северные пустыни МНР. – Л.: Изд-во, 1980. – Ч.I. – С. 154-175.

24. Бирюков, В. И. Сорные растения постоянных питомников Нечерноземья и меры борьбы с ними / В. И. Бирюков, В. В. Бирюкова, В. С. Поляков и др. – Брянск: [Б. и.], 1982. – 107 с.

25. Борисова, И. В. Всхожесть и характер прорастания свежесобранных семян растений степных и пустынных сообществ Монголии / И. В. Борисова // Тез. докл. VI Всесоюз. совещ. по вопр. Изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. – Ставрополь, 1974. – С. 14-17.

26. Борисова, И. В. О долговечности семян некоторых степных и пустынных растений Казахстана и Монголии / И. В. Борисова // Бот. журн. – 1998. – Т. 83, №6. – С. 55-65.

27. Борисова, И. В. Типы прорастания семян степных и пустынных растений / И. В. Борисова // Бот. журн. – 1996. – Т. 81, №12. – С. 9-22.

28. Босиков, Н. П. Мерзлотные ландшафты Лено-Алданского междуречья / Н. П. Босиков, И. С. Васильев, А. Н. Федоров – Якутск: ИМЗ СО АН СССР, 1985. – 124 с.

29. Буглова, Л. В. Биологические особенности семян некоторых видов *Trollius* L. и *Paeonia* L. / Л. В. Буглова, О. В. Кузнецова, Я. Г. Некрашевич // Ученые записки ЗабГГПУ. Естественные науки. – 2011. – Т. 36, № 1. – С. 151-156.

30. Бутник, А.А. Справочник по морфологии плодов и биологии прорастания пустынных растений и Центральной Азии / А.А. Бутник, К.Н. Тодерич, Т.Е. Матюнина, У.Н. Жапакова, Д.М. Юсупова / Ташкент.: Yangi nashr, 2016. – 230 с.

31. Бухаров, А. Ф. Кинетика прорастания семян. Методы исследования и параметры / А. Ф. Бухаров, Д. Н. Балеев, А. Р. Бухарова // Известия ТСХА. – 2017. Вып. 2. – С. 5-15.

32. Вайнагий, И. В. Биология генеративного размножения травянистых растений Украинских Карпат: автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук / Вайнагий И. В. – Киев, 1962. – 18 с.

33. Вайнагий, И. В. О долговечности семян травянистых растений Карпат / И. В. Вайнагий // Бюл. ГБС. – 1975. – Вып. 69. – С. 56-63.

34. Вайнагий, И.В. Долговечность семян травянистых растений высокогорья Карпат / И. В. Вайнагий // Вопросы изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Тез. Докл. – Новосибирск, 1977. – С. 205-206.

35. Васильева-Немерцалова, Т. В. Изменение всхожести семян различных растений при хранении в условиях лаборатории и способы их повышения / Т. В. Васильева-Немерцалова, С. Г. Коваленко // Репродуктивная биология интродуцированных растений: сб. тез. докл. IX Всесоюзн. Совещ. По семеноведению интродуцентов. – Умань, 1991. – С. 31.

36. Визе, В. Ю. Климат Якутии / В. Ю. Визе – Л.: Наука, 1927. – 33 с.

37. Витвицкий, Г. Н. Климат Якутии / Г. Н. Витвицкий – М.: Наука, 1965. – С. 115-143.

38. Вихирева-Василькова, В. В. О прорастании семян некоторых арктических растений / В. В. Вихирева-Василькова // Бот. журн. – 1958. – Т. 43, №7. – С. 1024-1029.

39. Волкова, Г. А. Морфологические и биологические особенности семян редких видов лилий в культуре на Европейском северо-востоке / Г. А. Волкова, Н. А. Моторина // Репродуктивная биология редких исчезающих видов растений. – Сыктывкар, 1999. – С. 41-42.

40. Воронкова, Н. М. К биологии прорастания семян некоторых редких и исчезающих видов Приморья / Н. М. Воронкова, С. В. Нестерова, А. Б. Холина // Биологическое разнообразие: Интродукция растений. – СПб.: 1995. – С. 199-200.

41. Воронкова, Н. М. Прорастание семян некоторых редких и исчезающих видов Приморского края / Н. М. Воронкова, С. В. Нестерова, Ю. Н. Журавлев // Раст. ресурсы. – 1996. – Т. 32, Вып. 3. – С. 51-60.

42. Воронкова, Н. М. Размножение редких видов растений Приморского края / Н. М. Воронкова, С. В. Нестерова, Ю. Н. Журавлев. – Владивосток: Дальнаука, 2000. – 145 с.

43. Воронкова, Н.М. Хранение семян: Популяционная изменчивость ответной реакции семян на глубокое замораживание / Н.М. Воронкова, А.Б. Холина // Вестник КрасГАУ. – 2008. - №3 – С. 125-130.

44. Гавриленко, И. Г. Особенности прорастания некоторых видов семейства Asteraceae / И. Г. Гавриленко, А. Н. Воробьева // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: сб. матер. Четвёртой Междунар. научн. конф. – СПб, 2007. – С. 548-549.

45. Гавриленко, И. Г. Особенности прорастания семян некоторых дальневосточных видов семейства Ranunculaceae / И. Г. Гавриленко, Д. Д, Басаргин // Сохранение биоразнообразия растений в природе и при интродукции: сб. матер. Междунар. конф. – Сухуми, 2006. – С. 129-131.

46. Гаврилова, М. К. Климат Центральной Якутии / М. К. Гаврилова. – Якутск: Якутское кн. изд-во, 1973. – 118 с.

47. Галахов, Н. О. О климате Центральной Якутии: (Олекминско-Сунтарский р-н) / Н. О. Галахов // Метеорология и гидрология. 1936. – № 3. – С. 27-34.

48. Галич, Н.С. Всхожесть семян дикорастущих и интродуцированных многолетних кормовых трав при разных сроках их хранения / Н. С. Галич // Бюлл. бот. сада. – Сочи, 1993. – Спец. вып. – С. 28.

49. Гранитова, О. Н. Влияние температуры и влажности на прорастание семян некоторых среднеазиатских растений / О. Н. Гранитова // Тр. ин-та ботаники АН УзССР. – 1955. – Вып. 3. – С. 63-99.

50. Грудзинская, Л. Г. Качество семян коллекционных лекарственных растений семейства Ranunculaceae Juss. / Л. Г. Грудзинская, Р. Арысбаева, М. Рамазанова, Т. Садакменде // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. – 2016. – Вып. 22. – С. 81-89.

51. Грязнов, А. Ю. Исследование качества репродуктивных диаспор видов рода Яблоня (Malus Mill.) с помощью микрофокусной рентгенографии / А. Ю. Грязнов, Н. Е. Староверов, К. К. Жамова, Е. Д. Холопова, К. Г. Ткаченко // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2015. – № 55. – С. 49-53.

52. Даева, О. В. Особенности прорастания семян сибирских видов лука / О. В. Даева // Бюлл. ГБС. – 1966. – Вып. 61. – С. 66-72.

53. Данилова, М. С. Некоторые особенности хранения семян в условиях многолетней мерзлоты / М. С. Данилова, М. В. Жукова // Физиологические особенности сельскохозяйственных культур в Восточной Сибири / Под ред. Григорьевой Д.В. – Якутск: Ин-т биологии СО АН СССР, 1986. – С. 3-7.

54. Данилова, М. С. Хранение семян зерновых культур в зоне вечной мерзлоты / М. С. Данилова // Бюлл. ВИР. – 1982. – № 118. – С. 34-36.

55. Данилова, М.С. Активность дыхательных ферментов семян зерновых культур при различных условиях хранения /М.С. Данилова, Г.И. Филиппенко // Тез. докл. V-й Респ. конференции молодых ученых и специалистов Якутск, 1984. – Т.3. – С. 2-6.

56. Данилова, М.С. Использование условий вечной мерзлоты для хранения семян сельскохозяйственных растений: диссертация ... кандидата сельскохозяйственных наук : 06.01.05 / Данилова Мария Софроновна – Ленинград, 1984. – 168 с.

57. Данилова, М.С. Хранение семян в условиях вечной мерзлоты / М.С. Данилова, Н.Г. Хорошайлов, В.Н. Дохунаев // Земля сибирская дальневосточная. – 1984. – С. 2-6.

58. Данилова, Н. С. Интродукция многолетних травянистых растений флоры Якутии / Н. С. Данилова. – Якутия: Якут, науч. центр СО РАН, 1993. – 162 с.

59. Десяткин, Р. В. Почвы Якутии / Р. В. Десяткин, М. В. Оконешникова, А. Р. Десяткин. – Якутск: Бичик, 2009. – 61 с.

60. Десяткин, Р.В. Почвообразование в термокарстовых котловинах – аласах криолитозоны / Р. В. Десяткин; отв. ред. Б. Ф. Апарин. – Новосибирск: Наука, 2008. – 323 с.

61. Днепровский, Ю. М. Особенности прорастания семян корневищных луков Северной Азии / Ю. М. Днепровский, В. А. Черемушкина, В. П. Судобина // Бюл. ГБС. – 1991. – Вып. 159. – С 89-95.

62. Доброхотов, В. Н. Семена сорных растений / В. Н. Доброхотов. – М.: Сельхозиздат, 1961. – 414 с.

63. Дорогина, О. В. Некоторые аспекты изучения биологии прорастания семян редких и исчезающих видов / О. В. Дорогина, Т. В. Елисафенко // Криохранение семян: итоги и перспективы. – Новосибирск: Наука, 2014. – С. 92-99.

64. Елисафенко, Т. В. Изучение особенностей латентного периода растений на примере видов *Mirabiles* рода *Viola* (Violaceae). I. Семенная продуктивность и биология прорастания семян / Т. В.Елисафенко // Раст. мир Азиатской России. – 2012. – №2 – С. 66-72.

65. Елисафенко, Т. В. Изучение особенностей латентного периода растений на примере видов секции Mirabiles рода *Viola* (Violaceae). II. Морфология семян // Раст. мир Азиатской России. – 2013. – №1 – С. 7-12.

66. Елисафенко, Т. В. Некоторые особенности биологии прорастания семян видов рода *Viola* L. При интродукции (г. Новосибирск) / Т. В Елисафенко // Современная ботаника в России: труды XIII съезда РБО и конф. «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна». – Тольятти: Кассандра, 2013. – С. 132-134.

67. Елисафенко, Т. В. Особенности прорастания семян в разных экологических группах видов секции Violidum подрода *Nomimium* рода *Viola* L. (Violaceae) / Т. В. Елисафенко // Сиб. экол. журн. – 2015. – № 4. – С. 630-642.

68. Еловская, Л. Г. Почвы пригородной зоны г. Якутска / Л. Г. Еловская. // Интродукция растений в Центральной Якутии. – М.: Наука, 1965. – С. 19-36.

69. Жизнеспособность семян / Е. Г. Робертс, М. К. Кристенсен, Р. П. Мур и др. Пер. с англ. Н. А. Емельяновой; Под ред. и с предисл. д. с.-х. н. М. К. Фирсовой. – Москва: Колос, 1978. – 415 с.

70. Захарова, В. И. Разнообразие сосудистых растений Центральной Якутии / В. И. Захарова; отв. ред. А. П. Исаев. – Новосибирск: Наука, 2014. – 177 с.

71. Захарова, В.И. Реликтовые степные сообщества Якутии / В. И. Захарова // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2009. – Т.6, №2. – С. 5-12.

72. Земцова, Н. М. О прорастании семян некоторых арктических растений / Н. М. Земцова // Бюл. ГБС. – 1965. – №59. – С. 67-71

73. Злобин, Ю. А. Экология прорастания семян сосны обыкновенной и ели европейской / Ю. А. Злобин // Экология. – 1977. – №1 – С. 40-45.

74. Зольников, В. Г. Почвы восточной половины Центральной Якутии / В. Г. Зольников // Материалы о природных условиях и сельском хозяйстве Центральной Якутии. – Вып 1. – М.: Наука, 1954. – С. 55-211.

75. Зональная система земледелия Якутской АССР / И. Г. Буслаев, П. П. Васильев, А. К. Дорофеева и др. – Новосибирск: СО ВАСХНИЛ, 1982. – 283 с.

76. Зуева, Г.А. Биология прорастания и всхожесть семян некоторых представителей дернообразующих злаков / Г.А.Зуева // Вестник КрасГАУ. – 2009. - №10 – С. 45-49.

77. Иванов, М. С. Распространение подземных льдов в Центральной Якутии как важнейший природный фактор при освоении территории криолитозоны / М. С. Иванов // Устойчивость поверхности к техногенным воздействиям в области вечной мерзлоты. – Якутск, 1980. – С. 58-75.

78. Иванова, В. П. Степные фитоценозы с терескеном ленским (*Eurotia lenensis* Kumin.) в. долине р. Лены / В. П. Иванова // Учен. зап. ЯГУ. – 1971. – Вып. 20. – С. 65-69

79. Ивантер, Э. В. К разработке экологической концепции периферических популяций / Э. В. Ивантер // Экология. – 2017. – №1. – С. 60-67.

80. Иконников, С. С. Вопросы истории флоры Памира в связи с биологией прорастания семян / С. С. Иконников, Л. И. Носова // Проблемы ботаники. Растительный мир высокогорий СССР и вопросы его использования. – Фрунзе: Илим, 1967. – Т. 9. – С. 177-186.

81. Ионесова, А. С. Физиология семян дикорастущих пустынных растений / А. С. Ионесова. – Ташкент: Фан, 1970. – 152 с.

82. Ишмуратова, М. М. Семена травянистых растений: особенности латентного периода, использование в интродукции и размножении in vitro / М. М. Ишмуратова, К. Г. Ткаченко. – Уфа: Гилем, 2009. – 116 с.

83. Ищенко, Л. Е. Биология прорастания астрагалов Копет-Дага и южной части пустыни Кара-Кумы / Л. Е. Ищенко // Известия академии наук Туркменской ССР. Серия «Биологические науки» биол. наук. – 1960. – №5. – С. 26-34.

84. Кан, А. А. Покой семян: смена концепций и теорий / А. А. Кан // Физиология и биохимия покоя и прорастания семян. – М.: Колос, 1982. – С. 47-71.

85. Караваев, М. Н. Конспект флоры Якутии / М. Н. Караваев. – М.; Л.: Наука, 1958. – 190 с.

86. Качурин, С. П. Многолетняя и сезонная мерзлота / С. П. Качурин // Якутия. – М.: Наука, 1965. – С. 144-163.

87. Кершенгольц, Б. М. Банк семян в вечной мерзлоте / Б. М. Кершенгольц, П. А. Ремигайло, Е. С. Хлебный // Наука из первых рук, 2011. С. 6–7.

88. Кершенгольц, Б. М. Использование естественного холода многолетнемерзлых пород для длительного хранения генетических ресурсов / Б. М. Кершенгольц, Б. И. Иванов, Р. В. Десяткин и др. / Вестник ВОГиС. – 2008. – Т. 12, №4. – С. 524-533.

89. Кершенгольц, Б. М. Сохранение генофонда растений в условиях многолетней мерзлоты: состояние, преимущества, перспективы / Б.М. Кершенгольц, И.Ф. Жимулев, Н.П. Гончаров и др. // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2012. – Т.16, №3. – С. 675-682.

90. Кислова, Н. М. Полезные сорняки / Н. М. Кислова. – М.: АСТ-ПРЕСС КНИГА, 2006. – 288 с.

91. Коблова, М. Н. Факторы, определяющие продолжительность покоя семян сорных растений / М. Н. Коблова // Вопросы биологии семенного размножения. Уч. зап. Ульяновского пед. ун-та. – 1965. – Т. XX, Вып. 6 – С. 129-138.

92. Ковда, В.А. Основы учения о почвах / В.А.Ковда. – М: Наука, 1973. – 448 с.

93. Кононов, К. Е. Луга поймы реки Лены (Эколого-фитоценотический анализ) / К. Е. Кононов. Якутск: Кн. изд-во, 1982 – 216 с.

94. Коноровский, А. К. Зональность и мерзлотность почв Якутии. / А. К. Коноровский. – Якутск: ЯНЦ СО АН СССР, 1990. – 44 с.

95. Конспект флоры Азиатской России: сосудистые растения / Л. И. Малышев и др.; под ред. К. С. Байкова. – Новосибирск.: Наука, 2012. – 630 с.

96. Конспект флоры Якутии: Сосудистые растения / сост. Л. В. Кузнецова, В. И. Захарова. – Новосибирск: Наука, 2012. – 272 с.

97. Копанев, И. Д. Прикладные аспекты использования климатической и гидрологической информации для Сибири и Дальнего Востока: Науч.-справ. пособие / И. Д. Копанев, Ц. А. Швер; Под ред. Е. П. Борисенкова; Гл. геофиз. обсерватория им. А. И. Воейкова. – Л.: Гидрометеоиздат, 1991. – 368 с.

98. Коржуев, С. С. Геоморфология долины средней Лены и прилегающих районов / С. С. Коржуев. М.: Наука, 1959. – 150 с.

99. Королюк, А.Ю. Экологическая оценка флоры и растительности Центральной Якутии / А.Ю. Королюк, Е.И. Троева, М.М. Черосов – Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН, 2005. – 108 с.

100. Коропачинский, И. Ю. Интродукция растений в Сибири // отв. ред. Коропачинский И. Ю. – Новосибирск: Наука, 1977. – 247 с.

101. Короткова, В. И. Влияние сроков хранения на всхожесть семян представителей различных семейств / В. И. Короткова, А. А. Салтыкова // Комплексное изучение полезных растений Сибири. – Новосибирск: Наука – 1974 – С. 75-83.

102. Короткова, Е. И. Влияние условий созревания семян на их долговечность / Е. И. Короткова, А. А. Салтыкова // Качество семян в связи с условиями их формирования при интродукции. – Новосибирск, 1971. – С. 137-146.

103. Короткова, Е. И. Всхожесть семян интродуцентов при различных условиях долгосрочного хранения / Е. И. Короткова // Биологические основы повышения семенной продуктивности и качества семян интродуцентов. – Киев, 1971. – С. 5-53.

104. Котельникова, М. Г. Проблема качества семян редких растений в свете сохранения биологического разнообразия региона / М. Г. Котельникова // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2015. – Т. 24, №3. – С. 188-192.

105. Котт, С. А. Биологические особенности сорных растений и борьба с засоренностью / С. А. Котт. – М.: Огиз-Сельхозгиз, 1947. – 240 с.

106. Котт, С. А. Справочное пособие по борьбе с сорными растениями / С. А. Котт. – М.: Учпедгиз, 1961. – 248 с.

107. Красная книга Республики Саха (Якутия). Т. 1: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / Отв. ред. Н. С. Данилова. – Москва: Реарт, 2017. – 412 с.

108. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / отв. ред. Л. В. Бардунов, В. С. Новиков. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 855 с.

109. Криохранение семян: итоги и перспективы / Ин-т биологических проблем криолитозоны СО РАН, Ин-т молекулярной и клеточной биологии СО

РАН; отв. ред: И. Ф. Жимулёв, Н. Г. Соломонов, В. А. Соколов. - Новосибирск: Изд-во Сибирского отд-ния Российской акад. наук, 2014. – 110 с.

110. Крокер, В. Физиология семян / В. Крокер, Л. Бартон; Пер. с англ. Н. В. Цингер; Под ред. и с предисл. А. В. Попцова. – Москва: Изд-во иностр. лит., 1955. – 400 с.

111. Кузнецова, Л. В. Новый вид рода *Astragalus* L. (Fabaceae) из Северо-Восточной Азии / Л.В. Кузнецова // Бот. журн. – 2012. – Т. 97, №6. – С. 102-106.

112. Кузьмин, Г.П. Основные результаты управления температурным режимом федерального криохранилища I очереди г. Якутск / Г.П. Кузьмин, В.Н. Панин // Криохранение семян: итоги и перспективы / Отв. ред. И. Ф. Жимулев, Н. Г. Соломонов, В. А. Соколов. – Новосибирск: Наука, 2014. – С. 34 - 41.

113. Кулешов, Н. Н. Агрономическое семеноведение / Н. Н. Кулешов. – М.: Сельхозиздат, 1963. – 304 с.

114. Культиасов, М. В. Эколого-исторический метод в интродукции растений // Бюл. ГБС. – 1963. – Вып. 15. – С. 24-39.

115. Левина, Р. Е. Способы распространения плодов и семян / Р. Е. Левина. – М.: Изд-во МГУ, 1957. – 361 с.

116. Левицкая, Г. Е. Влияние температуры хранения на жизнеспособность семян дикорастущих видов. 1. Семена с вынужденным покоем и неглубоким физиологическим покоем / Г. Е. Левицкая // Раст. ресурсы. – 2014. – Вып. 50, №4. – С. 534-548.

117. Левицкая, Г. Е. Влияние температуры хранения на семена дикорастущих видов. 3. Семена с морфологическим и морфофизиологическим покоем / Г. Е. Левицкая // Раст. ресурсы. – 2017. – Вып. 53, № 1. – С. 39-50.

118. Лищук, С. С. Методика определения массы 1000 семян / С. С. Лищук // Бот. журн. – 1991. – Т. 76, №11. – С. 1623.

119. Лосев, А. П. Практикум по агрометеорологическому обеспечению растениеводства / А. П. Лосев. – Санкт-Петербург: Гидрометеоиздат, 1994. – 246 с.

120. Лубягина, Н. П. Эколого-биологическая характеристика *Trollius asiaticus* (Ranunculaceae) / Н. П. Лубягина // Бот. журн. – 1985. – Т. 70, №12. – С. 1653-1658.

121. Малиновский, К. А. Всхожесть семян высокогорных Карпат. К. А. Малиновский // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 1957. – Т. 42, №1. – С. 51-65.

122. Мальцев, А. И. Сорная растительность СССР / А. И. Мальцев. – М.: Сельхозгиз, 1932. – 268 с.

123. Международная программа ботанических садов по охране растений / Междунар. совет ботан. садов по охране растений. Botanic Gardens Conserv. Intern. – М., 2000. – 57 с.

124. Международные правила анализа семян / Пер. с англ. Н. Н. Антошкиной; Предисл. К. А. Морозовой. – М.: Колос, 1984. – 310 с. Перевод изд.: International rules for seed testing: Rules 1976; Amendments to the International rules for seed testing, 1976 (Zurich, 1981).

125. Меликян, А. П. Основные карпологические термины: Справочник. / А. П. Меликян, А. Г. Девятов. – М.: Товарищество науч. Изд. КМК, 2001. – 47 с.

126. Мирошниченко, Г. Н. Биология семян и семеноводство / Перевод с польского Г. Н. Мирошниченко. – М.: Колос, 1976. – 462 с.

127. Муйжарая, Э. Я. Семенное размножение редких видов растений в национальном парке «Гауя» с целью сохранения генофонда флоры / Э.Я.Муйжарая, А.А.Плаудис, Р.М.Казака, Р.Э. Лимбена, Рига: В кн. Охрана речных долин в Прибалтийских республиках, 1983. – С. 86 – 88.

128. Некрасов, В. И. Влияние географических условий на формирование покоя семян / В. И. Некрасов // Биология семян интродуцированных растений. – М. – 1985. – С. 84-91.

129. Некрасов, В. И. Разработка вопросов семеноведения интродуцируемых растений в ботанических садах СССР / В. И. Некрасов // Успехи интродукции растений. К 75-летию со дня рождения акад. Н.В. Цицина. – М.: Наука, 1973. – С. 290-297.

130. Нестеренко, В. Г. О всхожести семян при хранении их в лабораторных условиях / В. Г. Нестеренко // Бюл. ГБС. – 1960. – Вып.36. – С. 99-103.

131. Нечаев, И. С. Репродуктивные свойства сорных растений лесных питомников / И. С. Нечаев, Н. А. Бабич // Вестник Марийского государственного технического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. – 2010. – №2. – С. 57-67.

132. Николаева, М. Г. Биология прорастания семян ясеня (*Fraxinus*) в связи с систематическим положением и распространением его видов / М. Г. Николаева // Бот. журн. – 1958. – Т. 43, №5. – С. 679-683.

133. Николаева, М. Г. Биология семян / М. Г. Николаева, И. В. Лянгузова, Л. М. Поздова. – СПб, Николаева, М. Г. Справочник по проращиванию покоящихся семян / М. Г. Николаева, М. В. Разумова, В. И. Гладкова. – Л.: Наука, 1985. – 348 с.

134. Николаева, М. Г. Долговременное хранение семян дикорастущих растений. Биологические свойства семян / М. Г. Николаева, В. Л. Тихонова, Т. В. Далецкая. Пущино, 1992. – 37 с.

135. Николаева, М. Г. Некоторые итоги изучения покоя семян / М. Г. Николаева // Бот. журн. – 1977. – Т. 62, №9 – С. 1350-1369.

136. Николаева, М. Г. О природе действия пониженной температуры на семена / М. Г. Николаева // Итоги и перспективы исследований развития растений: материалы II делегат. съезда ВБО. – М.; Л.: Наука, 1959. – С. 137-147

137. Николаева, М. Г. Особенности прорастания семян в зависимости от филогенетического положения растений и эколого-географических условий их обитания / М. Г. Николаева // Физиология растений. – 1999 – Т. 46, №3 – С. 432-437.

138. Николаева, М. Г. Особенности прорастания семян растений из класса Liliopsida / М. Г. Николаева // Бот. журн. – 1989а – Т. 74, №12. – С. 1701-1710.

139. Николаева, М. Г. Особенности прорастания семян растений из подклассов Magnoliidae, Ranunculidae, Caryophyllidae и Hamamelidae / М. Г. Николаева // Бот. журн. – 1988. – Т. 73, №4 – С. 508-521.

140. Николаева, М. Г. Особенности прорастания семян растений из подклассов Dilleniidae, Rosidae, Lamiidae и Asteridae / М. Г. Николаева // Бот. журн. – 1989б. – Т. 74, № 5 – С. 651-667.

141. Николаева, М. Г. Покой семян / М. Г. Николаева // Физиология семян. М., 1982 – С. 125-183.

142. Николаева, М. Г. Роль температуры и фитогормонов в нарушении покоя семян / М. Г. Николаева. – Л.: Наука, 1981. – 160 с.

143. Николаева, М. Г. Условия прорастания покоящихся семян видов Trollius (Ranunculaceae) и некоторых других, нуждающихся в охране растений / М. Г. Николаева [и др.] // Бот. журн. Л.: Наука, 1987. Т. 72. № 2. С. 238-244.

144. Николаева, М. Г. Условия прорастания семян растений Крайнего Севера / М. Г. Николаева, Х. А. Алексеева, Т. В. Далецкая и др. // Бюлл. ГБС. – 1983 – Вып. 128 – С. 82-88.

145. Николаева, М. Г. Физиология глубокого покоя семян / М. Г. Николаева. Л.: Наука, 1967. – 206 с.

146. Николаева, М. Г. Эколого-физиологические особенности покоя и прорастания семян (итоги исследований за истекшее столетие) / М. Г. Николаева // Бот. журн. – 2001. – Т. 86, №12 – С. 1-14.

147. Николаева, М.Г. Биология семян / М.Г. Николаева, Л.М. Поздова, И.В. Лязгунова. – СПб.: НИИ химии СПб ГУ. – 1999. – 232с.

148. Нухимовский, Е.Л. Экологическая морфология некоторых лекарственных растений в естественных условиях их произрастания / Е.Л. Нухимовский // Раст. ресурсы. – 1974. – Т. 10, Вып. 4. – С. 499-516.

149. Овеснов, А. М. Морфология и экология прорастания семян дикорастущих злаков: автореф. дис. на соиск. учен. степ. д-ра биол. наук / А. М. Овеснов – Пермь, 1965. – 42 с.

150. Овчаров, И. Л. Физиология формирования и прорастания семян / И. Л. Овчаров. – М.: Колос, 1976. – 255 с.

151. Овчаров, К. Е. Разнокачественность семян и продуктивность растений / К. Е. Овчаров, Е. Г. Кизилова. – М.: Колос, 1966. – 160 с.

152. Овчаров, К. Е. Физиологические основы всхожести семян / К. Е. Овчаров. – М.: Наука, 1969. – 280 с.

153. Основные особенности растительного покрова Якутской АССР. – Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1987. – 154 с.

154. Павлов, Н. Е. Результаты хранения семян в толще многолетней мерзлоты / Н.Е. Павлов, Н. Н. Сторожева, Б. И. Иванов // Проблемы сельскохозяйственного производства в изменяющихся экономических и экологических условиях в XXI веке: Междунар. научно-практич. конф. 2000. С. 163–165.

155. Пермякова, А. А. Растительность аласов Сунтарского района Якутской АССР / А. А. Пермякова // Материалы о растительности Якутии. – Л., 1961. – С. 21-57.

156. Перская, А. Д. Плоды и семена древесно-кустарниковых пород пескоукрепителей пустынь Средней Азии / А. Д. Перская // Тр. Репетекской песчано-пустынной ст. АН Туркм ССР. – Ашхабад. – 1955. – Т. 3. – С. 235-293.

157. Пискунова, Л. Г. Модификационная изменчивость и хозяйственная долговечность семян / Л. Г. Пискунова // Селекция и семеноводство. – Киев: Урожай, 1985. – Вып. 58. – С. 65-71.

158. Поздняков, Л. К. Гидроклиматический режим лиственничных лесов Центральной Якутии / Л. К. Поздняков. – М.: АН СССР, 1963 – 146 с.

159. Поздова, Л. М. Особенности формирования и прорастания семян с морфо-физиологическим типом покоя / Л. М. Поздова, Г. Е. Титова, О. Г. Бутузова // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Матер. III Междунар. Научн. Конф. – СПб., 2003. – С. 350-352.

160. Полозова, Т. Г. Некоторые данные о всхожести семян тундровых растений Западного Таймыра / Т. Г. Полозова // Бот. журн. – 1974 – Т. 59, №4. – С. 588-592.

161. Попцов, А. В. Биология затрудненного прорастания семян / А. В. Попцов // Докл. на соиск. учен. степ. д-ра биол. наук. – М., 1965. – 34 с.

162. Попцов, А. В. Биология твердосемянности / А. В. Попцов. – М.: Наука, 1976. – 157 с.

163. Попцов, А. В. Значение температурного фактора в прорастании семян / А. В. Попцов // Журн. общ. биол. – 1961. – Т. 22, №6. – С. 425 – 435.

164. Попцов, А. В. Очерки по семеноведению / А. В. Попцов, В. И. Некрасов, И. А. Иванова. – М.: Наука, 1981. – 112 с.

165. Попцов, А. В. Представление о типе нормального (незатрудненного) прорастания и значение его при изучении биологии прорастания семян интродуцентов / А.В. Попцов // Качество семян в связи с условиями их формирования при интродукции. – Новосибирск, 1971. – С. 96-105.

166. Потрахов, Е. Н. Портативные рентгенодиагностические комплексы семейства «ПАРДУС» / Е. Н. Потрахов, А. Ю. Грязнов // Невский радиологический форум. – 2009. – С. 423-424.

167. Потрахов, Н. Н. Микрофокусная рентгенография / Н. Н. Потрахов, Г. Е. Труфанов, А. Ю. Васильев, Д. Ю. Анохин, Е. Н. Потрахов, Р. М. Акиев, Н. В. Балицкая, Д. В. Бойчак, А. Ю. Грязнов. – СПб.: ЭЛБИ, 2012. – 80 с.

168. Проскоряков, Е. И. Приспособления прорастающих семян растений средне-азиатской флоры: автореф. дис. на соиск. учен. степ. д-ра биол. наук: / Проскоряков Е. И. – Самарканд, 1952. – 23 с.

169. Работнов, Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – 1950. – Вып. 6. – С. 7-204.

170. Работнов, Т. А. Фитоценология. Учебное пособие / Т. А. Работнов. – М.: Московский университет, 1983. – 296 с.

171. Райкова, И. К. К биологии прорастания и всхожести семян некоторых памирских растений / И. К. Райкова // Науч. тр. Ташкентск. Гос.ун-та. Биология. – 1962. – Вып. 210. – С. 155-186.

172. Роберте, Е.Г. Влияние состояния покоя на выживание семян в почве / Е.Г. Роберте // Жизнеспособность семян. М.К. Фирсовой (ред.). М.: Колос – 1978. – С. 306-336.

173. Саввинов, Д. Д. Гидротермический режим почв в зоне многолетней мерзлоты / Д. Д. Саввинов. – Новосибирск: Наука, 1976. – 253 с.

174. Саввинов, Д. Д. Свойства и режимы мерзлотных полевых почв / Д. Д. Саввинов, В. И. Слепцов. – Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1987. – 128 с.

175. Саввинов, Д. Д. Физика мерзлотных почв. Избранные труды / Д. Д. Саввинов. – Новосибирск: Наука, 2013. – 501 с.

176. Самсонова, В. П. Учет и картографирование сорной растительности / В. П. Самсонова, Ю. Н. Благовещенский, М. И. Кондрашкина. – М.: Дашков и К, 2006. – 88 с.

177. Сарлаева, И. Я. Семенная продуктивность и биологические особенности семян некоторых видов семейства Asteraceae при интродукции / И. Я. Сарлаева, Е. Б. Байкова // Сиб. экол. журн. – 2006. – Т. 13, №4. – С. 549-554.

178. Светлакова, А. А. Влияние сроков хранения на всхожесть семян сибирских представителей рода живокость различной экологической природы / А. А. Светлакова // В сб.: Тез. докл. VIII Всесоюзн. совещ. «Вопросы обогащения генофонда в семеноведении интродуцентов». – М., 1987. – С. 107.

179. Свешникова, В. М. Некоторые данные о всхожести семян растений высокогорных лугов Памира / В. М. Свешникова // Докл. АН Тадж. ССР. – 1961. – Т. 5, № 2. – С.45-48.

180. Свешникова, В.М. О всхожести семян растений высокогорных пустынь Памира / В.М.Свешникова // ДАН СССР – 1948. – Т. 61., №5 – С. 925 -927.

181. Секретарева, Н. А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий / Н.А.Секретарева. – М: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 129 с.

182. Селедец В. П. Дикорастущие злаки северной части Камчатской области и их семенная продуктивность // Бюлл. ГБС АН СССР. – 1973. – Вып. 89. – С. 79-82.

183. Семенова, В. В. Онтогенез и структура ценопопуляций *Oxytropis candicans* (Fabaceae) в Центральной Якутии / В. В. Семенова, Н. С. Данилова // Раст. ресурсы. – 2017. – Т 53, №4. – С. 513-526.

184. Семенова, В. В. Поливариантность онтогенеза *Valeriana alternifolia* Ledeb и структура ее структура ее природных ценопопуляций в Якутии / В. В. Семенова, П. С. Егорова. – Новосибирск: Наука, 2013. – 111 с.

185. Семенова, Г. П. Продолжительность жизни семян редких и исчезающих видов флоры Сибири при длительном хранении в лабораторных условиях / Г. П. Семенова // Особенности развития и прорастания семян интродуцентов. Тез. Докл. X Совещания по семеноведению интродуцентов. – М.: ГБС РАН, 1994. – С. 35-36.

186. Семенова, Г. П. Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана / Г. П. Семенова. – Новосибирск: Гео, 2007. – 408 с.

187. Семенова, Г. П. Экология прорастания семян редких и исчезающих видов флоры Сибири / Г. П. Семенова // Сибир. экол. журн. – 2002. – №2. – С. 221-236.

188. Семенова, Г. П. Эколого-морфологические критерии оптимальных условий прорастания семян дикорастущих растении / Г. П. Семенова // Сибир. экол. журн. – 2004. – Т.11, №6. – С. 875-879.

189. Семеноводство многолетних трав в условиях Якутии (рекомендации) – Якутск.: ЯНИИСХ, 2008. – 87 с.

190. Серебрякова, А. А. К вопросу сохранения всхожести семян лекарственных растений / А. А. Серебрякова, А. Т. Кирьянова // Интродукция новых лекарственных растений. – М., 1973. – Вып. 5. – С. 128-148.

191. Сивцева, А. Н. География Якутской АССР (уч. пособие) 3-е издание / А. Н. Сивцева, С. Е. Мостахов, З. М. Дмитриева. – Якутск: Кн. изд-во, 1990. – 166 с.

192. Скрипчинский, В. В. Приспособительные реакции, регулирующие процессы роста и развития растений в свете общих закономерностей онтогенеза / В. В. Скрипчинский // Итоги и перспективы исследований развития растений. – М.-Л., 1959. – С.66-81.

193. Смирнова, Н.Г. Рентгенографическое изучение семян лиственных древесных растений /Н.Г. Смирнова. М.: Наука, 1978. – 243 с.

194. Сорные растения // Полезные и вредные растения Ленинградской области. – Л.: Лениздат, 1970. – С. 165-174.

195. Справочник по климату СССР. Вып.24. Часть VIII, температура почвы. – Якутск: УГМС, 1975. – 570 с.

196. Староверов, Н.Е. Применение метода микрофокусной рентгенографии для контроля качества плодов и семян — репродуктивных диаспор / Н. Е.Староверов, А. Ю. Грязнов, К. К. Жамова, К. Г. Ткаченко, Г. А. Фирсов // Биотехносфера. – 2015. – №6 (42). – С. 16-19.

197. Стешенко, А. П. Биология свежесобранных семян у растений высокогорий Памира / А. П. Стешенко // Бот. журн. – 1963. – Т. 48, №7. – С. 965-978.

198. Стешенко, А. П. О всхожести семян растений Полярного Урала / А. П. Стешенко // Бот. журн. – 1966. – Т. 51. №2. – С. 221-233.

199. Стешенко, А.П. Биология и рост луговых растений Памира / А. П. Стешенко // Тр. БИН АН ТаджССР. – 1962. – Вып. 18. – 18 с.

200. Сторожева, Н.Н. Перспективы длительного хранения семян с/х культур в толще вечной мерзлоты / Н.Н.Сторожева // Сибирская аграрная наука III тысячелетия: тез. докл. конф. молодых ученых СО РАСХН. – Краснообск, 2000 г.

201. Сторожева, Н.Н. Влияние длительного хранения семян сельскохозяйственных культур в условиях толщи многолетнемерзлых грунтов на жизнеспособность и фенотипическую изменчивость: автореферат дис. ... кандидата сельскохозяйственных наук: 06.01.09 / Якут. науч.-исслед. ин-т сел. хоз-ва СО РАСХН. - Якутск, 2006. - 22 с.

202. Стрельцов, Б. Н. Хранение цветов / Б. Н. Стрельцов, А. М. Рукавишников, В. А. Коротанов. – М.: Агропромиздат, 1988. – 204 с.

203. Строна, И. Г. Общее семеноведение полевых культур / И. Г. Строна. – М.: Колос, 1966. – 464 с.

204. Ступникова, Т. В. Биологические особенности семян редких и исчезающих видов растений юга дальнего востока России / Т. В. Ступникова // Раст. ресурсы. – 2018. – Т.54. – Вып.1. – С. 5-25.

205. Тараканов, К. Н. Экологические этапы развития и типы приспособления некоторых видов растений / К.Н.Тараканов // в кн. Растение и среда, 2. Изд. АН СССР. – М. - Л.: 1950. – С. 48-75.

206. Терехин, Э. С. Семя и семенное размножение / Э. С. Терехин. — СПб: Мир и семья, 1996. – 377с.

207. Тихонова В.Л. Долговременное хранение семян // Физиология растений – 1999. – Т.46. – № 3. – С. 467 - 476.

208. Тихонова, В. Л. Банк семян / В. Л. Тихонова // Эмбриология цветковых растений. – Т. 3. – СПб., 2000. – С. 286-288.

209. Тихонова, В. Л. Долговечность семян (справочник) / В. Л. Тихонова, В. П. Викторов. – М.: МПГУ, 2005. – 136 с.

210. Тихонова, В. Л. Долговременное хранение семян дикорастущих растений в Главном ботаническом саду РАН / В.Л. Тихонова, И.А. Смирнов // Репродуктивная биология редких и исчезающих видов растений / Тез. докл. Сыктывкар, 1999. – С. 56-57.

211. Тихонова, В.Л. Долговременное хранение семян / В.Л. Тихонова // Физиология растений. – 1999. – Т. 46. – № 3. – С. 467–476.

212. Ткаченко, К. Г. *Abies semenovii* B. Fedtsch. в Ботаническом саду Петра Великого / К. Г. Ткаченко, Г. А. Фирсов, А. Ю. Грязнов, Н. Е. Староверов // Hortus bot. – 2016 а. – Т. 11, URL: http://hb.karelia.ru/journal/article.php?id=2783.

213. Ткаченко, К. Г. Влияние сроков хранения на всхожесть и контроль качества семян и плодов некоторых видов травянистых растений / К. Г. Ткаченко, А. Л. Комжа, А. Ю. Грязнов, Н. Е. Староверов // Известия Горского государственного аграрного университета. – 2016 б. – № 53 (3). – С. 153-164.

214. Ткаченко, К. Г. Всхожесть семян некоторых видов флоры Дальнего Востока / К. Г. Ткаченко // Матер. Междунар. конф. Растения в муссонном климате. Владивосток, 1998. – С. 113-116.

215. Ткаченко, К. Г. Гетеродиаспория и сезонные колебания в ритмах прорастания / К.Г. Ткаченко // Научные ведомости Белгородского

государственного университета. Серия Естественные науки. – 2009. – № 11 (66). Вып. 9 (1). – С. 44-50.

216. Ткаченко, К. Г. Качество репродуктивных диаспор видов рода Яблоня (*Malus* Mill.) интродуцированных в Ботаническом саду Петра Великого / К. Г. Ткаченко, Г. А. Фирсов, А. Ю. Грязнов, Н. Е. Староверов // Вестник Удмуртского Университета. Серия Биология. Науки о земле. – 2015а. – Т. 25. – Вып. 4. – С. 75-80.

217. Ткаченко, К. Г. Латентный период некоторых видов рода *Malus*, интродуцированных в Ботанический сад Петра / К. Г. Ткаченко // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2017. – Т. 178. – Вып. 2. – С. 25-32.

218. Ткаченко, К. Г. Некоторые особенности латентного периода ряда видов рода *Iris* из коллекций Ботанического сада Петра Великого / К. Г. Ткаченко // Материалы.III Московского Международного симпозиума по роду Ирис «Iris-2016». – Москва: МАКС Пресс, 2016 б. – С. 138-143.

219. Ткаченко, К. Г. Особенности формирования и качества плодов видов рода *Malus* Mill., интродуцированных в Ботаническом саду Петра Великого / К. Г. Ткаченко, Г. А. Фирсов, Н. П. Васильев, А. В. Волчанская // Вестник Воронеж. гос. ун-та. Серия химия, биология, фармация. – 2015 б. – № 1. – С. 104-109.

220. Ткаченко, К. Г. Рентгенографический метод определения качества репродуктивных диаспор и выявление в них вредителей / К. Г. Ткаченко // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике / Материалы Всероссийской конференции с международном участием. – Москва-Красноярск, 2016 а. – С. 226-227.

221. Ткаченко, К. Г. Рентгенографическое изучение качества плодов и семян / К. Г. Ткаченко, Н. Е. Староверов, А. Ю. Грязнов // Hortus bot. – 2018. – Т. 13, URL: http://hb.karelia.ru/journal/article.php?id=5022. DOI: 10.15393/j4.art.2018.5022

222. Томилова Л.И. Репродуктивные способности некоторых эндемиков Урала Рост и развитие семенной продуктивности травянистых кормовых растений. Свердловск. 1987. С. 124 – 138.

223. Томилова, Л. И. К биологии прорастания семян эндемичных ясколок Урала / Л. И. Томилова // Онтогенез травянистых поликарпических растений. – Свердловск, 1986. – С. 5-35

224. Томилова, Л. И. К экологии прорастания семян уральских эндемичных видов рода *Minuartia* / Л. И. Томилова // Интродукция растений и оптимизация окр. среды средствами озеленения. – Минск, 1977 – С. 130-134.

225. Томилова, Л. И. О всхожести семян некоторых эндемиков и реликтов Урала / Л. И. Томилова // Биол. основы семеноведения и семеноводства интродуцентов. – Новосибирск, 1974. – С. 190-194.

226. Тыртиков, А.П. Приспособление растений к условиям жизни в Арктике / А.П. Тыртиков // отдельный оттиск из Бюллетеня МОИП. Отд. Биол.1980. Т.85, вып. 1. М.: Изд-во Московского университета, 1980. – 111-112 с.

227. Тюрина, Е. В. Интродукция зонтичных в Сибири / Е. В. Тюрина. – Новосибирск: Наука, 1978. – 239 с.

228. Уткин, В. В. О жизнеспособности семян крымских сложноцветных в зависимости от сроков хранения / В. В. Уткин // Бюлл. ГБС. – 1964. – Вып. 56. – С. 44-49.

229. Филимонов, М. А. Особенности прорастания семян злаковых и бобовых кормовых культур / М.А. Филимонов // Бюлл. МОИП. Отд. Биологии. – 1954. – Т. 59. – Вып. 2. – С. 33-38.

230. Филимонов, М.А. Семена кормовых растений и их биологические свойства / М.А. Филимонов. – М.: Сельхозиздат, 1961 – 264 с.

231. Филипенко, Г. И., Использование вечной мерзлоты с целью сохранения генетических ресурсов растений Г.И. Филипенко, О.И. Силаева, Н.Н. Сторожева // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2012. Т. 169. С. 240–244.

232. Филиппова, Г. В. Влияние различных температур и состава газовых сред при кратковременном хранении семян лука-батуна в условиях вечной мерзлоты на физиологические и цитологические характеристики их проростков / Г. В. Филиппова, А. А. Шеин, И. А. Прокопьев // Криохранение семян: итоги и

перспективы / Отв. ред. И. Ф. Жимулев, Н. Г. Соломонов, В. А. Соколов. – Новосибирск: Наука, 2014. – С. 68 -73.

233. Филиппова, Л. Н. Биология северных растений при ведении в культуру / Л. Н. Филиппова. – Л.: Наука, 1981. – 118 с.

234. Фирсов, Г. А. Айва обыкновенная (*Cydonia oblonga*, Rosaceae) в Ботаническом саду Петра Великого / Г. А. Фирсов, А. В. Волчанская, К. Г. Ткаченко и др. // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2016. – Т. 177. – Вып. 4. – С. 28-36.

235. Фирсов, Г. А. Ель Глена (*Picea glehnii* (F. Schmidt) Mast., Pinaceae) в Санкт-Петербурге / Г. А. Фирсов, А. В. Волчанская, К. Г. Ткаченко // Вестник Волгоградского государственного университета. Серия 11. Естественные науки. – 2015. – № 2 (12). – С. 27-39.

236. Фирсова, М. К. Семенной контроль / М. К. Фирсова, д-р с.-х. наук. – 3-е изд., перераб. и доп. – Москва: Колос, 1969. – 295 с.

237. Фисюнов, А. В Сорные растения / А. В. Фисюнов. – М.: Колос, 1984. – 320 с.

238. Флора Якутии: географический и экологический аспекты / Л. В. Кузнецова и др. – Новосибирск: Наука, 2010. – 192 с.

239. Флоря, В. Н. Интродукция и акклиматизация растений в Молдавии (лекарственные, витаминоносные, медоносные) / В. Н. Флоря. – Кишинев: Шниитца, 1987. – 296 с.

240. Фомина, Т. И. Биологические особенности декоративных растений природной флоры в Западной Сибири / Т. И. Фомина. – Новосибирск: Гео, 2012. – 179 с.

241. Фомина, Т. И. Длительность хранения семян декоративных видов природной флоры / Т. И. Фомина // Садоводство. – 2008 – №12. – С. 31-35.

242. Фомина, Т. И. Особенности прорастания семян декоративных многолетников семейства Астровых (Asteraceae Dumont.) / Т. И. Фомина // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2016а. – №9 (143). – С. 25-30.

243. Фомина, Т. И. Особенности прорастания семян декоративных многолетников семейства (Caryophyllaceae Juss.) / Т. И. Фомина // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2016б. – №8 (142). – С. 79-83.

244. Фомина, Т. И. Особенности прорастания семян декоративных многолетников семейства губоцветных (Lamiaceae Martinov) / Т. И. Фомина // Известия Уфимского научного центра РАН. – 2018. – №4. – С. 60-64.

245. Фролов, Ю.М. Родиола розовая на европейском северо-востоке / Ю.М.Фролов, И.И. Полетаева. – Екатеринбург: УрО РАН, 1998. – 189 с.

246. Хорошайлов, Н.Г. Длительное хранение семян /Н.Г. Хорошайлов, Н.В. Жукова / Отв. ред. д. с.-х. н., проф. Н.Г. Хорошайлов // ВАСХНИЛ. Бюллетень ВНИИ растениеводства имени Н.В. Вавилова. – Ленинград.: 1978. Вып. 77. – 74 с.

247. Хорошайлов, Н.Г., Длительное хранение семян мировой коллекции ВИР / Н.Г.Хорошайлов, Н.В.Жукова // Бюлл. ВИР. -Л., 1978. Вып.77. – С. 9-19.

248. Цингер, Н. В. Семя, его развитие и физиологические свойства / Н. В. Цингер. – М.: Наука, 1958. – 284 с.

249. Чуваев, П. П. Связь физиолого-биохимических особенностей прорастания семян ряда интродуцентов с их систематическим положением / П. П. Чуваев, А. В. Шерстеникина // Биол. основы семеноведения и семеноводства интродуцентов. – Новосибирск, 1974. – С. 112-115

250. Чуваев, П. П. Физиология прорастания семян ряда интродуцентов в связи с их систематической принадлежностью / П. П. Чуваев, А. В. Шерстеникина // Интродукция растений. – Минск: Наука и техника. – 1976. – С. 147-158.

251. Шацкая, М. Г. Некоторые биологические особенности эфемеровых растений / М. Г. Шацкая. – Ташкент: Наука, 1965. – 96 с.

252. Шашко, Д. И. Климатические условия земледелия Центральной Якутии / Д. И. Шашко. – М.: Наука, 1961. – 257 с.

253. Шеин, А. А. Морфологические и физиолого-биохимические характеристики *Anemone sylvestris* (Ranunculaceae) в разных экологических условиях произрастания в Центральной Якутии / А. А. Шеин, Д. В. Габышев, Г. В.

Филиппова, И. А. Прокопьев // Растительный мир Азиатской России. – 2013. – № 1(11). – С. 103–107.

254. Шеметова, Т. А. Новый вид из рода *Astragalus* L. (Fabaceae) из Якутии / Т. А. Шеметова, Д. Н. Шауло, М. Н. Ломоносова // Turczaninowia. – 2013. – №4. – С. 5-7.

255. Шенников, А. П. Луговая растительность СССР / А. П. Шенников // Растительность СССР. – М.; Л.: Наука, 1938. – Т. 1. – С. 429

256. Шилова, И. В. Особенности прорастания семян кровохлебки лекарственной при интродукции в условиях г. Саратова / И. В. Шилова, О. В. Григорьева // Бюллетень Ботанического сада Саратовского гос. ун-та. – 2007. – №6. – С. 75-79.

257. Юдин, С. И. Особенности семенного размножения *Adonis vernalis* в национальном ботаническом саду им. Н.Н. Гришко НАН Украины / С. И. Юдин // Бюлл. ГБС. – 2005. – Вып. 189. – С. 83-90.

258. Янишевский, Д. Е. Увеличение продолжительности жизни быстро теряющих всхожесть семян / Д. Е. Янишевский, Н. В. Первухина // Сов. бот. – 1941. – № 3 – С. 80-86.

259. Alexander, H. M. Experimental ecological genetics in Plantago: X. The effects of maternal temperature on seeds and seedling characters in P. lanceolata / H. M. Alexander, R. D. Wulff // J. of Ecology. – 1985. – V. 73. – P. 271-282. doi: 10.2307/2259783

260. Baskin, J. M., A classification system of seed dormancy / J. M. Baskin, C. Baskin // Seed science Research – 2004. – 14(01) – P. 1-16. DOI: 10.1079/SSR2003150

261. Baskin, C. C. Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. Second. / C. C. Baskin, J.M. Baskin. – San Diego: Academic Press; 2014. – 1600 p.

262. Baskin, J. M. Physiology of dormancy and germination to seed bank ecology / J. M. Baskin, C. C. Baskin // Ecology of soil seed banks. London: Academic Press, 1989. – P. 53-66.

263. Baskin, J. M. Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination / J. M. Baskin, C. C. Baskin – London: Academic Press, 1998. – 700 p.

264. Billings, W.D., The Ecology of Arctic and Alpine Plants. / W.D. Billings, H.A. Mooney // Biological Reviews – 1968. – 43(4) – P. 481-529.

265. Bliss, L.C. Adaptations of Arctic and Alpine Plants to Environmental Conditions / L.C. Bliss // Arctic Institute of North America – 1962 – Vol.15., №. 2. pp. 117-144

266. Bliss, L. C. Seed germination in Arctic and Alpine species / L. C. Bliss. – Arctic, 1958. – Vol. 11, №2. – P. 180-188.

267. Burns, J. H. More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. / J. H. Burns, S.Y. Strauss // Proc Natl Acad Sci. – 2011. – Vol. 108, № 13 – P. 5302-5307. doi: 10.1073/pnas.1013003108

268. Carta, A. Plant regeneration from seeds responds to phylogenetic relatedness and local adaptation in Mediterranean Romulea (Iridaceae) species / A. Carta, S. Hanson, J. V. Müller // Ecol Evol. – 2016. – Vol. 6, № 12 – P. 4166-4178. doi: 10.1002/ece3.2150

269. Cavender-Bares, J. The merging of community ecology and phylogenetic biology / J. Cavender-Bares, K. H. Kozak, P. V. A. Fine, S. W. Kembel // Ecol Lett. – 2009. – Vol. 12, № 7. – P. 693-715. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x

270. Donohue, K. Phytochrome mediates germination responses to multiple seasonal cues / K. Donohue, M. S. Heschel, G. C. et al. // Plant Cell Environ. – 2007. – Vol. 30. – P. 202-212. doi:10.1111/j.1365-3040.2006.01619.x

271. Dowsett, C. A. Adaption of a technique for the accelerated ageing of weed seeds to evaluate their longevity / C. A. Dowsett, T.K. James, P. D. Trivedi // New Zealand Plant Protection. – 2012. – Vol. 65. – P. 69-73.

272. El Balla, M. M. A. Effects of time of water stress on flowering, seed yield and seed quality of common onion (Allium cepa L.) under the arid tropical conditions of Sudan / M. M. A. El Balla, A. Hamid Abdelbagi, A. H. A. Abdelmageed // Agricultural Water Management. – 2013. – Vol.121 (C). – P.149-157. doi:10.1016/j.agwat.2013.02.002

273. Ewart, A. J. On the longevity of seeds / A. J. Ewart. – Proc. Roy. Soc. Victoria. 1908 – Vol. 21. – P. 1-210.

274. Finch-Savage, W.E. Seed dormancy and the control of germination / W. E. Finch-Savage, G. Leubner-Metzger // New Phytologist. – 2006. – Vol. 171, № 3. – P. 501-523. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01787.x

275. Frank, D. Biologisch-ökologische daten zur flora in der DDR. / D. Frank, S. Klotz. – Halle-Wittenberg: Martin-Luther-Universität, 1988. – 110 p.

276. Genebank Standarts. Rome: Agriculture Organization of the United Nations, International Plant Genetic Resources Institute. – 1994. – 13 p.

277. Grime, J. P. Comparative Plant Ecology: a Functional Approach to Common British Species. / J. P. Grime, J. G. Hodson, R. Hunt. – London: Unwin Hyman, 1988. – 742 p.

278. Grime, J.P. A comparative study of germination characteristics in a local flora / J.P. Grime, G. Mason, A.V. Curtis, J. Rodman, S.R. Band, M.A.G. Mowforth, A.M. Neal, and S. Shaw // Journal of Ecology – 1981. – 69. – P. 1017–1059.

279. Haberlandt, F. Der allgameine Landwirtschaft Pflanzenbau / F. Haberlandt. – 1879. – 760 p.

280. Harniss, R. O. Yearly variation in germination in three subspecies of big sagebrush Harniss R. O., Medonough W. T. // J. Range Manage. – 1976. – Vol. 29. – P. 167-168.

281. Harper, J. L. The ecological significance of dormancy / Harper J. L. // in Proceedings of the IV international congress of crop protection. Braunschweig, Internationalen Pflanzenschutz-Koneresses. – 1959. – P. 415-420.

282. Kershengolts, B. M. Preservationof the gene poolof plants under permafrost conditions / B. M. Kershengolts, G. V. Filippova, A. A. Shein, I. A. Prokopiev, I. F. Zhimulev, N. P. Goncharov, R. V. Zhang // State, advantages, and Russian Journal of Genetics: Applied Research. 2013. Т. 3. № 1. С. 35–39. URL: https://elibrary.ru/item.asp?id=20436893

283. Khlebnyy, E. S. New data on the project – «Cryopreservation of plant seeds in the permafrot” / E. S. Khlebnyy, G. V. Philippova, B. M. Kerschengoltz et al. // Cryobiology. – 2011. – Vol. 63. Iss. 3. – P. 327.

284. Kinzel, W. Frost und Licht als beeinflussende Krafite bei der Samenkeimung / W. Kinzel. – Stuttgart, 1920. – 170 p.

285. Koller, D. Preconditioning of germination in lettuce at time of fruit ripening / D. Koller // American Journal of Botany. – 1962. – V. 49. – P. 841-844. doi:10.1002/j.1537-2197.1962.tb15017.x

286. Kondo, T. Seed dormancy in Trillium camschatcense (Melanthiaceae) and the possible roles of light and temperature requirements for seed germination in forests / T. Kondo, M. Mikubo, K. Yamada, J. L. Walck, S.N. Hidayati // American Journal of Botany – 2011. Vol. 98, № 2. – P. 215-226 DOI: 10.3732/ajb.1000151

287. Lacey, E. P. Parental effects on seed mass: Seed coat but not embryo/endosperm effects / E. P. Lacey, S. Smith, A. L. Case // American J. of Botany. – 1997. – V. 84. № 11. – P. 1617-1620. doi:10.2307/2446624

288. Lang, G.A. Dormancy: A new universal terminology / G.A. Lang // HortScience – 1987. – 22. – P. 817-820.

289. Lang, G.A. Dormancy: Toward a reduced, universal terminology / G.A. Lang, J.D. Early, N.J. Arroyave, R.L. Darnell, G.C. Martin, G.W. Stutte // HortScience – 1985. – 20. – P. 809-812.

290. Lang, G.A. Endo-, para-, and ecodormancy: Physiological terminology and classification for dormancy research. / G.A. Lang, J.D. Early, G.C. Martin, R.L. Darnell // HortScience – 1987. – 22. P. 371-377.

291. Luzuriaga, A. L. Environmental maternal effects on seed morphology and germination in Sinapis arvensis (Cruciferae) / A. L. Luzuriaga, A. Escudero, F. PE Rez-garcia // Weed Research. – 2006. – V. 46. – P. 163-174. doi:10.1111/j.1365-3180.2006.00496.x

292. Martin, A. C. The comparative internal morphology of seeds / A. C. Martin // Amer. Midland Natutalist. – V. 36. – 1946. – C. 513-660.

293. Moles, A. T. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature / A. T. Moles, M. Westoby // J. Ecol. – 2004. – V. 92. – 372 - 383.

294. Ohga, I. On the structure of some ancient, but still viable fruits of Indian lotus, with special reference to their prolonged dormancy / I. Ohga // Jap. J. Bot. 1926. - Vol. 3 - P. 1-20.

295. Öpik, H. The physiology of flowering plants / H. Öpik, S. Rolfe // Cambridge University Press. Cambridge UK. 4th edn. – 2005. – P 270-317

296. Rees, M. Evolutionary ecology of seed dormancy and seed size / M. Rees, J. Silvertown, M. Franco, J. L. Harper (editors) // Plant life histories. – Cambridge University Press, 1997. – P. 121-142.

297. Rolston, M. P. Water impermeable seed dormancy / M. P. Rolston // Botanical Review. – 1978. – V. 44. – № 3. – P. 365-396.

298. Rosbakh, S. Initial temperature of seed germination as related to species occurrence along a temperature gradient / S. Rosbakh, P. Poschlod // Funct. Ecol. – 2015. — V. 29. – P. 5-14.

299. Scharfetter, R. Klimarhytmik, Vegetations-rhytmik und Formations-rhytmik. Studien zur Bestimmung der Heimat der Pflanzen / R. Scharfetter // Osterreich. Botan. Z. – 1922. – Vol. 71. – P. 153-171.

300. Schmid, B. Effects of maternal and paternal environment and genotype on offspring phenotype in Solidago altissima L. / B. Schmid, C. Dolt // Evolution. – 1994. – Vol. 48. – P. 1525-1549. doi: 10.1111/j.1558-5646.1994.tb02194.x

301. Sharifzadeh, F. The effects of different maturation conditions on seed dormancy and germination of Cenchrus ciliaris / F. Sharifzadeh, A. J. Murdoch // Seed Science Research. – 2000. – Vol. 10, № 4. – P. 447-457. doi: 10.1017/S0960258500000490

302. Söyrinki, N. Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo-Lapplands / N. Söyrinki // Ann. bot. Soc. Zool. Bot. Fennicae Vanamo. – 1938-1939. – Vol. 11(1); 14(1).

303. Stanton, M. L. Seed variation in wild radish: effect of seed size on components of seedling and adult Fitness / M. L. Stanton // Ecology. – 1984. – Vol. 65. – P. 1105-1112. doi: 10.2307/1938318

304. Storozheva, N. N. Experience and perspectives preservation of agro-biodiversity under permafrost / N. N. Storozheva // Emerging Threats for Human Health Impact of Socioeconomic and Climate Change on Zoonotic Diseases Program and Abstract Book. Yakut Sate Agricultural Academy. Institute of Biological Problems of Cryolithozone SB RAN; North-Eastern Federal University in Yakutsk; University of Hohenheim; Yakut Scientific Research Institute of Agriculture; LLC Scientific & production center “Khotu-Bact”. 2018. С. 59. URL: https://elibrary.ru/item.asp?id=35438608

305. Thompson, K. Are seed dormancy and persistence in soil related? / K. Thompson, R. M. Ceriani, J. P. Bakker, R. M Bakker. // Seed Science Research. – 2003. – V. 13. – № 2. – P. 97-100.

306. Thompson, P.A. Germination of Caryophyllaceae at low temperatures in relation to geographical distribution. / P.A. Thompson // Nature. – 1968. – 217. – P. 1156-1157

307. Thomson, K. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats / K. Thomson, J. P. Grime // Journal of Ecology. – 1979. – V. 67. – № 3. – P. 893-921.

308. Tielbörger, K. Can seeds predict their future? Germination strategies of density-regulated desert annuals / K. Tielbörger, A. Valleriani // Oikos. – 2005. – V. 111. – P. 235-244. doi:10.1111/j.0030-1299.2005.14041.x

309. Vleeshouwers, L. M. Redefining seed dormancy: an attmept to integrate physiology and ecology / L. M. Vleeshouwers, H. J. Bouwmeester, C. M. Karssen // J Ecol. – 1995. – V. 83. – P. 1031-1037.

310. Walder, T. Temperature and drought drive differences in germination responses between congeneric species along altitudinal gradients / T. Walder, B. Erschbamer // Plant Ecol. Springer Netherlands. – 2015. – V. 216. – P. 1297-1309. doi: 10.1007/s11258-015-0509-1

311. Werker, E. Seed dormancy as explained by the anatomy of embryo envelopes / E. Werker // Israel Journal of Botany. – 1980-1981. – V. 29. – № 1/4. – P. 22-44.140

312. Wright, K. J. Influence of soil moisture on the competitive ability and seed dormancy of Sinapis arvenis in spring wheat / K. J. Wright, G. P. Seavers, N. C. B. Peters, M. A. Marshall // Weed Research. – 1999. – V. 39. – P. 309-317. doi:10.1046/j.1365-3180.1999.00147.x

313. Wröbel, M. Metabolism of phenolic compounds in Vitis riparia seeds during stratification and during germination under optimal and low temperature stress conditions / M. Wröbel, M. Karamac, R. Amarowicz, E. Fröczek, S. Weidner // Acta Physiol Plant. – 2005. – V 27. – P. 313-320.

314. Zhang, R. Effect of population, collection year, after-ripening and incubation condition on seed germination of Stipa bungeana / R. Zhang, J. M. Baskin, C. C. Baskin et al. // Scientific Reports. – 2017. – V. 7. – P. 1-11. doi:10.1038/s41598-017-14267-2

Приложение 1

Список видов, включенных в эксперимент, место сбора исходных образцов, их фитоценотическая и экологическая характеристика

Вид	Место сбора исходного растительного материала	Фитоценотическая группа	Экологическая группа
1	2	3	4
Acetosa thyrsiflora (Fingerh.) A. et D. Love**	окр. г. Якутск	луговой	мезоксерофит
Achillea millefolium L.	окр. г. Якутск	степной	ксеромезофит
Aconitum barbatum Pers.**	окр. г. Якутск	луговой	мезофит
Aconitum kusnezoffii Reichb.	Хангаласский р-н, окр. п. Исить	лесной	мезофит
Aconitum volubile Pall.*	Олекминский р-н, окр. г. Олекминск	лесной	мезофит
Actaea erythrocarpa Fisch.	Намский р-н, окр. с. Намцы	лесной	мезофит
Adonis sibirica Patrin*	окр. п. Маган	лесной	ксеромезофит
Agropyron cristatum (L.) Beauv.	окр. г. Якутск	степной	ксерофит
Allium prostratum Trev.*,**	окр. г. Якутск	степной	ксерофит
Allium ramosum L.*	окр. г. Якутска	степной	мезоксерофит
Allium schoenoprasum L.	окр. пос. Жатай	луговой	мезофит
Allium senescens L.	окр. г. Якутск	степной	ксерофит
Allium splendens Willd. Ex Schult et Schult. fil. **	окр. БС СВФУ	степной	ксеромезофит
Alopecurus arundinaceus Poiret	окр. г. Якутск	луговой	мезогигрофит
Alyssum lenense Adams**	окр. г. Якутск	степной	ксерофит
Alyssum obovatum (C.A.Mey.) Turcz	окр. Кангалассы	степной	ксерофит
Androsace incana Lam.	Хангаласский р-н, Ленские Столбы	степной	мезоксерофит
Androsace maxima L.	окр. г. Якутск	степной	ксерофит
Androsace septentrionalis L.	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Anemone sylvestris L.	окр. г. Якутск	степной	ксеромезофит
Anemonidium dichotomum (L.) Holub.	Хангаласский р-н, окр. п. Исить	луговой	мезофит
Aquilegia glandulosa Fisch. ex Link*	Хр. Удокан	альпийский	мезофит
Aquilegia parviflora Ledeb.	окр. г. Якутск	лесной	мезофит
Aquilegia sibirica Lam.*	окр. г. Мирный	луговой	мезофит
Arabis pendula L.	окр. г. Якутск	сорный	Мезофит

Продолжение приложения 1

1	2	3	4
Armeria scabra Pall. ex Roem. et Schult.	окр. г. Якутск	луговой	мезоксерофит
Arnica iljinii (Maguire)Iljin	Таттинский р-н, Мамонтова гора, устье р. Алдан	луговой	ксеромезофит
Artemisia commutata Bess.	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Artemisia dracunculus L.	окр. п. Табага	степной	мезоксерофит
Artemisia frigida Willd.	окр. г. Якутск	степной	ксерофит
Artemisia jacutica Drob.	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Artemisia remotiloba Krasch. ex Poljak*	Амгинский район, р. Туора	луговой	мезоксерофит
Artemisia tanacetifolia L.	окр. г. Якутск	лесной	мезофит
Artemisia vulgaris L.	окр. г. Якутск	сорный	мезофит
Aster alpinus L.	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Aster sibiricus L.	окр. г. Якутск	лесной	мезофит
Astragalus danicus Retz.	окр. г. Якутск	лесной	ксеромезофит
Astragalus inopinatus Boriss	окр. г. Якутск	степной	ксерофит
Astragalus lenensis Shemetova, Schaulo et Lomon.*	окр. г. Якутск	степной	ксерофит
Astragalus suffruticosus DC.	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Astragalus zhiganicus L. Kuzn.*	окр. п. Жиганск устье р. Кыстатыам в низовье р. Лена	степной	мезоксерофит
Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern.	окр. г. Якутск	Водно-болотный	гигрофит
Bergenia crassifolia (L.) Tritsch*	Хр. Удокан, верхнее течение р. Токко	альпийский	ксеромезофит
Bupleurum sibiricum Vest	Хангаласский р-н, долина р. Буотама	степной	мезоксерофит
Cacalia hastata L.	Усть - Алданский р-н, устье р. Алдан	лесной	мезофит
Calla palustris L.	окр. г. Якутск	водно-болотный	гидрофит
Callianthemum isopyroides (DC.) Witasek*	Нерюнгринский р-н, окр. п. Чульман	альпийский	мезофит
Campanula dasyantha Bieb.	окр. п. Верхняя Амга	лесной	мезофит
Campanula glomerata L.	окр. г. Якутск	луговой	мезоксерофит
Campanula punctata Lam.	Намский тракт, 31-й км	лесной	ксеромезофит
Capsella bursa-pastoris (L.) Medicus	окр. г. Якутск	сорный	мезофит
Cerastium maximum L.	Намский р-н, окр. с. Хатырык	лесной	мезофит
Chamerion angustifolium (L.) Holub	окр. г. Якутск	лесной	ксеромезофит

Продолжение приложения 1

1	2	3	4
Chelidonium majus L.	Хангаласский р-н, Ленские Столбы	лесной	мезофит
Chenopodium album L.	окр. г. Якутск	сорный	мезофит
Chrysanthemum zawadskii Herbich.	Хангаласский р-н, Ленские Столбы	лесной	ксеромезофит
Clausia aprica (Stephan) Korn.-Tr.	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Cleistogenes squarrosa (Trin.) Keng*	окр. п. Кангалассы, Кангаласский мыс	степной	ксерофит
Cnidium davuricum (Jarq.) Turcz. ex Fisch. et C.A.Mey	окр. г. Якутск	луговой	мезофит
Comarum palustre L.	Вилюйский тракт, 41-й км	водно-болотный	гигрофит
Crepis tectorum L.	Вилюйский тракт	степной	ксеромезофит
Dasystephana macrophylla (Pall.) Zuev	окр. г. Якутск	лесной	ксеромезофит
Dasystephana decumbens (L.f.) Zuev	Мегино-Кангаласский р-н, окр. с. Тумул	степной	мезоксерофит
Delphinium cheilanthum Fisch.	Горный р-н, р.Тымпынай	лесной	мезофит
Delphinium elatum L.	Хангаласский р-н, окр. с. Исить	луговой	мезофит
Delphinium grandiflorum L.*	Мегино-Кангаласский р-н, окр. с. Хаптагай	степной	ксеромезофит
Descurainia sophia (L.) Webb ex Prantl	окр. г. Якутск	сорный	ксеромезофит
Dianthus superbus L.*	окр. г. Якутск	лесной	ксеромезофит
Dianthus versicolor Fisch. ex Link	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Draba sibirica (Pall.) Thell.	Устье р. Буотама	луговой	мезофит
Dracocephalum jacutense Peschkova*	Кобяйский р-н, окр. п. Сангар	степной	ксерофит
Dracocephalum nutans L.	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Dracocephalum ruyschiana L.	Горный р-н, окр. п. Магарасс	степной	мезоксерофит
Elytrigia repens (L.) Nevski	Хангаласский р-н, окр. п. Булгунняхтах	сорный	мезоксерофит
Ephedra monosperma C.A.Mey.*	окр. г. Якутск	степной	ксерофит
Eremogone saxatilis (L.) Ikonn	окр. г. Якутск	степной	ксерофит
Eritrichium sericeum DC.	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Erodium cicutarium (L.) L'Her.	окр. г. Якутск	сорный	ксеромезофит
Euphorbia esula L.	окр. г. Якутск	лесной	ксеромезофит
Festuca komarovii Krivot.*	окр. г. Олекминск	альпийский	мезоксерофит
Festuca rubra L.	окр. г. Якутск	луговой	мезофит

Продолжение приложения 1

1	2	3	4
Filipendula palmata (Pall.) Maxim.	окр. п.Тулагино	лесной	мезофит
Gagea pauciflora (Turcz. ex Trautv.) Ledeb.*,**	окр. г. Якутск	степной	ксерофит
Galatella dahurica DC.	окр. г. Якутск	лесной	ксеромезофит
Galium boreale L.	Хангаласский улус, Ленские Столбы	степной	ксеромезофит
Galium verum L.**	окр. г. Якутск	степной	ксеромезофит
Geranium pratense L.	окр. г. Якутск	луговой	мезофит
Geranium pseudosibiricum J. Mayer	Вилюйский тракт	лесной	ксеромезофит
Geum aleppicum Jacq.	окр. г. Якутск	луговой	мезофит
Goniolimon speciosum (L.) Boiss.**	окр. г. Якутск	степной	ксерофит
Gypsophylla altissima L.	окр. г. Якутск	луговой	мезоксерофит
Hedysarum dasycarpum Turcz.	окр. г. Якутск	луговой	ксеромезофит
Hedysarum gmelinii Ledeb.*	Олекминский р-н, окр. п. Абага	степной	мезоксерофит
Hemerocallis minor Mill.*	Олекминский район, р. Большой Сиктях	луговой	мезофит
Heracleum dissectum Ledeb.	окр. г. Якутск	лесной	ксеромезофит
Hesperis sibirica L.	о. Хатыстах	лесной	мезофит
Heteropappus biennis (Ledeb.) Tamamsch. ex Grubov	окр. г. Якутск	луговой	мезоксерофит
Hieracium umbellatum L.	окр. п. Маган	лесной	ксеромезофит
Hordeum brevisubulatum (Trin.) Link	окр. г. Якутск	луговой	мезофит
Hordeum jubatum L.	окр. г. Якутск	сорный	ксеромезофит
Hypericum attenuatum Choisy	Амгинский район, 7-ми км ниже пос. Верхняя Амга	степной	ксеромезофит
Inula britannica L.	Намский р-н, окр. с Атамай	луговой	мезофит
Iris laevigata Fisch. et C.A. Mey.*	Вилюйский тракт, 41-й км	Водно-болотный	гигрофит
Iris sanguinea Donn.*	Берег р. Алдан в устье р.Учур	луговой	гигрофит
Iris setosa Pall. ex Link	окр. г. Якутск	луговой	мезогигрофит
Krascheninnikovia ceratoides (L.) Gueldenst.*	Хангаласский р-н , окр. п. Немюгюнцы	степной	ксерофит
Lappula squarrosa (Retz.) Dumort.	окр. г. Якутск	сорный	мезоксерофит
Lathyrus palustris L.	окр. г. Якутск	луговой	гигромезофит

Продолжение приложения 1

1	2	3	4
Leontopodium ochroleucum Beauv. Subsp. campestre (Ledeb.)V. Khan.	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Leonurus deminutus V. Krecz.	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Lepidium densiflorum Schrader	окр. г. Якутск	сорный	мезоксерофит
Leptopyrum fumarioides (L.) Reichenb.	окр. г. Якутск	сорный	мезоксерофит
Ligularia sibirica (L.) Cass.*	Устье р. Тимптон	Водно-болотный	гигрофит
Lilium pensylvanicum Ker.-Gawl.*,**	Мегино-Кангаласский район, с. Тумул	луговой	мезофит
Lilium pilosiusculum (Freyn) Miscz.*	Сунтарский район	луговой	мезофит
Linaria acutiloba Fisch. ex Reichenb.	окр. г. Якутск	сорный	мезоксерофит
Linum komarovii Juz.**	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Lupinaster pentaphyllus Moench	окр. г. Якутск	луговой	мезоксерофит
Melidago falcata L.	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Melilotus albus Medic.	окр. г. Якутск	сорный	ксеромезофит
Melilotus suaveolens Ledeb.	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Mertensia rivularis (Turcz.) DC.*	Усть-Майский р-н, Джугджурский хребет	альпийский	гигрофит
Mertensia sibirica (L.) G. Don fil.	Хангаласский р-н, окр. п. Исить	Водно-болотный	гигрофит
Mulgedium sibiricum Cass. ex Less.	окр. г. Якутск	лесной	мезофит
Myosotis imitata Serg.	окр. г. Якутск)	луговой	ксеромезофит
Nonea rossica Stev.	Хангаласский р-н, Долина р. Буотама	сорный	ксеромезофит
Oberna behen (L.) Ikonn.	Олекминский р-н, окр. д. Кочегарово	луговой	мезофит
Onobrychis arenaria (Kit.) DC.	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Oxytropis candicans (Pall.) DC.	окр. г. Якутск	луговой	мезоксерофит
Oxytropis pilosa (L.) DC.*	окр. п. Тулагино - Кильдямцы	степной	мезоксерофит
Oxytropis scheludjakovae Karavaevet Jurtzev*	р. Индигирка	степной	мезоксерофит
Paeonia anomala L.*	окр. г. Ленск	лесной	мезофит
Papaver jacuticum Peschkova *	окр. г. Якутск	степной	ксерофит
Parnassia palustris L.	окр. г. Якутск	луговой	мезогигрофит
Patrinia sibirica (L.) Juss.	окр. п. Верхняя Амга	лесной	ксеромезофит

Продолжение приложения 1

1	2	3	4
Patrinia rupestris (Pall.) Dufr.	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Phlojodicarpus sibiricus (Fisch. ex Spreng.) Koso-Pol.*	Хангаласский район, Ленские Столбы	степной	ксерофит
Phlomoides tuberosa (L.) Moench	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Phlox sibirica L.	окр. г. Якутск	степной	ксерофит
Phragmites australis (Gav.) Trin. ex Steud.	окр. г. Якутск	Водно-болотный	гигрофит
Plantago canescens Adams	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Plantago depressa Schlecht.	окр. г. Якутск	луговой	мезоксерофит
Plantago major L.	окр. г. Якутск	сорный	ксеромезофит
Plantago media L.	окр. г. Якутск	сорный	ксеромезофит
Polemonium boreale Adams	Хангаласский р-н, Ленские Столбы	луговой	мезофит
Polygala hybrida DC.	окр. п. Верхняя Амга	луговой	мезофит
Polygala sibirica L.*	Хангаласский р-н, Еланка	степной	мезоксерофит
Polygonatum odoratum (Mill.) Druce*	окр. г. Томмот, р. Алдан	лесной	мезофит
Potentilla anserina L.	окр. г. Якутск	луговой	мезофит
Potentilla bifurca L.	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Potentilla multifida L.**	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Potentilla nivea L.	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Potentilla pensylvanica L.	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Potentilla stipularis L.	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Potentilla tollii Trautv.*	окр. с. Верхоянья	степной	ксерофит
Pulsatilla angustifolia Turcz.	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Pulsatilla nuttalliana (DC.) Bercht et Prebl.	Вилюйский р-н, окр. г. Вилюйск	степной	мезоксерофит
Pulsatilla turczaninovii Krylov et Serg.*	Намский р-н, окр. п. Хатырык	степной	мезоксерофит
Ranunculus propinquus C.A.Mey.	окр. п. Верхняя Амга	лесной	ксеромезофит
Ranunculus turneri subsp. jacuticus (Ovcz.) Tolm.	окр. п. Верхняя Амга	луговой	мезофит
Redowskia sophiifolia Cham. et Schlecht.*	Хангаласский р-н, Ленские Столбы	степной	ксерофит
Rhodiola rosea L.*	Голец Эвота Алданское нагорье	альпийский	ксеромезофит
Rumex aquaticus L.	окр. г. Якутск	Водно-болотный	гигрофит
Rumex jacutensis Kom.*	окр. с. Верхняя Амга	Водно-болотный	гигрофит
Sanguisorba officinalis L.**	окр. г. Якутск	луговой	ксеромезофит
Saussurea alpina (L.) DC.	Вилюйский тракт, 145-й км	лесной	мезофит

Продолжение приложения 1

1	2	3	4
Saussurea amara (L.) DC.	окр. г. Якутск	сорный	мезоксерофит
Saussurea pseudoangustifolia Lipsch.*	Нерюнгринский р-н, г. Эвота	альпийский	ксерофит
Saxifraga bronchialis L.	окр. г. Якутск	степной	ксерофит
Schizonepeta multifida (L.) Briq.	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Scorzonera radiata Fisch.**	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Scutellaria baicalensis Georgi*	Алданский р-н, окр. с. Верх Амга	степной	мезоксерофит
Hylotelephium tryphillum (Haw.) Holub. **	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Serratula marginata Tausch.	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Silene amoena L.	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Solidago dahurica Kitag.	окр. п. Маган	лесной	мезофит
Sonchus arvensis L.	окр. г. Якутск	сорный	ксеромезофит
Stipa capillata L.	окр. г. Якутск	степной	ксерофит
Tanacetum vulgare L.	окр. г. Якутск	луговой	ксеромезофит
Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC.	окр. г. Якутск	луговой	ксеромезофит
Taraxacum dissectum (Ledeb.) Ledeb.	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Taraxacum officinale W.W.Web. ex F.H.Wigg.	окр. г. Якутск	луговой	ксеромезофит
Taraxacum pseudonivale Malyschev*	Хребет Удокан, в верхнем течении р. Мекю-Салаа, Бочоннохтах	альпийский	мезофит
Thalictrum contortum L.	окр. г. Якутск	луговой	мезофит
Thalictrum foetidum L.	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Thalictrum minus L.	окр. г. Якутск	лесной	мезофит
Thalictrum simplex L.	окр. г. Якутск	луговой	мезофит
Thermopsis lanceolata R. Br. subsp. *jacutica* (Czefr.) Schreter*	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Thlaspi arvense L.	окр. г. Якутск	сорный	ксеромезофит
Thymus sibiricus (Serg.) Klok. et Shost.	окр. г. Якутск	степной	ксерофит
Trifolium repens L.	окр. г. Якутск	лесной	ксеромезофит
Trollius asiaticus L.*	окр. г. Ленск	луговой	мезофит
Trollius sibiricus Schipcz.	Горный р-н, р. Тымпынай	луговой	мезофит
Valeriana alternifolia Ledeb.	окр. г. Якутск	лесной	мезофит
Veronica incana L.**	окр. г. Якутск	степной	мезоксерофит
Veronica longifolia L.	окр. г. Якутск	луговой	мезофит
Vicia amoena Fisch.	окр. г. Якутск	луговой	мезофит

Продолжение приложения 1

1	2	3	4
Vicia cracca L.	окр. г. Якутск	луговой	ксеромезофит
Viola dactyloides Schult.*	Левый берег р. Алдан в 596 км от устья	лесной	мезофит
Viola dissecta Ledeb.	Хангаласский р-н, Ленские Столбы	лесной	мезофит
Viola gmeliniana Roemer et Schult.	окр. г. Якутск	Степной	мезоксерофит
Viola mauritii Tepl.	окр. г. Якутск	лесной	ксеромезофит
Zigadenus sibiricus (L.) A. Gray**	окр. г. Якутск	лесной	ксеромезофит

Примечание: * – виды, занесенные в Красную книгу РС (Я) (2017)
** – изученные в культуре и природе

Приложение 2
Характеристика прорастания семян

Вид	СХ, мес.	Период, дни		Процент проросших семян (день)				Всхожесть, %		ГП
		НП	П	3-й	5-й	7-й	10-й	мин	макс	
1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*
Acetosa thyrsiflora	0	3	33	2	2	24	25	95	99	IB
	6	3	5	92	95	96	-	90	96	IA
Achillea millefolium	0	2	60	35	42	59	66	84	96	IБ
	5	3	3	92	100	-	-	98	100	IA
Aconitum barbatum	0	7	30	0	0	0	1	26	30	IIIA
	5	7	70	0	0	6	35	76	88	IB
Aconitum kusnezoffii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	5	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
Aconitum volubile	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	5	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
Actaea erythrocarpa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	6	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
Adonis sibirica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	6	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
Agropyron cristatum	0	3	15	0	0	12	17	43	47	II
	6	4	9	0	9	79	94	90	96	IБ
Allium prostratum	0	2	17	2	13	17	35	92	96	IB
	5	4	7	0	56	70	99	98	100	IA
Allium ramosum	0	5	20	0	0	2	4	78	80	IB
	5	4	26	0	13	54	62	92	98	IБ
Allium schoenoprasum	0	3	9	0	26	44	48	46	48	II
	6	5	14	0	15	15	26	44	64	II
Allium senescens	0	4	16	0	3	19	42	44	48	II
	5	3	11	3	10	10	24	82	94	IB
Allium splendens	0	6	16	0	0	0,5	2	78	88	IB
	5	3	16	1	88	98	99	98	100	IA
Alopecurus arundinaceus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	5	14	66	0	0	0	0	37	39	IIIБ
Alyssum lenense	0	2	21	3	10	15	24	36	43	II
	7	3	13	16	43	69	74	73	83	IБ
Alyssum obovatum	0	2	15	29	65	73	79	82	95	IA
	7	2	7	71	82	83	-	83	84	IA
Androsace incana	0	9	53	0	0	0	11	70	74	IB
	6	8	55	0	0	0	7	86	88	IB
Androsace maxima	0	6	7	0	0	3	5	4	8	IIIA
	6	3	10	2	19	53	61	60	62	IБ
Androsace septentrionalis	0	17	23	0	0	0	0	66	76	IГ
	7	6	16	0	0	40	72	80	88	IБ
Anemone sylvestris	0	10	12	0	0	0	0	77	79	IГ
	6	11	12	0	0	0	0	79	81	IГ
Anemonidium dichotomum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	5	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB

Продолжение приложения 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Aquilegia glandulosa	0	23	1	0	0	0	0	1	1	IIIБ
	6	5	16	0	0	1	1	2	3	IIIA
Aquilegia parviflora	0	13	11	0	0	0	0	82	84	IГ
	6	9	16	0	0	0	81	96	98	IБ
Aquilegia sibirica	0	14	10	0	0	0	0	92	94	IГ
	6	8	26	0	0	0	9	90	96	IB
Arabis pendula	0	4	57	0	6	7	13	28	33	IIIA
	6	3	9	30	72	77	91	90	92	IA
Arabis sagittata	0	4	7	0	1	2	3	3	7	IIIA
	6	4	7	0	57	57	59	52	59	IA
Armeria scabra	0	13	62	0	0	0	0	64	74	IГ
	6	6	13	0	0	28	52	64	76	IБ
Arnica ilijnii	0	5	5	0	0	21	28	12	28	IIIA
	6	6	15	0	0	9	30	52	54	II
Artemisia commutata	0	2	53	6	25	37	50	76	78	IБ
	5	2	31	13	35	56	62	70	77	IБ
Artemisia dracunculus	0	2	18	88	94	96	97	96	98	IA
	5	2	47	12	16	19	20	90	93	IB
Artemisia frigida	0	2	90	20	30	47	64	96	100	IБ
	5	2	67	4	17	20	23	98	100	IB
Artemisia jacutica	0	1	16	74	83	85	85	86	88	IA
	5	2	6	95	98	100	-	92	100	IA
Artemisia remotiloba	0	2	15	6	56	63	69	72	84	IA
	5	4	79	0	22	23	48	83	89	IB
Artemisia tanacetifolia	0	2	14	7	24	28	34	69	72	IB
	5	2	57	39	65	70	72	90	94	IA
Artemisia vulgaris	0	2	3	97	98	-	-	96	98	IA
	5	2	5	56	84	90	-	79	90	IA
Aster alpinus	0	3	6	0	48	88	-	87	92	IБ
	6	5	3	0	95	100	-	98	100	IA
Aster sibiricus	0	2	36	10	43	45	46	44	50	II
	5	4	32	0	4	23	33	63	65	II
Astragalus danicus	0	3	9	0	1	3	5	7	9	IIIA
	6	5	22	0	3	4	6	4	8	IIIA
Astragalus inopinatus	0	2	101	4	25	41	53	84	88	IБ
	6	3	123	1	3	4	5	23	27	IIIA
Astragalus lenensis	0	1	21	1	11	13	21	36	44	II
	7	3	10	11	22	27	36	36	40	II
Astragalus suffruticosus	0	4	22	0	1	1	7	40	52	II
	7	3	71	1	4	9	11	40	43	II
Astragalus zhiganicus	0	5	14	0	0	25	45	76	96	IB
	6	3	170	0	4	9	27	76	80	IB
Beckmannia syzigachne	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	5	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
Bergenia crassifolia	0	4	7	0	16	46	76	78	80	IБ
	6	4	10	0	3	19	71	71	73	IБ

Продолжение приложения 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Bupleurum sibiricum	0	21	25	0	0	0	0	32	34	IIIБ
	5	20	30	0	0	0	0	13	14	IIIБ
Cacalia hastata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	5	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
Calla palustris	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	5	10	57	0	0	0	1	32	36	IIIA
Callianthemum isopyroides	0	0	30	0	0	0	0	0	0	IIIB
	7	15	1	0	0	0	0	2	2	IIIБ
Campanula dasyantha	0	17	1	0	0	0	0	1	2	IIIБ
	6	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
Campanula glomerata	0	5	83	0	0	9	20	61	63	II
	6	6	58	0	0	41	55	86	90	IБ
Campanula punctata	0	10	1	0	0	0	0	2	4	IIIБ
	6	5	6	0	60	80	94	84	96	IA
Capsella bursa-pastoris	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	6	3	6	10	68	73	-	67	78	IA
Cerastium maximum	0	16	156	0	0	0	0	88	92	IГ
	6	2	9	4	60	85	95	93	100	IA
Chamerion angustifolium	0	2	4	78	98	-	-	99	100	IA
	6	4	13	0	43	49	77	80	82	IБ
Chelidonium majus	0	21	35	0	0	0	0	80	92	IГ
	6	2	9	96	96	96	97	95	97	IA
Chenopodium album	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	6	2	16	10	10	10	10	20	28	IIIA
Chrysanthemum zawadskii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	6	4	8	0	12	58	70	76	80	IБ
Clausia aprica	0	3	30	0	2	7	8	16	20	IIIA
	6	3	15	8	24	40	40	36	44	II
Cleistogenes squarrosa	0	3	18	0	11	22	29	34	40	II
	6	6	7	0	0	65	73	65	73	IБ
Cnidium davuricum	0	10	22	0	0	0	0	3	4	IIIБ
	5	6	7	0	0	2	3	5	6	IIIA
Comarum palustre	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	6	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
Crepis tectorum	0	4	11	0	37	52	72	74	76	IБ
	6	4	5	0	77	77	-	78	79	IA
Dasystephana decumbens	0	4	35	0	0	80	92	96	98	IБ
	6	5	7	0	75	75	79	80	87	IA
Dasystephana macrophylla	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	5	8	19	0	0	0	41	68	72	IB
Delphinium cheilanthum	0	13	24	0	0	0	0	2	6	IIIБ
	5	5	28	0	2	7	32	70	74	IB
Delphinium elatum	0	25	31	0	0	0	0	7	10	IIIБ
	5	14	23	0	0	0	0	5	6	IIIБ
Delphinium grandiflorum	0	5	12	0	0	4	69	94	96	IБ
	5	6	11	0	0	60	92	99	100	IБ

Продолжение приложения 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Descurainia sophia	0	5	1	0	0	1	-	1	2	IIIA
	6	2	4	87	96	96	96	98	100	IA
Dianthus superbus	0	3	41	0	57	58	70	84	98	IA
	6	3	37	2	51	63	74	94	100	IA
Dianthus versicolor	0	2	23	40	56	68	75	90	100	IA
	6	2	11	17	71	93	98	99	100	IA
Draba sibirica	0	21	20	0	0	0	0	36	44	II
	6	4	25	0	75	86	90	90	92	IA
Dracocephalum jacutense	0	2	17	46	68	68	68	74	80	IA
	6	3	7	7	59	85	87	79	89	IA
Dracocephalum nutans	0	2	23	48	78	89	90	90	92	IA
	6	3	6	28	96	96	100	96	100	IA
Dracocephalum ruyschiana	0	16	66	0	0	0	0	10	17	IIIБ
	6	9	43	0	0	0	2	20	28	IIIA
Elytrigia repens	0	13	132	0	0	0	0	30	36	IIIБ
	6	5	80	0	1	1	1	38	40	II
Ephedra monosperma	0	3	10	0	14	73	94	96	100	IБ
	6	4	7	0	5	62	98	98	100	IБ
Eremogone saxatilis	0	2	47	2	15	39	43	86	92	IB
	6	4	4	0	88	98	98	90	98	IA
Eritrichium sericeum	0	2	16	1	5	45	77	84	88	IБ
	6	3	27	55	64	70	76	80	81	IA
Erodium cicutarium	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	6	2	28	81	88	89	90	88	98	IA
Euphorbia esula	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	6	6	87	0	0	2	6	40	42	II
Festuca komarovii	0	5	26	0	0	26	81	98	100	IB
	6	2	14	7	26	60	83	84	94	IБ
Festuca rubra	0	3	14	0	13	53	72	80	84	IБ
	6	3	14	2	33	82	89	80	91	IБ
Filipendula palmata	0	29	4	0	0	0	0	1	2	IIIБ
	5	26	1	0	0	0	0	1	2	IIIБ
Gagea pauciflora	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	7	7	14	0	0	29	67	95	99	IБ
Galatella dahurica	0	6	1	0	0	1	-	1	2	IIIA
	5	4	16	0	2	3	3	2	4	IIIA
Galium boreale	0	5	16	0	0	1	2	2	3	IIIA
	6	13	9	0	0	0	0	6	10	IIIБ
Galium verum	0	6	33	0	0	8	45	90	94	IB
	6	7	8	0	0	62	82	74	86	IБ
Geranium pratense	0	6	101	0	0	2	4	70	80	IB
	6	9	32	0	0	0	1	38	46	II
Geranium pseudosibiricum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	6	5	56	0	12	15	19	30	33	IIIA
Geum aleppicum	0	8	51	0	0	0	32	97	100	IB
	6	5	8	0	63	97	98	98	100	IA

Продолжение приложения 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Goniolimon speciosum	0	2	12	2	13	42	54	56	62	IБ
	6	2	7	36	94	94	-	92	98	IA
Gypsophila altissima	0	3	5	0	68	89	-	88	92	IA
	6	3	5	20	60	84	-	84	96	IA
Hedysarum dasycarpum	0	11	1	0	0	0	0	2	4	IIIБ
	6	17	171	0	0	0	0	20	21	IIIБ
Hedysarum gmelinii	0	3	21	0	14	67	84	98	100	IБ
	6	5	21	0	0	10	25	58	68	II
Hemerocallis minor	0	5	16	0	0	2	27	98	100	IB
	6	8	20	0	0	0	11	98	100	IB
Heracleum dissectum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	6	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
Hesperis sibirica	0	4	52	0	1	1	1	7	9	IIIA
	6	3	11	8	89	92	92	90	94	IA
Heteropappus biennis	0	2	8	3	63	80	82	80	84	IA
	6	3	13	20	72	79	80	83	94	IA
Hieracium umbellatum	0	2	17	8	58	66	69	72	74	IA
	6	3	8	4	8	36	48	40	48	II
Hordeum brevisubulatum	0	3	52	0	1	3	4	65	69	II
	6	5	105	0	12	22	25	36	38	IIIA
Hordeum jubatum	0	29	75	0	0	0	0	23	27	IIIБ
	6	5	49	0	2	3	3	5	7	IIIA
Hylotelephium tryphillum	0	1	28	20	45	68	71	82	86	IБ
	6	3	74	17	64	71	75	80	89	IA
Hypericum attenuatum	0	12	29	0	0	0	0	17	19	IIIБ
	6	5	9	0	38	38	76	86	90	IБ
Inula britannica	0	7	1	0	0	0	1	1	2	IIIA
	6	5	10	0	4	5	6	8	10	IIIA
Iris laevigata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	6	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
Iris sanguinea	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	6	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
Iris setosa	0	12	4	0	0	0	0	1	2	IIIБ
	6	9	10	0	0	0	1	2	8	IIIA
Krascheninnikovia ceratoides	0	2	5	14	14	73	-	70	74	IБ
	6	0	2	100	-	-	-	100	100	IA
Lappula squarrosa	0	1	4	26	43	-	-	40	48	II
	6	3	4	90	96	100	-	98	100	IA
Lathyrus palustris	0	6	47	0	0	3	24	68	72	IB
	6	3	5	4	4	4	-	4	8	IIIA
Leontopodium ochroleucum subsp. campestre	0	2	4	9	66	-	-	70	74	IA
	6	3	4	2	46	48	-	44	48	II
Leonurus deminutus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	6	3	9	31	67	72	74	72	76	IA
Lepidium densiflorum	0	2	10	29	74	85	86	86	88	IA
	6	3	5	91	95	99	-	96	100	IA

Продолжение приложения 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Leptopyrum fumarioides	0	4	50	0	14	21	22	92	96	IB
	6	4	12	0	67	93	96	90	100	IA
Ligularia sibirica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	6	13	87	0	0	0	0	8	10	IIIБ
Lilium pensylvanicum	0	7	11	0	0	0	39	95	96	IB
	6	8	11	0	0	0	24	90	94	IB
Lilium pilosiusculum	0	8	12	0	0	0	2	85	91	IB
	6	8	12	0	0	0	84	90	92	IБ
Linaria acutiloba	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	6	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
Linum komarovii	0	3	44	0	24	53	64	74	80	IБ
	6	6	3	0	0	80	-	80	86	IБ
Lupinaster pentaphyllus	0	3	191	0	4	19	24	50	54	II
	6	2	66	7	7	7	7	10	12	IIIA
Melidago falcata	0	2	6	4	6	8	-	8	12	IIIA
	6	2	86	4	8	18	24	38	40	II
Melilotus albus	0	1	155	7	43	53	58	81	83	IБ
	6	3	17	1	1	2	4	18	22	IIIA
Melilotus suaveolens	0	1	69	16	41	48	49	53	54	II
	6	5	54	0	3	4	6	11	14	IIIA
Mertensia rivularis	0	7	4	0	0	0	2	2	4	IIIA
	6	Опыт не проводился из-за отсутствия семян								
Mertensia sibirica	0	7	17	0	0	0	1	2	3	IIIA
	6	8	17	0	0	0	1	8	10	IIIA
Mulgedium sibiricum	0	6	60	0	0	1	2	3	4	IIIA
	6	5	40	0	12	16	16	22	24	IIIA
Myosotis imitata	0	3	21	0	19	37	49	60	62	II
	6	4	16	0	48	69	91	94	96	IБ
Nonea rossica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	6	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
Oberna behen	0	2	29	8	61	62	64	84	90	IA
	6	3	2	95	99	-	-	99	100	IA
Onobrychis arenaria	0	4	183	0	4	5	13	62	69	II
	6	4	187	0	1	2	3	49	69	II
Oxytropis candicans	0	1	161	7	12	13	15	34	40	II
	6	7	19	0	0	1	3	26	32	IIIA
Oxytropis pilosa	0	4	36	0	1	3	15	92	98	IB
	6	3	117	1	1	1	1	11	15	IIIA
Oxytropis scheludjakovae	0	3	29	0	2	4	10	22	28	IIIA
	6	2	43	10	16	19	20	21	25	IIIA
Paeonia anomala	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	6	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
Papaver jacuticum	0	5	12	0	0	16	32	40	48	II
	6	5	10	0	26	72	92	98	100	IБ
Parnassia palustris	0	4	29	0	2	52	63	70	74	IБ
	6	7	11	0	0	1	6	15	22	IIIA

Продолжение приложения 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Patrinia rupestris	0	7	37	0	0	0	5	52	62	II
	6	4	25	0	36	40	48	80	84	IB
Patrinia sibirica	0	5	16	0	0	2	5	76	86	IB
	6	5	34	0	4	24	32	88	92	IB
Phlojodicarpus sibiricus	0	23	29	0	0	0	0	10	20	IIIБ
	6	12	7	0	0	0	0	6	8	IIIБ
Phlomoides tuberosa	0	3	24	0	43	49	70	74	78	IБ
	6	4	9	0	82	92	94	94	98	IA
Phlox sibirica	0	3	27	0	11	17	27	82	92	IB
	6	4	6	0	29	57	98	88	98	IБ
Phragmites australis	0	16	1	0	0	0	0	1	2	IIIБ
	6	15	9	0	0	0	0	7	9	IIIБ
Plantago canescens	0	4	30	0	1	5	10	24	32	IIIA
	6	3	6	7	97	98	-	96	100	IA
Plantago depressa	0	3	35	0	5	50	61	86	90	IБ
	6	4	5	0	40	82	-	88	95	IБ
Plantago major	0	2	8	80	99	99	100	99	100	IA
	6	3	5	45	60	71	-	71	71	IA
Plantago media	0	3	4	0	22	31	-	28	32	IIIA
	6	4	2	0	92	-	-	90	92	IA
Polemonium boreale	0	2	39	1	2	2	4	14	28	IIIA
	6	5	12	0	1	1	3	5	6	IIIA
Polygala hybrida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	6	6	29	0	0	4	4	10	14	IIIA
Polygala sibirica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	6	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
Polygonatum odoratum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	5	14	29	0	0	0	0	66	70	IIIБ
Potentilla anserina	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	6	13	3	0	0	0	0	96	100	IГ
Potentilla bifurca	0	4	12	0	1	16	25	30	31	IIIA
	6	5	50	0	1	2	4	90	91	IB
Potentilla multifida	0	4	17	0	10	52	82	88	94	IБ
	6	4	8	0	80	83	89	90	96	IA
Potentilla nivea	0	2	21	14	56	67	75	86	96	IA
	6	6	10	0	0	78	93	94	98	IБ
Potentilla pensylvanica	0	3	40	0	16	48	55	78	80	IБ
	6	7	3	0	0	88	100	88	100	IБ
Potentilla stipularis	0	2	21	4	16	18	28	58	60	II
	6	4	15	0	87	87	88	88	90	IA
Potentilla tollii	0	2	6	21	39	52	-	54	58	IБ
	6	3	21	0	68	68	80	84	100	IA
Pulsatilla angustifolia	0	9	29	0	0	0	3	82	88	IB
	7	10	11	0	0	0	2	76	88	IB
Pulsatilla nuttalliana	0	11	22	0	0	0	0	26	30	IIIБ
	7	9	14	0	0	0	1	62	72	IB

Продолжение приложения 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Pulsatilla turczaninovii	0	11	23	0	0	0	0	58	60	II
	7	4	13	0	4	4	44	72	76	IВ
Ranunculus propinquus	0	23	54	0	0	0	0	96	100	IГ
	6	25	5	0	0	0	0	4	6	IIIБ
Ranunculus turneri subsp. jacuticus	0	23	50	0	0	0	0	92	96	IГ
	6	17	13	0	0	0	0	8	10	IIIБ
Redowskia sophiifolia	0	3	51	0	10	15	24	61	79	IВ
	7	4	26	0	12	12	70	75	78	IБ
Rhodiola rosea	0	3	46	0	8	15	28	32	40	IIIA
	6	7	31	0	0	0	3	22	30	IIIA
Rumex aquaticus	0	3	3	0	3	-	-	3	5	IIIA
	6	6	54	0	0	5	12	13	15	IIIA
Rumex jacutensis	0	4	55	0	12	13	16	36	40	IIIA
	6	Опыт не проводился из-за отсутствия семян								
Sanguisorba officinalis	0	2	8	2	65	73	75	72	79	IA
	6	3	16	6	66	76	82	84	92	IA
Saussurea alpina	0	8	1	0	0	0	1	1	2	IIIA
	6	7	2	0	0	1	-	1	2	IIIA
Saussurea amara	0	3	19	0	2	3	4	4	6	IIIA
	6	7	5	0	0	65	72	64	76	IБ
Saussurea pseudoangustifolia	0	10	16	0	0	0	0	3	7	IIIБ
	6	4	79	0	1	2	9	24	28	IIIA
Saxifraga bronchialis	0	18	15	0	0	0	0	72	76	IГ
	7	7	3	0	0	91	93	89	93	IБ
Schizonepeta multifida	0	3	16	0	33	83	94	94	100	IБ
	6	4	9	0	66	81	83	80	85	IA
Scorzonera radiata	0	2	18	8	19	31	38	80	88	IВ
	7	3	16	2	34	57	63	69	83	IБ
Scutellaria baicalensis	0	3	17	0	28	32	42	54	60	II
	5	2	12	2	32	82	86	97	99	IБ
Serratula marginata	0	2	41	3	13	19	44	70	84	IВ
	6	5	7	0	8	48	92	92	96	IБ
Silene amoena	0	5	78	0	0	31	51	85	99	IБ
	6	4	6	0	45	97	100	97	100	IБ
Solidago dahurica	0	6	46	0	0	1	4	56	62	II
	6	6	132	0	0	2	5	60	66	II
Sonchus arvensis	0	7	1	0	0	0	1	1	2	IIIA
	6	4	18	0	4	5	35	60	65	II
Stipa capillata	0	3	29	0	0	0	1	46	50	II
	6	4	6	0	58	60	62	58	65	IA
Tanacetum vulgare	0	2	33	12	28	29	50	62	66	II
	6	3	13	20	33	33	39	52	68	II
Taraxacum ceratophorum	0	2	25	8	62	80	81	89	99	IA
	6	3	8	10	46	62	66	85	90	IБ
Taraxacum dissectum	0	2	5	27	95	96	-	94	96	IA
	6	3	7	78	92	98	96	94	100	IA

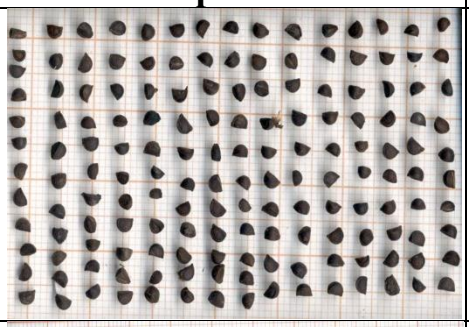
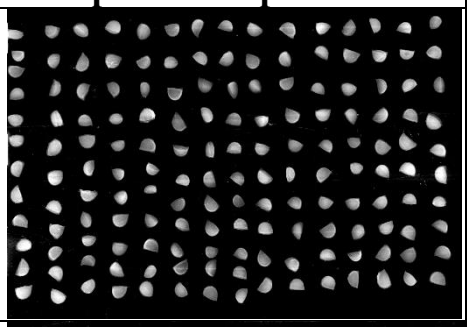
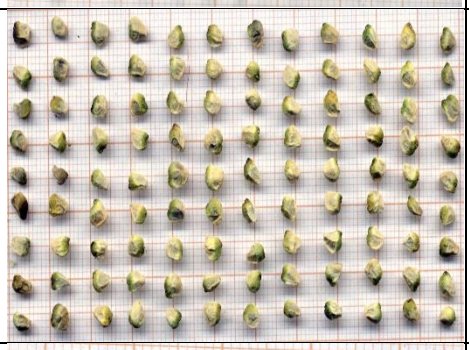
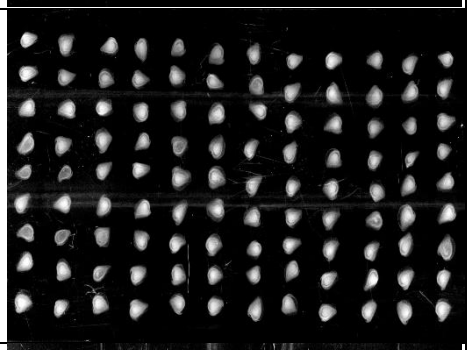
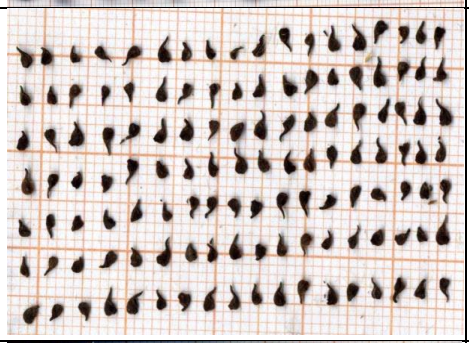
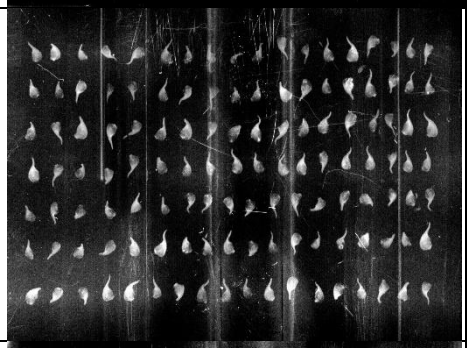
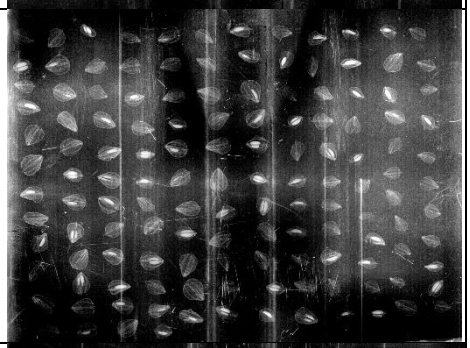
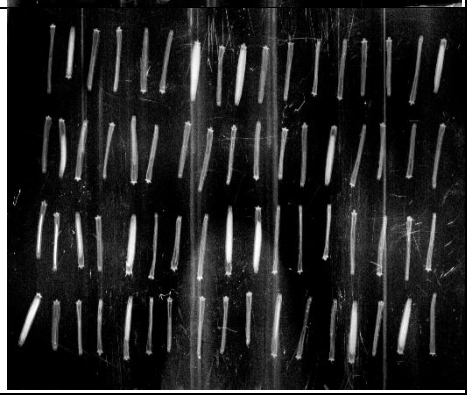
Продолжение приложения 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Taraxacum officinale	0	3	10	0	73	87	87	88	94	IA
	6	3	5	11	79	82	-	81	83	IA
Taraxacum pseudonivale	0	5	23	0	0	16	32	72	76	IB
	7	3	26	0	32	66	76	86	90	IБ
Thalictrum contortum	0	9	29	0	0	0	1	96	100	IB
	6	10	12	0	0	0	16	98	100	IB
Thalictrum foetidum	0	8	58	0	0	0	2	21	23	IIIA
	6	11	36	0	0	0	0	12	26	IIIБ
Thalictrum minus	0	10	1	0	0	0	0	1	2	IIIБ
	6	11	1	0	0	0	0	1	4	IIIБ
Thalictrum simplex	0	13	77	0	0	0	0	36	38	IIIБ
	6	27	39	0	0	0	0	40	44	II
Thermopsis lanceolata subsp. jacutica	0	2	9	4	20	60	72	72	76	IБ
	6	3	3	1	4	-	-	1	4	IIIA
Thlaspi arvense	0	3	14	0	1	1	1	1	3	IIIA
	6	3	3	41	100	-	-	99	100	IA
Thymus sibiricus	0	2	5	0	34	48	-	44	48	II
	6	2	3	92	96	-	-	86	96	IA
Trifolium repens	0	4	1	0	2	-	-	0	2	IIIA
	6	8	64	0	0	0	2	12	16	IIIA
Trollius asiaticus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	6	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
Trollius sibiricus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
	6	0	0	0	0	0	0	0	0	IIIB
Valeriana alternifolia	0	6	16	0	0	1	22	59	68	II
	6	5	11	0	6	13	33	59	65	II
Veronica incana	0	4	23	0	40	51	60	84	86	IБ
	6	3	6	10	49	88	-	96	100	IБ
Veronica longifolia	0	4	11	0	1	2	3	4	6	IIIA
	6	5	15	0	6	38	51	80	87	IБ
Vicia amoena	0	7	36	0	0	0	11	64	72	IB
	6	4	29	0	5	6	6	6	8	IIIA
Vicia cracca	0	6	97	0	0	1	4	20	23	IIIA
	6	3	5	2	6	12	-	6	12	IIIA
Viola dactyloides	0	16	8	0	0	0	0	36	42	II
	6	3	12	0	87	98	96	90	92	IA
Viola dissecta	0	6	12	0	0	18	65	80	88	IБ
	6	6	7	0	0	48	82	82	88	IБ
Viola gmeliniana	0	3	8	0	18	70	92	94	98	IБ
	6	3	27	12	28	48	84	92	100	IБ
Viola mauritii	0	11	21	0	0	0	0	89	94	IГ
	6	7	10	0	0	21	61	84	89	IБ
Zigadenus sibiricus	0	9	20	0	0	0	3	66	76	IB
	6	13	47	0	0	0	0	76	84	IГ

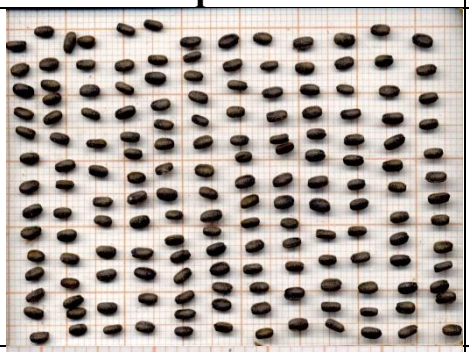
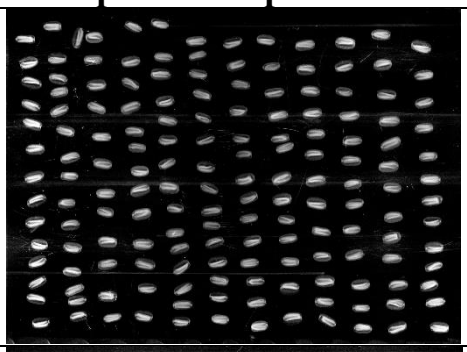
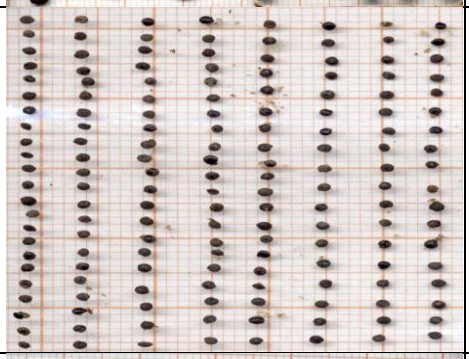
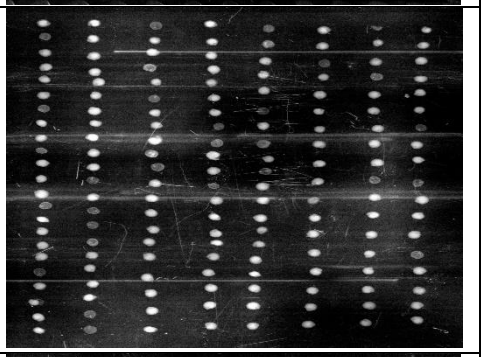
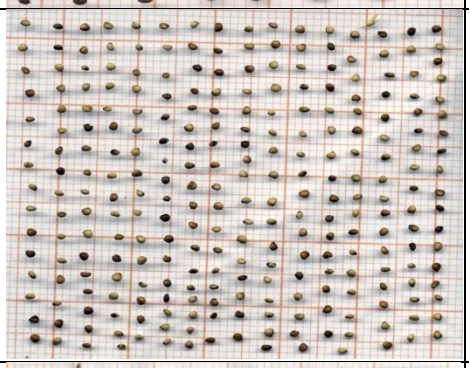
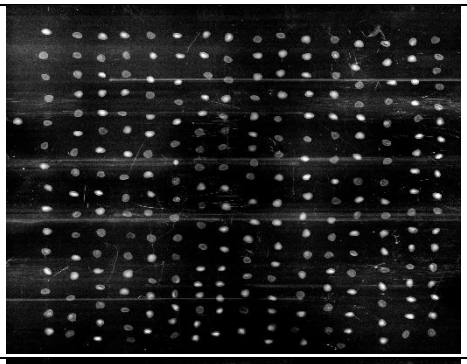
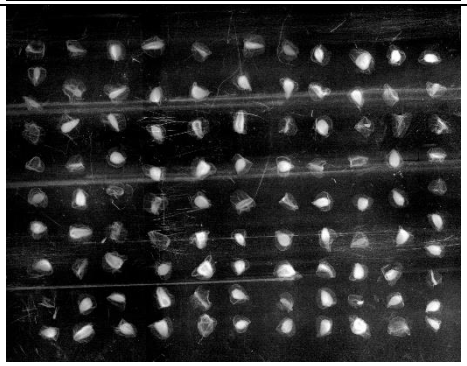
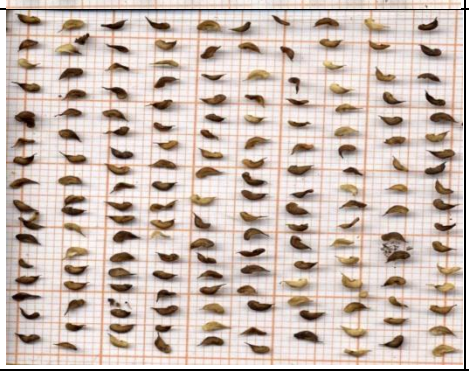
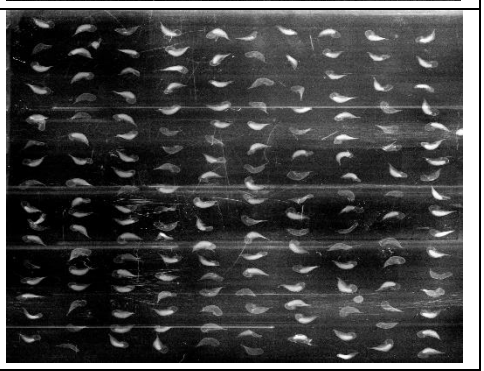
Примечание: СХ – срок хранения; НП – период до начала прорастания семян; П – период прорастания; ГП – группа и подгруппа прорастания; прочерк – опыт завершен

Приложение 3

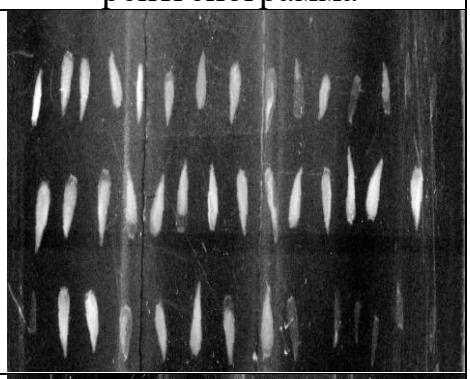
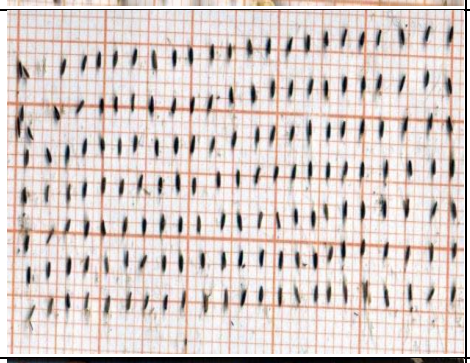
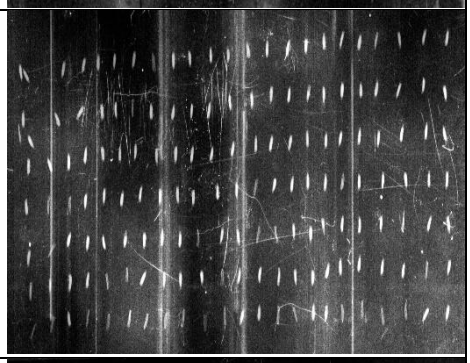
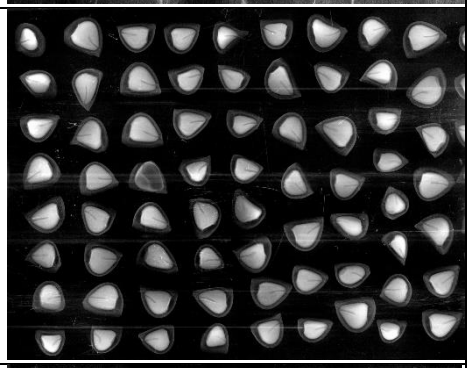
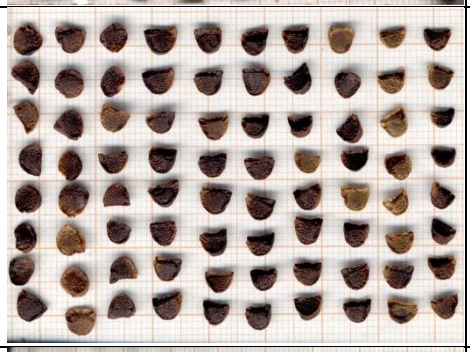
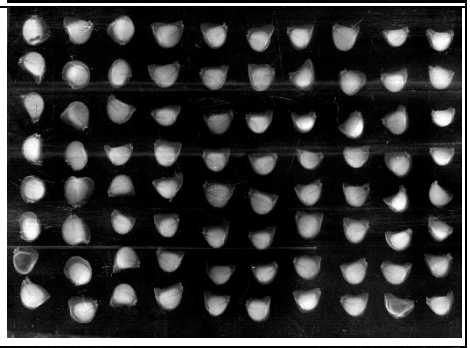
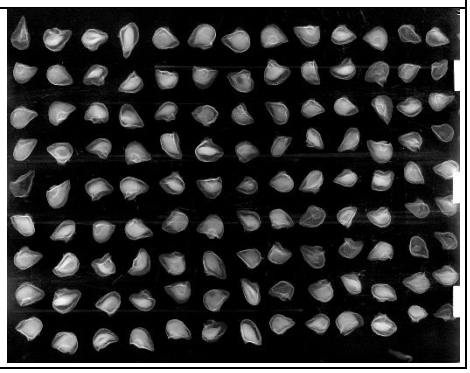
Рентгенограмма семян травянистых растений Якутии

Вид	Семена	
	сканированные	рентгенограмма
Actaea erythrocarpa		
Adonis sibirica		
Anemonidium dichotomum		
Beckmannia syzigachne		
Cacalia hastata		

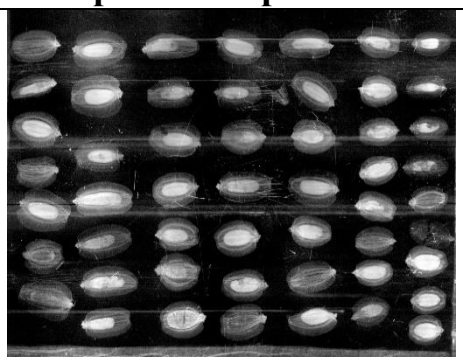
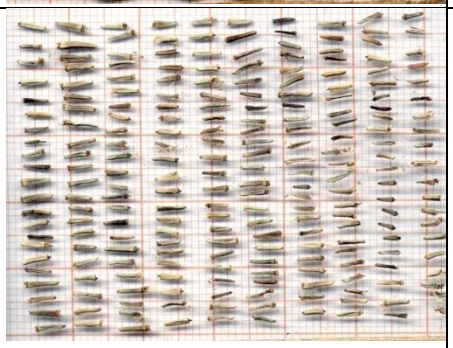
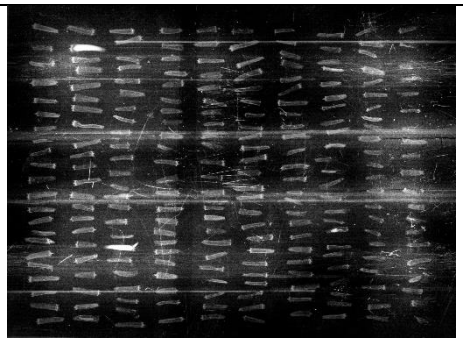
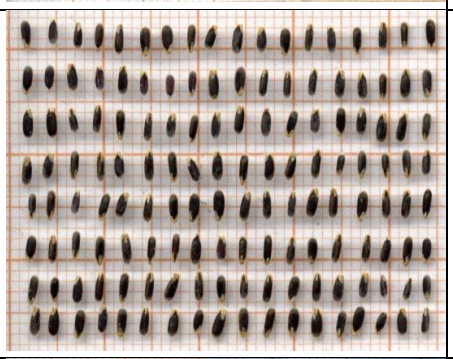
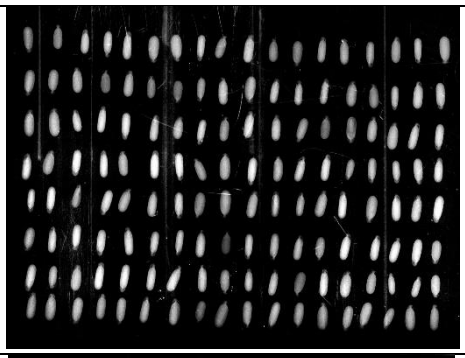
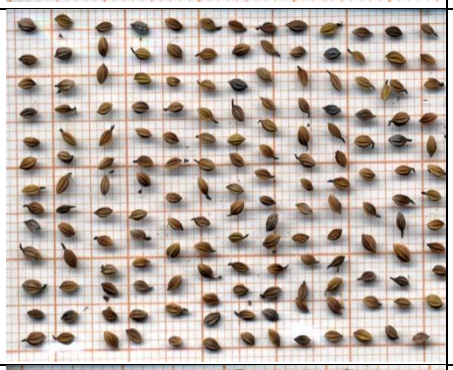
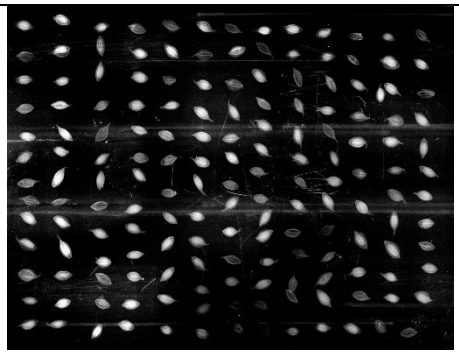
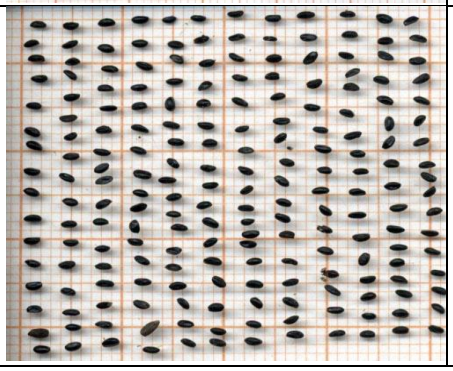
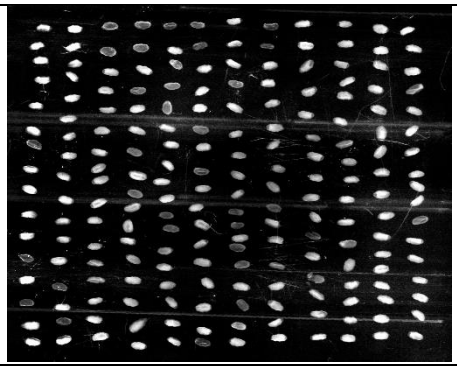
Продолжение приложения 3

Вид	**Семена**	
	сканированные	**рентгенограмма**
Calla palustris		
Chenopodium album		
Comarum palustre		
Delphinium elatum		
Filipendula palmata		

Продолжение приложения 3

Вид	Семена	
	сканированные	рентгенограмма
Galatella dahurica		
Inula britannica		
Iris laevigata		
Iris sanguinea		
Mertensia sibirica		

Продолжение приложения 3

Вид	**Семена**	
	сканированные	**рентгенограмма**
Phlodojucarpus sibiricus		
Saussurea alpina		
Polygala hybrida		
Thalictrum minus		
Trollius sibiricus		

Приложение 4

Влияние срока хранения на прорастание семян растений флоры Якутии

Вид	Показатели	Срок хранения, лет										
		0,5	**1,5**	**2,5**	**3,5**	**4,5**	**5,5**	**6,5**	**7,5**	**8,5**	**9,5**	**10,5**
Ranunculaceae *Aconitum barbatum*	ЛВ, %	82	50	46	24	0						
	ЖС,%	86	78	65	49	0						
	ГП	I	II	II	III	III						
Anemone sylvestris	ЛВ, %	80	48	12	39	19	23	0				
	ЖС,%	80	50	50	40	30	23	0				
	ГП	I	II	III	III	III	III	III				
Aquilegia parviflora	ЛВ, %	98	95	83	91	1	0					
	ЖС,%	100	100	100	100	15	0					
	ГП	I	I	I	I	III	III					
A. sibirica	ЛВ, %	98	96	75	71	75	33	0				
	ЖС,%	100	100	89	84	80	39	0				
	ГП	I	I	I	I	I	III	III				
Delphinium grandiflorum	ЛВ, %	100	90	80	78	77	37	37	0			
	ЖС,%	100	95	81	88	77	47	38	0			
	ГП	I	I	I	I	I	III	III	III			
Pulsatilla angustifolia	ЛВ, %	75	14	30	30	4	2	0				
	ЖС,%	80	80	77	30	5	2	0				
	ГП	I	III	III	III	III	III	III				
P. nuttalliana	ЛВ, %	86	71	14	11	0						
	ЖС,%	90	78	30	11	0						
	ГП	I	I	III	III	III						
P. turczaninovii	ЛВ, %	74	41	2	4	-	0					
	ЖС,%	83	50	12	10	-	0					
	ГП	I	II	III	III	-	III					
Ranunculus propinquus	ЛВ, %	6	79	82	6							
	ЖС,%	96	96	88	10							
	ГП	III	I	I	III							
R. turneri subsp. jacuticus	ЛВ, %	10	87	51	85	0						
	ЖС,%	98	90	90	85	0						
	ГП	III	I	II	I	III						
Thalictrum simplex	ЛВ, %	44	38	-	0							
	ЖС,%	80	50	-	0							
	ГП	II	III	-	III							
Papaveraceae *Papaver jacuticum*	ЛВ, %	87	90	55	41	82	47	20	0			
	ЖС,%	96	96	90	89	83	50	25	0			
	ГП	I	I	II	II	I	II	III	III			
Caryophyllaceae *Dianthus superbus*	ЛВ, %	97	93	94	97	90	-	84	3	0		
	ЖС,%	98	98	97	97	90	-	84	10	0		
	ГП	I	I	I	I	I	-	I	III	III		
D. versicolor	ЛВ, %	96	83	87	70	-	79	66	65			
	ЖС,%	96	90	90	85	-	80	70	66			
	ГП	I	I	I	I	-	I	II	II			

Продолжение приложения 4

Вид	Показатели	Срок хранения, лет										
		0,5	**1,5**	**2,5**	**3,5**	**4,5**	**5,5**	**6,5**	**7,5**	**8,5**	**9,5**	**10,5**
Polygonaceae	ЛВ, %	96	100	91	-	97	87	0				
Acetosa thyrsiflora	ЖС,%	100	100	100	-	97	87	0				
	ГП	I	I	I	-	I	I	III				
Rumex aquaticus	ЛВ, %	15	94	19	30	-	-	16	0			
	ЖС,%	99	94	54	50	-	-	16	0			
	ГП	III	I	III	III	-	-	III	III			
Violaceae	ЛВ, %	91	76	-	46	-	29	0				
Viola dactyloides	ЖС,%	100	96	-	50	-	29	0				
	ГП	I	I	-	II	-	III	III				
Brassicaceae	ЛВ, %	83	95	45	22	39	-	0				
Alyssum lenense	ЖС,%	98	96	51	50	39	-	0				
	ГП	I	I	II	III	III	-	III				
Redowskia	ЛВ, %	79	98	54	38	22	-	3	0			
sophiifolia	ЖС,%	98	98	54	40	22	-	3	0			
	ГП	I	I	II	III	III	-	III	III			
Rosaceae	ЛВ, %	97	42	77	81	68	92	69	62			
Potentilla	ЖС,%	100	100	100	100	100	100	82	80			
multifida	ГП	I	II	I	I	II	I	II	II			
P. tollii	ЛВ, %	86	86	42	87	-	0					
	ЖС,%	92	90	90	87	-	0					
	ГП	I	I	II	I	-	III					
Sanguisorba	ЛВ, %	81	66	67	40	30	0					
officinalis	ЖС,%	92	84	81	40	30	0					
	ГП	I	II	II	II	III	III					
Fabaceae	ЛВ, %	21	4	15	12	29	41	-	-	2	0	
Hedysarum	ЖС,%	67	56	55	55	51	41	-	-	2	0	
dasycarpum	ГП	III	III	III	III	III	II	-	-	III	III	
Onobrychis arenaria	ЛВ, %	69	16	50	5	24	68	20	-	8	49	
	ЖС,%	89	89	89	86	84	73	72	-	65	60	
	ГП	II	III	II	III	III	II	III	-	III	II	
Linaceae	ЛВ, %	86	70	84	82	79	67	61				
Linum komarovii	ЖС,%	99	82	84	82	79	67	65				
	ГП	I	I	I	I	I	II	II				
Valerianaceae	ЛВ, %	78	62	37	35	24	0					
Patrinia rupestris	ЖС,%	94	82	42	39	24	0					
	ГП	I	II	III	III	III	III					
Gentianaceae	ЛВ, %	80	21	53	88							
Dasystephana	ЖС,%	100	95	95	90							
decumbens	ГП	I	III	II	I							
Polemoniaceae	ЛВ, %	90	66	89	9	3	0					
Phlox sibirica	ЖС,%	95	92	89	10	5	0					
	ГП	I	II	I	III	III	III					
Scrophulariaceae	ЛВ, %	99	100	93	-	84	66	0				
Veronica incana	ЖС,%	100	100	95	-	90	66	0				
	ГП	I	I	I	-	I	II	III				

Продолжение приложения 4

Вид	Показатели	Срок хранения, лет										
		0,5	**1,5**	**2,5**	**3,5**	**4,5**	**5,5**	**6,5**	**7,5**	**8,5**	**9,5**	**10,5**
Lamiaceae *Dracocephalum jacutense*	ЛВ, %	84	76	-	74							
	ЖС,%	96	80	-	80							
	ГП	I	I	-	I							
Leonurus deminutus	ЛВ, %	86	77	70	-	75	67	59	0			
	ЖС,%	90	85	80	-	80	75	59	0			
	ГП	I	I	I	-	I	II	II	III			
Phlomoides tuberosa	ЛВ, %	94	83	47	0							
	ЖС,%	94	83	47	0							
	ГП	I	I	II	III							
Asteraceae *Achillea millefolium*	ЛВ, %	100	96	92	-	32	18	0				
	ЖС,%	100	100	98	-	67	20	0				
	ГП	I	I	I	-	III	III	III				
Aster alpinus	ЛВ, %	80	86	66	74	-	18	5	0			
	ЖС,%	89	86	80	74	-	25	5	0			
	ГП	I	I	II	I	-	III	III				
Aster sibiricus	ЛВ, %	64	84	76	41	33	54	5	0			
	ЖС,%	85	84	76	67	55	54	5	0			
	ГП	II	I	I	II	III	II	III	III			
Galatella dahurica	ЛВ, %	3	-	22	0							
	ЖС,%	50	-	22	0							
	ГП	III	-	III	III							
Serratula marginata	ЛВ, %	92	-	-	14	-	4	-	2	2	0	
	ЖС,%	92	-	-	50	-	32	-	16	2	0	
	ГП	I	-	-	III	-	III	-	III	III	III	
Tanacetum vulgare	ЛВ, %	67	41	58	-	-	19	0				
	ЖС,%	80	67	60	-	-	19	0				
	ГП	II	II	II	-	-	III	III				
Melanthiaceae *Zigadenus sibiricus*	ЛВ, %	81	31	0								
	ЖС,%	90	31	0								
	ГП	I	III	III								
Liliaceae *Gagea pauciflora*	ЛВ, %	97	98	-	10	-	2	2	0			
	ЖС,%	98	98	-	10	-	2	2	0			
	ГП	I	I	-	III	-	III	III	III			
Lilium pensylvanicum	ЛВ, %	98	98	99	100	96	40	40	-	-	8	0
	ЖС,%	100	100	100	100	96	40	40	-	-	8	0
	ГП	I	I	I	I	I	II	II	-	-	III	III
L. pilosiusculum	ЛВ, %	89	91	84	96	78	94	60	18	0		
	ЖС,%	100	99	98	96	96	94	60	18	0		
	ГП	I	I	I	I	I	I	II	III	III		
Alliaceae *Allium prostratum*	ЛВ, %	95	84	-	75	-	75	78	68			
	ЖС,%	100	99	-	81	-	79	78	78			
	ГП	I	I	-	I	-	I	I	II			
A. ramosum	ЛВ, %	96	97	93	76	78	49	31	0			
	ЖС,%	100	100	98	80	78	49	31	0			
	ГП	I	I	I	I	I	II	III	III			

Продолжение приложения 4

Вид	Показатели	Срок хранения, лет										
		0,5	**1,5**	**2,5**	**3,5**	**4,5**	**5,5**	**6,5**	**7,5**	**8,5**	**9,5**	**10,5**
A. schoenoprasum	ЛВ, %	69	81	-	57	32	11	13	9			
	ЖС,%	100	82	-	57	45	29	13	12			
	ГП	II	I	-	II	III	III	III	III			
A. senescens	ЛВ, %	86	78	66	72	-	53	69	42			
	ЖС,%	98	84	83	76	-	71	69	48			
	ГП	I	I	II	I	-	II	II	II			
A. splendens	ЛВ, %	92	96	-	100	58	51	26	33	24	17	0
	ЖС,%	100	100	-	100	58	52	48	39	28	19	0
	ГП	I	I	-	I	II	II	III	III	III	III	III
Hemerocallidaceae *Hemerocallis minor*	ЛВ, %	100	94	90	49	2	0					
	ЖС,%	100	98	90	67	2	0					
	ГП	I	I	I	II	III	III					
Poaceae *Cleistogenes squarrosa*	ЛВ, %	94	-	-	-	84	26	23	2	-	11	6
	ЖС,%	96	-	-	-	85	30	23	20	-	11	6
	ГП	I	-	-	-	I	III	III	III	-	III	III
Festuca komarovii	ЛВ, %	100	-	83	53	36	7	-	-	3	-	0
	ЖС,%	100	-	85	67	54	48	-	-	5	-	0
	ГП	I	-	I	II	III	III	-	-	III	-	III

Примечание: ЛВ – лабораторная всхожесть, %; ЖС – жизнеспособность семян, %; ГП – группа прорастания; прочерк – опыт не проводился