АГРОНОМИЯ

УДК 581.16: 635-153

DOI:10.31677/2072-6724-2021-59-2-7-17

РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫША СЕМЯН УКРОПА ПОСЛЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ
КРАТКОВРЕМЕННОГО ТЕМПЕРАТУРНОГО СТРЕССА¹А.Ф. Бухаров, доктор сельскохозяйственных наук, главный
научный сотрудник^{1,2}Д.Н. Балеев, кандидат сельскохозяйственных наук,
ведущий научный сотрудник¹Н.А. Еремина, младший научный сотрудник**Ключевые слова:** укроп,
температурный стресс, семя,
зародыш¹Всероссийский научно-исследовательский институт
овощеводства – филиал Федерального государственного
бюджетного научного учреждения «Федеральный научный центр овощеводства», д. Верея
Раменского района Московской области, Россия²Всероссийский научно-исследовательский институт лекарственных и ароматических растений,
Москва, Россия
E-mail: afb56@mail.ru

Реферат. Изложены новые данные о процессах роста зародыша семян укропа, сформированных на первом и втором порядках ветвления после воздействия на них кратковременного теплового стресса (40 °С). Использованы морфометрический метод и анализ роста зародыша семян укропа в динамике. Исследования проводили в 2015-2017 гг. во Всероссийском научно-исследовательском институте овощеводства – филиале ФГБНУ ФНЦО. Объектом исследований служили семена укропа (*Anethum graveolens* L.) сорта Кентавр с первого и второго порядков ветвления. Проращивание семян проводили в термостате. Набухающие семена подвергали воздействию температуры 40°С в соответствии со схемой опыта: 0 (контроль); 1; 2; 3; 4 и 5 суток. После инкубации семена переносили в стандартные условия (температура 20 °С) и проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге без доступа света в течение 21 суток. Размер зародыша измеряли с использованием программного обеспечения для анализа изображений. Определяли критическую длину зародыша и степень его недоразвития, рассчитывали отношение длины зародыша к длине эндосперма ($I_{з/э}$). Для построения кривой роста зародыша использовали лог-логистическую регрессию с четырьмя параметрами: b , c , d , e . Взаимосвязь между параметрами оценивали с использованием корреляционного анализа Пирсона. Различия считали статистически значимыми при $P \leq 0,05$. Выявлена продолжительность действия температуры, которая оказывает ингибирующее действие на рост зародыша, скорость прорастания, количество проросших семян. Установлено, что зародыши семян, полученных с разных порядков ветвления, имеют разные размеры и обладают разной интенсивностью роста в стрессовых и стандартных условиях. Показано, что эффект краткого температурного (40 °С) воздействия на рост зародыша зависит от порядка ветвления и что зародыши семян второго порядка ветвления более чувствительны к действию

высокой температуры. Выявлено, что морфометрические параметры зародыша играют ключевую роль в способности семян укропа противостоять действию температурного стрессора в процессе прорастания.

DILL SEED GERM DEVELOPMENT AFTER EXPOSURE TO SHORT-TERM TEMPERATURE STRESS

¹A.F. Bukharov, Doctor of Agricultural Sciences, Chief Scientific Officer

²D.N. Baleev, PhD in Agricultural Sciences, Leading Researcher

¹N.A. Eremina, Junior Researcher

¹All-Russian research Institute of Vegetable Growing – Branch of the Federal State Budgetary Scientific Institution «Federal Scientific Centre for Vegetable Growing», Vereya village, Ramensky district, Moscow region, Russia

²Russian Research Institute of Medicinal and Aromatic Plants, Moscow, Russia

Key words: dill, temperature stress, seed, germ.

Abstract. New data on germ growth processes of dill seeds formed at the first and second branching orders after exposure to short-term heat stress (40 °C) are presented. Morphometric method and analysis of dill seed embryo growth in dynamics were used. The studies were carried out in 2015-2017 at the All-Russian Research Institute of Vegetable Growing, a branch of FSBSI FSCVG. Seeds of dill (Anethum graveolens L.) of the variety Centaurus from the first and second branching orders were the object of research. First, seeds were germinated in a thermostat. Then, swollen roots were exposed to a temperature of 40 °C according to the experiment scheme: 0 (control); 1; 2; 3; 4 and 5 days. After incubation, the seeds were transferred to standard conditions (temperature 20 °C) and germinated in Petri dishes on filter paper without light for 21 days. Germ size was measured using image analysis software. Critical embryo length and degree of underdevelopment were determined, and the ratio of embryo length to endosperm length (I Z/E) was calculated. Logistic regression with four parameters: b, c, d, e., was used to construct a germ growth curve. The relationship between the parameters was assessed using Pearson correlation analysis. The differences were considered statistically significant at $P \leq 0.05$. The duration of temperature action, which has an inhibitory effect on embryo growth, germination rate, the number of germinated seeds, were revealed. It was found that the embryos of seeds obtained from different branching orders have different sizes and have different intensity of growth under stress and standard conditions. It was shown that the effect of brief temperature (40 °C) on embryo growth depends on branching order and that embryos of seeds of the second branching order are more sensitive to high temperature. Morphometric parameters of the source were shown to play a critical role in the ability of dill seeds to resist the effect of temperature stressor during germination.

В условиях экологической нестабильности и высокой вероятности погодных аномалий становится высокоактуальным изучение адаптивной способности растений. Температура представляет собой один из самых значимых факторов, определяющих продуктивность многих сельскохозяйственных культур [1–3] и в том числе у представителей семейства Apiaceae [4]. Воздействию температурного фактора растения могут под-

вергаться на разных стадиях развития, в том числе в период прорастания семян. Принято считать, что температура, превышающая оптимальную на 10–15°C, у большинства растений вызывает стресс, что выражается в сдвиге многих метаболических реакций и физиологических процессов [5–8].

Для представителей семейства Apiaceae характерна разнокачественность семян [9], обусловленная матричным фактором [10,

11]. От места формирования семян на растении зависят их морфометрические и посевные качества [12–14]. Рост зародыша в процессе прорастания семян изучен в основном у диких видов *Ariaseae* [15, 16] и значительно меньше у культивируемых форм [17, 18].

Цель исследования – изучить последствие кратковременного, в течение 1–5 суток, температурного (40 °C) стресса на последующий рост зародыша при оптимальных (20 °C) условиях в прорастающих семенах укропа, сформированных на первом и втором порядках ветвления.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили в 2015–2017 гг. во Всероссийском научно-исследовательском институте овощеводства – филиале ФГБНУ ФНЦО. Объектом исследований служили семена укропа (*Anethum graveolens* L.) сорта Кентавр, полученные с первого и второго порядков ветвления. Семена собраны с растений, выращенных в открытом грунте по схеме 45×10 см. Уборку проводили на 50-е сутки после начала цветения зонтиков первого порядка. Выборка составляла 30 растений в трехкратной повторности.

Проращивание семян проводили в термостате ТС 1/80 (СКТБ СПУ, Россия). Семена в процессе набухания подвергали воздействию температуры 40°C в соответствии со схемой опыта: 0 (контроль); 1; 2; 3; 4 и 5 суток. После инкубации семена переносили в стандартные (температура 20°C) условия и проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге без доступа света в течение 21 суток. Для исследования динамики роста зародыша семена раскладывали в чашки Петри на фильтровальную бумагу в четырех повторностях по 10 штук для каждого из 21 суток наблюдений.

Изображения зародыша получали с использованием микроскопа Levenhuk 670T (Levenhuk, США) с объективом ахромат 4×0,1, видеоокуляр ScopeTek DCM 300 MD. Размер зародыша измеряли с ис-

пользованием программного обеспечения для анализа изображений Scope Photo (Image Software V. 3.1.386). Определяли критическую длину зародыша и степень его недоразвития, рассчитывали отношение длины зародыша к длине эндосперма (I3/Э) [19].

Для построения кривой роста зародыша использовали лог-логистическую регрессию с четырьмя параметрами: *b* – наклон кривой роста зародыша; *c* – нижняя точка кривой роста зародыша (соответствует начальной длине зародыша); *d* – верхняя точка кривой роста зародыша (соответствует длине зародыша при максимальном прорастании); *e* – время (сутки), затраченное на 50%-й прирост от максимальной длины зародыша. Все статистические анализы были выполнены в R-версии 3.4.3 [20–22]. Для выявления доли влияния исследуемых факторов на рост зародыша и прорастание семян использовали двухфакторный дисперсионный анализ. Взаимосвязь между параметрами оценивали с использованием корреляционного анализа Пирсона. Различия считали статистически значимыми при $P \leq 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе проведенных исследований было отмечено, что темпы роста зародыша при 40°C были значительно ниже, чем при оптимальной температуре (рис. 1). При 20°C максимальное значение длины зародыша семян из соцветий первого порядка на 5-е сутки составляло 2,30 мм, а при 40°C не превышало 1,15 мм, что в 2,0 раза меньше, чем в оптимальных условиях.

Семена из соцветий второго порядка на 5-е сутки имели еще меньшую длину зародыша – 1,61 мм при 20°C и 0,81 мм при 40°C, что в 2,0 раза меньше. После 5 суток рост зародышей в семенах из соцветий обоих порядков полностью прекратился, что свидетельствует о накоплении (суммировании) негативного эффекта температурного фактора.

Поэтому ответная реакция семян (в том числе различающихся по морфометрическим

Рис. 1. Динамика роста зародыша семян укропа из соцветий первого (а) и второго (б) порядков ветвления в период кратковременного (1–5 суток) температурного (40°C) стресса и в контроле (20°C)

Growth dynamics of dill seed germination from inflorescences of the first (a) and second (b) branching orders during short-term (1–5 days) temperature (40°C) stress and in control (20°C).

параметрам), получивших краткое дозированное воздействие критической температуры, на последующий возврат в нормальные условия, несомненно, заслуживает подробного изучения.

Семена из соцветий первого порядка изначально имели преимущество по сравнению с семенами второго порядка по начальной длине зародыша – 1,05 и 0,69 мм и значению $I_{3/2}$ – $0,310 \pm 0,005$ и $0,230 \pm 0,003$.

При перенесении семян в оптимальные условия после 1–3 суток инкубации зародыши семян из соцветий первого порядка существенно уступали контролю по темпам роста. При увеличении периода воздействия температуры (40 °C) до 4 – 5 суток зародыши резко снижали прирост, в то время как зародыши в контроле, даже обладая меньшей начальной длиной, росли значительно интенсивнее. Воздействие экстремальной температуры в течение 5 суток приводило к снижению максимальной длины зародыша более чем вдвое по сравнению с контролем (рис. 2).

Семена из соцветий второго порядка реагировали на стресс еще сильнее. Зародыши этих семян уже после 1–2 суток воздействия экстремальной температуры имели минимальный прирост по сравнению с контролем,

а при дальнейшем увеличении периода инкубации рост полностью останавливался.

Следует отметить, что зародыши семян из соцветий второго порядка имели меньшую критическую длину по сравнению с зародышами первого порядка даже в контроле – на $0,50 \pm 0,04$ мм ($P < 0,001$).

После инкубации семян в течение 1 и 2 суток при 40 °C разница в критической длине зародышей семян из соцветий первого и второго порядка ветвления увеличивалась и достигала $0,51 \pm 0,04$ ($P < 0,001$) и $0,71 \pm 0,01$ мм ($P < 0,001$) соответственно (рис. 3). Таким образом, семена из соцветий второго порядка, имея меньшую начальную длину зародыша, прорасти начинали также при меньшей критической длине зародыша как в контроле, так и после воздействия экстремального фактора. Поэтому различия в значениях показателя степени недоразвития зародыша для семян из соцветий первого и второго порядков частично сглаживались, тем не менее преимущество первого порядка сохранялось.

Максимальное время инкубации, после которого в стандартных температурных условиях возможен рост зародыша, необходимый для прорастания, для семян из соцветий первого порядка составляло $5,86 \pm 0,28$ суток, а второго – $3,22 \pm 0,12$. При этом различия су-

Рис. 2. Кривые роста зародыша в зависимости от длительности воздействия температуры (40°C) и места формирования на материнском растении: а – из соцветий первого порядка ветвления; б – второго порядка

Germ growth curves as a function of the duration of exposure to temperature (40°C) and place of formation on the mother plant: a – from inflorescences of first branching order; b – second order

Рис. 3. Влияние продолжительности инкубации семян укропа из соцветий первого и второго порядков ветвления при 40°C на относительную длину зародыша при максимальном прорастании

Effect of incubation duration of dill seeds from inflorescences of the first and second-order of ramification at 40 °C on the relative embryo length at the maximum germination

ществены и составляли $2,63 \pm 0,31$ суток ($P < 0,001$). На графике отчетливо показано падение кривой значений для зародышей семян из соцветий второго порядка после 2 суток инкубации, а первого – после 3 суток.

Показатель T_{50} (время, необходимое для наступления 50 %-го прироста длины зародыша) для семян из соцветий первого порядка имел тенденцию к непрерывному росту – с 1,81 суток в контроле до 4,91 после 4 суток инкубации при 40 °C и незначительное сни-

жение до 4,76 суток после 5 суток инкубации (рис. 4).

Для зародышей семян из соцветий второго порядка отмечена несколько иная закономерность. После пребывания в экстремальных (40° C) условиях в течение 1 – 2 суток с последующим перенесением в оптимальные (20° C) зародыши постепенно увеличивали показатель T_{50} до 4,61 суток по сравнению со значением 2,57 суток в контроле. Затем показатель T_{50} начал стремительно падать и после 5 суток инкубации имел значение 2,0 су-

Рис. 4. Влияние продолжительности инкубации семян укропа из соцветий первого и второго порядков ветвления при 40°C на показатель T_{50} (время наступления 50 %-го прироста длины зародыша)

Effect of incubation duration of dill seeds from inflorescences of the first and second branching orders at 40°C on T_{50} (time of onset of 50 % germ length growth).

ток. По-видимому, это связано с явным резко затухающим приростом длины зародыша при увеличении дозы стрессора до критического (блокирующего рост) значения.

Корреляционный анализ взаимосвязи между длиной зародыша при максимальном прорастании партии семян и процентом проросших семян выявил тесную положительную связь ($r=0,976$) ($t=43,19$; $P<0,001$).

Двухфакторный дисперсионный анализ показал существенное влияние фактора места формирования на материнском растении ($F=1456,5$; $P<0,001$), длительности инкубации при температуре 40 °C ($F=489,5$; $P<0,001$) и взаимодействия изучаемых факторов ($F=82,6$; $P<0,001$) на длину зародыша при максимальном прорастании.

Одним из ключевых эндогенных факторов, влияющих на качество семян семейства *Ariaseae*, является морфологическое недоразвитие зародыша, дальнейшее развитие которого происходит уже после отделения семени от материнского растения, в процессе проращивания [15, 22–24]. Известно, что зародыши семян из соцветий разных порядков ветвления отличаются не только по физическому размеру, но и по относительному – индексу $I_{3/3}$ (отношению длины зародыша к длине эн-

досперма) [22]. Еще до начала прорастания индекс $I_{3/3}$ для семян из соцветий первого порядка имел значение $0,310 \pm 0,005$, второго – $0,230 \pm 0,003$. Таким образом, уже на первых этапах проращивания зародыши семян из соцветий первых порядков обладают преимуществом в развитии перед вторым порядком. Кроме того, семена из соцветий первого порядка имеют более крупный эндосперм по сравнению со вторым, а следовательно, запас питательных веществ – потенциальный ресурс для поддержания высокого темпа роста зародыша [25, 26].

При проращивании семян из соцветий первого и второго порядка в оптимальных условиях величина индекса $I_{3/3}$ при максимальном прорастании имеет близкие значения – соответственно $0,690 \pm 0,030$ и $0,610 \pm 0,040$ [18]. Исходя из этого, следует полагать, что семена из соцветий первого порядка ветвления, имея более высокие морфометрические параметры, должны быстрее осуществлять доразвитие зародыша и эффективнее преодолевать температурный стресс. Такие данные о влиянии места формирования семян на их посевные качества, в том числе при повышенной температуре, были получены у моркови [12–14, 25, 26].

Доказано, что белки и ферменты клеток, находящихся в стрессовом состоянии, деградируют и инактивируются. Важнейшим механизмом, обеспечивающим устойчивость к температурному стрессору, является синтез белков теплового шока, которые обеспечивают правильную сборку олигомерных структур, разрушение дефектных макромолекулярных комплексов и последующую их реутилизацию [5, 6, 27]. Под действием температурного стрессора клетки зародыша прекращают размножение, но после возврата благоприятных условий восстанавливают нормальный метаболизм, необходимый для успешного прорастания. При возврате к стандартным температурным условиям такие семена способны прорасти, но для этого им требуется времени больше, чем исходно набухавшим при стандартной температуре. В большинстве случаев действие температуры (40°C) в течение 1–2 суток набухания задерживает рост зародыша и прорастание у семян из соцветий и первого, и второго порядка. Увеличение времени инкубации до 3–5 суток угнетает (ингибирует) рост зародыша семян из соцветий первого порядка. В семенах

из соцветий второго порядка при этих условиях рост зародышей полностью останавливается, и прорастания не происходит, что сопоставимо с индукцией термопокоя [28–30]. По-видимому, кратковременное воздействие температуры 40 °C на набухшие семена связано с подавлением метаболизма, и при возврате к стандартным условиям ростовые процессы зародыша могут быть восстановлены, хотя и с определенной задержкой. Это свидетельствует о наличии высокоэффективной, надежной защиты данного элемента репродуктивной системы [31].

ВЫВОДЫ

1. Степень развития зародыша вследствие матрикальной разнокачественности определяет активность его роста.
2. Менее развитый зародыш семян в соцветиях второго порядка ветвления при прорастании более чувствителен к действию температуры 40 °C.
3. Мофометрические параметры зародыша играют ключевую роль в противостоянии семян укропа действию температурного стрессора в процессе прорастания.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Maraghni M., Gorai M., Neffati M. Seed germination at different temperatures and water stress levels, and seedling emergence from different depths of *Ziziphus lotus* // South African Journal of Botany. – 2010. – Vol. 76. – P. 453–459. – doi.org/10.1016/j.sajb.2010.02.092.
2. Wen B. Effects of high temperature and water stress on seed germination of the invasive species *Mexican sunflower* // PLoS One. – 2015. – Vol. 10. – e0141567. – doi.org/10.1371/journal.pone.0141567.
3. Effect of temperature on seed germination in spinach (*Spinacia oleracea*) / J. Chitwood, A. Shi, M. Evans [et al.] // Hort Science. – 2016. – Vol. 51. – P. 1475–1478. – doi.org/10.21273/hortsci11414-16.
4. Nascimento W.M., Huber D.J., Cantliffe D.J. Carrot seed germination and respiration at high temperature in response to seed maturity and priming // Seed Science and Technology. – 2013. – Vol. 41. – P. 164–169. – doi.org/10.15258/sst.2013.41.1.19.
5. Role of plant heat-shock proteins and molecular shaperones in the abiotic stress response / W. Wang, B. Vinocur, O. Shoseyov, A. Altman // Trends in Plant Science. – 2004. – Vol. 9. – P. 244–252. – doi.org/10.1016/j.tplants.2004.03.006.
6. Tariq M., Waseem S., Bilal H.A. An overview on the small heat shock proteins // African Journal of Biotechnology. – 2010. – Vol. 9. – P. 927–949. – doi.org/10.5897/ajb09.006.
7. Балеев Д.Н., Бухаров А.Ф. Специфика прорастания семян овощных зонтичных культур при различных температурных режимах // Овощи России. – 2012. – № 3 (16). – С. 38–46.

8. Балеев Д.Н., Бухаров А.Ф. Долговечность семян овощных зонтичных культур и физиология их прорастания // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2013. – № 11 (109). – С. 22–25.
9. Балеев Д.Н., Бухаров А.Ф., Бухарова А.Р. Анализ параметров качества семян укропа разной степени зрелости // Вестник Башкирского государственного аграрного университета. – 2012. – № 2. – С. 5–7.
10. Gray D., Steckel J.R.A. Parsnip (*Pastinaca sativa*) seed production: effects of seed crop plant density, seed position on the mother plant, harvest date and method, and seed grading on embryo and seed size and seedling performance // Annals of Applied Biology. – 1985. – Vol. 107. – P. 559–570. – doi.org/10.1111/j.1744-1748.1985.tb03172.x.
11. Bianco V.V., Damato G., Defilippis R. Umbel position on the mother plant: “seed” yield and quality of seven cultivars of Florence fennel // Acta Horticulturae. – 1994. – Vol. 362. – P. 51–58. – doi.org/10.17660/actahortic.1994.362.5.
12. Szafiroska A.I. The correlation between mother plant architecture, seed quality and field emergence of carrot // Acta Horticulturae. – 1994. – Vol. 354. – P. 93–98. – doi.org/10.17660/actahortic.1994.354.10.
13. Effects of production factors on germination responses of carrot seeds to temperature and oxygen / F. Corbineau, M.A. Picard, A. Bonnet, D. Côme // Seed Science Research. – 1995. – Vol. 5. – P. 129–135. – doi.org/10.1017/s0960258500002749.
14. Panayotov N. Heterogeneity of carrot seeds depending on their position on the mother plant // Folia Horticulturae. – 2010. – Vol. 22. – P. 25–30. – doi.org/10.2478/fhort-2013-0147.
15. Vandeloos F., Bolle N., Van Assche J.A. Morphological and physiological dormancy in seeds of *Aegopodium podagraria* (Apiaceae) broken successively during cold stratification // Seed Science Research. – 2009. – Vol. 19. – P. 115–123. – doi.org/10.1017/s0960258509301075.
16. Scholten M., Donahue J., Shaw N.L., Serpe M.D. Environmental regulation of dormancy loss in seeds of *Lomatium dissectum* (Apiaceae) // Annals of Botany. – 2009. – Vol. 103. – P. 1091–1101. – doi.org/10.1093/aob/mcp038.
17. Holubowicz R., Morozowska M. Effect of umbel position on dill (*Anethum graveolens* L.) plants growing in field stands on selected seed stalk features // Folia Horticulturae. – 2011. – Vol. 23. – P. 157–163. – doi.org/10.2478/v10245-011-0024-3.
18. Бухаров А.Ф., Балеев Д.Н., Иванова М.И. Морфометрия разнокачественности семян овощных зонтичных культур в процессе формирования и прорастания // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2014. – № 7 (117). – С. 26–32.
19. Бухаров А.Ф., Балеев Д.Н., Бухарова А.Р. Кинетика прорастания семян. Система методов и параметров: учеб.-метод. пособие. – М.: Изд-во РГАЗУ, 2016. – 64 с.
20. Martin A.C. The comparative internal morphology of seeds // American Midland Naturalist. – 1946. – Vol. 36. – P. 513–660. – doi.org/10.2307/2421457.
21. Stokes P. A physiological study of embryo development in *Heracleum sphondylium* L. I. The effect of temperature on embryo development // Annals of Botany. – 1952. – Vol. 16. – P. 441–447. – doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083326.
22. Necaieva J., Ievinsh G. Seed dormancy and germination of an endangered coastal plant *Eryngium maritimum* (Apiaceae) // Estonian Journal of Ecology. – 2013. – Vol. 62. – P. 150–161. – doi.org/10.3176/eco.2013.2.06.
23. Грушевицкий И.В. Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений // Комаровские чтения. XIV. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. – 46 с.
24. Hawkins T.S., Baskin C.C., Baskin J.M. Morphophysiological dormancy in seeds of three eastern North American sanicula species (Apiaceae subf. Saniculoideae): evolutionary implications for

- dormancy break // *Plant Species Biology*. – 2010. – Vol. 25. – P. 103–113. – doi.org/10.1111/j.1442-1984.2010.00273.x.
25. Балеев Д.Н., Бухаров А.Ф. Биология формирования и прорастания семян укропа // *Овощи России*. – 2012. – № 1 (14). – С. 54–59.
 26. Pereira R.S., Nascimento W.M., Vieira J.V. Carrot seed germination and vigor in response to temperature and umbel orders // *Scientia Agricola*. – 2008. – Vol. 65. – P. 145–150. – doi.org/10.1590/s0103-90162008000200006.
 27. *The heat-shock response: regulation and function of heat-shock proteins and molecular chaperones* / R.I. Morimoto, M.P. Kline, D.N. Bimston, J.J. Cotto // *Essays Biochem.* – 1997. – Vol. 32. – P. 17–29. – ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9493008
 28. Бухаров А.Ф., Балеев Д.Н. Температурный стресс и термопокой семян овощных зонтичных культур. Ч. I. Особенности индукции, проявления и преодоления // *Овощи России*. – 2013. – № 2 (19). – С. 36–41.
 29. Балеев Д.Н., Бухаров А.Ф. Аллелопатия овощных зонтичных (Umbelliferae): торможение прорастания и индукция состояния покоя семян. Saarbrücken, Germany, 2012.
 30. Бухаров А.Ф., Балеев Д.Н. Аллелопатическая активность у семян овощных сельдерейных культур // *Сельскохозяйственная биология*. – 2014. – Т. 49, № 1. – С. 86–90.
 31. Батыгина Т.Б. Семязачаток и семя с позиции надежности биологических систем // *Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции*. – СПб.: Мир и семья, 1994. – Т. 1. – С. 263–266.

REFERENCES

1. Maraghni M., Gorai M., Neffati M., *Seed germination at different temperatures and water stress levels, and seedling emergence from different depths of Ziziphus lotus*, South African Journal of Botany, 2010, vol. 76, pp. 453–459. doi.org/10.1016/j.sajb.2010.02.092.
2. Wen B., *Effects of high temperature and water stress on seed germination of the invasive species Mexican sunflower*, PLoS One, 2015, vol. 10, e0141567, doi.org/10.1371/journal.pone.0141567.
3. Chitwood J., Shi A., Evans M. [et al], *Effect of temperature on seed germination in spinach (Spinacia oleracea)*, Hort Science, 2016, vol. 51, pp. 1475–1478, doi.org/10.21273/hortsci11414-16.
4. Nascimento W.M., Huber D.J., Cantliffe D.J., *Carrot seed germination and respiration at high temperature in response to seed maturity and priming*, Seed Science and Technology, 2013, vol. 41, pp. 164–169, doi.org/10.15258/sst.2013.41.1.19.
5. Wang W., Vinocur B., Shoseyov O. [et al], *Role of plant heat-shock proteins and molecular shaperones in the abiotic stress response*, Trends in Plant Science, 2004, vol. 9, pp. 244–252, doi.org/10.1016/j.tplants.2004.03.006.
6. Tariq M., Waseem S., Bilal H.A., *An overview on the small heat shock proteins*, African Journal of Biotechnology, 2010, vol. 9, pp. 927–949, doi.org/10.5897/ajb09.006.
7. Baleev D.N., Bukharov A.F., *Ovoshchi Rossii*, 2012, No. 3 (16), pp. 38–46. (In Russ.)
8. Baleev D.N., Bukharov A.F., *Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2013, No. 11 (109), pp. 22–25. (In Russ.)
9. Baleev D.N., Bukharov A.F., Bukharova A.R., *Vestnik Bashkirskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2012, No. 2, pp. 5–7. (In Russ.)
10. Gray D., Steckel J.R.A., Parsnip (*Pastinaca sativa*) seed production: effects of seed crop plant density, seed position on the mother plant, harvest date and method, and seed grading on embryo and seed size and seedling performance, *Annals of Applied Biology*, 1985, vol. 107, pp. 559–570, doi.org/10.1111/j.1744-1748.1985.tb03172.x.

11. Bianco V.V., Damato G, Defilippis R., Umbel position on the mother plant: «seed» yield and quality of seven cultivars of Florence fennel, *Acta Horticulturae*, 1994, vol. 362, pp. 51–58, doi.org/10.17660/actahortic.1994.362.5.
12. Szafiroska A.I., The correlation between mother plant architecture, seed quality and field emergence of carrot, *Acta Horticulturae*, 1994, vol. 354, pp. 93–98, doi.org/10.17660/actahortic.1994.354.10.
13. Corbineau F., Picard M.A., Bonnet A. [et al], Effects of production factors on germination responses of carrot seeds to temperature and oxygen, *Seed Science Research*, 1995, vol. 5, pp. 129–135, doi.org/10.1017/s0960258500002749.
14. Panayotov N., Heterogeneity of carrot seeds depending on their position on the mother plant, *Folia Horticulturae*, 2010, vol. 22, pp. 25–30, doi.org/10.2478/fhort-2013-0147.
15. Vandeloof F., Bolle N., Van Assche J.A., Morphological and physiological dormancy in seeds of *Aegopodium podagraria* (Apiaceae) broken successively during cold stratification, *Seed Science Research*, 2009, vol. 19, pp. 115–123, doi.org/10.1017/s0960258509301075.
16. Scholten M., Donahue J., Shaw N.L. [et al], Environmental regulation of dormancy loss in seeds of *Lomatium dissectum* (Apiaceae), *Annals of Botany*, 2009, vol. 103, pp. 1091–1101, doi.org/10.1093/aob/mcp038.
17. Holubowicz R. Morozowska M., Effect of umbel position on dill (*Anethum graveolens* L.) plants growing in field stands on selected seed stalk features, *Folia Horticulturae*, 2011, vol. 23, pp. 157–163, doi.org/10.2478/v10245-011-0024-3.
18. Bukharov A.F., Baleev D.N., Ivanova M.I., *Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2014, No. 7 (117), pp. 26–32. (In Russ.)
19. Bukharov A.F., Baleev D.N., Bukharova A.R., *Kinetika prorastaniya semyan. Sistema metodov i parametrov* (Kinetics of seed germination. System of methods and parameters). Moscow: RGAZU, 2016, 64 p.
20. Martin A.C., The comparative internal morphology of seeds, *American Midland Naturalist*, 1946, vol. 36, pp. 513–660, doi.org/10.2307/2421457.
21. Stokes P.A, Physiological study of embryo development in *Heracleum sphondylium* L. I. The effect of temperature on embryo development, *Annals of Botany*, 1952, vol. 16, pp. 441–447, doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083326.
22. Necajeva J., Ievinsh G., Seed dormancy and germination of an endangered coastal plant *Eryngium maritimum* (Apiaceae), *Estonian Journal of Ecology*, 2013, vol. 62, pp. 150–161, doi.org/10.3176/eco.2013.2.06.
23. Grushvitskii I.V., *Komarovskie chteniya. XIV*, Moscow, Leningrad: Izdatel'stvo AN SSSR, 1961 – 46 p. (In Russ.)
24. Hawkins T.S., Baskin C.C., Baskin J.M., Morphophysiological dormancy in seeds of three eastern North American sanicula species (Apiaceae subf. Saniculoideae): evolutionary implications for dormancy break, *Plant Species Biology*, 2010, vol. 25, pp. 103–113, doi.org/10.1111/j.1442-1984.2010.00273.x.
25. Baleev D.N., Bukharov A.F., *Ovoshchi Rossi*, 2012, No. 1 (14), pp. 54 – 59. (In Russ.)
26. Pereira R.S., Nascimento W.M., Vieira J.V., Carrot seed germination and vigor in response to temperature and umbel orders, *Scientia Agricola*, 2008, vol. 65, pp. 145–150, doi.org/10.1590/s0103-90162008000200006.
27. Morimoto R.I., Kline M.P., Bimston D.N. [et al], The heat-shock response: regulation and function of heat-shock proteins and molecular chaperones, *Essays Biochem*, 1997, vol. 32, pp. 17–29, ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9493008.
28. Bukharov A.F., Baleev D.N., *Ovoshchi Rossii*, 2013, No. 2 (19), pp. 36–41. (In Russ.)

29. Baleev D.N., Bukharov A.F., *Allelopatiya ovoshchnykh zontichnykh (Umberliferae): tormozhenie prorastaniya i induktsiya sostoyaniya pokoya semyan* (Allelopathy of vegetable umbrellas (UmberlifeRee): germination braking and induction of seed rest), Saarbrucken, Germany, 2012.
30. Bukharov A.F., Baleev D.N., *Allelopaticheskaya aktivnost' u semyan ovoshchnykh sel'dereinykh kul'tur*, Sel'skokhozyaistvennaya biologiya, 2014, T. 49, № 1, pp. 86–90. (In Russ.)
31. Batygina T.B., *Embriologiya tsvetkovykh rastenii. Terminologiya i kontseptsii*, SPb.: Mir i sem'ya, 1994, T.1, pp. 263 – 266. (In Russ.)