

Г. Н. Смоликова

## ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДА УСКОРЕННОГО СТАРЕНИЯ ДЛЯ ОЦЕНКИ УСТОЙЧИВОСТИ СЕМЯН К СТРЕССОВЫМ ВОЗДЕЙСТВИЯМ

Статья посвящена анализу эффективности метода ускоренного старения для оценки устойчивости семян ряда сельскохозяйственно важных видов растений. Использование метода ускоренного старения, представляющего собой кратковременную инкубацию семян при повышенной влажности и температуре воздуха, позволяет адекватно моделировать воздействия неблагоприятных факторов и прогнозировать их влияние на устойчивость семян. Семена высокого качества лучше переносят экстремальные условия и формируют более устойчивые к стрессам растения.

В работе приведены данные о влиянии ускоренного старения на семена разных сортов широкого спектра видов (капуста, морковь, соя, люпин, ячмень, пшеница, овес). Результаты свидетельствуют, что ускоренное старение позволяет оценивать различия по устойчивости между сортами разных видов сельскохозяйственных культур. Однако необходимо учитывать, что на устойчивость семян влияет множество факторов, начиная с влияния материнского растения и заканчивая параметрами внешней среды, в которых семена оказываются после их созревания. Поэтому при сравнительной оценке сортов следует использовать семена, которые выращивались и находились в одинаковых условиях. Библиогр. 16 назв. Ил. 8. Табл. 2.

*Ключевые слова:* семена, ускоренное старение, прорастание семян, жизнеспособность семян, устойчивость семян, оценка устойчивости семян.

### APPLICATION OF THE METHOD OF ACCELERATED AGING TO EVALUATE THE STRESS TOLERANCE OF SEEDS

*Smolikova G. N.*

St. Petersburg State University, 7/9, Universitetskaya nab., St. Petersburg, 199034, Russian Federation; galina.smolikova@gmail.com

Regardless of the conditions in which the seeds are stored — optimal or adverse, over time they age. Aging of seeds may be considered as an accumulation of structural and metabolic damages, leading to the dysfunction and the reduction of tolerance to environmental factors up to the loss of viability. The damages leading to aging of seeds are based on the non-enzymatic glycosylation of proteins, the generation of ROS and the lipid peroxidation. The duration of seed aging can vary from a few days to tens or even hundreds of years. There are two main factors that affect the rate of seed aging: air temperature and humidity. The method of accelerated aging, which is a short-term incubation of seeds at high temperature and humidity, allows simulating the unfavourable environmental factors and predicting their influence on seed. High quality seeds are more tolerant to extreme conditions and they develop more tolerant plants. In this paper the effect of accelerated aging on seeds of wide range of crops (cabbage, carrots, soy, lupine, barley, wheat, oats) and varieties is analysed. The results suggest that the accelerated aging allows evaluating the differences in stability between the crop varieties. However, it is necessary to consider that the quality of seed is influenced by many factors, ranging from the influence of the mother plant to the influence of environment conditions in which the seeds store after their maturation. Therefore, when evaluating the crop varieties seeds that were grown and stored in the same conditions should be used. Refs 16. Figs 8. Tables 2.

*Keywords:* seeds, accelerated aging, seed germination, seed viability, seed tolerance, evaluation of seed tolerance.

## Введение

Независимо от того, в каких условиях хранятся семена — оптимальных или неблагоприятных, с течением времени они стареют. Старение семян (*aging, deterioration*) рассматривают как накопление структурных и метаболических повреждений, приводящих к нарушению функций и снижению устойчивости к неблагоприятным внешним условиям вплоть до потери жизнеспособности [1]. В основе повреждений, приводящих к старению семян, лежат процессы неферментативного гликозилирования белков, генерация активных форм кислорода и свободных радикалов, перекисное окисление липидов [1–4]. Продолжительность процесса старения у семян может варьировать от нескольких дней до многих десятков и даже, в отдельных случаях, сотен лет. Существует два основных фактора, которые влияют на скорость старения у семян — это влажность тканей и температура воздуха [5].

Известно, что повышение влагосодержания семян всего на 1% и/или повышение температуры воздуха на 5°C вдвое снижает долговечность семян [6]. В то же время известно, что семена разных видов отличаются по срокам хранения при одних и тех же условиях. К. Уолтерс и соавторы провели оценку всхожести образцов, взятых из генетического банка министерства сельского хозяйства США [7]. Исследовали семена 276 сортов, принадлежащих к 42 видам растений, которые хранились при 5°C и –18°C в течение 30 лет. Однако результаты этого эксперимента не выявили корреляций между долговечностью семян, местом их происхождения, массой запасных питательных веществ и содержанием растворимых углеводов. М. Нагель и соавторы исследовали семена 18 видов сельскохозяйственных культур, которые хранились в течение 26 лет при 20°C и 50%-ной влажности воздуха [8]. Авторы показали, что биологическая долговечность семян бобовых культур в среднем была равна 21 году, зерновых — 15 лет, а масличных — 9 лет. К сожалению, приведенные в литературе данные о корреляции между долговечностью семян и какими-либо структурными или биохимическими показателями пока весьма противоречивы и не позволяют делать однозначных выводов о качестве и способности семян к прорастанию.

Более эффективным и информативным методом, позволяющим оценивать устойчивость семян, изучать метаболические изменения, происходящие в них под действием неблагоприятных условий среды, и прогнозировать долговечность семян при хранении, является *метод ускоренного старения (УС)*. Метод заключается в том, что скорость прорастания и всхожесть семян оценивается после их инкубации при повышенных температуре и влажности воздуха. Более устойчивые семена лучше переносят эти экстремальные условия, медленнее повреждаются и обладают большей всхожестью [9–13].

Цель данной работы заключалась в том, чтобы проверить эффективность метода УС для оценки устойчивости семян ряда сельскохозяйственно важных видов растений.

## Материалы и методы

**Объектами исследования** являлись семена широкого спектра видов сельскохозяйственных растений: моркови (*Daucus carota* L.) сорта Амстердамская; капусты (*Brassica oleraceae* L.) сортов Белорусская 85, Мара, Тюркиз и Амагер; сои (*Glycine max* L.) сорта Ясельда; люпина (*Lupinus angustifolius* L.) сорта Миртан; ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сортов Бровар, Зубр, Гранат, Стратус, Тюрингия и Талер; ярового тритикале (*Triticale secale*) сорта Лана, озимого тритикале сорта Михась; яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сортов Ростань, Рассвет и Мунк, озимой пшеницы сортов Копылянка, Центос и Былина; овса (*Avena sativa* L.) сортов Юбиляр и Асилак.

**Семена зерновых культур сортировали по удельному весу.** Сортировку проводили на сепараторе «САД-1» в РУП «Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию» (Жодино, Беларусь). Принцип сортировки: зерновой поток в свободном падении обрабатывается воздушными потоками с разными скоростями, в результате чего происходит разделение исходного материала по аэродинамическому сопротивлению, зависящему от веса и геометрической формы семян.

**Определение влагосодержания семян.** Навески по 0,5 г помещали в сушильный шкаф при  $103 \pm 2^\circ\text{C}$  на  $17 \pm 1$  ч. Показатели влагосодержания представлены как грамм воды на грамм абсолютно сухого вещества (г/г).

**Определение скорости прорастания и всхожести семян.** Семена проращивали на фильтровальной бумаге в термостате при  $22 \pm 1^\circ\text{C}$ . Для оценки скорости прорастания количество проросших семян учитывали каждые сутки. Проросшими считали наклюнувшиеся семена с визуально определяемым зародышевым корешком. Энергию прорастания и всхожесть учитывали согласно срокам, установленным ГОСТ 12038-84. В конце проращивания подсчитывали количество нормально развитых проростков, ненормально развитых проростков и непроросших семян.

**Метод ускоренного старения.** Существует два основных методических подхода, применяемых при УС [9–11]. В первом случае семена подвергают одновременному воздействию повышенной влажности и температуры воздуха. Во втором — вначале повышают влагосодержание семян, а затем инкубируют их при повышенной температуре. Первый способ обычно используют для анализа крупных семян, формируемых такими растениями как кукуруза, горох, фасоль, бобы. Второй способ, как правило, применяется при работе с мелкосемянными овощными культурами.

**Повышение влагосодержания семян.** Пластиковый или стеклянный контейнер (можно эксикатор) тщательно промывают и стерилизуют. На дно контейнера наливают воду или насыщенный раствор соли и сверху аккуратно помещают поддон с отверстиями (сито) так, чтобы он не касался воды. Семена насыпают на сито в один слой — наслоение семян повлияет на скорость поглощения паров воды и приведет к вариативности их влагосодержания. Важно следить, чтобы капли воды не попадали на семена. Контейнер закрывают крышкой и помещают в термостат. Между контейнерами, а также контейнерами и стенками термостата должно быть не менее 2,5 см свободного пространства, чтобы обеспечить равномерность их нагревания. По окончании эксперимента проводят анализ влагосодержания семян. В процессе УС величину влагосодержания подбирают эмпирически, так чтобы после обработки семена значительно снижали всхожесть, но не теряли жизнеспособности.

При достижении необходимого влагосодержания вес семян можно рассчитать по формуле:

$$M_{\text{кон}} = (100 - B_{\text{нач}}) / (100 - B_{\text{кон}}) M_{\text{нач}}$$

где  $B_{\text{нач}}$  — начальное влагосодержание семян (%),  $B_{\text{кон}}$  — конечное влагосодержание семян (%),  $M_{\text{нач}}$  — начальная масса семян (г),  $M_{\text{кон}}$  — конечная масса семян (г). Например: если  $B_{\text{нач}} = 6\%$ , а  $B_{\text{кон}}$  должно быть увеличено до 14%, то при начальной массе навески семян  $M_{\text{нач}} = 5$  г значение  $M_{\text{кон}}$  должно повыситься до 5,47 г.

Для достижения необходимого уровня влажности семян наиболее удобным способом является использование насыщенных растворов солей. При выдерживании семян в парах таких растворов конечное влагосодержание семени не повысится более заданного значения.

**Выдерживание семян при повышенной температуре.** При одновременном воздействии повышенной влажности и температуры воздуха, контейнер с семенами (описание см. выше) помещают в термостат с заданной температурой и инкубируют несколько суток. Длительность инкубации подбирают эмпирически, так чтобы после обработки семена значительно снижали всхожесть, но не теряли жизнеспособности.

В том случае, когда необходимо вначале повысить влагосодержание семян, а затем подвергнуть их воздействию повышенной температуры порядок действия другой. Семена выдерживают в контейнерах в парах насыщенных растворов солей (описание см. выше) при комнатной температуре в течение не менее 7 суток. За это время влагосодержание семян приходит в равновесие с влажностью воздуха и достигает заданного уровня. Далее семена достают из контейнера и быстро помещают в пакеты с алюминиевой основой. Из пакетов удаляют воздух и запечатывают края горячим утюгом или паяльником на 3 см выше уровня семян. Запечатанные пакеты с семенами помещают в термостат с необходимой температурой.

### Применение метода ускоренного старения для оценки устойчивости семян

Наиболее важным фактором, который необходимо контролировать при УС, является уровень влагосодержания семян. Для успешного проведения процедуры очень важно подобрать такую величину влагосодержания, которая не допускала бы необратимой инициации процессов прорастания. В наших исследованиях влагосодержание семян повышали путем их выдерживания в парах насыщенных растворов солей. Для создания необходимой величины относительной влажности воздуха (ОВ) в эксикатор помещали насыщенные растворы хлористого натрия, создающего 75%-ную ОВ, или хлористого калия, создающего 86%-ную ОВ.

В результате инкубации при 75%-ной ОВ влагосодержание семян капусты достигало 0,10 г/г, моркови — 0,12 г/г, сои — 0,13 г/г, зерновых культур — 0,104 г/г. При 86%-ной ОВ этот показатель увеличивался в семенах капусты до 0,14 г/г, сои — до 0,16 г/г, зерновых культур — до 0,106 г/г. Достигаемого уровня влагосодержания было недостаточно для инициации прорастания, но достаточно для индукции чувствительности семян к внешним условиям.

**Оценка устойчивости семян разных видов растений.** На рис. 1 показана динамика прорастания семян сои и люпина, подвергнутых ускоренному старению. Можно видеть, что при 40°C и 75%-ной ОВ семена сои снижали всхожесть со 100% до 50%

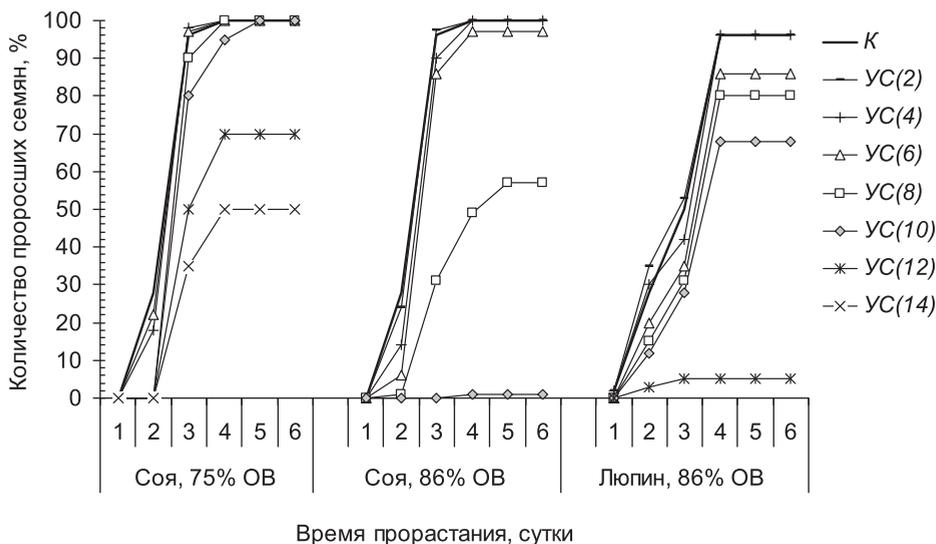


Рис. 1. Динамика прорастания семян сои и люпина после ускоренного старения (УС) при 40°C и различной ОВ

К — контроль; УС(2)–УС(14) — ускоренное старение семян в течение 2–14 суток соответственно.

после 14 суток инкубации в условиях УС, а при 40°C и 86%-ной ОВ — уже после 8 суток. Семена люпина проявляли более высокую устойчивость, и через 10 суток инкубации при 40°C и 86%-ной ОВ их всхожесть снижалась только до 70%.

При этом хотелось бы отметить скачкообразный характер падения всхожести у семян зернобобовых культур. Например, семена сои через 8 суток инкубации при 40°C и 86%-ной ОВ снижали всхожесть до 58%, но через 10 суток они уже полностью теряли жизнеспособность. Такой характер падения всхожести отмечали также В. А. Веселовский и Т. В. Веселова при работе с семенами гороха [14].

На рис. 2 показана динамика прорастания семян зерновых культур (ячмень, пшеница, тритикале) при 40°C и 75%-ной ОВ. Скачкообразное падение жизнеспособности у них наблюдалось через 10 суток УС. При этом семена ячменя были более устойчивы к неблагоприятным условиям УС, чем семена пшеницы и тритикале.

Семена моркови оказались более чувствительны к ускоренному старению, чем семена капусты (рис. 3). Уже через 3 дня инкубации при 40°C и 75%-ной ОВ всхожесть семян моркови снижалась с 80 до 60%, в то время как у семян капусты для получения такого же эффекта понадобился 21 день. С чем связана такая чувствительность семян моркови по сравнению с другими культурами, неизвестно. В качестве гипотезы можно предположить, что негативную роль играет присутствие в них относительно высокого количества хлорофиллов.

Таким образом, метод ускоренного старения позволяет оценивать различия между семенами внутри зерновых, зернобобовых и овощных культур. Так, люпин проявил большую устойчивость по сравнению с соей, ячмень — по сравнению с пшеницей и тритикале. В ряду исследованных овощных культур наименее устойчивыми оказались семена моркови.

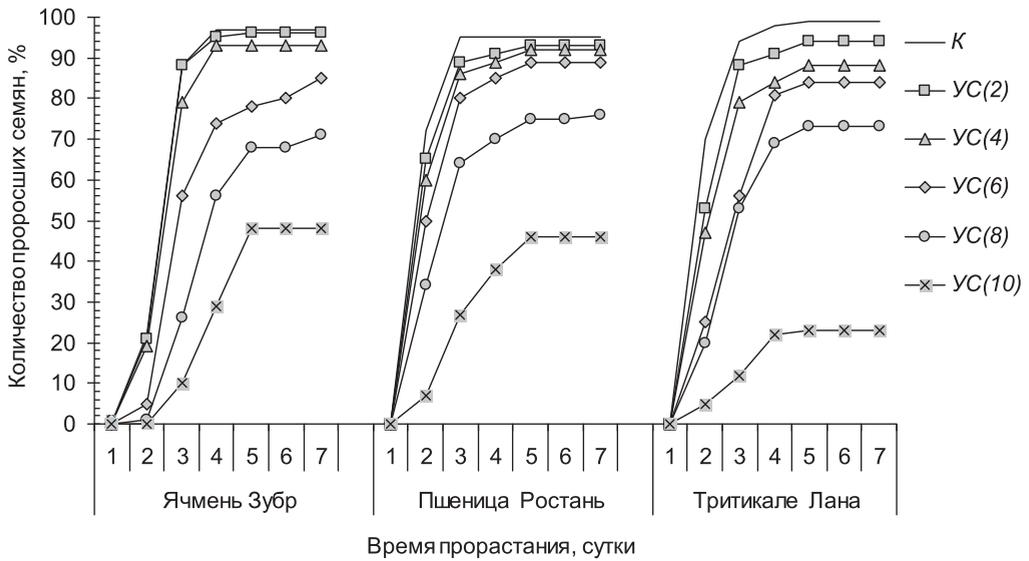


Рис. 2. Динамика прорастания семян яровых зерновых культур после ускоренного старения (УС) при 75%-ной ОВ и 40°C

К — контроль; УС(2)–УС(10) — ускоренное старение семян в течение 2–10 суток соответственно.

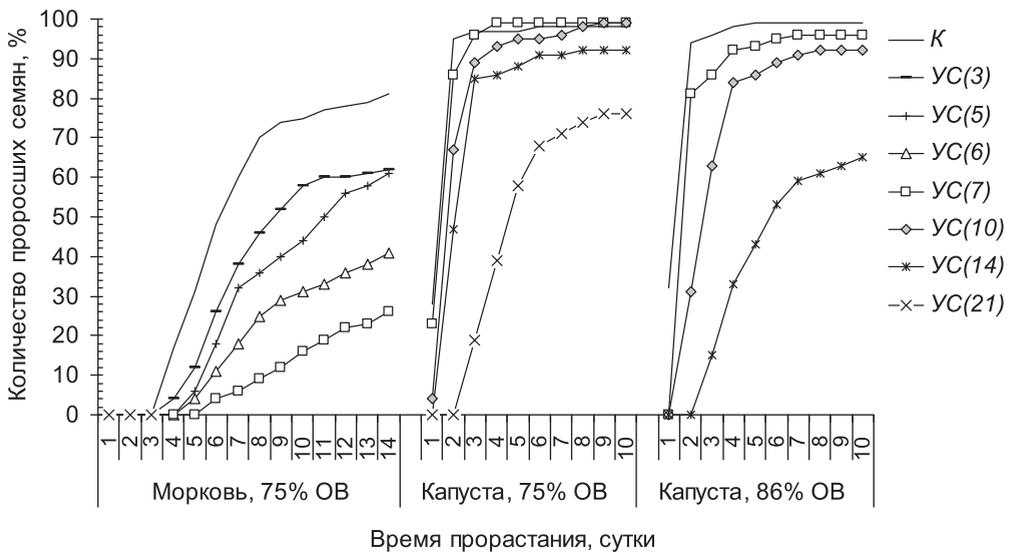


Рис. 3. Динамика прорастания семян моркови и капусты после ускоренного старения (УС) при 40°C и различной ОВ

К — контроль; УС(3)–УС(21) — ускоренное старение семян в течение 3–21 суток соответственно.

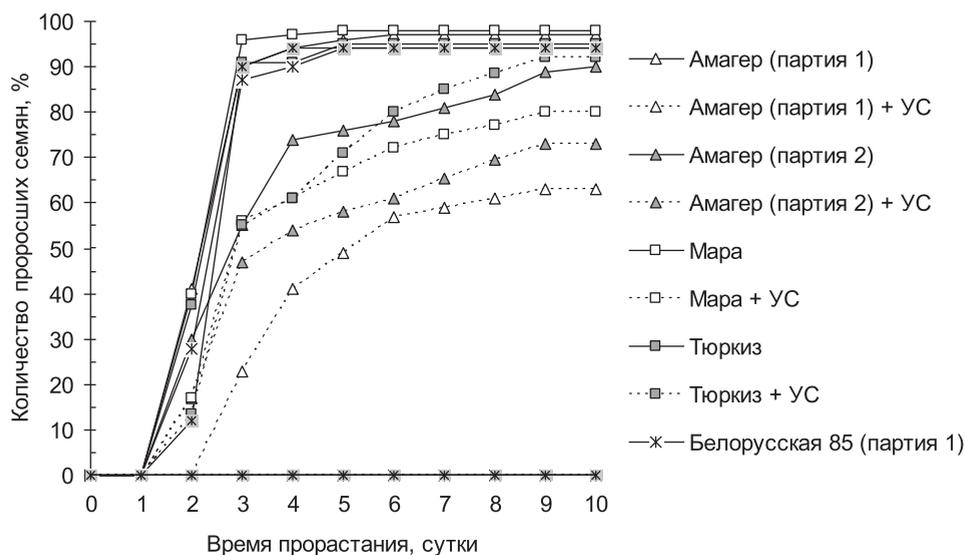


Рис. 4. Динамика прорастания семян различных сортов капусты белокочанной после ускоренного старения (УС) при 86%-ной ОВ и 40°C в течение 7 дней

**Оценка устойчивости семян разных сортов растений.** Далее анализировали устойчивость к неблагоприятным условиям хранения семян различных сортов в пределах одного вида.

На рис. 4 показана динамика прорастания семян различных сортов капусты белокочанной при 40°C и 86%-ной ОВ. При оптимальных условиях прорастания всхожесть семян всех сортов была не ниже 90%, однако одни и те же условия ускоренного старения приводили к существенным различиям в падении скорости прорастания и всхожести семян. Так, у сорта Тюркиз этот показатель снижался всего с 95 до 92%, у сортов Мара и Амагер — до 80 и 63% соответственно, в то время как семена сорта Белорусская 85 полностью теряли жизнеспособность.

На рис. 5 показана динамика прорастания семян разных сортов ячменя и пшеницы после УС при 50°C и 75%-ной ОВ в течение трех суток. При оптимальных условиях прорастания все они характеризовались высокими показателями всхожести (90–100%). Однако после УС варьирование показателей всхожести увеличилось у разных сортов ячменя от 52 до 99%, у яровой пшеницы — от 57 до 81%, и у озимой пшеницы — от 39 до 95%.

Однако хотелось бы обратить внимание на то, что две партии семян озимой пшеницы Копылянка, полученные из разных мест произрастания и не различающиеся по всхожести при оптимальных условиях (95%), сильно различались по жизнеспособности после УС (см. рис. 5). В 1-й партии их всхожесть составляла 95%, а во 2-й — снизилась до 63%. Это свидетельствует о том, что имеет значение не только сорт, но и условия формирования и хранения семян.

Отмеченный эффект был проверен на семенах разных партий одного сорта пшеницы и тритикале, выращенных по разным агротехнологиям (рис. 6). Различий по лабораторной всхожести в контроле между партиями одного сорта практически не



Рис. 5. Динамика прорастания семян различных сортов зерновых культур при оптимальных условиях прорастания (контроль) и после ускоренного старения (УС)

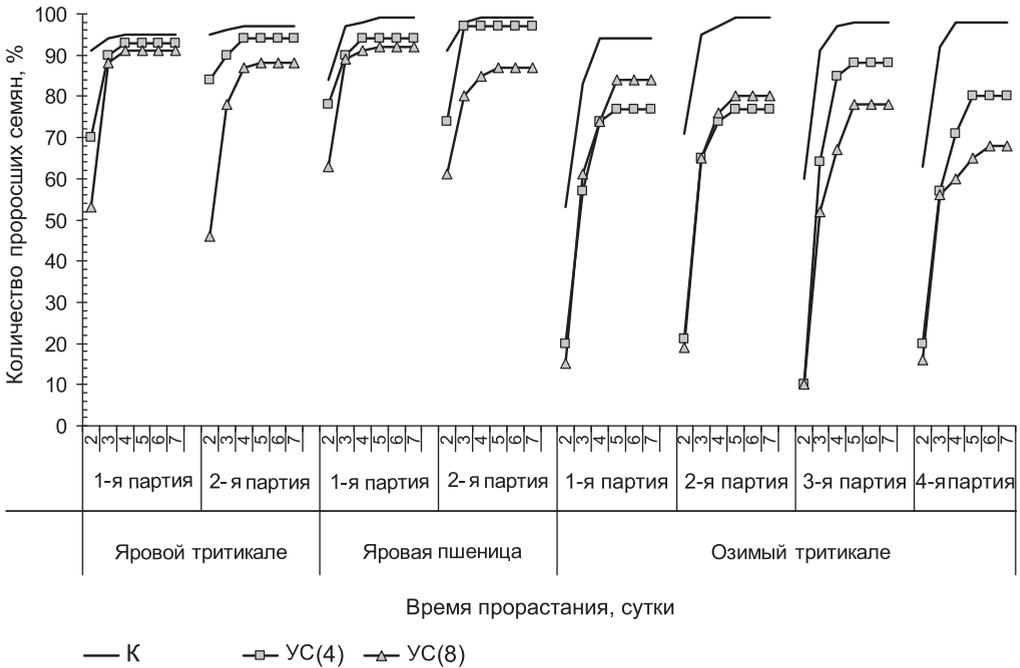


Рис. 6. Динамика прорастания семян различных партий зерновых культур после ускоренного старения:

К — контроль; УС(4), УС(8) — ускоренное старение семян в течение 4 и 8 суток при 40°C и 75%-ной ОВ.

**Таблица 1. Полевая всхожесть различных партий семян зерновых культур**

Культура	Партия семян	Полевая всхожесть, %	НСР <sub>05</sub>
Яровой тритикале, сорт Лана	1-я партия	64,5	2,75
	2-я партия	68,5	
Яровая пшеница, сорт Ростань	1-я партия	71,8	3,36
	2-я партия	68,5	
Озимый тритикале, сорт Михась	1-я партия	72,0	4,1
	2-я партия	72,8	
	3-я партия	70,3	
	4-я партия	62,8	

наблюдалось. Однако после их инкубации при 75%-ной ОВ и 40°C в течение 4 и особенно 8 суток начинались расхождения по скорости прорастания и всхожести, которые коррелировали с показателями их полевой всхожести (табл. 1). В целом, чем больше была чувствительность партий семян к ускоренному старению, тем ниже была их полевая всхожесть.

Таким образом, эффективная оценка различий по устойчивости семян между сортами одного вида растений возможна только в случае, когда семена разных сортов были получены в одинаковых условиях.

**Оценка вариабельности устойчивости семян внутри одного сорта.** Для изучения вариабельности устойчивости семян к ускоренному старению были использованы семена яровых зерновых культур (ячмень, пшеница и тритикале), предварительно сортированные по удельному весу. Как следует из табл. 2, удельно-тяжелые семена (УТС) характеризовались более высокой полевой всхожестью и урожайностью по сравнению с удельно-легкими семенами (УЛС).

**Таблица 2. Полевая всхожесть семян и урожайность посевов яровых зерновых культур, сортированных по удельному весу**

Фракции	Пшеница		Тритикале		Ячмень	
	раст/м <sup>2</sup>	ц/га	раст/м <sup>2</sup>	ц/га	раст/м <sup>2</sup>	ц/га
Удельно-тяжелые семена	370	51,5	416	39,8	462	57,4
Удельно-легкие семена	342	40,3	378	32,7	396	48,9
НСР <sub>05</sub>		4,7		1,9		2,6

Установлено, что семена из удельно-тяжелой фракции проявляли также более высокую устойчивость к стрессовым условиям ускоренного старения по сравнению

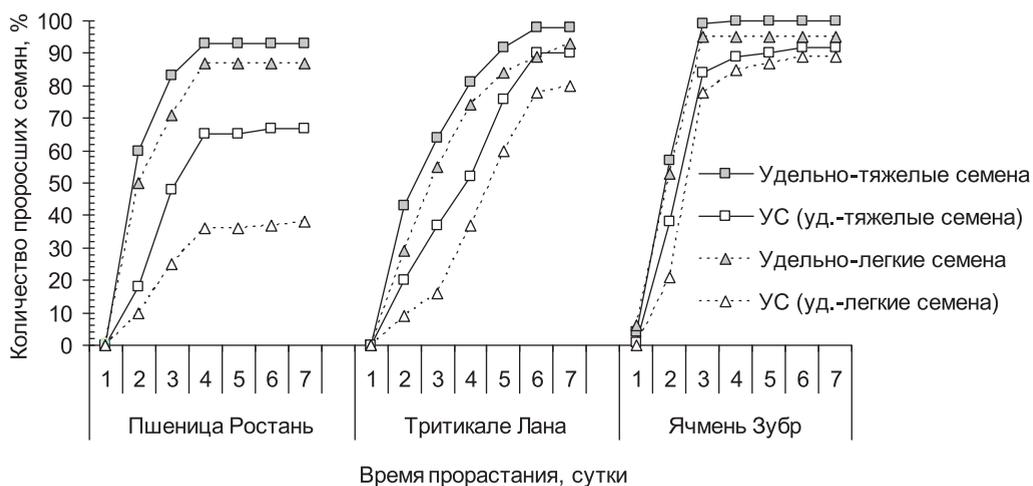


Рис. 7. Влияние ускоренного старения на динамику прорастания семян зерновых культур, сортированных по удельному весу

УС — ускоренное старение семян в течение 6 суток при 50°C и 75%-ной ОВ.

с удельно-легкими семенами (рис. 7). При этом семена пшеницы и тритикале были более чувствительны к стрессу ускоренного старения по сравнению с ячменем.

Весьма интересны данные, полученные на семенах капусты белокочанной сорта Бартоло, предварительно сортированных по интенсивности флуоресценции хлорофиллов в семенных оболочках на фракции с низким содержанием хлорофиллов (НСХ) и высоким содержанием хлорофиллов (ВСХ) [15, 16]. Визуально эти семена отличались также и по цвету семенных оболочек. Семена из фракции НСХ были темно-коричневыми, а семена из фракции ВСХ — светло-коричневыми.

На рис. 8 видно, что в оптимальных условиях прорастания семена разных фракций незначительно отличались по скорости прорастания и конечной всхожести. Всхожесть семян из фракции НСХ составляла 99%, а из фракции ВСХ — 96%.

Инкубация семян при 86%-ной ОВ и 40°C в течение 6 суток приводила к снижению всхожести семян из фракции ВСХ до 30% по сравнению с 61% у семян из фракции НСХ. При этом наблюдалось увеличение количества ненормально развитых проростков, которое в долевым отношении составляло около 50% от общего количества проросших семян (рис. 8, б).

Таким образом, использование метода ускоренного старения, представляющего собой кратковременную инкубацию семян при повышенной влажности и температуре воздуха, позволяет адекватно моделировать воздействие неблагоприятных факторов и прогнозировать их влияние на устойчивость семян. Семена высокого качества лучше переносят экстремальные условия и формируют более устойчивые к стрессам растения.

Ускоренное старение позволяет оценивать различия по устойчивости между сортами разных видов сельскохозяйственных культур. Однако необходимо учитывать, что на устойчивость семян влияет множество факторов, начиная от влияния материнского растения и заканчивая параметрами внешней среды, в которых семена оказываются

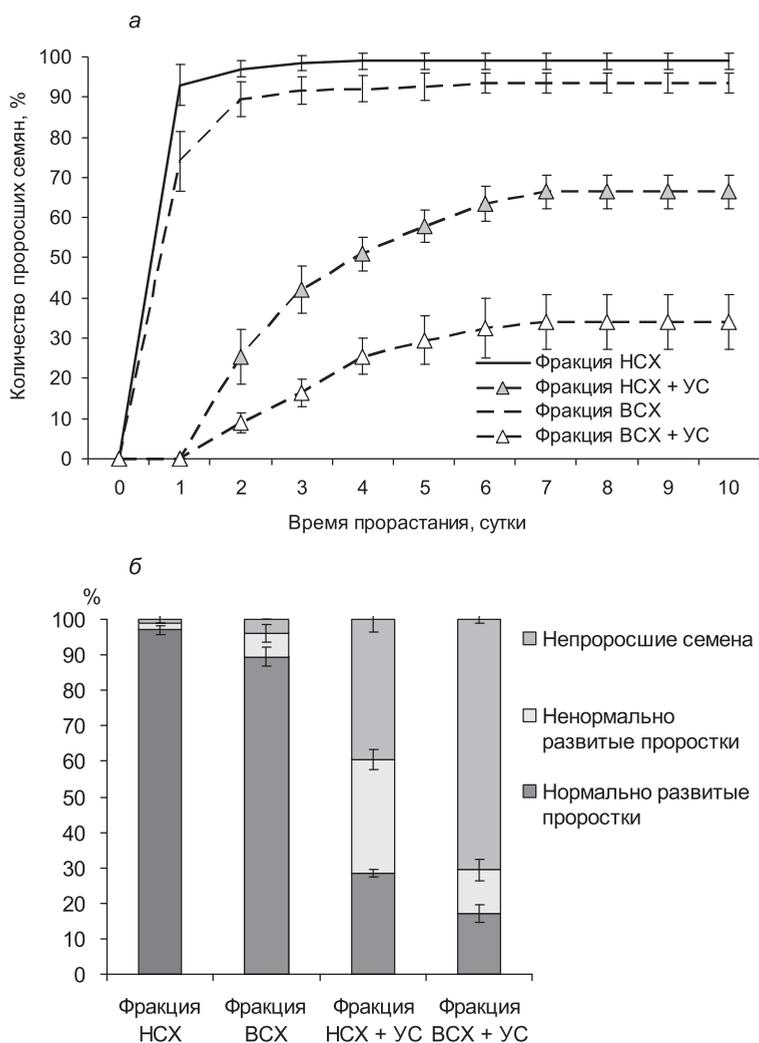


Рис. 8. Динамика прорастания (а) и всхожесть (б) сортированных на фракции семян капусты сорта Бартоло после ускоренного старения (УС) при 40°C и 86%-ной ОВ в течение 6 суток

НСХ и ВСХ — низкое и высокое содержание хлорофиллов соответственно.

после их созревания. Поэтому, при сравнительной оценке сортов следует использовать семена, которые выращивались и хранились в одинаковых условиях.

## Литература

1. McDonald M. B. Seed deterioration: physiology, repair and assessment // Seed Science and Technology. 1999. Vol. 27, N 1. P. 177–237.
2. Алексейчук Г. Н., Ламан Н. А. Механизмы старения семян при неблагоприятных условиях хранения // Сб. науч. тр.: Ботаника (исследования) / Ин-т экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАНБ / под ред. Н. А. Ламана. Мн.: Право и экономика, 2008. Вып. 36. С. 311–325.

3. *Bailly C.* Active oxygen species and antioxidants in seed biology // *Seed Science Research*. 2004. Vol. 14. P.93–107.
4. *Веселовский В. А., Веселова Т. В.* Перекисное окисление липидов, гидролиз углеводов и реакция Амадори—Майларда на ранних этапах старения сухих семян // *Физиология растений*. 2012. Т. 59, № 6. С. 763–770.
5. *Walters C.* Understanding the mechanisms and kinetics of seed aging // *Seed Science Research*. 1998. Vol. 8. P.223–244.
6. *Justice O. L.* Principles and practices of seed storage. Washington, D. C.: Government Printing Office, 1978. 290 p. (Agricultural handbook. N 506).
7. *Walters C., Wheeler L. M., Grotenhuis J. M.* Longevity of seeds stored in a genebank: species characteristics // *Seed Science Research*. 2005. Vol. 15, N 1. P. 1–20.
8. *Nagel M., Börner A.* The longevity of crop seeds stored under ambient conditions // *Seed Science Research*. 2010. Vol. 20. P. 1–12.
9. *Handbook of vigour test methods / eds J. G. Hampton, D. M. TeKrony.* Zurich: ISTA Vigour Test Committee, 1995. 120 p.
10. *Алексейчук Г. Н., Ламан Н. А.* Физиологическое качество семян сельскохозяйственных культур и методы его оценки / под ред. С. И. Гриба. Мн.: Право и экономика, 2005. 48 с.
11. *Алексейчук Г. Н.* Сила роста семян зерновых культур и ее оценка методом ускоренного старения / под ред. Н. А. Ламана. Мн: Право и экономика, 2009. 44 с.
12. *Филипенко Г. И.* Особенности физиолого-биохимических изменений в семенах пшеницы и ячменя в процессе ускоренного старения // *Бюл. ВИР. Л.* 1983. С. 19–21.
13. *Сафина Г. Ф., Филипенко Г. И.* Ускоренное старение как метод прогнозирования долговечности семян при хранении // Тез. докл. III Вавиловской междунар. конф. «Идеи Н. И. Вавилова в современном мире». СПб., 2012. С. 209.
14. *Веселовский В. А., Веселова Т. В., Чернавский Д. С.* Бимодальное изменение всхожести семян при тепловом воздействии // *Радиационная биология. Радиоэкология*. 2003. Т. 43, № 3. С. 355–357.
15. *Смоликова Г. Н., Ламан Н. А., Борискевич О. В.* Роль хлорофиллов и каротиноидов в устойчивости семян к абиотическим стрессорам // *Физиология растений*. 2011. Т. 58, № 6. С. 817–825.
16. *Смоликова Г. Н., Задворнова Ю. В., Ламан Н. А., Медведев С. С.* Влияние брассиностероидов на устойчивость семян *Brassica oleracea* L. к ускоренному старению // *Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3: Биология*. 2013. Вып. 4. С. 74–84.

Статья поступила в редакцию 17 января 2014 г.

#### Сведения об авторе

*Смоликова Галина Николаевна* — кандидат биологических наук

*Smolikova Galina N.* — Ph.D.