



Jūras piekrastes augu dīgšanas ekofizioloģija: sēklu miera periods un vides faktoru ietekme

**Promocijas darbs
bioloģijas doktora zinātniskā grāda iegūšanai
augu fizioloģijas apakšnozarē**

Darba autors: Jevgenija Nečajeva

Darba vadītājs: *Dr. hab. biol.*, prof. Ģederts Ieviņš

Rīga 2012



Promocijas darbs izstrādāts ar Latvijas Zinātnes padomes, Latvijas Universitātes un Eiropas Savienības struktūrfondu atbalstu

KOPSAVILKUMS

Darba mērķis ir raksturot dažādu piekrastes biotopu augu sēkļu miera periodu un dažādu vides faktoru ietekmi uz to dīgšanu. Augu sēklas ievāca Baltijas jūras piekrastē (Kurzeme) un Rīgas jūras līča piekrastē. Vienā no dziedēšanas eksperimentiem izmantoja sēklas no *Millenium Seed Bank* (RBG Kew, Lielbritānija) kolekcijas. Diedzēšanas eksperimentus veica LU Bioloģijas fakultātē no 2005. līdz 2009. gadam un MSB laboratorijā 2009. gadā. Ir noteikts un raksturots sēkļu organiskā miera perioda (OMP) veids vairākām piejūras mitrāju un kāpu augu sugām, kā arī raksturota NaCl ietekme uz šo sugu sēkļu dīgšanu. *Juncus balticus* un *Triglochin maritima* sēklām ir salīdzināta NaCl un polietilēnglikola (PEG) ietekme uz sēkļu dīgšanu un dīgtpējas atjaunošanos. *T. maritima* sēklām noteica aukstās stratifikācijas ietekmi uz sēkļu dīgtpēju dažādās NaCl un PEG koncentrācijās. *Linaria loeselii* un *L. vulgaris* piemērā ir izpētītas minimālās dīgšanas temperatūras izmaiņas aukstās stratifikācijas procesā, kā arī vairāku *Linaria* ģints sugu sēklām ir noteikta NaCl ietekme uz minimālo un maksimālo dīgšanas temperatūru. *Eryngium maritimum* sēklām, kurām ir noteikts morfofizioloģiskais sēkļu OMP izpētīja aukstās stratifikācijas un giberelskābes ietekmi uz dīgšanu, kā arī sēkļu embriju attīstības dinamiku stratifikācijas laikā. Aukstā stratifikācija un NaCl ietekmē vairāku *Linaria* ģints sugu sēkļu populāciju dīgšanu. Minimālās (T_b) un maksimālās (T_c) dīgšanas temperatūras noteikšana ļauj kvantitatīvi un kvalitatīvi novērtēt OMP izpaušmes izmaiņas un NaCl izraisīto ietekmi uz dīgšanu sēkļu populācijā. Salīdzinot *L. loeselii* un *L. vulgaris* piekrastes populāciju sēklas, ir noteiktas atšķirības to OMP izpaušmē. Šīs atšķirības ilustrē abu sugu pielāgošanos noteikta veida biotopiem un dažādu ģeneratīvās vairošanās stratēģiju. *L. vulgaris* sēkļu populācijai ir raksturīga vājāka OMP izpaušme un lielāka heterogenitāte, kas pieļauj dīgšanu dažādos apstākļos un var būt viens no faktoriem, kuri sekmē sugas plašāku ģeogrāfisko izplatību. Nosakot sāļuma ietekmi uz dažādu dzimtu sugu sēkļu dīgšanu ir izveidots pamats turpmākiem detalizētākiem pētījumiem par osmotiskā potenciāla ietekmi uz piekrastes augu ekoloģiju. Parādīta sēkļu OMP saistība ar sāļuma ietekmi, kā arī, pētīto sugu gadījumā, sakarība starp sēkļu spēju dīgt NaCl ietekmē un attiecīgai sugai raksturīgo piekrastes biotopu.

ABSTRACT

The aim of this study was to characterize seed dormancy and the effect of various environmental factors on seed germination in several coastal plant species. The seeds were collected on the coast of the Baltic Sea in Kurzeme, the western region of Latvia. In one of the experiments seeds obtained from the collection of Millenium Seed Bank (RBG Kew, UK) were used. The germination experiments were performed at the University of Latvia from 2005 to 2009 and at the MSB Kew in 2010. Seed dormancy type was characterized in several species growing in coastal wetlands and sand dunes. The effect of NaCl on seed germination was investigated. In *Juncus balticus* and *Triglochin maritima* the effect of NaCl and polyethyleneglycol (PEG) on seed germination was compared. Moreover, in *T. maritima* seeds the interacting effect of cold stratification and NaCl or PEG on seed germination and recovery of germination was investigated. In *Linaria loeselii* and *L. vulgaris* changes of base germination temperature (T_b) after different periods of cold stratification were determined. In several *Linaria* species the effect of NaCl on base and ceiling (T_c) germination temperature was determined. Morphophysiological seed dormancy was detected in *Eryngium maritimum* seeds and the effect of cold stratification and gibberellic acid on seed germination was determined in *E. maritimum* seeds, as well as the dynamics of embryo development during cold stratification. Measuring T_b and T_c allows to evaluate both qualitatively and quantitatively the change in the degree of dormancy or the effect of NaCl on germination in a population of seeds. Thus, it was possible to quantify difference in depth of dormancy in seeds from coastal populations of *L. loeselii* and *L. vulgaris*. The difference is interpreted as a difference in the degree of adaptation to a specific habitat and difference in germination strategies of the two species. *L. vulgaris* seed population is characterized by weaker dormancy and more heterogeneity that allows germination at different environmental conditions and can be one of the traits leading to wider geographical distribution of this species. The results of the research showed a relationship between dormancy and the effect of salinity, as well as, in case of the species studied, the connection between the species habitat and ability of its seeds to germinate in saline conditions.

SATURS

IEVADS	7
1. LITERATŪRAS APSKATS	9
1.1. Dīgšanas fizioloģija	9
1.1.1. Sēklu morfoloģiskie tipi	9
1.1.2. Ūdens uzņemšana un dīgšanas fāzes	9
1.1.3. Rezerves vielu mobilizācija	13
1.1.4. Fitohormonu darbība	14
1.2. Dīgšanas ekoloģija	16
1.2.1. Organiskā miera perioda jēdziens	16
1.2.1.1. OMP definīcija	16
1.2.1.2. OMP pārtraukšanās	19
1.2.1.3. OMP kā ģenētiski pārmantojama īpašība	21
1.2.2. Organiskā miera perioda veidu klasifikācija	22
1.2.2.1. Fiziskais miera periods	24
1.2.2.2. Fizioloģiskais miera periods	25
1.2.2.2.1. Pēcbriede	25
1.2.2.2.2. Iespējamā saistība ar rezerves vielu mobilizāciju	26
1.2.2.2.3. Fitohormonu nozīme	28
1.2.2.2.4. ABS un GS līdzvars	28
1.2.2.2.5. Citu fitohormonu un augšanas regulatoru iedarbība	31
1.2.2.3. Morfoloģiskais un morfofizioloģiskais miera periods	32
1.2.3. Vides faktoru ietekme uz dīgšanu	34
1.2.3.1. Temperatūra	34
1.2.3.2. Hidrotermālā laika modelis	37
1.2.3.3. Gaisma	38
1.2.3.4. Ūdens potenciāls un augsnes sāļums	41
1.2.3.5. Nitrāts	46
1.2.3.6. Dūmi	47
1.2.3.7. Biotisko faktoru ietekme un alelopātija	47
1.2.4. Sēklu dīgšana piekrastes ekosistēmās	48

2. MATERIĀLI UN METODEDES	50
2.1. Pētītās augu sugas	50
2.2. Sēklu dīgspējas, organiskā miera perioda un NaCl ietekmes uz dīgšanu noteikšana sešu piekrastes augu sugām	51
2.3. Vides osmotiskā potenciāla ietekme uz <i>Triglochin maritima</i> un <i>Juncus balticus</i> sēklu dīgšanu un aukstās stratifikācijas un osmotiskā potenciāla mijiedarbība <i>T. maritima</i> sēklu dīgšanā	52
2.4. Gaismas ietekme uz <i>Linaria vulgaris</i> un <i>L. loeselii</i> sēklu dīgšanu	53
2.5. Aukstās stratifikācijas un diedzēšanas temperatūras ietekme uz <i>Linaria loeselii</i> un <i>L. vulgaris</i> sēklu dīgšanu	53
2.6. Diedzēšanas temperatūras, stratifikācijas un NaCl ietekme uz dažu <i>Linaria</i> ģints sugu sēklu dīgšanu	55
2.7. Sēklu miera periods jūrmalas zilpodzei (<i>Eryngium maritimum</i>)	55
3. REZULTĀTI	57
3.1. Sēklu dīgspējas, organiskā miera perioda un NaCl ietekmes uz dīgšanu noteikšana sešu piekrastes augu sugām	57
3.2. Vides osmotiskā potenciāla ietekme uz <i>Triglochin maritima</i> un <i>Juncus balticus</i> sēklu dīgšanu un aukstās stratifikācijas un osmotiskā potenciāla mijiedarbība <i>T. maritima</i> sēklu dīgšanā	59
3.3. Aukstās stratifikācijas un diedzēšanas temperatūras ietekme uz <i>Linaria vulgaris</i> un <i>L. loeselii</i> sēklu dīgšanu	61
3.4. Diedzēšanas temperatūras, stratifikācijas un NaCl ietekme uz dažu <i>Linaria</i> ģints sugu sēklu dīgšanu	65
3.5. Sēklu miera periods jūrmalas zilpodzei (<i>Eryngium maritimum</i>)	65
4. DISKUSIJA	69
4.1. Pētīto sugu sēklu organiskā miera perioda veidi	69
4.2. <i>Eryngium maritimum</i> sēklu dīgšanas fizioloģija un dīgšanas salīdzinājums sēklām no divām Latvijas populācijām	71
4.3. Bāzes dīgšanas temperatūra (T_b) kā OMP izpausmi raksturojošs lielums	73
4.4. Sēklu dīgšana <i>L. loeselii</i> un <i>L. vulgaris</i> : salīdzinājums un ekoloģiskā interpretācija	75
4.5. Saistība starp augam raksturīgo biotopu un NaCl ietekmi uz dīgšanu	77
5. SECINĀJUMI	81
6. AIZTĀVĒŠANAI IZVIRZĪTĀS TĒZES	82
7. PATEICĪBAS	83
8. LITERATŪRAS SARAKSTS	84

levads

Sēklu dīgšanas fizioloģija un ekoloģija ir svarīga savvaļas augu, kā arī kultūraugu, bioloģijas daļa. Dīgšanas īpatnības gan atspoguļo, gan var būtiski ietekmēt konkrētās sugas izplatību. Tās ir cieši saistītas ar auga dzīves ciklu un pielāgošanos klimatiskajiem apstākļiem un konkrētam biotopam. Līdz ar to, jo pilnīgākas ir zināšanas par dīgšanu ietekmējošajiem faktoriem, jo labāk var izprast to, kā dažādi abiotiskie, biotiskie un antropogēnie faktori ietekmē konkrētās sugas ģeneratīvās vairošanas iespējas. Apdraudēto augu sugu gadījumā dīgšanas izpētei ir liela loma šo augu *ex situ* saglabāšanā un, nepieciešamības gadījumā, to populāciju atjaunošanā. Ja ekonomiski svarīgus un ārstnieciskus vai dekoratīvus augus apdraud pārāk intensīva ievākšanas dabā, efektīvas pavairošanas metodes izstrāde ir nepieciešama, lai sekmētu šo augu saglabāšanu *in situ*, jo grūtības augu pavairošanā var būt šķērslis kultivēšanai. Vienlaicīgi, dīgšanas īpatnības ietekmē invazīvo sugu un lauksaimniecības nezāļu izplatīšanos un zināšanas par šo augu dīgšanas bioloģiju palīdz izstrādāt šādu sugu vairošanās kontroles metodes.

Galvenie vides faktori, kuri ietekmē jebkuras sēklas dīgšanu, ir ūdens pieejamība, temperatūra un skābekļa pieejamība. Atkarībā no sēklu fizioloģiskajām īpatnībām, dīgšanu var dažādi ietekmēt apgaismojums un noteiktas ķīmiskās vielas. Šie faktori ir būtiski atkarīgi no klimatiskajiem apstākļiem un var mainīties sezonāli, kā arī atkarībā no biotopa īpatnībām un izmaiņām tajā, kuras var notikt neregulāri. Sēklā ir attīstīti vides faktoru uztveres mehānismi un sēklu pielāgošanās konkrētam klimatam un biotopa īpatnībām nodrošina sēklu uzdīgšanu jaunā auga turpmākai attīstībai piemērotā brīdī.

Daudzām mērenā klimata augu sugām ir raksturīgs īpašs pielāgojums dīgšanas laika regulēšanai sezonālā klimata apstākļos – sēklu organiskais miera periods (OMP). Jēdziens „organiskais miera periods“ (*dormancy*) apvieno dažādus mehānismus, kuru kopējā funkcija ir sēklas embrija augšanas un, līdz ar to, sēklas dīgšanas inhibēšana. Pastāv OMP klasifikācija kura, balstoties uz OMP mehānismiem, izšķir fizisko, fizioloģisko un morfoloģisko OMP, kā arī to kombinācijas. Galvenais ārējais faktors, kurš ietekmē OMP pārtraukšanu, ir vides temperatūra, lai gan fizioloģiskā OMP mehānismu var ietekmēt arī citi vides faktori – tādi kā gaisma un augsnes nitrāti, kurus sauc par dīgšanu veicinošiem faktoriem (*germination enhancing factors*). Fizisko miera periodu var pārtraukt vai atvieglot arī mehāniska vai ķīmiska ietekme (Baskin, Baskin 1998).

Jūras piekrastes biotopos mitruma pieejamība līdz ar temperatūru ir viens no būtiskākajiem dīgšanu ierobežojošiem faktoriem. Visvairāk mitruma trūkums skar dīgšanu kāpās. Liedagā un piejūras mitrājos, kā arī pret jūru vērstās kāpu nogāzēs, par svarīgu faktoru var kļūt sāļums, kurš ietekmē gan dīgšanu, gan turpmāko auga attīstību. Augi parasti ir pielāgoti izvairīties no nepiemērotiem apstākļiem, dīgšanai notiekot brīdī, kurā aukstuma, sausuma un sāls ietekme ir minimāla. Tomēr piekrastes augu sēklām bieži ir raksturīga arī lielāka, salīdzinājumā ar citu biotopu (izņemot iekšzemes sāls tuksnešus) sugām vai populācijām, spēja dīgt paaugstināta sāļuma apstākļos (Maun 2009).

Sēklu dīgšanas regulācijas, miera perioda un vides faktoru uztveres mehānismu noskaidrošanai ir vēltīti daudzi pētījumi. Ir noteikta augu hormonu vai augšanas regulatoru mijiedarbības – abscīzskābes (ABS) un giberelskābes (GS) noteicošā loma, kā arī citu augšanas regulatoru savstarpējā ietekme. Modeļorganismu izpēte sniedza daudz informācijas par gēniem, kuri piedalās OMP regulācijā. Lai gan var runāt par pamatmehānismu vienotību, pieejamais informācijas apjoms ir liels un tās daudzveidība vēl aizvien neļauj vienmēr apkopot zināšanas par dīgšanas fizioloģiju dažādu sugu sēklām vienotā sistēmā. Lai veiksmīgāk pētītu dīgšanas ekoloģiju ir iespējams raksturot vides faktoru ietekmi uz sēklu populāciju, nenoskaidrojot konkrētos iedarbības mehānismus. Šādi pētījumi ir svarīgi ne tikai praktiskos nolūkos, ļaujot izveidot modeļus, kurus var izmantot lai paredzētu dīgšanas norisi noteiktos apstākļos, bet arī sekmē vispārējo izpratni par dīgšanas regulācijas principiem, kā arī OMP ekoloģisko nozīmi.

Termālā laika modelis ir vienkāršākais matemātiskais modelis, ar kura palīdzību var izrēķināt laiku, kurš ir nepieciešams, lai uzdīgtu noteikta sēklu populācijas daļa (procentos). Šī modeļa pamatā ir izpratne par termālo laiku, vienu no fizioloģiskā laika veidiem – tas ir laiks, kurā sēkla atrodas temperatūrā virs noteiktās minimālās (bāzes) vērtības. Lai notiktu dīgšana, ir nepieciešama noteikta termālā laika daudzuma uzkrāšanās. Vēlākās attīstības rezultātā modelis ietvera arī mitruma daudzumu, kļūstot par hidrotermālā laika modeli (Alvarado, Bradford 2002).

Šī darba mērķis ir raksturot dažu piekrastes augu sēklu miera periodu un noteikt temperatūras un sāļuma ietekmi uz to dīgšanu.

Mērķa sasniegšanai tika izvirzīti sekojošie uzdevumi:

1. Konstatēt miera periodu piekrastes kāpu un piekrastes mitrāja augu sēklām, raksturot miera perioda veidus;
2. Salīdzināt radniecīgo piekrastē un citos biotopos izplatīto sugu sēklu dīgšanas īpatnības;
3. Salīdzināt sāls ietekmi uz kāpu un piekrastes mitrāja augu sēklu dīgšanu.

1. Literatūras apskats

1.1. Dīgšanas fizioloģija

Šajā nodaļā ir dots vispārējs pārskats par sēklu uzbūvi un par dīgšanas pamatprocesiem – ūdens uzņemšanu, embrija ass pagarināšanos, rezerves vielu mobilizāciju, kā arī šos procesus regulējošiem mehānismiem.

1.1.1. Sēklu morfoloģiskie tipi

Sēkla ir sēklaugu (*Spermatophyta*) izplatīšanās un vairošanās vienība, tā ir īpaša struktūra, kura apvieno apaugļošanas rezultātā radušos jauno sporofītu (sēklas embrijs), mātes auga izcelsmes embriju aizsargājošos (sēklapvalks) un rezerves barības vielas saturošos (perisperma) audus, kā arī, lielai daļai segsēkļu (*Angiospermae*), rezerves audus, kuri veidojas dubultās apaugļošanas procesā – endospermā.

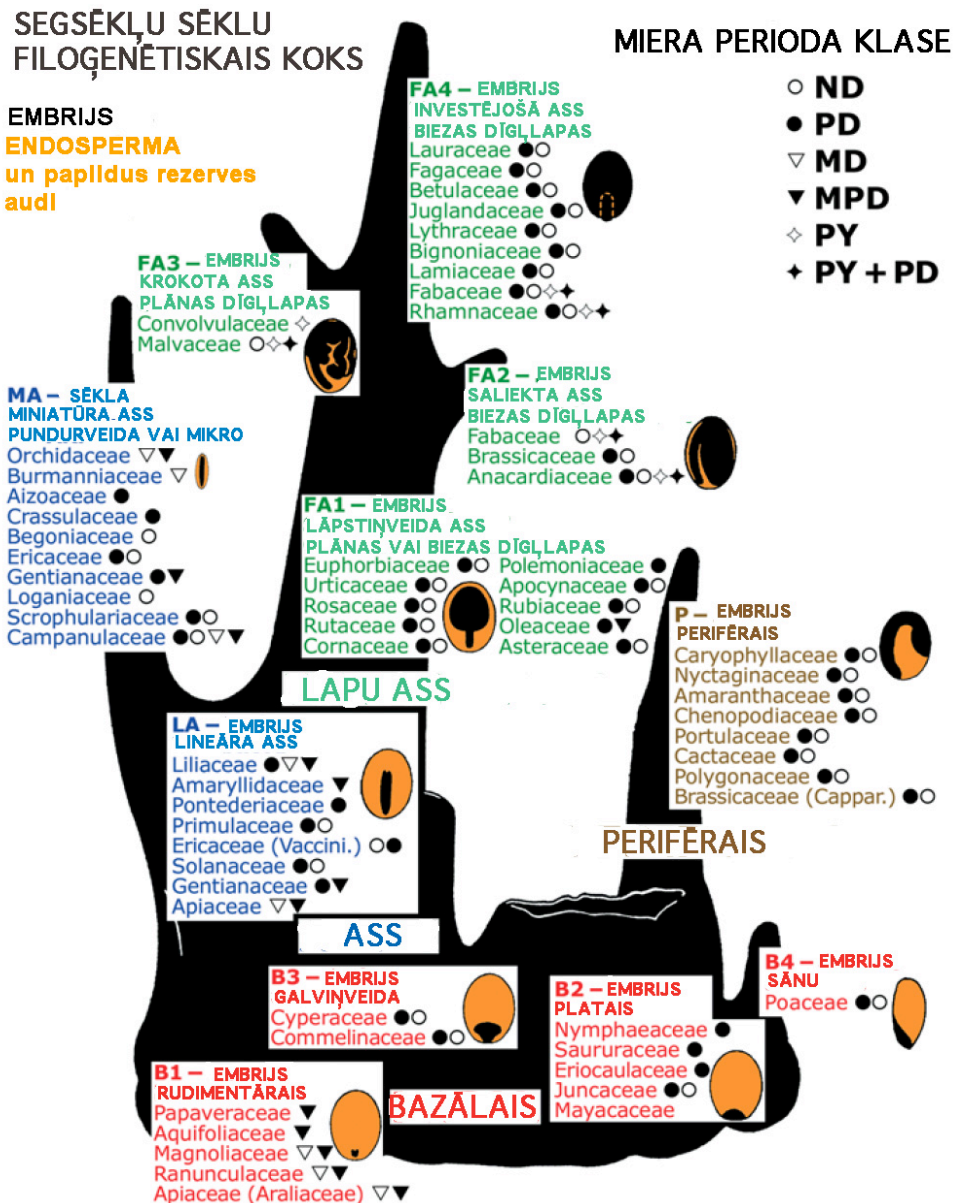
Atkarībā no rezerves vielu izvietojuma (endospermā vai dīgļlapās) izšķir endospermiskās un neendospermiskās sēklas. Pat, ja endospermas biezums ir tikai viens vai nedaudzi šūnu slāņi, šiem audiem var būt liela nozīme sēklas fizioloģiskajos procesos. Šīs divas sēklu grupas tālāk iedala vairākos tipos, pamatojoties uz nobriedušo sēklu iekšējo morfoloģiju - ņemot vērā embrija formu un relatīvo izmēru.

Viena no pirmajām sēklu klasifikācijas sistēmām izstrādāta, izdalot 10 tipus (Martin 1946). Ņemot par pamatu šo klasifikāciju un apvienojot ar APG (*Angiosperm Phylogeny Group*) filoģenētisko koku, izveidoja sēklu tipu filoģenēzes koku (Finch-Savage, Leubner-Metzger 2006). Šis koks (1.-1. attēls) parāda saistību starp sēklas morfoloģisko tipu, sēklas miera periodu un augu attīstību evolūcijas gaitā.

Filoģenētiski senākām augu grupām ir raksturīgas sēklas ar salīdzinoši mazu (attiecībā pret sēklas izmēru) embriju un daudz rezerves audiem, bet filoģenētiski jaunākām grupām – salīdzinoši lieli embriji, ar rezerves vielām lielākoties dīgļlapās (1.-1. attēls). Atsevišķo grupu ietvaros sastopami arī izņēmumi no kopējās tendences. Sēklu tipu attīstība, no vienas puses, ir saistīta ar augu evolūciju bet, no otrās puses, ar pielāgošanos vides apstākļiem, jo sēklas uzbūve ir cieši saistīta ar dīgšanas procesa norisi.

1.1.2. Ūdens uzņemšana un dīgšanas fāzes

Izpratne par dīgšanu kā procesu un dīgšanas definīcija ir cieši saistīta ar ūdens uzņemšanu. M. Evenari 1957. gadā pirmoreiz piedāvāja dīgšanas procesa *sensu stricto* definīciju, kuru vēlāk pilnveidoja



1.-1. attēls. Segsēkļu sēklu filoģenētiskais koks, attiecīgie embriju tipi un sēklu organiskā miera perioda klases: ND - nav miera perioda, PD - fizioloģiskais miera periods. MD - morfoloģiskais miera periods, MPD - morfofizioloģiskais miera periods, PY - fiziskais miera periods, PY + PD - kombinētais miera periods (modificēts pēc Finch-Savage, Leubner-Metzger 2006).

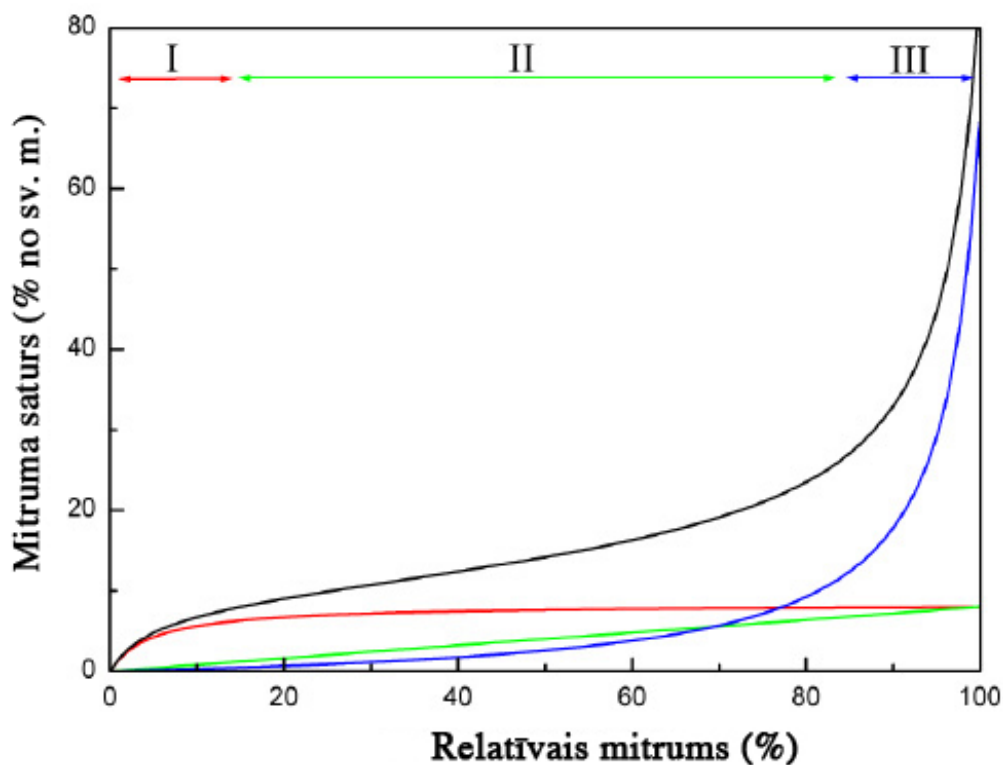
D. Côme: dīgšanas process sākas, beidzoties ūdens uzņemšanai sēklā, un beidzas līdz ar embrija ass augšanas sākumu. Bieži dīgšanu definē plašāk, kā procesu, kurš sākas līdz ar ūdens uzņemšanas sākšanos un beidzas ar saknītes parādīšanos ārpus sēklapvalka (Black *et al.* 2006).

Ūdens uzņemšanas dinamiku nosaka sēklas uzbūves īpatnības. Sēklas svara un tilpuma palielināšanās ūdens uzņemšanas rezultātā ir būtiski atkarīga no sugas īpatnībām un saistīta ar sēklas sastāvā esošo biopolimēru uzbriešanu: to sugu sēklām, kuru tilpums palielinās visvairāk, ir būtiska sēklapvalka nozīme kopējā tilpuma izmaiņās (Leopold 1983). Vienlaicīgi, ūdens uzņemšanu ietekmē ne tikai pašas sēklas īpašības, bet arī ārējie apstākļi – temperatūra, ūdenī izšķīdušs vielas, pH (Leopold 1983).

Lai gan ūdens uzņemšana ir pasīvs process, taču tā norisi nosaka arī sēklas struktūras. Strukturāli

veselās sēklās ūdens uzņemšana notiek izteiktās fāzēs un notiek atšķirīgi dažādās sēklas daļās, pretstatā nekontrolētai tā uzņemšanai bojātās sēklās. Tā, pētot ūdens uzņemšanu *Pinus monticola* sēklās ar magnētiskās rezonanses palīdzību, autori izšķir ūdens uzņemšanu embrijā un tam apkārt esošajās struktūrās (Terskikh *et al.* 2005). Interesanti, ka ūdens uzņemšanas *Pinus monticola* embrijā sākas nevis mikropilei tuvākā, bet pretējā daļā, kas liecina par mikropiles ūdens necaurlaidību. Kopumā ūdens uzņemšana embrijā notiek ar vienmērīgu ātrumu, pretstatā uzņemšanai sēklā kopumā, kurai ir raksturīgas ātrākas un lēnākas fāzes (Terskikh *et al.* 2005). Embrijs intensīvi piesaista ūdeni, jo ir ļoti hidrofilis (Terskikh *et al.* 2005) – iespējams, ka embrijam apkārt esošo struktūru veselums nodrošina šādu vienmērīgu embrija uzbriešanu un novērš bojājumus, kuri būtu iespējami pārāk straujas ūdens pieplūdes dēļ.

Ūdens uzņemšanā var izšķirt izteiktas atsevišķas fāzes kuras ir saistītas ar ūdens saistīšanas veidiem. Ja iepriekš bija teikts par ūdens uzņemšanas dinamiku apstākļos, kad ūdens ir pieejams vienmērīgi un neierobežoti, šajā gadījumā fāzes ir redzamas grafikā, kurš parāda attiecību starp sēklas mitruma saturu (% no sēklu svaigās masas) un gaisa relatīvo mitrumu. Šīs fāzes uzskatāmi parādās grafikā, ko sauc par mitruma uzņemšanas izotermu (*moisture sorption isotherm*) (1.-2. attēls). Pirmais šī grafika posms attiecas uz „cieši saistīto“ (*strongly bound*) ūdeni, jeb tām ūdens molekulām, kuras ar jonu saitēm saistītas ar lādētām citu molekulu grupām, piemēram, ar olbaltumvielu, lipīdu un ogļhidrātu



1.-2. attēls. Tipiska mitruma uzņemšanas izoterma. Melnais - rezultējošā līnija jeb kopējais uzņemtā ūdens daudzums; I (sarkans) - cieši saistītais ūdens; II (zaļš) - vāji saistītais ūdens; III (zils) - ļoti vāji saistītais ūdens (modificēts pēc Gold, Hay 2008).

karboksilgrupām. Dabā sēkla šo ūdeni nezaudē un cieši saistītā ūdens zaudējums ir saistīts ar neatgriezeniskiem bojājumiem. Tādēļ šo posmu raksturo, novērojot pretējo procesu – sēklas izžūšanu un attiecīgais grafiks ir ūdens desorbcijas izoterma. Otrais posms attiecas uz „vāji saistīto“ (*weakly bound*) ūdeni, jeb tām molekulām, kuras saista polāras saites. Trešais posms ataino to ūdeni, kurš ir visvājāk piesaistīts (*loosely bound*), un tā īpašības atbilst „ūdens masai“ (*bulk water*), jeb ūdenim, kurš ir spējīgs sasalt (1.-2. attēls). Lai kāds arī nebūtu sēklas relatīvais mitrums, ūdens tajā var būt saistīts jebkurā no trīs veidiem. Tomēr, ja mitruma saturs ir zemāks par 15-18% no sēklas svaigās masas, to pārsvarā veido cieši saistītais ūdens, bet, sēklai uzņemot ūdeni, palielinās vājāk saistītā ūdens daudzums, līdz ar to, pieaug arī fizioloģisko procesu aktivitāte (Probert 2003).

Dīgšanas uzsākšana vai, citiem vārdiem sakot, sēklas pāreja no neaktīva stāvokļa uz aktīvo augšanu, sastāv no daudziem metaboliskajiem procesiem. Tos var apkopot divās fāzēs, kuras ir saistītas ar mitruma uzņemšanas dinamiku. Pirmā fāze ir metabolisma aktivēšana, kura ietver elpošanas, aminoskābju metabolisma, rezerves vielu mobilizācijas un RNS sintēzes uzsākšanu. Šie procesi var sākties, sēklas mitruma saturam sasniedzot aptuveni 20%. Pāreja uz otro fāzi sākas, mitruma saturam pārsniedzot 65%. Tā ir embrija šūnu stiepšanas sagatavošanās fāze, kuras beigās notiek embrija saknītes izklūšana caur sēklapvalku. Šī fāze ietver tādus procesus kā H^+ -ATFāzes aktivizēšanās un osmotiski aktīvo vielu uzkrāšanās (Obroucheva 1999).

Ja sēkla ir (a) pilnībā strukturāli un metaboliski gatava dīgšanai un (b) neatrodas ierobežojošo ārējās vides faktoru ietekmē, fitohormonu *de novo* sintēze embrija orgānos sākas tikai pēc saknītes parādīšanas. Līdz ar to, dīgšanas regulācija ir atkarīga tikai no metabolisko procesu iniciācijas, ko izraisa pieejamā ūdens daudzuma palielināšanās (Obroucheva 1999). Kā izriet no priekšstata par sēklu miera periodu, kurš ir izvērsti apskatīts turpmākajās nodaļās, miera periodā esošās sēklas neatbilst pieminētajiem kritērijiem. Tas nozīmē, ka dīgšanas procesi, šādām sēklām uzņemot ūdeni, spēj norisināties tikai līdz noteiktai stadijai, bet tad iedarbojās miera periodu nodrošinošie fizioloģiskie mehānismi.

Villela (1998) aprakstīja saistību starp metabolisko aktivitāti dīgšanas laikā un ūdens saturu, raksturojot ūdens saturu kā sēklas ūdens potenciālu. Autors saista šo sakarību ar ūdens fizioloģisko īpašību izmaiņām, mainoties sēklas ūdens potenciālam. Šāds priekšstats ir tuvs priekšstatam par dažādiem ūdens saistīšanas veidiem. Sēklas ūdens potenciālu veido trīs komponenti: osmotiskais vai šķīduma potenciāls, potenciāls, kurš veidojas, birstot koloidālām vielām (*matric potential*) un spiediena potenciāls. Posmā, kad ūdens saturs sēklā pieaug no 7% (no svaigās masas) līdz aptuveni 40%, izšķir piecus „ūdens tipus“, kuriem atbilst dažādas šķīduma īpašības. Dažādi autori uzsver, ka vienas sēklas struktūrām (embrija ass, rezerves vielas saturošie audi, dīgļlapas) atšķiras ūdens uzņemšanas dinamika (Obroučeva 1999; Villela 1998 ;Terskikh *et al.* 2005).

Ūdens (mitruma) uzņemšana nav tikai fizisks process, kurš padara iespējamu sēklas uzdīgšanu, bet tas ir saistīts arī ar dīgšanas regulāciju. Vairāk par ūdens pieejamības nozīmi sēklu dīgšanā aprakstīts

nodaļās, kuras ir veltītas ārējās vides ūdens potenciāla ietekmei uz sēklu dīgšanu un hidrotermālā laika modelim.

1.1.3. Rezerves vielu mobilizācija

Sēklu rezerves vielas ir, galvenokārt, eļļas vai ciete, bet kopumā par rezerves vielu mobilizāciju var uzskatīt arī nepieciešamo aminoskābju, nukleotīdu u.c. savienojumu veidošanos no sēklas nogatavošanās laikā uzkrātiem rezerves savienojumiem. Sēklu fizioloģiskā stāvokļa izmaiņas, kuras noved pie rezerves vielu mobilizācijas, ir saistītas ar izmaiņām fitohormonu attiecībā un ar to mijiedarbību. Tālāk šajā apakšnodaļā ir apskatīti daži šīs saistības piemēri.

Dīgšanas procesā notiek lipīdu un taukskābju šķelšana – gan α - un β -oksidācija, gan šķelšanas produktu pārvēršana ogļhidrātos glioksilāta ciklā. Lipīdu mobilizācija ir saistīta ar neoglikoģenēzes procesu un tādēļ veicina ogļhidrātu uzkrāšanos. Tā kā lipīdu, t.i. eļļu, sadalīšanās produkti ir svarīgs oglekļa avots, lipīdu metabolisma regulēšanai ar fitohormonu palīdzību ir svarīga nozīme dīgšanas procesa uzsākšanā. *Arabidopsis thaliana* sēklās fitohormons abscizskābe kavē lipīdu metabolismu sēklas embrijā, līdz ar to, inhibējot dīgšanu (Penfield *et al.* 2006). Pētījumā ar valriekstu sēklām autori konstatēja, ka lipīdu mobilizācija sākas uzreiz līdz ar ūdens uzņemšanu, bet cukuru uzkrāšanās notiek tikai zemas temperatūras ietekmē (Nezamdoost *et al.* 2009). Zemas pozitīvas temperatūras ietekmi uz sēklām saista ar ABS satura un/vai sēklas jutīguma pret ABS samazināšanos.

Ogļhidrāti pārvietojas no dīgļlapām un endospermas, kur tie uzkrājas, uz augošajām embrija daļām. Koller un līdzautori (1962) izšķīra divas galvenās ogļhidrātu grupas: ar elpošanu saistītie (rafinoze, saharoze, gliko-di-fruktoze u.c.) un cietes sadalīšanas produkti (glikoze, fruktoze, maltoze). Oligosaharīdi rodas cietes sadalīšanas rezultātā, kas, savukārt, var notikt amilolīzes vai fosforolīzes ceļā. Abu cietes katabolisma ceļu produkti var piedalīties saharozes sintēzē. Cietes hidrolīzē piedalās α -amilāze, β -amilāze un R-enzīms (izoamilāze), kā arī citi enzīmi (Bewley, Black 1994). Enzīmu darbības nozīme un atrašanās vieta var atšķirties atkarībā no sēklu tipa. Graudzāļu sēklās pārsvarā notiek cietes hidrolīze, bet fosforolīzei ir lielāka nozīme pākšaugu sēklās. Graudzāļu sēklās α -amilāze sintezējas vairodzīnā (*scutellum*) un β -amilāze atrodas endospermā neaktīvā formā, savukārt pākšaugu neendospermiskās sēklās abi enzīmi atrodami embrija ass orgānos un to aktivitāte palielinās pēc dīgšanas nobeiguma, hidrolīzes procesam pārvirzoties uz dīgļlapām (Bewley, Black 1994). Jāatzīmē, ka α -amilāzes darbību regulē giberelskābe (GS), bet tā kā cietes katabolisms galvenokārt attiecās uz pēcdīgšanas procesiem (Bewley, Black 1994), GS funkcijai dīgšanas procesā sensu stricto jābūt atšķirīgai.

Proteīni ir rezerves vielas un vienlaicīgi veido sēklas nogatavošanas laikā sintezēto dīgšanas procesam gatavo enzīmu sistēmu (Obroucheva 1999). Pirmkārt, dīgšanas procesā notiek esošo proteīnu hidrolīze un iesaistīšanās vielmaiņā – katabolismā vai *de novo* proteīnu sintēze. Dīgstošās sēklās pieaug šķīstošu slāpekļa formu (brīvas aminoskābes) un saistītā slāpekļa attiecība (Koller *et al.*

1962). Dīgšanas laikā, arī augšanas regulatoru iedarbībā, mainās brīvo aminoskābju daudzums un sastāvs. Nogatavojušās un izžuvušās sēklas satur atsevišķus proteolītisko enzīmu veidus. Graudzālēm tie galvenokārt atrodas vairodziņā. Arī divdīgļlapju sēklās atrodamas proteīnāzes, taču to darbību uzskata par nebūtisku rezerves vielu mobilizācijas iesākumā (Bewley, Black 1994).

Kopumā, neatkarīgi no rezerves vielu uzkrāšanas vietas un no tā, kuros audos sintezējas to mobilizējošie enzīmi, rezervju mobilizāciju kontrolē sēklas embrijs, tā fizioloģiskais stāvoklis. Embrijs darbojas kā patērētājs (*sink*) rezervju mobilizācijas produktiem, kas sekmē ar produktu inhibējamo enzīmu darbību (Bewley, Black 1994). Tas nozīmē, ka augšanas regulatoru līdzsvars un mijiedarbība sēklas embrijā var kontrolēt mobilizācijas procesu, iespējams, ietekmējot attiecīgo gēnu ekspresiju un enzīmu sintēzi. No otras puses, ir gadījumi, kad embrija augšana ir fizioloģiski bloķēta, piemēram, sēklai atrodies miera periodā vai dīgšanu inhibējot vides faktoriem, tad embrijs nedarbojas kā patērētājs un pastāv iespēja, ka tas papildus kavē rezervju mobilizāciju.

1.1.4. Fitohormonu darbība

Dīgšanas procesa regulācijas pamatā ir divu fitohormonu (endogēno augšanas regulatoru) – gibereliskābes (GS) un abscīzskābes (ABS) antagonisms. Dīgšanu ietekmē arī citi augšanas regulatori – etilēns, augsīns, citokinīni (Stirk *et al.* 2005), slāpekļa oksīds, brasinosteroidi. Tie var ietekmēt GS un ABS katabolismu/sintēzi un, iespējams, arī sēklas jutīgumu pret GS un ABS, iesaistoties ABS un GS regulētajos procesos. Alternatīvi, fitohormoni var stimulēt nespecifiskus procesus, kuri sekmē vai kavē dīgšanu, piemēram, šūnu stiepšanos (Brady, McCourt 2003).

Izmaiņas viena fitohormona metabolismā, kā arī izmaiņas sēklas vai tieši embrija jutīgumā pret kādu no fitohormoniem, var izmainīt virkni citu metabolisko procesu. Piemēram, lapsastes (*Amaranthus caudatus*) sēklās giberelīni un citokinīni ietekmē etilēna biosintēzi, kas, savukārt, nosaka sekundārā miera perioda pārtraukšanos un sēklu dīgšanas iespējamību (Kepczynski *et al.* 2006).

ABS ir būtiska nozīme sēklas nogatavošanas laikā, jo tās ietekmē notiek principiālas metaboliskās izmaiņas embrijā un sēklā kopumā: rezerves vielu uzkrāšanās, embrija augšanas pārtraukšanās un izžūšanas izturības iestāšanās. Tā kā dīgšanas laikā notiek pretējie procesi, ABS šajā gadījumā darbojas kā inhibitors.

GS sintezējas embrijā, sēklas dīgšanas procesā. Tās iedarbības pamatā ir divi faktori. Pirmais ir embrija augšanas potenciāla palielināšana, otrs ir embriju aptverošo struktūru – endospermas un sēklapvalka – noārdošo hidrolāžu darbības veicināšana (Debeaujon, Koornneef 2002; Yamaguchi, Kamiya 2002). Mutantās tomātu sēklās ar samazinātu GS sintēzi spēj dīgt, ja ir nogriezti embriju aptverošie audi, taču saglabājas samazināts to embrija augšanas potenciāls – dīgšana notiek lēnāk un ir inhibēta, ja pazeminās vides ūdens potenciāls (Karssen *et al.* 1989). Hidrolāžu darbību, kuru GS stimulē dīgšanas laikā, var saistīt arī ar rezerves vielu mobilizāciju (Karssen *et al.* 1989), taču, jāņem vērā, ka pamatā rezerves vielu mobilizācija notiek jau pēc dīgšanas (*sensu stricto*) procesa nobeiguma

(Bewley, Black 1994).

Pētījumi ar tomātu sēklām parādīja, ka GS stimulē hidrolāžu, piemēram, endobetamannāzes, darbību endospermas mikropilārajā reģionā (Mo, Bewley 2003). Līdzīgi, mikropiles rajonā darbojas GS-inducēti ekspansīni un citi enzīmi, kuri ietekmē sēklapvaka stingrību (Yamaguchi, Kamiya 2002). Šādi vērsta GS darbība ir izpētīta noteiktu sugu sēklām (*Arabidopsis thaliana*, *Solanum lycopersicum*), kurām ir pierādīts, ka *de novo* endogēnās GS sintēze dīgšanas laikā ir nepieciešama dīgšanas procesa pabeigšanai. Tās ir sēklas ar līdzīgu uzbūvi – iespējams, ka pēc uzbūves tipa atšķirīgām sēklām, piemēram, endospermiskām un neendospermiskām sēklām, GS darbība ir atšķirīga. Arī dažādu GS formu aktivitāte atšķiras dažādu sugu sēklās. Kopumā tas atbilst tai dīgšanas īpatnību daudzveidībai, ko novēro dažādu sugu sēklām. Faktori, kuri izraisa GS metabolisma izmaiņas vai izmaiņas jutīgumā pret šo vielu, ir daudzveidīgi – tie ir gan gaisma, gan temperatūra, gan citu augšanas regulatoru iedarbība.

Citi fitohormoni jeb augšanas regulatori, kuru nozīme dīgšanas regulācijā parādīta eksperimentāli, ir citokinīni, slāpekļa oksīds, augsns un etilēns.

Iespējams, ka etilēna sintēzes stimulēšana ir citokinīnu galvenā funkcija sēklu dīgšanas procesā. Vairāku sugu sēklu dīgšanai ir nepieciešama etilēna sintēze, kura sākas ūdens uzņemšanas laikā un sasniedz maksimumu līdz ar saknītes parādīšanos (Kepczynski, Kepczynska 1997). Samazināta etilēna sintēze ir saistīta gan ar uzspiesto, gan ar organisko miera periodu. Veinalicīgi, izmaiņas etilēna biosintēzē izmaina citu fitohormonu (abscīzskābes, giberelskābes, indolilētiķskābes, zeatīna) metabolismu un jutīgumu pret šiem fitohormoniem. Šīs izmaiņas jutīgumā pret fitohormoniem padara nepieciešamu to intensīvāku sintēzi, lai varētu notikt dīgšana un OMP pārtraukšana (Matilla 2000; Chiwocha *et al.* 2005). Nosakot ABS un tās katabolisma produktu līmeni pēc dažāda veida sēklu apstrādes, autori izdarīja secinājumu, ka mutācijas rezultātā samazināt *A. thaliana* sēklu jutīgums pret etilēnu izraisīja traucējumus *de novo* sintezētās ABS katabolismā. Tomēr, jāatzīmē, ka sēklas iedala etilēna jutīgajās un etilēna nejutīgajās (Matilla 2000), līdz ar to, šis mehānisms var būt izplatīts, bet ne universāls.

GS un slāpekļa monoksīds piedalās rezerves vielu mobilizācijas procesā, regulējot divu tipu amilāzes aktivitāti, attiecīgi vēlākā un agrākā dīgšanas stadijā (Zhang *et al.* 2005). Vairāk par amilāzes aktivitāti skat. nodaļā par fizioloģisko OMP, kā arī par sāļuma ietekmi uz dīgšanu.

Sēklas dīgšana ir augšanas process. Tā norisei ir nepieciešama enerģija, kuru nodrošina sēklā uzkrātās barības vielu rezerves. Barības rezervju mobilizāciju un pārējos augšanas procesus, tādus kā sūnu stiepšanās un sēklapvaka elastīguma palielināšanās, regulē fitohormoni. Dīgšanu nosaka gan sēklas nogatavošanas laikā, gan dīgšanas laikā sintezētie fitohormoni. Viens no noteicošiem faktoriem ir arī ūdens saturs sēklā. Savukārt ūdens saturs ir cieši atkarīgs no ūdens pieejamības vidē, kurā atrodas sēkla. Līdzīgi, augšanas procesu norise ir atkarīga no vides apstākļiem, galvenokārt, no temperatūras. Vides faktoru ietekme uz dīgšanu ir apskatīta nākamajā nodaļā.

1.2. Dīgšanas ekoloģija

Optimālo laiku (gadalaiks, veģetācijas sezonas posms) sēklu dīgšanai nosaka konkrētās augu sugas areāla klimatiskās īpašības, tādas kā temperatūras un nokrišņu daudzuma sezonālās izmaiņas. Līdz ar to, tie pielāgojumi, kuri nodrošina uzdīgšanu maksimāli tuvu optimālajam laikam, lielā mērā atbilst klimatam. Dīgšanas stratēģija ir atkarīga no auga dzīves cikla, kā arī no dzīves formas (Grime *et al.* 1981).

Viengadīgo augu populācijas uzturēšanai būtiska ir augsnes sēklu banku veidošanās. To sekmē sēklu miera periods un miera perioda dziļuma heterogenitāte sēklu populācijā. Sēklu bankas veidošanās un tās raksturs ir atkarīgi arī no augtenes īpašībām. Pēc rakstura sēklu bankas iedala īslaicīgās (*transient*) un noturīgās (*persistent*). Svarīgākā nozīme sēklu bankām ir augtenēs ar mainīgiem un neparedzamiem apstākļiem, tādiem kā temperatūra, gaiss, sāļums (Ungar 2001).

Dīgšanas stratēģiju daļēji nosaka filoģenētiski determinētas īpašības. Tā rezultātā vienas dzimtas augiem sēklu dīgšanas raksturā novērojama līdzība, salīdzinot ar citas dzimtas sēklām, lai arī dzimtas ietvaros var pastāvēt būtiskas atšķirības (Grime *et al.* 1981; Finch-Savage, Leubner-Metzger 2006). Dīgšanas īpatnības un sēklu miera periods ir saistīti ar auga dzīves ciklu un dzīves formu, kā arī ar sēklu morfoloģiju (lielumu, formu, krāsu) un sēklu izplatīšanas veidu (Grime *et al.* 1981). Tātad, filoģenētiski iemantotas īpašības un pielāgojumi konkrētiem klimatiskajiem apstākļiem veido dīgšanas (ģeneratīvās vairošanās) stratēģiju. Tā, savukārt, ir daļa no kopējās auga dzīves stratēģijas, kura nosaka sugas lomu attiecīgajā ekosistēmā.

1.2.1. Organiskā miera perioda (OMP) jēdziens

1.2.1.1. OMP definīcija

OMP ir tāds veselās, dzīvotspējīgas sēklas stāvoklis, kurā tā nespēj pabeigt dīgšanas procesu dīgšanai labvēlīgos apstākļos (Bewley 1997). Šī ir bieži lietota un vienkārša OMP definīcija, kura apraksta ārēji novērojamu OMP izpausmi. Citas definīcijas balstās uz izpratni par OMP pamatā esošiem fizioloģiskiem procesiem vai sēklu dīgšanas ekofizioloģiju. Ir svarīgi apzināties, ka termins apvieno dažādus sēklu pielāgojumus, kuri ir ļoti atšķirīgi pēc savas dabas. Apvienošana balstās uz izpratni, ka visiem šiem pielāgojumiem ir kopīgs „mērķis” - novērst dīgšanu dīgsta tālākai attīstībai nepiemērotā brīdī.

Pretstatā organiskajam miera periodam, piespiedu miera periods (*enforced dormancy, imposed dormancy*) ir sēklas nespēja uzdīgt dīgšanai nelabvēlīgu apstākļu dēļ. Attīstoties izpratnei par OMP, terminu „enforced dormancy” visbiežāk aizstāj ar citu – „quiescence” (*quiescent seed* – nedīgstoša sēkla). OMP ir fizioloģiski īpatnējs stāvoklis - sēkla, kura ir gatava uzdīgt, tiklīdz iestāsies labvēlīgi apstākļi, atšķiras no tās, kurā darbojās specifiski dīgšanu bremzējošie mehānismi. Hilhorst un Karssen (1992) lieto terminu „neīstais miera periods” (*pseudo dormancy*), uzverot, ka šajā gadījumā dīgšanas inhibēšana ir pasīva. Neskatoties uz šīm atšķirībām, ne vienmēr var skaidri nodalīt vienu stāvokli no

otra. "Piespiedu miera periods" nav tikai ārējo apstākļu noteikts stāvoklis, bet īpašs sēklas metabolisma stāvoklis, kurš ir iespējams, pateicoties sēklas nogatavošanas laikā notiekošiem procesiem, kuri to ievada „anabiozē“. Šie procesi ir vielu uzkrāšanās, izturības pret izžūšanu veidošanās un noteikta augšanas regulatoru līdzsvara veidošanās. Ja šie procesi ir traucēti, kā tas var būt mutanto augu sēklās, sēklas dīgst vēl negatavas vai esot auglī un nav izturīgas pret izžūšanu (Kermode 2005). Izņēmums ir t.s. recalcitrantās (*recalcitrant*) sēklas, kuras arī normālā gadījumā nav izturīgas pret izžūšanu. Pārsvārā tās ir raksturīgas tropu augiem, bet ir sastopamas arī mērenās joslas augiem.

Par īsto vai pilnīgo miera periodu (*true dormancy*) var nosaukt tādu stāvokli, kad nepastāv tādas vides faktoru kombinācijas, kādā var notikt normāla augšana. Sēklu gadījumā – dīgšana, kas arī ir embrija augšana. Taču īstais miera periods neiestājas uzreiz – starp aktīvās augšanas periodu un īsto miera periodu ir t.s. relatīvais miera periods (*relative/conditional dormancy*) – tāds stāvoklis, kurā augšana ir iespējama tikai noteiktos apstākļos, t.i. samazinās dīgšanu ierobežojošo nosacījumu stingrums (Vegis 1964).

Ne visu augu sēklām ir raksturīgs īstais jeb pilnīgais miera periods. Līdz ar to par relatīvo miera periodu var teikt, ka tas daļēji ir piespiedu miera periods (augšana var notikt, taču apstākļi to nepieļauj). Ir sarežģīti ārēji atšķirt piespiedu miera periodu no organiskā – tas ir iespējams, tikai dziļāk izpētot konkrētās sugas sēklu dīgšanas īpatnības un OMP noteicošos iekšējos faktoros.

Miera periods ir ne tikai sēklām raksturīga īpašība, tas ir raksturīgs gan virszemes, gan pazemes pumpuriem. Neskatoties uz atšķirībām miera periodu nodrošināšanas fizioloģiskajos mehānismos, vides faktoru loks, kuru ietekmē norisinās dažādu orgānu miera perioda iestāšanās, uzturēšana un pārtraukšanās, lielā mērā pārklājās (Vegis 1964). Sēklu gadījumā būtiska atšķirība ir tā, ka sēklu organiskais miera periods (OMP) ir saistīts gan ar mātes auga audiem, gan ar jaunā auga (t.i. embrija) audiem, taču pats princips paliek spēkā. Savukārt, par fizioloģisko līdzību starp abām parādībām var liecināt līdzība atsevišķu ribosomālo proteīnu gēnu ekspresijas raksturā dīgstošām un miera periodā esošām sēklām un pumpuriem (Toorop *et al.* 2005).

Pumpuriem relatīvais miera periods ir raksturīgs gan pirms (*predormancy*) gan pēc īstā miera perioda (*postdormancy*). Sēklu gadījumā „pirmsmiera periods“ var sakrist ar nogatavošanās laiku. Nogatavošanās brīdī sēkla var būt miera periodā - īstajā vai relatīvajā. Vides faktoru ietekmē miera periods var pārtraukties un, esot labvēlīgos apstākļos, sēkla var uzdīgt. Pretējā gadījumā, var notikt relatīvā miera perioda padziļināšanās. Bet sēklām, kuras neatradās miera periodā un kurām tā nebija jau pēc nogatavošanās vai tām, kurām miera periods pārtraucās vides ietekmē, var iestāties sekundārais miera periods (Baskin, Baskin 1998). Ja sēkla atrodas relatīvajā miera periodā vai OMP ir bijis pārtraukts, iedarbojoties noteiktiem vides faktoriem var iestāties sekundārais miera periods. Savukārt, ja vides faktoru ietekmē notiek ne tikai daļēja vai pilnīga miera perioda pārtraukšanās, bet arī dīgšanas procesu iniciācija, pastāv punkts, aiz kura dīgšanas process kļūst neatgriezenisks (Finch-Savage, Leubner-Metzger 2006). Līdz ar to, sekundārais miera periods var iestāties tikai tik ilgi, kamēr

šis sliekšnis nav pārkāpts. Vegis (1964) norāda, ka parasti sekundāro OMP izraisa temperatūra, kura ir augstāka par maksimālo dīgšanas temperatūru, savukārt, pazemināta temperatūra sekmē OMP pārtraukšanos. Tas, vai attiecīgais process notiks, ir atkarīgs gan no konkrētās sugas sēklu īpašībām, gan no sēklas fizioloģiskā stāvokļa (sk. temperatūras ietekmei uz dīgšanu veltīto apakšnodaļu).

Koller un līdzautoru (1962) pārskatā par sēklu dīgšanu iekļauts priekšstats par OMP kā dīgšanas nosacījumu kopu – t.i. sēklas ar OMP ir spējīgas dīgt tikai specifiskajos apstākļos; jāpiemin, ka pašu terminu „organiskais miera periods“ (*dormancy*) viņi uzskatīja par izplūdušu viennozīmīgo kritēriju trūkuma dēļ. Vienkāršības dēļ OMP sāka definēt kā sēklu nespēju dīgt labvēlīgos apstākļos (Bewley 1997) – šī definīcija savukārt arī paliek izplūdusi gadījumā, ja nav skaidri noteikts, kādi tad ir „labvēlīgie“ apstākļi. Intuitīvi ar tiem saprot kādas empīriski noteiktas vides faktoru vērtības, piemēram, temperatūra ap vai virs 20 °C, optimāls mitrums. Atgriešanās pie sākotnējās izpratnes, t.i. nevis definīcija no „negatīvā“, t.i. nespēja dīgt noteiktos apstākļos, bet „pozitīvā“ – spēja dīgt stingri noteiktos apstākļos, kuru robežas nosaka organiskā miera perioda (OMP) izpausmes pakāpe (Vleeshouwers *et al.* 1995), padara OMP jēdzienu precīzāku. Turklāt, šāda pieeja palīdz pareizai OMP ekoloģiskās lomas izpratnei: OMP ierobežo sēklu dīgšanu apstākļos, kuri nav labvēlīgi turpmākai dīgstu attīstībai. Tas nozīmē, ka pašas sēklas fizioloģiskie mehānismi nosaka, kādi apstākļi ir labvēlīgi dīgšanai, savukārt, mainīgie vides faktori, galvenokārt temperatūra, ietekmē sēklu. Tā rezultātā, paplašinās vai sašaurinās dīgšanai labvēlīgo vides faktoru vērtību intervāls. Attiecīgie vides faktori ir temperatūra, osmotiskais potenciāls, gaisma, jutība pret CO₂ un O₂ parciālo spiedienu. Piemēram, bērzu (*Betula sp.*) sēklas pēc nogatavošanas un pirms OMP pārtraukšanas spēj uzdīgt, ja temperatūra ir ne zemāka par 30 °C, kas parasti izslēdz dīgšanu rudenī. Taču zemas temperatūras ietekmē ziemas laikā dīgšanai piemērotās temperatūras intervāls paplašinās, un pavasarī sēklas spēj dīgt jau sākot no 0 °C (Vegis 1964). Atkarībā no sugas, OMP izpausmes pakāpe jeb dziļums var noteikt dažādu vides faktoru, tādu kā gaisma, nepieciešamību dīgšanai. Ja sēklai OMP stāvoklī ir nepieciešama gaisma lai tā uzdīgtu, pēc OMP pārtraukšanas tā spēj uzdīgt arī tumsā. Kā piemēru var minēt ļaunās gundegas (*Ranunculus sceleratus*) vairošanās stratēģiju. Pēc sēklu izplatīšanās rudenī, to dīgšanu ierobežo stingra nepieciešamība pēc gaismas un temperatūras svārstībām, kā rezultātā sēklas spēj uzdīgt un attīstīties kā ziemas viengadīgie augi (*winter annuals*) tikai tad, ja tās atrodas uz vai tuvu augsnes virsmai un nav noēnotas. Ja šie nosacījumi nav izpildīti, sēklas nespēj uzdīgt un pārziemo, zemās temperatūras ietekmē zaudējot nepieciešamību pēc gaismas un temperatūras svārstībām, kas padara sēklas spējīgas uzdīgt pavasarī un attīstīties par vasaras viengadīgajiem augiem (*summer annuals*) (Probert *et al.* 1989).

Balstoties nevis uz vides ietekmi, bet uz miera perioda fizioloģisko izpausmi, Lang (1987) deva universālu miera perioda definīciju, kura attiecas gan uz pumpuriem, gan uz sēklām. Saskaņā ar to, miera periods ir meristēmu saturošo augu struktūri augšanas pagaidu pārtraukšanās – tas attiecas uz gan uz sēklu embrijiem, gan uz pumpuriem. Faktori, kuri nosaka augšanas pārtraukšanos, var

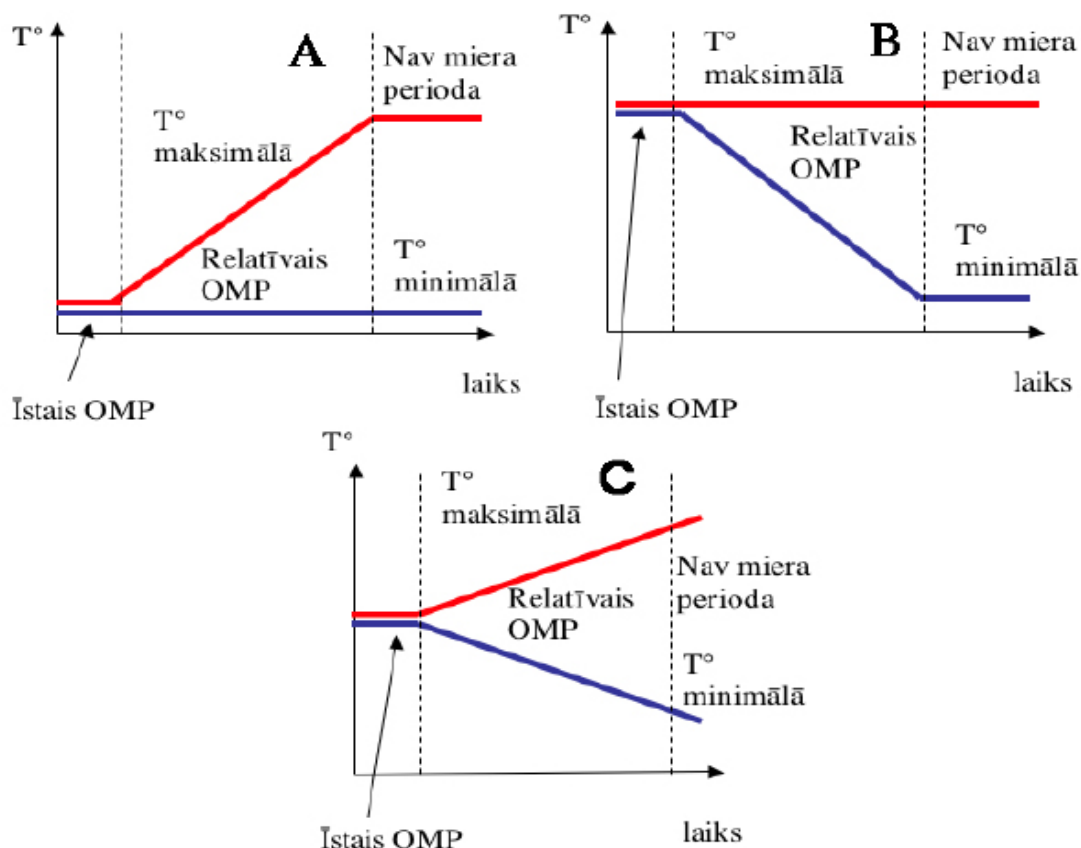
būt gan iekšēji, gan ārēji. Līdz ar to izšķir endo- para- un eko-OMP. Endo-OMP nosaka pati OMP esošā struktūra, piemēram, sēklas embrija ass orgāni. Para-OMP nosaka blakusesošās struktūras, to izdalītie augšanas regulatori. Eko-OMP nosaka vides apstākļi. Lai gan tā bija domāta kā universāla, šī terminoloģija ir vispārpieņemta tieši attiecībā uz pumpuru miera periodu (Horvath *et al.* 2003). Pastāv dzinumumu (pumpuru) apikālās meristēmas aktivitātes ciklisko izmaiņu modelis, kurš ietver trīs fāzes (online, offline un standby), katrā no kurām meristēma selektīvi reaģē uz ārējās vides iedarbību. Pāreju starp fāzēm nosaka meristēmas simplasta organizācijas izmaiņas. Šīs izmaiņas notiek plazmodesmu stāvokļa izmaiņu rezultātā, plazmodesmām atveroties vai aizveroties (Rinne *et al.* 2001). Plazmodesmu sašaurināšanos un paplašināšanos kontrolē beta-glukanu sintēze un glukanāžu darbība (Rinne *et al.* 2001). Lai arī beta-glukanāzēm ir svarīga nozīme arī noteiktu sugu sēkļu OMP pārtraukšanas procesā, to darbību nesaista ar meristēmas simplasta organizāciju sēkļu embrijā (Finch-Savage, Leubner-Metzger 2006). Uz meristēmas darbību vērsta pieeja vismaz potenciāli var apvienot visu OMP pārtraukšanas faktoru un to iedarbības mehānismu daudzveidību, taču līdz šim nav parādīts, ka sēkļu embrija un pumpuru apikālās meristēmas miera perioda pamatā ir vienāds mehānisms.

1.2.1.2. OMP pārtraukšanās

OMP pārtraukšanos dažkārt apzīmē ar terminu „pēcbriede“ (*after-ripening*), ar to saprotot pakāpenisku dīgšanu ierobežojošo nosacījumu stigruma pakāpes samazināšanos (Koller *et al.* 1962; Kepczynski, Kepczynska 1997). Tomēr biežāk jēdzienu „pēcbriede“ lieto šaurā nozīmē, ar to saprotot procesu kopumu, kas norisinās salīdzinoši sausās sēklās nogatavošanas laikā vai pēc tam un izraisa OMP pārtraukšanos (Hilhorst, Karssen 1992; Bewley 1997; Gerjets *et al.* 2010). Bieži OMP pārtraukšanos pēcbriedes procesā sekmē paaugstināta temperatūra (Hilhorst, Karssen 1992). Sīkāk pēcbriede šaurākā nozīmē apskatīta fizioloģiskajam miera periodam veltītajā apakšnodaļā.

Ja par OMP uzskata sēklas nespēju uzdīgt noteiktos apstākļos, OMP pārtraukšanos ir viegli definēt kā brīdi, kopš kura sēkla spēj attiecīgajos apstākļos uzdīgt. Ja OMP ir stāvoklis, kurā dīgšanai labvēlīgo apstākļu intervāls ir ierobežots, par OMP pārtraukšanos var nosaukt tādu stāvokli, kad visu dīgšanu noteicošo faktoru labvēlīgo vērtību intervāls ir maksimāls (var teikt, ka sēklas uzdīgšanas varbūtība ir maksimāla). Šādā gadījumā ārēji konstatēt OMP pārtraukšanos ir sarežģītāk, jo ir nepieciešams novērot dīgšanas dinamiku atkarībā no viena vai vairākiem faktoriem noteiktā, nereti ilgstošā, laika periodā. Cita iespēja, ko izmanto OMP pētījumos, ir mutanto augu sēklas, kuras nespēj uzdīgt, taču tajās notiek OMP pārtraukšanai raksturīgie procesi (t.s. *comatose* sēklas). Šī pieeja dod iespēju precīzāk izpētīt OMP un pēcbriedes īpatnējos procesus, lai gan nevar viennozīmīgi apgalvot, ka mutācija neietekmē minēto procesu norisi.

Nav viennozīmīgi skaidrs, vai sekundāro OMP nodrošina tie paši fizioloģiskie mehānismi, kuri nodrošina primāro OMP. Bieži miera perioda dziļums un izpausmes īpatnības atšķiras primārā un sekundārā OMP gadījumā. Vairāku sugu sēklām sekundārais OMP ir dziļāks, nekā primārais



1.-3. attēls. Sēklu organiskā miera perioda (OMP) dziļuma izmaiņu dinamikas shematiskais attēls: trīs fizioloģiskā OMP tipi. Līnijas attēlo maksimālās un minimālās dīgšanas temperatūras izmaiņas laikā: A - pirmā tipa, B - otrā tipa, C - trešā tipa nedziļais fizioloģiskais OMP (modificēts pēc *Baskin, Baskin 2004*).

(Nikolaeva *et al.* 1985). Savukārt, pētījumā par divu grīšļu (*Carex*) sugu sēklu dīgšanu *Brandel (2005)* parādīja, ka, sēklām izejot sekundārajā OMP, to jutīgums pret nitrātiem kā dīgšanu veicinošo faktoru ir lielāks, nekā tām esot primārajā OMP. Tas liecina par OMP dziļuma samazināšanos un, iespējams, norāda uz citiem fizioloģiskiem mehānismiem kas ir sekundārā OMP pamatā. Ir zināmi vairāki OMP ciklu gadījumi, sēklām izejot no OMP un, tām nenonākot dīgšanai labvēlīgos apstākļos, atkārtoti izejot OMP. Šāds cikls var turpināties vairākus gadus (*Baskin, Baskin 1998*). Tomēr iespējams, ka gan šim sugām, gan, lielākā mērā, citām sugām, pārtraucoties primārajam OMP, notiek neatgriezeniskas vai daļēji atgriezeniskas fizioloģiskās izmaiņas.

Veģis (1964) apraksta trīs augšanai labvēlīgās temperatūras intervāla paplašināšanās tipus:

- 1) maksimālās temperatūras paaugstināšanās, izejot no OMP (1.-3. attēls A);
- 2) minimālās temperatūras pazemināšanās, izejot no OMP (1.-3. attēls B);
- 3) vienlaicīga maksimālās temperatūras paaugstināšanās un minimālās temperatūras pazemināšanās (1.-3. attēls C).

Pirmais tips ir saistīts ar pielāgošanos klimatam, kurā augšanai nelabvēlīgā sezona ir karsta un sausa vasara. Otrais un trešais tipi raksturīgi klimatam, kurā nelabvēlīgā sezona ir auksta ziema vai arī gan ziema, gan vasara nav labvēlīgi dīgšanai vai pumpuru plaukšanai. Starp tiem, trešais tips ir

visizplatītākais. Attiecīgi, pirmajā gadījumā OMP pārtraukšanai ir nepieciešama augstas temperatūras ietekme (vasarā), bet otrajā – zemas pozitīvas temperatūras ietekme (rudenī, ziemā). Lielākā daļa sēklu pieder pie viena no šiem tiem, bet balstoties uz pētījumiem, *Baskin* un *Baskin* (1998) izdalīja arī papildus tipus, kuriem ir raksturīga sēklu spēja uzdzīgt ļoti šaurā temperatūras intervālā bez pakāpeniskām dīgšanai piemērotās temperatūras intervāla izmaiņām.

Ja pēc OMP pārtraukšanas sēkla atrodas dīgšanai nepiemērotos apstākļos, pēc noteikta laika var sākties sekundārā OMP iestāšanās - dīgšanai piemēroto apstākļu intervāla sašaurināšanās. Gan OMP pārtraukšanas, gan sekundārā OMP iestāšanās procesa ātrums var būt atkarīgs no temperatūras un ir būtiski atkarīgs no sēklu īpašībām. Šādu sakarību parādīja *Kebrab* un *Murdoch* (1999) pētījumā ar trīs *Orobanche* ģints sugu sēklām. Interesanti, ka *Orobanche* sp. OMP pārtraukšanās ietekmē jutīgumu pret biotisko stimulu, blakus augošo augu izdalīto vielu. Tas norāda uz to, ka OMP pamatā ir universāls princips, kas attiecas ne tikai uz dīgšanai piemērotās temperatūras vērtību vai gaismu.

1.2.1.3. OMP kā ģenētiski pārmantojama īpašība

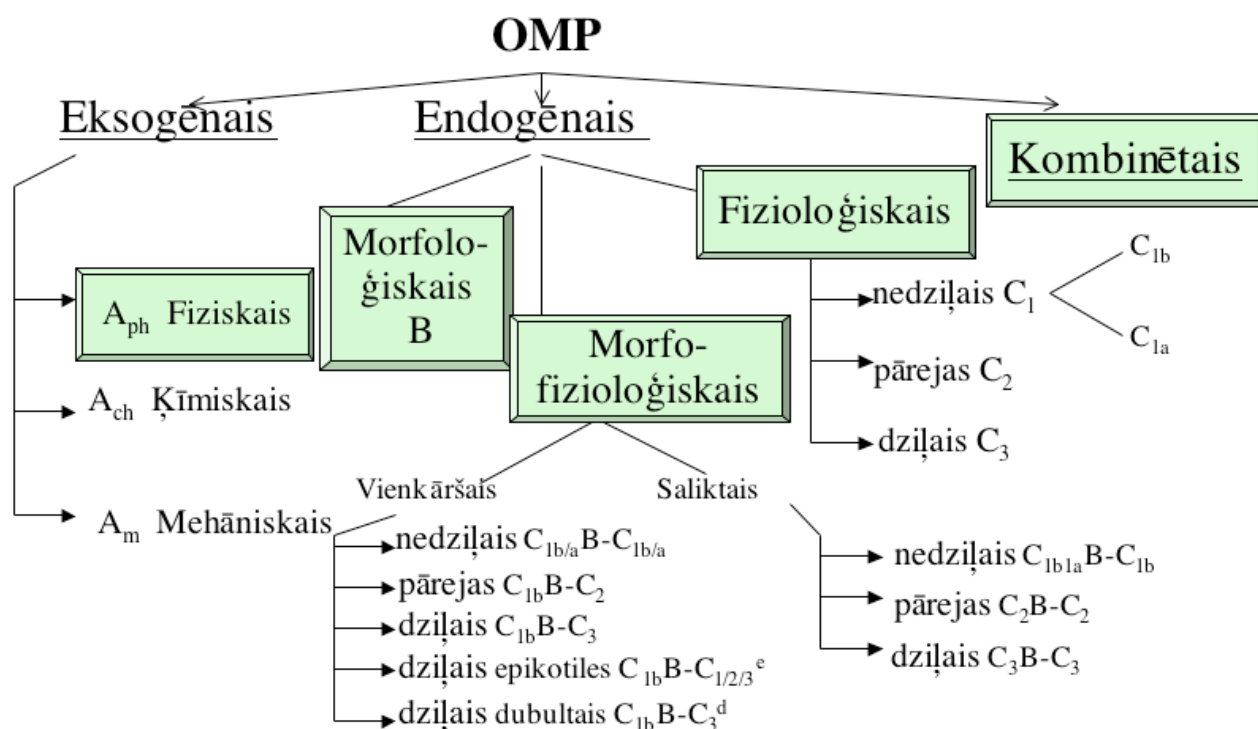
Sēklu OMP ir ģenētiski pārmantojama īpašība: radniecīgām sugām un ģintīm bieži ir raksturīgs līdzīgs OMP mehānisms (*Finch-Savage*, *Leubner-Metzger* 2006). Līdzīgi daudzām citām augu īpašībām, arī OMP piemīt sava „reakcijas norma“, jo OMP iestāšanās ir noteiktā mērā atkarīga no vides apstākļiem, kuros aug mātes augs, it īpaši sēklu ienākšanās laikā. Tas attiecas uz dažādiem OMP veidiem. Vienas sugas ietvaros, ja tās areāls ir plašs un ietver apgabalus ar dažādiem klimatiskiem apstākļiem, vidējais sēklu OMP dziļums var būtiski atšķirties atsevišķās populācijās (*Nikolaeva et al.* 1985; *Baskin*, *Baskin* 1998). Tas, ka OMP atšķirīgi izpaužas vienas sugas augiem, kuri aug dažādos klimatiskajos apstākļos, var būt saistīts ar dabisko izlasi, jo ne tikai OMP mehānisms kopumā, bet arī OMP dziļums jeb tā izpaušmes pakāpe var pārmantoties ģenētiski. Tā, sēklām no ļaunās gundegas augiem, kurus izaudzēja no sēklām ar lielāko OMP izpaušmi konkrētajā sēklu populācijā, OMP arī izpaužas vairāk, nekā sēklām no augiem, kurus ieguva no sēklām ar mazāku OMP izpaušmi (*Probert et al.* 1989).

Vienā sēklu populācijā sēklu OMP dziļuma pakāpe ir normāli sadalīta (*Probert et al.* 1989; *Kebrab*, *Murdoch* 1999), kas ļauj sēklām uzdzīgt atšķirīgā laikā, šādi palielinot dīgstu izdzīvošanas varbūtību populācijā. Dīgšanas laika izkliedes robežas var būt plašākas vai šaurākas, atkarībā no sugas. Sadalījums var veidoties tādēļ, ka sēklu nogatavošanas laikā uz mātes augu iedarbojas virkne iekšējo un ārējo faktoru. Daudziem augiem ir raksturīgi arī specifiski sēklu heterogenitātes veidošanas mehānismi (*Matilla et al.* 2005). Atšķirības dažādos sēklas raksturojošos parametros, tādos kā sēklu izmērs, masa, ne vienmēr ietekmē dīgšanu kā tādu, taču bieži ir svarīgs pielāgojums. Heterogenitāte ir raksturīga ne tikai morfoloģiskām, bet arī fizioloģiskām pazīmēm. Piemēram, rāceņu (*Brassica rapa*) sēklās novēroja heterogenitāti 1-aminociklopropāna karboksilskābes oksidāzes (viena no etilēna biosintēzes ceļa komponentiem) aktivitātē (*Matilla et al.* 2005). Savukārt, morfoloģisko pazīmju heterogenitāte var būt

saistīta ar miera perioda izpausmi. Piemēram, *Arabidopsis* sēklu endotēlija krāsojums ir pleiotropiski saistīts ar OMP izpausmi šīm sēklām (Debeaujon *et al.* 2001). Jāzīmē, ka pastāv arī uzskats, ka fenolu dabas savienojumi, kuri nosaka sēklu krāsojumu, tieši ietekmē dīgšanai nepieciešamā skābekļa daudzumu (Obroucheva 1999). OMP izpausmes heterogenitāte ir svarīga sugām, kuru populāciju pastāvēšana ir lielā mērā atkarīga no sēklu dīgšanas, kā arī īpaši mainīgajos biotopos, kur vides apstākļi var būtiski atšķirties vienas sezonas ietvaros. Šādos gadījumos sēklu populācijā var veidoties dažādas frakcijas, kurām atšķiras OMP izpausme vai pat dzīves cikls (vasaras vai ziemas viengadīgā auga cikls). Tas ir novērots linu (*Linum usitatissimum*) un *Penstemon* sp. sēklām (Allen, Meyer 1998) kā arī ļaunās gundegas sēklām (Probert *et al.* 1989). Šajos gadījumos zemās temperatūras ietekmē miera periods pārtraucas vienai sēklu frakcijai, bet iestājas otrai. Priekšstati par OMP fizioloģiskajiem mehānismiem ir sīkāk aplūkoti fizioloģiskajam OMP veltītajā apakšnodaļā.

1.2.2. Organiskā miera perioda veidu klasifikācija

Šajā apakšnodaļā ir apskatīta plaši izmantotā sēklu miera perioda veidu klasifikācija, kuru sākotnēji izstrādāja M. Nikolajeva un vēlāk pilnveidoja J. un C. Baskin (Baskin, Baskin 1998). Šīs klasifikācijas sistēmas autori centās apvienot visus sēklu pielāgojumus, kuri ir saistīti ar dīgšanas laika regulēšanu, neatkarīgi no to mehānisma. Tādēļ klasifikācijas sistēmā izšķir trīs pamatklauses, kuras apvieno pēc dabas līdzīgus pielāgojumus – fiziskais (PY), morfoloģiskais (MD), un fizioloģiskais (PD) miera



1.-4. attēls. Sēklu organiskā miera perioda (OMP) veidu klasifikācija shēma, pēc M. Nikolajevas (1985; 2001). Pie OMP tipu un apakštipu nosaukumiem doti attiecīgie koda apzīmējumi. Ķīmiskais un mehāniskais OMP tipi vēlāk tika izslēgti no klasifikācijas (Nikolaeva 2001).

periods. Vēl ir divas klases, kuras ietver gadījumus, kad sēklām raksturīga vienlaicīgi divu pielāgojumu mehānismu kombinācija – morfofizioloģiskais (MPD), un kombinētais (PY + PD). Tie ir, attiecīgi, morfoloģiskā un fizioloģiskā, kā arī fiziskā un fizioloģiskā OMP veidu kombinācijas) (1.-4. attēls).

Sākotnējā M. Nikolajevas klasifikācijā kā atsevišķu klasi izdalīja arī ķīmisko OMP, ar to apzīmējot sēklu nespēju uzdīgt saistībā ar inhibitoru klātbūtni sēkl- vai augļapvalkā. Inhibitori var izskaloties, palielinoties ūdens pieejamībai, vai to darbība var beigties pēc augļapvalka sadalīšanās, pieļaujot sēklas uzdīgšanu. Taču šādu inhibitoru darbība nav tiešā veidā saistīta ar procesiem pašā sēklā, kā tas ir, piemēram, endogēnās ABS gadījumā. Līdz ar to, t.s. ķīmiskais OMP vairs nav iekļauts sēklu OMP klasifikācijā. Līdzīgi, no sākotnējās sistēmas izslēdza mehāniskā miera perioda klasi, kura apvienoja sēklas ar ūdenscaurlaidīgu, bet cietu sēkl- vai augļapvalku, kurš mehāniski traucē dīgšanai, kamēr nepaliek mīkstāks vides faktoru ietekmē (Baskin, Baskin 1998).

Nikolajevas sistēmā trīs OMP klases, fiziskais, ķīmiskais un mehāniskais, piederēja pie eksogēnā miera perioda veidiem. Pārējās klases, morfoloģiskais, fizioloģiskais un morfofizioloģiskais, piederēja pie endogēnā OMP.

Šāda klasifikācijas sistēma šobrīd ir kļuvusi sarežģītāka un piecu klašu ietvaros pastāv vairāki līmeņi (*levels*), savukārt to ietvaros – tipi (*types*). Vienā no pēdējām publikācijām, kurā autori aprakstīja vēlāko klasifikācijas sistēmas vairantu, tā ietvēra sevī piecas klases un pavisam vienpadsmit līmeņus, viens no kuriem (nedziļais fizioloģiskais OMP) ietver arī piecus tipus (Baskin, Baskin 2008). Līmenis norāda uz OMP izpausmes intensitāti, piemēram PD var būt dziļš (*deep*), pārejas (*intermediate*) un sekls (*non-deep*); savukārt tips norāda uz dīgšanai piemērotās temperatūras intervāla izmaiņu veidu (skat. iepriekšējā apakšnodaļā).

Tāpat kā OMP definīciju, arī OMP veidu aprakstu un klasifikāciju var apskatīt nevis no praktiskā viedokļa (nepieciešamība atrast piemērotus apstākļus un apstrādes veidus sēklu diedzēšanai), bet no augu ekofizioloģijas viedokļa. Šādā gadījumā priekšplānā nonāk augu vairošanas stratēģija, kura nosaka, kādā veidā sēklas reaģēs uz dažādiem vides faktoriem (temperatūra, gaiss, nitrātu koncentrācija augsnē u.c.).

Nikolajevas un Baskin un Baskin klasifikācijas sistēmā kā OMP veida (galvenokārt līmeņa vai klases) noteikšanas kritēriju izmanto sēklu atbildi uz noteikta ilguma “auksto” vai “siltu” stratifikāciju, kā arī uz apstrādi ar eksogēno gibereliskābi. Stratifikācijas laika un temperatūras vērtības šajā gadījumā daļēji izriet no novērojumiem un daļēji ir patvaļīgi pieņemtas vērtības, bet apstrāde ar eksogēno gibereliskābi ir mākslīga sēklu diedzēšanas metode, kura izmaina dabīgo OMP pārtraukšanas gaitu. Šobrīd tas izraisa šīs klasifikācijas sistēmas kritiku. Diskusijas izraisa arī morfoloģiskā OMP definīcija un tās atbilstība miera perioda definīcijai (skat. apakšnodaļā “Morfoloģiskais OMP”).

Klasifikācijas sistēma var pastāvēt tikmēr, kāmēr tā paliek informatīva un palīdz aprakstīt novērojumus un orientēties OMP izpausmju daudzveidībā. Bez šaubām, to lietojot, ir jāņem vērā tas, ka gan klases, gan arī atsevišķie līmeņi un, iespējams, arī tipi var ietvert fizioloģiski atšķirīgus

fenomenus. Līdz ar to, jāatzīst, ka pat detalizētākais *Baskin* un *Baskin* klasifikācijas variants visticamāk nevar būt universāls.

Viena no iespējamām pieejām varētu balstīties uz augu ekofizioloģiskajiem pielāgojumiem. Ņemot vērā filoģenētiski kopīgas pazīmes dzimtas vai ģints ietvaros, var izdalīt noteiktas dīgšanas stratēģijas un noteikt tām raksturīgas pazīmes – dīgšanai un OMP pārtraukšanai nepieciešamo faktoru kopu, kā arī raksturot veidu, kā šo faktoru ietekme izpaužas dažādu apstākļu (konkrētā biotopa īpatnību) un to kombināciju ietekmē. Piemēram, pētījumā par dažādiem lapu koku meža biotopiem raksturīgo nelķu dzimtas (*Caryophyllaceae*) augu sēklu dīgšanu autori parādīja, ka aukstās vai siltās stratifikācijas ietekme katrai no sugām (kuras ir tuvu radniecīgas) ir atkarīga no dzīves cikla un vēlamā dīgstu parādīšanas brīža dabā, kā arī attiecīgai sugai optimāla biotopa. Līdz ar to, šī ietekme ir atkarīga no tiem faktoriem, kuri signalizē par labvēlīgo apstākļu iestāšanos konkrētās sugas sēklu dīgšanai. Šie faktori var būt, piemēram, gaismas, nitrāts, diennakts temperatūras svārstības dīgšanas laikā (Vandelook *et al.* 2008).

Par labu Nikolajevas/*Baskin* un *Baskin* klasifikācijai jāsaaka, ka tās pamatā ir ne tikai praktiskā pieeja sēklu dīgšanai un mākslīgi dīgšanas veicināšanas paņēmieni, bet arī atziņas par sēklu dīgšanas un miera perioda fizioloģiju. Piemēram, tajā izšķir embriju un tā konkrēto struktūru miera periodu. Turklāt sēklas spēja reaģēt uz eksogēno giberelskābi, neskatoties uz to, ka tā ir mākslīga ietekme, acīmredzot, norāda uz noteiktām sēklas fizioloģiskajām īpašībām vai izmaiņām sēklas fizioloģiskajā stāvoklī. Sēklu dīgšanu regulējošo pielāgojumu klasifikācijas sistēmas, kuras izveidošana balstītos uz pieejamām zināšanām par sēklu dīgšanas fizioloģiju un ekoloģiju, visticamāk, ir nākotnes uzdevums.

1.2.2.1. Fiziskais miera periods

Fizisko OMP nosaka sēklapvalka ūdens necaurlaidība. Tā bieži ir saistīta ar specifisko sēklapvalka uzbūvi (Fenner Thompson, 2005). Fiziskais OMP ir diezgan stingri filoģenētiski noteikta īpašība (Finch-Savage, Leubner-Metzger 2006). Fiziskais OMP galvenokārt pasargā sēklas no nelabvēlīgiem vides apstākļiem, tādiem kā sausums vai augsta temperatūra. Vienlaicīgi tam ir arī būtiska nozīme arī sēklu bankas veidošanā. To īpaši sekmē atsevišķām sugām raksturīgais sēklu polimorfisms, kad populāciju veido sēklas ar izteikti atšķirīgām sēklapvalka īpašībām. Pat ja sēklām nav raksturīgs izteikts di- vai polimorfisms, fiziskā OMP stipruma izpaušmei sēklu populācijā ir raksturīgs normālais sadalījums, kas līdzīgi sekmē noturīgas sēklu bankas veidošanos – iestājoties dīgšanai labvēlīgiem apstākļiem, daļa sēklu uzdīgst, bet daļa paliek sēklu bankā (Baeza, Vallejo 2006).

Īpatnēja fiziskā OMP funkcija, ko nodrošina cietais sēklapvalks, var būt saistīta ar sēklu zoohoriju, kad sēklas iziet caur dzīvnieku gremošanas traktu (Fenner, Thompson 2005).

Temperatūra ietekmē fiziskā OMP pārtraukšanos divējādi - ir svarīga maksimālā sasniegtā vides temperatūra, kā arī temperatūras svārstību amplitūda. Fiziskā OMP pārtraukšanos ir iespējams aprakstīt ar modeli, kurš saista dienas maksimālo temperatūru ar dienu skaitu, kurš ir nepieciešams OMP pārtraukšanai noteiktai sēklu proporcijai (frakcijai). Mērenā klimata augiem ar fizisko OMP

būtisks faktors fiziskā OMP pārtraukšanā var būt sasalšanas un kušanas cikli (Probert 2000).

Daļa no sugām, kuru sēklām raksturīgs fiziskais OMP, ir pielāgojušas dīgšanai pēc ugunsgrēka ietekmes. Biotopos, kuriem raksturīgi ugunsgrēki, tas, vai augstas temperatūras ietekmes rezultātā sēkla iet bojā, uzdīgst vai paliek OMP stāvoklī ir atkarīgs no augsnes dziļuma, kurā nonāk sēkla. Jāatzīmē ka, lai gan temperatūra (vai tieši uguns) ietekmē sēklapvalka ūdenscaurlaidību, sēklas dīgšanas laiku var noteikt citi, fizioloģiskie, endogēnie, mehānismi (Ooi *et al.* 2004) kuri, visticamāk, sāk darboties, sēklai uzņemot ūdeni (Ooi *et al.* 2004).

Ūdens uzņemšana (izmaiņas sēklapvalka ūdenscaurlaidībā) bieži notiek noteiktās sēklas daļās - mikropiles (*micropyle*) vai hiluma (*hilum*) rajonā; pastāv arī morfoloģiskie pielāgojumi, kuri regulē ūdens uzņemšanu (*lens, strophiole*).

1.2.2.2. Fizioloģiskais miera periods

Tieši uz fizioloģisko OMP attiecas augstāk pieminētās dīgšanai labvēlīgās temperatūras intervāla izmaiņas (sk. apakšnod. Organiskais miera periods). Šīs izmaiņas notiek uzbriedušās sēklās noteiktas temperatūras ietekmē – šo procesu sauc par stratifikāciju (*stratification*), kas ir plašs termins jo ietver gan zemās pozitīvās (aukstā stratifikācija) gan salīdzinoši augstas – siltai sezonai atbilstošas - (siltā stratifikācija) temperatūras vērtības. Ja runā tikai par auksto stratifikāciju, to mēdz saukt par sēklu atvēsināšanu (*chilling* vai *moist chilling*). Termins „stratifikācija“ ir radies no augu kultivēšanas prakses - lai izdiedzētu sēklas tās uzbriedināja un uzglabāja vēsumā starp smilšu slāņiem (lat. „stratum“ – slānis).

Sēklapvalka loma fizioloģiskajā OMP atšķiras no tā lomas fiziskā OMP gadījumā. Griezums (skarifikācija) vai punkcija sēklapvalkā vairākos gadījumos pātrauc OMP - šis efekts ir atkarīgs no OMP dziļuma, kā arī, atkarībā no sugas, no griezuma vietas. Šādu ietekmi skaidro ar veicinātu skābekļa piekļūšanu embrijam (Vegis 1964), kā arī ar to, ka, samazinoties apvalka mehāniskajai pretestībai, pietiek ar mazāku embrija augšanas spēku, lai tas varētu pabeigt dīgšanas procesu (Leubner-Metzger 2005). Tādēļ fizioloģiskajā OMP izšķir „apvalka noteikto“ (*coat-imposed*) un embrija miera periodu (Hilhorst, Karssen 1992). Jāuzsver, ka “apvalka noteiktā” OMP gadījumā runa ir ne tikai par sēklapvalku, bet par visām embriju aptverošām struktūram. Izpratne par embrija miera periodu vistuvāk atbilst izpratnei par fizioloģisko dīgšanas bremsēšanas mehānismu – fizioloģisko mehānismu kopu, kura nosaka embrija pazemināto augšanas aktivitāti OMP stāvoklī (Nikolaeva, Ļaščuk 1981).

1.2.2.2.1. Pēcbriede

Fizioloģisko OMP var pārtraukt ne tikai aukstā stratifikācija, bet arī gaissauso sēklu paildzināta uzturēšanās (uzglabāšana) siltumā vai paaugstinātā temperatūrā, kas ir pēcbriede šaurākā nozīmē. Tā kā “paaugstināta temperatūra” ir patvaļīgi pieņemts lielums, runā arī vienkārši par gaissausu sēklu uzglabāšanas laika ietekmi (Karlsson 2008).

Pēcbriedes process sausās sēklās ir saistīts ar izmaiņām augšanas regulatoru (galvenokārt ABS) saturā vai darbībā, tādējādi noteiktos gadījumos ietekmējot OMP (nedziļā vai relatīvā OMP gadījumā, sk. zemāk). Piemēram, pēcbriedi izgājušās *Arabidopsis* sēklās ABS saturs strauji samazinājās pēc uzbriešanas (Ali-Rachedi *et al.* 2004), kas liecina par ABS katabolisma paātrināšanos, līdzīgi tam, kā tas notiek pēc aukstās stratifikācijas. *Nicotiana plumbaginifolia* sēklās pēc uzbriešanas sintezējas ABS, kas veic OMP uzturēšanu, taču pēcbriedi izgājušās sēklās ABS neuzkrājas (Grappin *et al.* 2000). Pēcbriedes ietekmē notiek izmaiņas arī GS sintēzē uzbriešanas laikā (Hilhorst, Karssen 1992). Šie piemēri, neskatoties uz atšķirībām mērķos un autoru pieejās, liecina par to, ka pēcbriede var izpausties atšķirīgi dažādu sugu sēklās, taču tā ir saistīta ar izmaiņām augšanas regulatoru metabolismā.

Jāatzīmē, ka pēcbriedes norisei ir svarīgs ūdens saturs sēklās – tas nevar būt ne pārāk zems (tad sēkla zaudē dzīvotspēju vai arī pēcbriede nevar notikt), ne pārāk augsts. Leubner-Metzger (2005) savā pētījumā ar tabakas (*Nicotiana tabacum*) sēklām saista to ar specifisko gēnu lokālo ekspresiju salīdzinoši sauso (ūdens saturs 8 - 13%) sēklu daļās, kur ūdens saturs ir lokāli palielināts. Konkrēti tā ir β -1,3-glikanāzes gēna ekspresija, kas izraisa šī fermenta paaugstinātu aktivitāti. Gaissausās sēklās var notikt ne tikai gēnu transkripcija, bet arī noteikti enzimatiski procesi. Glukanāzes darbība ir būtiska apvalka (endospermas slāņa un sēklapvalka) pretestības pārvarēšanai, augot embrija saknītei. Glukanāzes ekspresiju konstatēja tieši embriju aptverošos, mātesauga izcelsmes audos, ko var attiecināt uz sakarību starp OMP izpausmi un mātes auga augšanas apstākļiem. Interesanti, ka glukanāzes darbība ir svarīga arī pumpuru miera perioda pārtraukšanas procesā (Leubner-Metzger 2005).

Ir arī citas hipotēzes par iespējamo pēcbriedes mehānismu: ir izteiktas domas par to, ka OMP stāvokli nosaka noteikta regulatorā proteīna fosforilācija, ko salīdzinoši sausas sēklas apstākļos specifiskas fosforilāzes spēj pārvērst aktīvā formā. Cita hipotēze saista OMP ar membrānu īpašību izmaiņām pēcbriedes laikā, piemēram, specifiskām caurlaidības izmaiņām, vai arī izmaiņām ar membrānu saistīto proteīnu darbībā. Šīs izmaiņas nosaka nepiesātināto taukskābju oksidēšanās, kā arī iespējama dīgšanas inhibitoru, piemēram, ABS, oksidēšanās un inaktivācija (Hilhorst, Karssen 1992).

Pastāv uzskats, ka procesi, kuri norisinās salīdzinoši sausās sēklās norisinās neatkarīgi no procesiem uzbriedušajās sēklās (t.i. OMP pārtraukšanās) un to pamatā ir ģenētiski atšķirīgi mehānismi (Allen, Meyer 1998; Gerjets *et al.* 2010).

1.2.2.2. OMP iespējamā saistība ar rezerves vielu mobilizāciju

Fizioloģiskā OMP pārtraukšanās ir saistīta ar dīgšanai raksturīgo procesu uzsākšanos, t.i. ar sēklas spēju uzsākt šos procesus dotajos apstākļos. Dīgšanas laikā notiekošo metabolisko procesu nozīmīgs kopums ir rezerves vielu mobilizācija. Tajā var izšķirt ogļhidrātu, lipīdu un citu resursu mobilizāciju. Lipīdu vai ogļhidrātu nozīmes īpatsvaru nosaka sēklas tips – tas, kādā veidā tajā uzkrājas rezerves vielas.

Ekspertimentu rezultāti liecina par to, ka dīgšanas stimulēšana (un OMP pārtraukšanās) nav tiešā

veidā saistīta ar amilāzes sintēzi, kuru regulē GS (Chen 1970). *Arabidopsis* sēklās, kurās ir traucēta GS biosintēze, rezerves vielu mobilizācija aleirona šūnās notiek tikai gadījumā, ja mutants ir dīgspējīgs, t.i., tam piemīt īpašības, kuras atsver GS trūkumu. Tas norāda uz šī procesa neatkarību no GS kā tādas, bet saistību ar dīgšanas procesu (Debeaujon, Koornneef 2002). Gomez-Cadenas un līdzautori (2001) konstatēja, ka ABS inhibē GS-inducēto α -amilāzes ekspresiju miežu sēklu aleirona slānī. Līdzīgi pētījumam ar *Arabidopsis* sēklām, atrasts mutantais miežu genotips, kura sēklās α -amilāzes ekspresija ir augsta, neskatoties uz samazināto GS sintēzi.

Jāatzīmē, ka ir atšķirības starp α - un β -amilāzes darbību dīgšanas laikā: Zhang un līdzautori (2005) parādīja, ka agrīnā dīgšanas stadijā (pirmās 12 stundas) kviešu (*Triticum aestivum*) sēklās slāpekļa monoksīda donors nātrijs nitroprusīds būtiski palielina β -amilāzes, bet ne α -amilāzes aktivitāti. Savukārt, GS neietekmēja β -amilāzes aktivitāti. Iespējams, ka rezerves ogļhidrātu mobilizācijas iniciācija, kas notiek caur β -amilāzes darbību, ir pamatā tiem dīgšanas stimulācijas veidiem, kuri ir saistīti ar slāpekļa monoksīdu – gaisma un nitrātu ietekmei.

Miera perioda pārtraukšanas laikā notiek izmaiņas gan noteiktu enzīmu aktivitātē, gan šūnu ultrastruktūrā. Oša (*Fraxinus excelsior*) sēklās siltā stratifikācija izraisa lipīdu katabolismu un cietes uzkrāšanos, kā arī jaunu proteīnu sintēzi un oganellu daudzuma pieaugumu. Savukārt, aukstās stratifikācijas ietekmē pieaug kodoliņu izmērs, RNS daudzums un intensīvi attīstās agranulārais endoplazmatiskais tīkls, kas ir saistīts ar terpenoīdu, to skaitā, GS, sintēzi. Stratifikācijas ietekme uz RNS un kodoliņiem ir saistīta ar polisomu veidošanos un, līdz ar to, ar jauno proteīnu sintēzi (Aleksieva 1981). Aukstā stratifikācija ietekmē lipīdu metabolismu un veicina ar to saistītos neoglikoģenēzes un cietes sintēzes procesus valriekstu sēklās (Nezamdoost *et al.* 2009). Šādas metabolisma izmaiņas arī, visticamāk, ir saistītas ar izmaiņām enzīmu darbībā. Pētījumā ar liānas *Dioscorea tokoro* sēklām autori aprakstīja temperatūras ietekmi uz turpmāko auga attīstību – kā viengadīga vai daudzgadīga auga (Zhong *et al.* 2002). Ja sēklu dīgšanas laikā temperatūra pārsniedz noteiktu sliekšni, embrija hipokotils attīstās kā sakneņš un augs pārziemo, kļūstot par daudzgadīgu. Šo efektu autori saista ar atšķirīgu triacilglicerolu katabolisma produktu sadali atkarībā no temperatūras. Pētījums parādīja, ka sēklu aukstā stratifikācija gan izmaina dīgšanas kardinālās temperatūras, gan pazemina temperatūras vērtību, virs kuras dīgštam attīstās sakneņš. Var secināt, ka gan stratifikācijas ietekme, gan dīgšanas temperatūra, iespējams, ir saistīta ar rezerves vielu mobilizācijas un sadales procesiem, kas notiek ar augšanas regulatoru starpniecību. Ābeļu (*Malus sp.*) sēklās izšķir trīs enzīmu aktivitātes fāzes, kuras ir saistītas ar pazeminātas temperatūras iedarbību. Pirmajā fāzē enzīmu aktivitāte ir zema. Otrajā fāzē, kurā notiek OMP pārtraukšanās, pieaug katabolisma aktivitāte – proteāzes un skābās lipāzes aktivitāte. Trešajā fāzē, kurā jau notiek dīgšanas iesākšanās, pieaug sārmainās lipāzes, skābās fosfatāzes aktivitāte, bet samazinās hidrolītisko enzīmu aktivitāte (Poļakova 1981).

Minētie piemēri parāda, ka aukstās stratifikācijas iedarbība ietekmē vairāku enzīmu darbību, bet vēl arvien ir grūti viennozīmīgi pateikt, vai temperatūra tiešā veidā ietekmē enzīma aktivitāti, vai arī

tā nosaka izmaiņas augšanas regulatoru sastāvā vai to attiecībās, kas, savukārt, ietekmē attiecīgo gēnu ekspresiju vai citus enzīmu aktivitāti noteicošos faktoros.

1.2.2.3. Fitohormonu nozīme

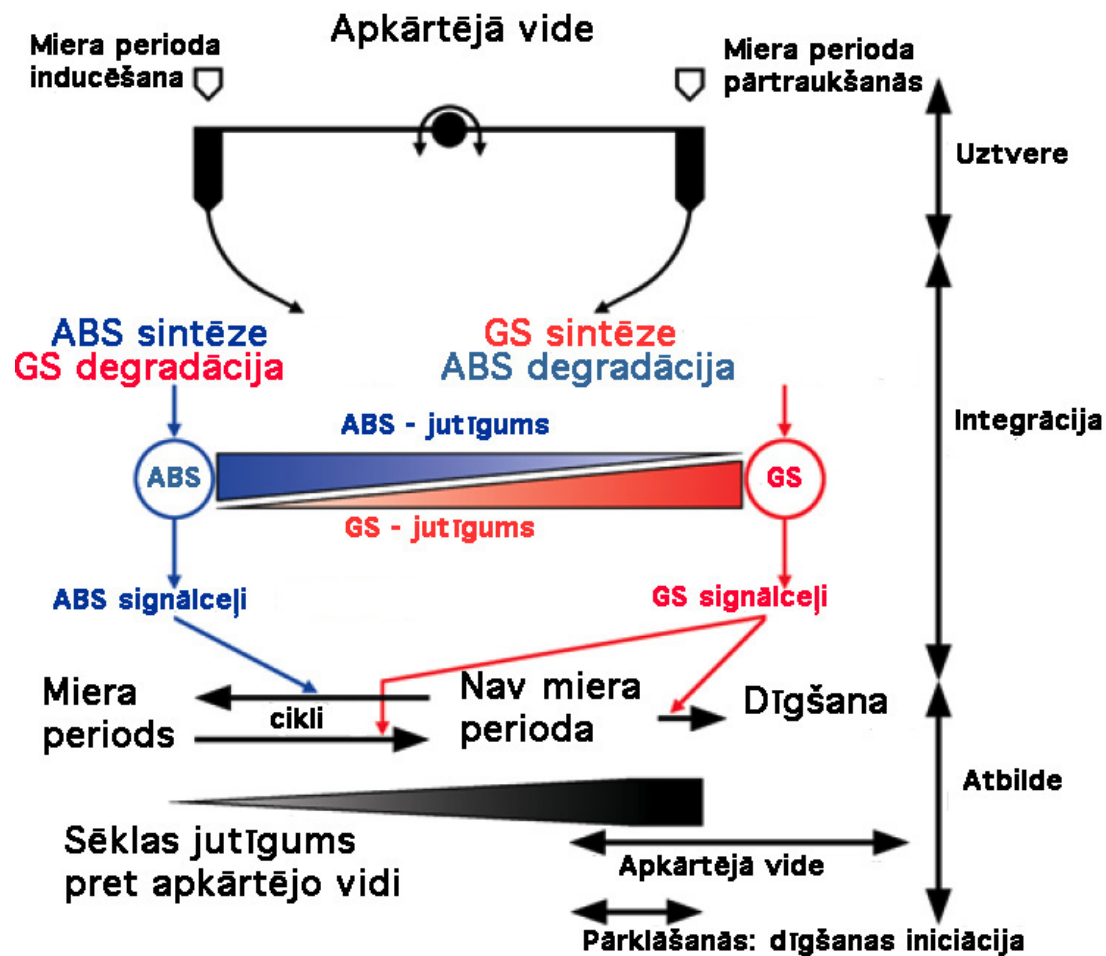
OMP indukcija sēklu nogatavošanas laikā vai arī, iestājoties sēklu sekundārajam OMP un tā uzturēšana ir saistīta ar noteiktu gēnu aktīvu ekspresiju. Pretēji, šo gēnu ekspresija samazinās, sākoties dīgšanas procesam un ieslēdzoties citu, piemēram, ribosomālus proteīnus kodējošo, gēnu ekspresijai (Toorop *et al.* 2005). Jāuzsver, ka fizioloģiskā OMP gadījumā OMP uzturēšana ir „aktīvs“ process, nevis nemainīgs stāvoklis. Šī ekspresija ir atkarīga no vides stimuliem temperatūras un gaismas. Tas, ka dažādi vides stimuli ietekmē konkrēto gēnu ekspresiju, liek domāt, ka šī ietekme notiek pastarpināti, gaismai un temperatūras režīmam ietekmējot noteiktus signālceļus vai augšanas regulatoru metabolismu. Gaismas gadījumā var runāt par saistību ar aktīvo giberelīnu sintēzi.

1.2.2.4. ABS un GS līdzvars

Atbilstoši pašreizējiem priekšstatiem, giberelīnu un abscīzskābes sintēzes un noārdīšanas līdzvars, kā arī jutīguma pret giberelīniem palielināšanās un samazināšanās, ir fizioloģiskā OMP iestāšanās, uzturēšanas un pārtraukšanas pamatā (Finch-Savage, Leubner-Metzger 2006). Tas izskaidro eksogēno giberelīnu dīgšanu veicinošo efektu uz OMP stāvokli esošām sēklām. Saskaņā ar *Finch-Savage* un *Leubner-Metzger* piedāvāto modeli, izmaiņas GS un ABS saturā un sēklas, vai arī atsevišķu sēklas struktūru, jutīgumā pret šiem augšanas regulatoriem, ir atkarīgas no vides ietekmes (temperatūras). Vienlaicīgi, šīs izmaiņas nosaka sēklas spēju reaģēt uz dažādiem vides faktoriem, tādiem kā temperatūra, gaisma un nitrāti (1.-5. attēls).

Williams un līdzautoru (1974) pētījums ar lazdu (*Coryllus avellana*) sēklu embrijiem parādīja, ka fizioloģiski aktīvo giberelīnu saturs ir zems pēc ievākšanas, pēc sausās uzglabāšanas un pēc stratifikācijas, taču būtiski pieaug embrijos, kas izolēti no stratificētām un pēc tam inkubētām 20 °C sēklām. Interesanti, ka embriji, kurus izolēja no svaigi ievāktām sēklām, spēja dīgt, neskatoties uz zemu giberelīnu saturu tajos. Pretstatā, veselas sēklas neuzdīga, iespējams, ka pēc stratifikācijas un inkubācijas siltumā ne tikai mainījās giberelīnu saturs, bet notika arī citas izmaiņas, saistītas gan ar rezerves vielu izmantošanu, gan ar embrija augšanas spēku, kuras veicināja dīgšanu kopumā. No otrās puses, pastāv iespēja, ka OMP bija saistīts ne tikai ar pašu embriju, bet arī ar to aptverošām struktūrām un OMP pārtraukšana bija saistīta ar izmaiņām tajās. Kā piemēru var minēt pētījumu ar *Pinus taeda* sēklām, kurās OMP pārtraukšana bija saistīta ar fizikālām un arī ķīmiskām izmaiņām embriju aptverošajās struktūrās. Autoru interpretācijā šīs izmaiņas ir saistītas ar dīgšanas inhibitoru klātbūtni (Cooke *et al.* 2002).

Pastāv dažādas GS formas, kuru sintēzes ceļi ir paralēli, lai gan savstarpēji saistīti, t.i. GS formas var pārvērsties viena otrā. Konkrētās GS formas aktivitāte ir atkarīga no molekulas uzbūves (Derx *et*



1.-5. attēls. Abscīzskābes (ABS), giberelskābes (GS) un apkārtējās vides apstākļu ietekmes savstarpējā mijiedarbība sēklas miera perioda inducēšanas/pārtraukšanas un dīgšanas procesos. Modificēts pēc Finch-Savage, Leubner-Metzger (2006).

al. 1994). Dažādu sugu sēklās konkrēto GS formu bioloģiskā aktivitāte atšķiras. Piemēram, pētījumā ar lazdu sēklām (Williams *et al.* 1974) autori noteica konkrētas vielas no fizioloģiski aktīvām embriju ekstrakta frakcijām – GS₁ un GS₉. Savukārt, *Arabidopsis thaliana* sēklās aktīvas GS₁ un GS₃, kuras nav aktīvas radniecīgas sugas *Descurainia sophia* sēklās, kurās kā dīgšanas regulators darbojas tikai GS₄ (Li *et al.* 2005b). GS formu savstarpējās pārvēršanas regulācija var būt viens no „punktiem“, kurā realizējas dīgšanas regulācija.

Aukstā stratifikācija izraisa izmaiņas ABS metabolismā un sēklu (veselo un izolēto embriju) jutīguma pret ABS samazināšanos. Piemēram, pētījumā ar pacīpreses (*Chamaecyparis nootkatensis*) sēklām konstatēja, ka pēc aukstās stratifikācijas dīgšanas laikā sēklās palielinās ABS katabolisma produktu saturs (PA – *phaseic acid*, DPA – *dihydrophaseic acid*), kā arī sēklas un embriji kļūst nejutīgāki pret eksogēno ABS (Schmitz *et al.* 2002). Savukārt, cita pētījuma autori parādīja, ka *Arabidopsis* sēklās ABS saturs samazinās nevis stratifikācijas laikā, bet pēc tam (Ali-Rachedi *et al.* 2004). Šāda īpatnība var būt saistīta gan ar būtisku atšķirību stratifikācijas garumā (dienas vai mēneši), kā arī sēklu morfoloģiskajā tipā un OMP veidā. Tas liek domāt, ka noteikto tipu sēklās ABS katabolisms var notikt ilgstošās

stratifikācijas laikā, turpretī citās sēklās rodas priekšnosacījumi katabolisma pārsvaram pār sintēzi laikā, kad sēklas atradīsies dīgšanai piemērotā temperatūrā. *Prunus campanulata* sēklās stratifikācijas laikā ABS saturs būtiski samazinās embriju aptverošajās stuktūrās – lielākais ABS saturs ir endokarpā. Vienlaicīgi, stratifikācijas laikā pieaug aktīvās giberelskābes saturs (GS_4). Līdz ar to, sēklu dīgspēja būtiski pieaug, ja tām noņem endokarpu un sēklapvalku. Bet to, ka sēklu dīgšanai ir svarīgs līdzsvars starp *de novo* ABS un GS sintēzi, parāda abu vielu sintēzes inhibitoru, attiecīgi – fluridona un paklobutrazola – ietekme uz dīgšanu pēc dažāda ilguma aukstās stratifikācijās (Chen *et al.* 2007).

Penfield un līdzautori (2006) parādīja, ka ABS dažādi ietekmē gēnu ekspresiju *Arabidopsis* sēklu endospermā un embrijā un ka tā galvenokārt sintezējās endospermā, nodrošinot OMP stāvokli. Jāatzīmē, ka šīm sēklām ir raksturīgs sēklapvalka veicināts fizioloģiskais miera periods, bet embrija miera perioda gadījumā OMP var ietekmēt arī paša embrija sintezētā ABS. ABS sintēze tieši embrijā ir nepieciešama lai OMP iestātos sēklas nogatavošanas laikā (Kermode 2005).

Ir izteikta doma, ka paātrināts ABS katabolisms ir saistīts ar lielāku skābekļa pieejamību zemā temperatūrā. Līdzīgi, arī nitrātu ietekmi saista ar veicinātu oksidatīvo reakciju norisi (Ali-Rachedi *et al.* 2004). Ņemot vērā to, ka augšanas regulatoru (gan ABS, gan GS) satura izmaiņas notiek atšķirīgi dažādu sugu sēklās, izmaiņas skābekļa pieejamībā visticamāk nevar izskaidrot visas ar OMP pārtraukšanos saistītās parādības. Tomēr skābekļa parciālais spiediens ir būtisks faktors, kurš līdz ar citiem vides faktoriem nosaka sēklu dīgšanas iespējamību (Nikolajeva, Ļaščuk 1981). Corbineau un līdzautori (2002) konstatēja, ka OMP stāvokli esošās *Pseudotsuga menziesii* sēklas spēj dīgt ierobežotā temperatūras intervālā. Šādu sēklu dīgšanai ir nepieciešama liela skābekļa koncentrācija. Bet OMP pārtraucoties pēc aukstās stratifikācijas, sēklas spēj dīgt mazākā skābekļa koncentrācijā, t.i. palielinās to izturība pret skābekļa trūkumu. Līdzīgi tam, sēklu prasība pēc skābekļa koncentrācijas mainās atkarībā no OMP *Amaranthus retroflexus* sēklām, taču svarīgi atzīmēt, ka pat 100% skābekļa koncentrācija nespēj pārtraukt sēklu miera periodu (Kecpczynski *et al.* 1996). Iespējams, ka samazināta prasība pret skābekļa koncentrāciju ir saistīta ar samazinājušos ABS saturu stratificētās sēklās. Vienlaicīgi, ja augšanas regulatoru iedarbības rezultātā mainās embriju aptverošo struktūru īpašības, tas veicina skābekļa piekļuvi embrijam. Labāka apgāde ar skābekli var tālāk sekmēt ABS katabolismu, darbojoties kā pozitīvā atgriezeniskā saite.

Ir pamats uzskatīt, ka ietekme uz ABS metabolismu nav nošķirama no OMP pārtraucošā procesa ietekmes uz GS metabolismu un jutīgumu pret GS. Par labu šādam uzskatam liecina ABS un GS mijiedarbība sēklas nogatavošanas un OMP iestāšanās procesos (Kermode 2005). Pētījums ar salātu (*Lactuca sativa*) sēklām parādīja, ka ABS katabolismu stimulē eksogēnā GS un tas neitralizē inhibējošo paaugstinātas temperatūras iedarbību (Gonai *et al.* 2004). Līdzīgi notiek arī *Nicotiana glaberrima* sēklās (Grappin *et al.* 2000). Ne visos gadījumos vienlaicīgi mainās gan GS, gan ABS metabolisms (Bewley 1997), kas norāda uz to, ka kopējais princips – ABS un GS antagonisms - var realizēties dažādi, atkarībā no sēklas fizioloģijas (iespējams, sēklas uzbuves tipa) un OMP tipa.

Jutīgums pret ABS ir saistīts ar ABS-regulētās signālu kaskādes modulāciju „lejupceļā“ (*downstream*) attiecībā pret to procesu (vai procesiem), kuru tiešā veidā ietekmē ABS un kurš, līdz ar to, būtu vairāk atkarīgs no ABS absolūtā daudzuma. Kā piemēru var minēt dižskābarža (*Fagus sylvatica*) sēklām raksturīgas proteīnu fosfatāzes FsPP2C1 ietekmi uz dīgšanu. Šo enzīmu kodējošais gēns ir homologs pazīstamiem ar ABS saistītā signālceļa komponentiem, proteīnu fosfatāzēm ABI1 un ABI2, bet ir specifisks sēklām. Šo fosfatāzi kodējošā gēna ekspresija dižskābarža sēklās palielinās aukstās stratifikācijas laikā. FsPP2C1 kodējošā gēna paaugstināta ekspresija *Arabidopsis* sēklās samazina to jutīgumu pret ABS un piedod tām spēju dīgt paaugstināta osmotiskā potenciāla apstākļos (Gonzalez-Garcia *et al.* 2003). ABS un GS antagonisms un iesaistītie signālceļi graudzāļu dzimtas auga, miežu (*Hordeum vulgare*) sēklās ir aprakstīti Gomez-Cadenas un līdzautoru (2001) pētījumā. Vairāki zināmi gēni un transkripcijas faktori, kuri ir saistīti ar ABS ietekmi uz sēklas fizioloģiskajiem procesiem, ir apskatīti Kermode (2005) pārskata rakstā.

Pētījumu rezultāti norāda uz fizioloģisko saistību starp ABS katabolismu un sēklu jutīguma pret ABS samazināšanos noteiktu sugu sēklās (Corbineau *et al.* 2002), kas var realizēties ar atgriezeniskās saites mehānismu. No otrās puses, nevar izslēgt iespēju, ka kāda noteiktā procesa (metabolisma izmaiņas vai jutīguma izmaiņas, vai arī konkrēts regulācijas posms un to ietekmējošie gēni un augšanas regulatori) pārsvaru pār citiem nosaka sēklu ģenētiski noteiktās (sugas, ekotipa) īpašības. Šādas atšķirības labi saistās ar ievērojamo sēklu dīgšanas un OMP izpausmes īpatnību daudzveidību.

OMP regulācija sēklā ar ABS un GS līdzsvaru ir līdzīga mehānismiem, kuri regulē sēklas atbildi uz ārējās vides ietekmi. Tā, ABS ietekmes samazināšanās (t.i. sēklas jutīguma pret ABS samazināšanās) process, kurš padara sēklu dīgšanu iespējamu augstākā temperatūrā, ir salīdzināms ar dīgšanai piemērotā temperatūras intervāla paplašināšanos, kura ir pamatā OMP pārtraukšanai. Līdzīgi, ABS un GS mijiedarbība ir cieši saistīta ar dīgšanu ierobežojošo vides osmotiskā potenciāla vērtību, t.i. ūdens pieejamību (Karssen *et al.* 1989). Temperatūras un vides osmotiskā potenciāla ietekme uz sēklu dīgšanu ir sīkāk apskatīta apakšnodaļā, kura ir veltīta vides faktoru ietekmei uz dīgšanu.

1.2.2.2.5. Citu fitohormonu un augšanas regulatoru iedarbība

Kā jau bija pieminēts sadaļā par fitohormonu ietekmi uz sēklu dīgšanu, etilēna biosintēzi sēklā ietekmē citokinīni. Aukstā stratifikācija ietekmē aktīvo citokinīnu saturu ābolu sēklās, sākotnēji veicinot glikozīdu sadalīšanos, bet vēlākā stadijā – *de novo* citokinīnu sintēzi (Pozdova, Kapranova 1981).

Slāpekļa monoksīds ir augšanas regulators, kura nozīme OMP regulēšanā bija parādīta samērā nesen. Jāatzīmē, ka šo fizioloģiski aktīvo vielu, tāpat kā ūdeņraža peroksīdu, klasificē arī kā signālu pārnēsēju – „second messenger“ (Black *et al.* 2006). Bethke un līdzautori (2004) parādīja slāpekļa monoksīda spēju pārtraukt OMP *Arabidopsis thaliana* un miežu (*Hordeum vulgare*) sēklās, kā arī slāpekļa monoksīda un ABS antagonismu. Turpmākajos eksperimentos ar slāpekļa monoksīdu un slāpekļa monoksīda

donoru ietekmi uz *Arabidopsis* sēklu dīgšanu autori parādīja saistību starp slāpekļa monoksīda un citu slāpekļa savienojumu iedarbību, izvirzot hipotēzi, ka šo divu veidu vielu iedarbības mehānisma atšķirības (Bethke *et al.* 2006).

Brasinosteroīdi darbojas kā ABS antagonisti (Finch-Savage, Leubner-Metzger 2006). Līdzīgi kā ABS un GS gadījumā, novērota saistība starp augšanas regulatoru darbību OMP regulācijā un to darbību vides faktoru ietekmes regulācijā. Pētījums par rīsu (*Oryza sativa*) sēklu dīgšanu un dīgstu attīstību NaCl stresa apstākļos parādīja, ka brasinosteroīdi novērš NaCl inhibējošo iedarbību uz dīgšanu un RNS un proteīnu sintēzi dīgstos (Anuradha, Rao 2001). No vienas puses, brasinosteroīdi ietekmē šūnapvalka elasticitāti (Vert *et al.* 2005), un tādēļ to darbība var veicināt dīgšanu, jo saknītei jāpārvar tai apkārtesošo audu pretestība. No otras puses, ir zināma brasinosteroīdu mijiedarbība ar auksīna, citokinīnu un gaismas receptoru signālceļiem (Vert *et al.* 2005). Iespējams, ka brasinosteroīdi virza dažādu augšanas regulatoru rezultējošo ietekmi par labu dīgšanas aktivācijai. Īpaši būtiska no dīgšanas viedokļa var būt brasinosteroīdu nozīme etilēna biosintēzes stimulēšanā (Vert *et al.* 2005).

Aktīvās skābekļa formas piedalās dīgšanas iniciācijas un fizioloģiskā OMP pārtraukšanas procesos kā signālmolekulas (Oracz *et al.* 2009). Aktīvo skābekļa formu nozīme auga organismā un konkrēti sēklā ir daudzpusīga un būtiski atkarīga no šūnas reducēšanas/oksidēšanas stāvokļa. Pārmērīga aktīvo skābekļa formu veidošanās, vienlaicīgi ar šūnas reducēšanas/oksidēšanas potenciāla pieaugumu veicina programēto šūnu bojāeju un sēklas dzīvotspējas zudumu (Kranter *et al.* 2006). Šūnas reducēšanas/oksidēšanas potenciālam ir negatīva vērtība, jo lielāka ir reducēšanas spēja, jo negatīvāks ir redokspotenciāls). Aktīvās skābekļa formas un konkrēti superoksīda radikālis aktīvi sintezējas dīgstošā embrija ārpusšūnas telpā, aizsargājot saknīti no patogēniem mikroorganismiem, kā arī piedaloties šūnapvalku mīkstināšanā un darbojoties kā signālmolekula spurgaliņu veidošanas procesā (Kranter *et al.* 2010).

Apskatot šobrīd pieejamo informāciju par fizioloģisko OMP, var secināt, ka tā ir kompleksa parādība. Pieejamā informācija iegūta ar dažādām metodēm, sākot no lauka pētījumiem un beidzot ar gēnu ekspresijas analīzi, ārkārtīgi plašs ir arī pētīto sugu loks. Visos gadījumos parādība, ko apzīmē ar jēdzienu „fizioloģiskais OMP“, ir saistīta ar izmaiņām augšanas regulatoru līdzvarā un notiekošie procesi ir tādā vai citādā veidā saistīti ar fitohormonu jeb augšanas regulatoru darbību. Fizioloģiskais OMP visvairāk atbilst sēklu miera perioda definīcijai, ko piedāvā Vleeshouwers un līdzautori (1995): sēklu miera periods ir sēklu īpašība, kuras izpausmes pakāpe nosaka to, kādi apstākļi ir nepieciešami sēklas uzdīgšanai.

1.2.2.3. Morfoloģiskais un morfofizioloģiskais miera periods

Atbilstoši Nikolajevas un Baskin un Baskin klasifikācijai, morfoloģiskais OMP ir raksturīgs sēklām ar salīdzinoši mazu (attiecībā pret sēklas lielumu) un nepilnīgi attīstītu embriju. Tādam embrijam ir jāizaug, pirms sēkla var uzdīgt.

Morfofizioloģiskā OMP gadījumā fizioloģiskā miera perioda pārtraukšanās sākas pirms vai pēc embrija augšanas vai arī vienlaicīgi ar to.

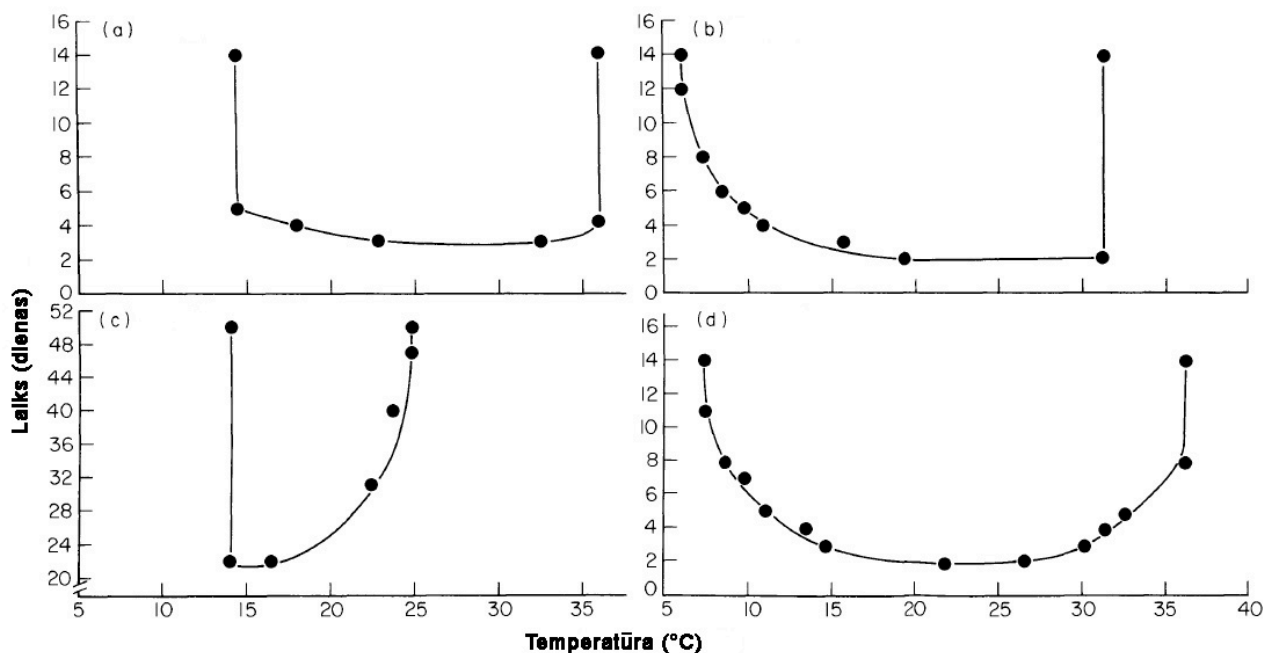
Embrija augšana var notikt noteiktā temperatūras intervālā. Ir gadījumi, kad atsevišķo embrija ass orgānu augšanai ir nepieciešami dažādi temperatūras režīmi. Piemēram, šāda parādība bieži sastopama liliju dzimtā (*Liliaceae*). Tomēr, sugu radniecība neizslēdz būtiskas atšķirības sēklu reakcijā uz noteiktiem vides faktoriem, tādiem kā temperatūras režīms, gaismas un nitrāta jutīgums (Kondo *et al.* 2006; Vandellook *et al.* 2008). Šo faktoru ietekmi uz sēklu vislielākā mērā nosaka pielāgošanās noteiktam biotopam. Embrija attīstībai un, ja sēklai raksturīgs morfofizioloģiskais OMP, arī fizioloģiskā miera perioda pārtraukšanai, dažkārt ir nepieciešams diezgan sarežģīts temperatūras cikls, kas var ilgt gadu vai vairāk. Piemēram, *Cardiocrinum cordatum* sēklu embrijs attīstās nelielā mērā laika posmā no sēklu nogatavošanās (oktobrī) līdz nākamā gada jūnijam, tad strauji attīstās laikā no jūnija līdz septembrim, kad tie sasniedz pilnu garumu, t.i., embrija garums ir vienāds ar sēklas garumu. Saknīte parādās martā, bet dīgļlapas – aprīlī (Kondo *et al.* 2006).

Atbilstoši *Baskin* un *Baskin* klasifikācijas sistēmai, izšķir vienkāršo (*simple*) un komplekso (*complex*) morfofizioloģisko OMP. Vienkāršā morfofizioloģiskā OMP gadījumā embriju augšana notiek siltumā, t.i. relatīvi augstā temperatūrā. Fizioloģisko komponentu raksturo tāpat kā fizioloģiskā OMP gadījumā: sekls, pārejas un dziļš miera periods. Epikotila MPD (*epicotyl dormancy*) ir morfofizioloģiskā OMP paveids, kuru raksturo tas, ka atsevišķa temperatūras režīma iedarbība ir nepieciešama, lai parādītos dīgļlapas. (Baskin, Baskin 2008).

Morfofizioloģiskā miera perioda gadījumā īpaši aktuāls kļūst jautājums par to, vai ir iespējams klasificēt visus novērotos dīgšanas īpatnību gadījumus, balstoties uz esošajiem kritērijiem – stratifikācijas temperatūras, stratifikācijas ilguma un GS ietekmi. Iespējams, ka filoģenētisko un ekoloģisko pētījumu rezultāti kopumā sniegs skaidrāku izpratni par to, kādi faktori un kādā veidā ietekmē konkrēto sugu sēklu dīgšanu un kāda ir šo pielāgojumu mehānismu ekoloģiskā nozīme.

Ja sēklu OMP saprot kā meristēmu aktivitātes pagaidu pārtraukšanos, morfofizioloģiskā OMP definīcija neatbilst miera perioda kritērijam, jo embrija augšana sēklā notiek nepārtraukti, sākot ar sēklu izplatīšanos un brīdi, kurā sēkla saņem pietiekamo ūdens daudzumu (Probert 2010). Šis arguments izraisa diskusiju par to, vai ir lietderīgi izdalīt morfofizioloģisko OMP kā sēklu miera perioda veidu, jo laiks, kurā notiek embrija attīstība, būtiski atšķiras atkarībā no sugas un vides temperatūras. Tādējādi, siltā stratifikācija morfofizioloģiskā OMP gadījumā neizraisa fizioloģiskās izmaiņas sēklā vai embrijā. Augstākā temperatūrā embrija attīstība notiek ātrāk, taču šis process principiāli neatšķiras no tā, kas notiek lēnāk zemākā temperatūrā (Probert 2010). Ja pieņem šādu viedokli, morfofizioloģisko OMP var uzskatīt par fizioloģisko OMP sēklām ar nepilnīgi attīstītu embriju.

Sēklu OMP ir jēdziens, kurš apvieno sēklu morfofizioloģiskās un fizioloģiskās īpašības, kuras ierobežo sēklu dīgšanu pēc nogatavošanas. OMP ir pielāgojums vides apstākļu mainīgumam, jo tā ir viena no sēklu īpašībām, kura nodrošina dīgšanu auga tālākai attīstībai piemērotā laikā. OPM ir arī veids kā



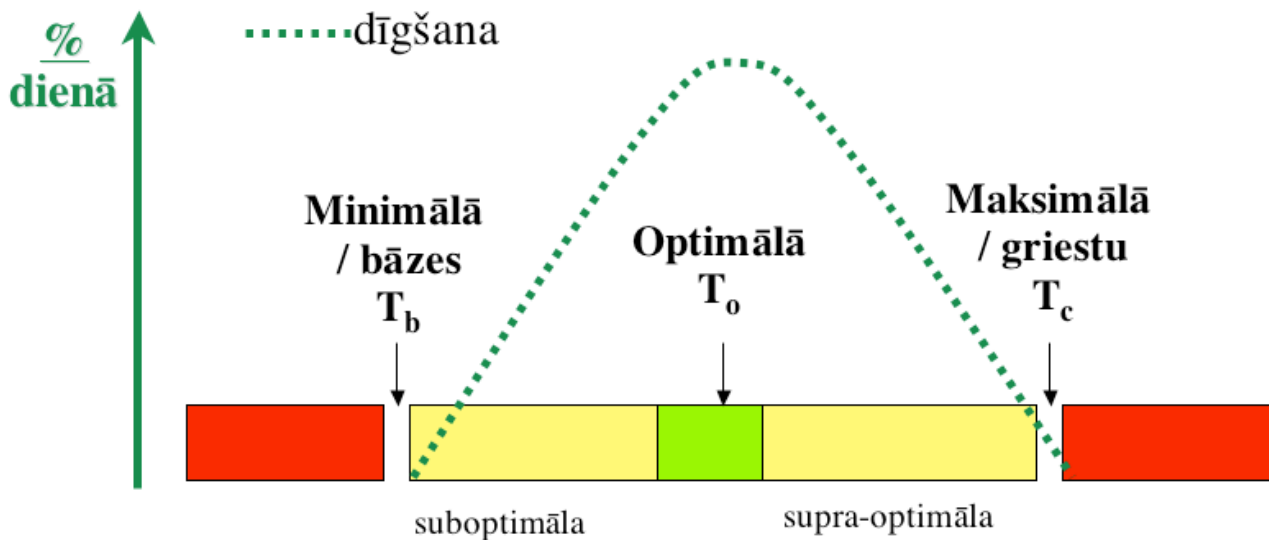
1.-6. attēls. Četri raksturīgie sēklu dīgšanas rakturliķņu tipi. Uz “y” ass – laiks, kurā uzdīgst 50% no sēklām, uz “x” ass – dīdžēšanas temperatūra, katrs punkts - atsevišķā dīdžēšanas eksperimenta rezultāts (modificēts pēc *Grime et al.* 1981).

regulēt sēklu rezervi augsnē, jo OMP nepieļauj visu populācijas sēklu vienlaicīgu uzdīgšanu. Atkarībā no OMP dabas, izšķir fizisko, morfoloģisko un fizioloģisko miera periodu, kā arī kombinētus OMP veidus. Fiziskais un morfoloģiskais OMP ir saistīti ar sēklas morfoloģiju. Pirmajā gadījumā – ar sēklapvalka uzbūvi un ūdens necaurīdību, otrajā gadījumā – ar embrija attīstību. Fizioloģiskais miera periods ir mehānisms, kurš nosaka fitohormonu līdzsvaru sēklā un šī līdzvara izmaiņas ārējās vides faktoru ietekmē.

1.2.3. Vides faktoru ietekme uz dīgšanu

1.2.3.1. Temperatūra

Organiskajam miera periodam veltītajā sadaļā jau bija parādīta kāda nozīme sēklu dīgšanā ir temperatūrai un sēklu spējai uztvert temperatūras izmaiņas. Tā kā temperatūras ietekmē vienlaicīgi ar tiešo ietekmi uz dīgšanas procesu arī paplašina vai sašaurina dīgšanai labvēlīgās temperatūras intervālu, reizēm ir sarežģīti atšķirt temperatūras ietekmi uz dīgšanu no tās ietekmes uz OMP. Gadījumā, kad sēklām ir raksturīgas cikliskas OMP izpausmes izmaiņas (*dormancy cycling*), vienāda temperatūra var dažādi ietekmēt sēklā notiekošos procesus atkarībā no sēklas fizioloģiskā stāvokļa. To ilustrē pētījums ar *Sisymbrium officinale* sēklām – autori konstatēja, ka vienāda temperatūra (15 °C) var izraisīt gan OMP iestāšanos sēklām, kuras nav miera perioda stāvoklī, gan OMP pārtraukšanos, ja sēkla atrodas miera periodā (Bouwmeester, Karssen 1993). Līdzīgi, *Probert* un līdzautori (1989), pētot ļaunās gundegas (*Ranunculus sceleratus*) sēklu populācijas ar dažādu OMP izpausmi, secināja, ka pazeminātas temperatūras OMP pārtraucoša vai padziļinoša ietekme ir atkarīga no konkrētās sēklas



1.-7. attēls. Kardinālās dīgšanas temperatūras shematiskais attēlojums.

OMP pakāpes.

Šajā nodaļā apskatīta dīgšanas temperatūras ietekme uz sēklam, mazāk uzmanības pievēršot OMP, temperatūras ietekme uz OMP pārtraukšanu (stratifikācija) apskatīta fizioloģiskajam OMP veltītajā apakšnodaļā.

Grime un līdzautori (1981) aprakstīja četrus veidus, kā izpaužas temperatūras ierobežojums mērenā klimata augu sēklām (1.-6. attēls). Raksturliknes (*character curves*) parāda, cik ilgā laikā dotajā temperatūrā uzdīgst 50% sēklu (var izmantot arī citas percentiles, taču 50% ir izplatītākā metode). Šādas liknes raksturo noteiktas sugas sēklas vai, precīzāk, konkrētās sēklu populācijas. Raksturlikne parāda dīgšanai piemēroto temperatūru intervālu (starp maksimālo un minimālo temperatūru) un to, cik strauji dīgšanas ātrums mainās pazeminoties un paaugstinoties temperatūrai. Kopumā tas apraksta sugas dīgšanas stratēģiju. Piemēram, salīdzinoši šauru dīgšanai piemērotu temperatūru intervālu saista ar noturīgas augsnes sēklu bankas veidošanos, bet dīgšanas palēnināšanos jau mērenā temperatūrā – ar izvairīšanos no dīgsta izkalšanas riska karstā vasarā (Grime *et al.* 1981).

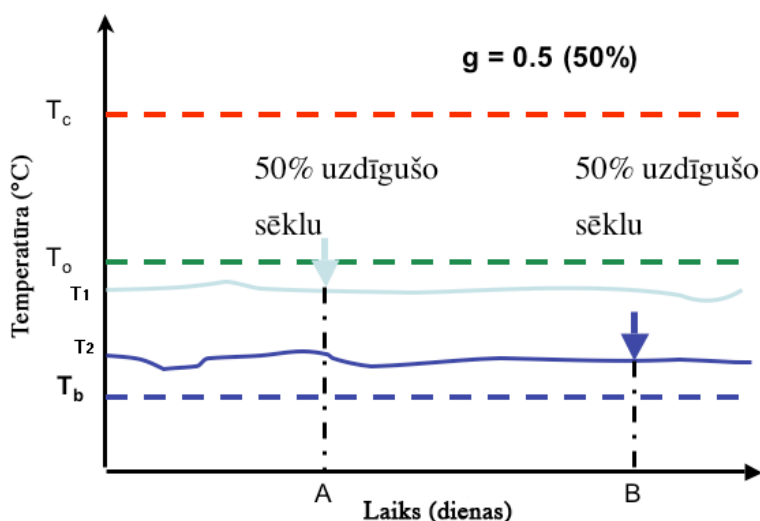
Diennakts temperatūras svārstības var būtiski ietekmēt sēklu dīgspēju konkrētos apstākļos. Tā kā augsnes virskārtas temperatūras svārstības notiek gan sēklu izsēšanās, gan dīgšanas laikā, jutīgums pret mainīgo temperatūru nav pielāgojums, kurš nosaka uzdīgšanu konkrētā sezonā ar tai raksturīgu temperatūras režīmu. Jutīgums pret mainīgo temperatūru novērš dīgšanu, sēklai esot pārāk dziļi augsnē (Probert *et al.* 1986). Tomēr maksimālā svārstību amplitūda var signalizēt par to, ka attiecīgais laukums ir brīvs no veģetācijas un, tādējādi, netieši signalizēt arī par noteiktu laiku (piemēram, pavasari, kad augu segums vēl nav izveidojies). Plašāka analīze par temperatūras svārstību ietekmi un saistību ar citiem vides faktoriem ir sniegta gaismas ietekmei veltītajā apakšnodaļā.

Sēklām, kuras nav miera periodā, temperatūra galvenokārt nosaka dīgšanas ātrumu. Izšķir optimālās, minimālās (*minimum/base*) un maksimālās (*maximum/ceiling*) temperatūras vērtības; tās ir tā saucamās kardinālās temperatūras vērtības (*cardinal temperatures*). Temperatūras vērtību kopu

starp optimālo un minimālo vērtību sauc par suboptimālām temperatūras vērtībām, bet vērtību kopu starp optimālo un maksimālo – par supraoptimālām (1.-7. attēls). Optimālā temperatūra ir tā, kurā maksimālais uzdīgušo sēklu skaits ir sasniegts visātrāk (Alvarado, Bradford 2002).

Pārāk augstu temperatūru var uzskatīt par stresa faktoru. Pētījumi par paaugstinātas temperatūras un pazemināta osmotiskā potenciāla (kas ir cits stresa faktors, kurš bieži iedarbojas uz sēklām) ietekmi uz dīgšanu un sekundārā OMP iestāšanos, liecina par mijiedarbību starp OMP regulēšanas un stresa atbildes mehānismiem. Abus šos procesus saista kopīgie regulēšanas mehānismi, viens no kuriem ir fitohormona etilēna biosintēzes ceļš (Kępczynski *et al.* 2006).

Sakarība starp miera periodā neesošo sēklu dīgšanas ātrumu un temperatūru ir lineāra posmā no minimālās līdz optimālai temperatūras vērtībai. Tas ir spēkā gan kultūraugu, gan savvaļas augu sēklām (Trudgill *et al.* 2000; Trudgill *et al.* 2005). No šīs likumsakarības izriet priekšstats par termālo laiku, saskaņā ar kuru, lai uzdīgtu, sēklai ir jāsaņem noteikts „siltuma daudzums“, temperatūrai paceļoties virs minimālās vērtības. Šāda temperatūra (virs minimālās) ir fizioloģiski efektīvā temperatūra (Trudgill *et al.* 2005). Periods, kurā šis daudzums būs saņemts, ir atkarīgs no tā, kāda ir starpība starp ārējās vides temperatūru un minimālo dīgšanas temperatūru attiecīgās sugas sēklām. Kopumā tas sastāda termālo laiku (TT – *thermal time*) jeb DD, ko izsaka grādos dienā (*degree days*; vēlreiz jāuzsver, ka ņem vērā tikai grādus virs minimālās temperatūras). Termālais periods ir svarīga sugas un tās dažādu populāciju raksturojoša īpašība, jo tas attēlo pielāgošanos konkrētiem klimatiskajiem apstākļiem. Būtiskas atšķirības uzdīgšanai nepieciešamajā termālajā laikā vērojamas starp mērenās un tropu joslu augu sēklām - tropu augu termālais laiks ir mazāks; savukārt, starp mērenās joslas augiem



1.-8. attēls. Termālā laika modeļa izmantošanas ilustrācija. Sēklu frakcija $g = 50\%$ uzdīgst laikā A, temperatūrai pārsniedzot sliekšņa līmeni (T_b) par $T_1 - T_b$ un laikā $B > A$, temperatūrai pārsniedzot T_b pat $T_2 - T_b$, jo laiks $t_g = \theta T(g) / (T - T_b)$, kur $\theta T(g) = \text{const}$.

ar atšķirīgu izplatību šāda sakarība nav būtiska (Trudgill *et al.* 2000). Minimālā temperatūra vidēji ir zemāka mērenā klimata augiem, lai gan tā paugstinās arktiskā klimata augiem, tas ir – pielāgojums, kurš nodrošina sēklu dīgšanu siltajā sezonā (Trudgill *et al.* 2000).

1.2.3.2. Hidrotermālā laika modelis

Hidrotermālā laika modelis (*hydrothermal time model*) ir matemātiskais modelis, ar kura palīdzību ir iespējams paredzēt, ar kādu ātrumu sēklas uzdīgs noteiktā temperatūrā un ārējās vides ūdens potenciālā.

Termālā laika (*thermal time*, TT) modelis ietver tikai temperatūru kā noteicošo faktoru. Termālo laiku sauc arī par siltuma vienībām (*heat units*), tas ir laiks (dienas, stundas utt), kurā temperatūra pārsniedz noteiktu sliekšņa vērtību, pareizināts ar temperatūras vienību skaitu virs sliekšņa. Modeļa pamatā ir sekojoša likumsakarība: konkrētajai uzdīgušo sēklu daļai g (procentos) termālais laiks ir vienāds ar temperatūras vienību skaitu virs minimālās temperatūras ($T - T_b$), reizinātu ar dienu skaitu, kurš nepieciešams, lai šādos apstākļos uzdīgtu g % sēklu (t_g), - ir konstants lielums, $\theta T(g)$:

$$\theta T(g) = (T - T_b)t_g = const$$

(Alvarado, Bradford 2002).

Zinot šo konstanti un vides temperatūru, ar termālā laika modeļa palīdzību ir iespējams paredzēt sēklu dīgšanas ātrumu ($1/tg$), jo $tg = \theta T(g) / (T - T_b)$. Tā, piemēram, ja 50% sēklu noteiktā temperatūrā uzdīgst laikā A, 50% sēklu uzdīgšanas laiks palielinās līdz B temperatūrai pazeminoties (1.-8. attēls).

Minimālais (sliekšņa) ūdens potenciāls, Ψ_b , līdzīgi sliekšņa temperatūrai, ir tāda vides osmotiskā potenciāla vērtība, zem kura dīgšana nav iespējama. Termālā laika modelis atsevišķos gadījumos var darboties arī, ja temperatūra pārsniedz optimālo, bet dīgšana supraoptimālā temperatūrā ir saistīta ar vides ūdens potenciālu. Līdz ar to, iekļaujot modelī ūdens potenciālu, var uzlabot modelēto vērtību atbilstību novērojumiem. Šāds modelis – hidrotermālā laika (*hydrothermal time*, HTT) modelis - labi darbojas gan sub-, gan supraoptimālā temperatūrā. Pētot sājuma ietekmi uz dīgšanu, vides osmotiskā potenciāla vietā var izmantot sāls koncentrāciju vai citādi izteiktu sājuma līmeni (elektriskā caurlaidība) un šādā gadījumā runā par halotermālo laiku (*halothermal time*, haloTT).

Maksimālās temperatūras un sliekšņa ūdens potenciāla vērtības ir ģenētiski pārmantojamie sēklas dīgšanu raksturojošie lielumi. Līdz ar to, tie nav vienādi visām sēklām konkrētajā sēklu populācijā. Ψ_b ir raksturīgs normāls sadalījums. Sliekšņa ūdens potenciālu nosaka attiecībā uz noteiktu sēklu frakciju g : $\Psi_b(g)$. Sliekšņa ūdens potenciāls ir atkarīgs no temperatūras – tai pārsniedzot optimālo vērtību, sliekšņa potenciāls pieaug (kļūst mazāk negatīvs). Hidrotermālā laika modelis visprecīzāk apraksta sēklu dīgšanu, ja tas ietver proporcijas koeficientu, kurš raksturo sliekšņa ūdens potenciāla izmaiņas supraoptimālās temperatūras ietekmē (Alvarado, Bradford 2002).

Hidrotermālā laika modeļi ir izmantojami ne tikai sēklām, kuras nav miera periodā. Temperatūras ietekmes uz sēklām OMP pārtraukšanas procesā (pēcbriedes laikā) darbojas līdzīga likumsakarība.

Bair un līdzautori (2006) pētījumā ar *Bromus tectorum* sēklām parādīja, ka pēcbiedes ātrumu varēja paredzēt, izmantojot hidrotermālā laika modeli, jo pēcbiedes norise ir atkarīga no sliekšņa ūdens potenciāla $\Psi_b(g)$ noteiktai sēklu frakcijai un konkrētā vides potenciāla Ψ svārstībām. Pārāk zems un pārāk augsts vides ūdens potenciāls pilnībā inhibēja pēcbriedi (kas ir paredzams, jo tas cieši korelē ar ūdens saturu sēklā). Autori parādīja, ka pēcbiedes procesā pazeminājās (kļuva vairāk negatīvs) 50% sēklu frakcijas sliekšņa ūdens potenciāls [$\Psi_b(50)$], kas parāda OMP pārtraukšanos. Sliekšņa potenciāla pazemināšanās nozīmē to, ka dotajā temperatūrā sēklu dīgšanai būs nepieciešams salīdzinoši mazāks mitrums, nekā OMP esošām sēklām.

Nelielā pārskatā par hidrotermālā laika modeļa attīstību Allen (2003) apkopo informāciju par dažādu pētnieku mēģinājumiem uzlabot šo modeli, maksimāli ietverot tajā vides apstākļu mainīgumu, galvenokārt – temperatūras un ūdens potenciāla izmaiņas. Ir iespējams ņemt vērā arī sēklu fizioloģiskās īpašības – piemēram, osmokondicionēšanas parādību, kad ūdens potenciālam vidē esot zemākam par sēklu populācijas vidējo sliekšņa potenciālu, sēklās tomēr notiek fizioloģiskās izmaiņas, kā arī temperatūras divējādo ietekmi uz sēklām.

1.2.3.3. Gaisma

Gaisma var veicināt dīgšanu, inhibēt dīgšanu vai arī dīgšanu var veicināt noteikts fotoperiods. Gaismu var uzskatīt gan par kvalitatīvu faktoru (ir/nav), gan par nepārtraukti variējošu, kvantitatīvu faktoru, jo dažāda gaismas intensitāte un spektrālais sastāvs (galvenokārt, sarkanās gaismas saturu spektrā), var dažādi ietekmēt dīgšanu.

Līdzīgi kā tas ir citos gaismas un fotoperioda regulētajos augu fizioloģiskajos procesos, sēklu atbildi uz apgaismojumu nosaka aktīvā un neaktīvā fitohroma satura attiecība. Aktīvais fitohroms var dažādi ietekmēt dīgšanas procesu – veicināt to, vai arī inhibēt.

Grime un līdzautori (1981) konstatēja, ka sēklu dīgšanas spējas izmaiņas atkarībā no gaismas intensitātes korelē ar biotopa veidu (zālājs, mežs, mitrājs utt.), kā arī, atsevišķos gadījumos, ar augu dzimtu. Īpaši citu starpā izceļas graudzāļu un tauriņziežu dzimtas. Sēklu „prasības“ ir atkarīgas no tā, kas ir visvairāk nepieciešams dīgsta attīstībai. Virknei sugu, kuras aug noēnotās vietās, dīgšanai labvēlīgākais ir zemas intensitātes apgaismojums, kas signalizē par to, ka dīgstam nedraud pārlieku intensīva gaisma un augsta temperatūra. Taču citu sugu sēklas labāk dīgst, ja apgaismojums ir intensīvāks, jo tas signalizē par atbrīvojušos vietu ar zemāku noēnojumu, kas nodrošina mazāku konkurenci dīgstam. Jūtīgums pret gaismu vai, precīzāk, pret aktīvā fitohroma saturu sēklā, ir normāli sadalīts vienā sēklu populācijā (Probert *et al.* 1987). Līdzīgi OMP izpausmes heterogenitātei, šī heterogenitāte palielina vairošanas sekmes populācijā kopumā.

Ir sugas, kuru sēklu dīgšanu gaisma inhibē. Piemēram, tas attiecās uz virkni Vidusjūras piekrastei raksturīgo augu sugu, kuru sēklu dīgšana būtiski samazinās gaismas iedarbībā un šo inhibēšanu pastiprina nelabvēlīga (pārāk augsta) temperatūra (Thanos *et al.* 1991). Šādu efektu pētījuma autori

izskaidro kā pielāgošanos vides apstākļiem, jo dīgšana, sēklai atrodoties augsnes vispusē vai uz krasta akmeņiem, apdraud dīgsta attīstību.

Sēklas stāvokli, kad tā nespēj uzdīgt bez gaismas iedarbības, apzīmē ar terminu „scotodormancy“ vai „dark dormancy“ – tumsas izraisīts miera periods - kura pamatā ir pazemināts aktīvā fitohroma (P_{fr}) un GS saturs (Hsiao, Quick 1997; Pons 1991). Gaismas nepieciešamība var iestāties sēklas nogatavošanas laikā vai arī sēklai nonākot tumsā (pietiekami dziļi augsnē). „Tumsas miera perioda“ iestāšanās ir saistīta ar P_{fr} pārvēršanos par P_r (neaktīvā fitohroma forma) Šī procesa norise un ātrums ir atkarīgi no sugas īpatnībām, kā arī no vides faktoriem, galvenokārt temperatūras - zemā temperatūrā tas notiek lēni un gaismas nepieciešamība var neiestāties. Ja, sēklai nonākot augsnē, tajā bija augsts (dīgšanai pietiekams) P_{fr} saturs, bet dīgšanu kavē citi faktori (nepiemērota temperatūra, nepietiekams mitruma daudzums), var iestāties „tumsas miera periods“.

Gaismas nepieciešamība dīgšanai ir būtiska divu iemeslu dēļ: pirmkārt, tā nepieļauj sēklu uzdīgšanu pārāk dziļi zemē, kas ir būtiski mazām sēklām ar nelielu rezerves vielu daudzumu. Otrkārt, tā sekmē augsnes sēklu banku veidošanos (Pons 1991). Lai gan gaismas trūkums var šādi ietekmēt OMP iestāšanos, pati par sevi gaismas ietekme ir uzskatāma par dīgšanu stimulējošu faktoru jeb dīgšanas uzsākšanas signālu (*germination cue*). Sēklu OMP izpausmes pakāpe nosaka sēklas jutīgumu pret gaismas signālu.

Gaismas stimulējošā ietekme uz dīgšanu ir atkarīga no ūdens satura - tam ir jāasniedz noteikts kritiskais sliekšnis, lai gaismas izraisītais signāls varētu tikt uztverts, vai arī, lai tas varētu izplatīties un ietekmēt dīgšanu (Hsiao, Vidaver 1971). Dīgšanas uzsākšanai nepieciešamā gaismas impulsa intensitāte, ilgums vai impulsu skaits ir atkarīgs no aktīvā fitohroma satura sēklās. Sēklām nogatavojoties, nepieciešamā gaismas impulsa intensitātes vērtība ir atkarīga no mātes auga augšanas apstākļiem (Hilhorst, Karssen 1992).

Sarkanās gaismas impulsa iedarbību var neitralizēt tam sekojošais infrasarkanās gaismas impulss (Yamaguchi, Kamiya 2002). Piemēram, pēc pietiekami ilgās pēcbriedes *Descurainia sophia* sēklas dīgst pēc sarkanās gaismas impulsa, bet sekojošais infrasarkanās gaismas impulss šo efektu novērš (Li *et al.* 2005b). Infrasarkanās spektra daļas relatīvais pārsvars pār sarkano daļu var rasties, gaismai nonākot līdz sēklām caur biezu lapotni, vai arī, ja sēklas aptver zaļi mātesauga audi, piemēram, pāksts (Grime *et al.* 1981). Gaismas jutīgās sēklas spēj uzdīgt šādos apstākļos, ja tās ir jutīgas pret ļoti zemās intensitātes gaismu (apgaisojuma intensitāte ir 0.1 līdz 10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), t.i. tajās darbojās cits gaismas uztveres mehānisms (skat. zemāk).

Vismaz divi fitohroma veidi, Phy-A un Phy-B, ietekmē atšķirīgus no gaismas atkarīgus procesus. Phy-B darbība regulē tipisko fotoatgriezenisko reakciju, t.i. tas pārvēršas aktīvā formā zemās intensitātes sarkanās gaismas un neaktīvā formā infrasarkanās gaismas iedarbībā. Cita veida atbilde uz gaismu ir zemās intensitātes gaismas iedarbība (*low fluency response*), ar ko saprot sēklu reakciju uz 1 līdz 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (fotonu plūsmas intensitāte) gaismu (Shinomura 1997).

Phy-B regulē arī GS oksidāzes gēna ekspresiju, piemēram, tā ir saistīta ar GS-inducēto hidrolāžu darbību endospermā (skat. apakšnodaļu „Fitohormonu ietekme uz sēklu dīgšanu“). Savukārt, Phy-A darbība regulē neatgriezenisko atbildi uz ļoti zemas intensitātes gaismu (*very low fluence response*, VLFR, t.i. apgaismojuma intensitāte ir 0.1 līdz 10 nmol m⁻² s⁻¹). Šī atbilde, iespējams, ir saistīta ar embrija augšanas potenciāla palielināšanos (Yamaguchi, Kamiya 2002).

Abi fitohroma tipi veido paralēlas fizioloģiskas sistēmas ar atšķirīgām funkcijām, taču šīs funkcijas ir arī savstarpēji saistītas, kopumā nodrošinot dīgšanu piemērotā brīdī. Piemēram, sēklās, kurām pēc nogatavošanas ir raksturīga tikai atbilde uz zemās intensitātes gaismu, stratifikācijas ietekmē parādās arī atbilde uz ļoti zemās intensitātes gaismu, kas izmaina šo sēklu dīgšanai nepieciešamos apstākļus (Shinomura 1997).

Vleeshouwers un līdzautori (1995) apraksta H. Hilhorst piedāvāto modeli, kurā OMP nosaka aktīvā un neaktīvā fitohroma līdzsvaru. Modeļa autors uzskata, ka ar membrānu saistīts fitohroma receptors sintezējas zemas temperatūras ietekmē un noārdās augstā temperatūrā. Līdz ar to, aukstā stratifikācija padara sēklu spējīgu uztvert gaismas stimulu.

Aktīvā fitohroma saturs ietekme uz dīgšanu nav saistīta vienīgi ar apgaismojuma ietekmi, bet integrē vairāku vides faktoru iedarbību. Pētījumā ar ļaunās gundegas (*Ranunculus sceleratus*) sēklām, Probert un līdzautori (1987) parādīja saistību starp temperatūras svārstībām, gaismas un slāpekļa savienojumu ietekmi uz dīgšanu. Ja sēklas apgaismoja tikai ar īsiem sarkanās gaismas impulsiem, nepiemērotā temperatūras režīmā (garā „siltā fāze“) samazinājās aktīvā fitohroma (P_{fr}) saturs sēklā, kas izraisīja dīgšanas inhibēšanu. Aktīvā fitohroma saturs nosaka sēklas jutīgumu pret mainīgo temperatūru un temperatūras svārstību ciklu skaitu, kurš nepieciešams, lai sēkla varētu uzdīgt – jo zemāks aktīvā fitohroma saturs, jo lielāks svārstību ciklu skaits ir nepieciešams. Nitrāti novērsa šo efektu tikai tad, ja aktīvā fitohroma saturs bija lielāks par noteiktu sliekšņa līmeni. Pretstatā tam, tiourīnviela mainīgā temperatūras režīmā stimulēja dīgšanu arī tad, ja aktīvā fitohroma saturs bija ļoti zems, norādot uz atšķirīgu, lai gan arī ar fitohroma darbību saistītu, ietekmes mehānismu (Probert *et al.* 1987).

Gaismas iedarbība un nitrātu ietekme ir savstarpēji saistītas, gan iedarbības mehānismu, gan ekoloģiskās nozīmes ziņā. Pons (1989) parādīja, ka nitrātu koncentrācija augsnē var „ziņot“ par brīva (no veģetācijas) laukuma izveidošanos un, līdz ar to, dīgšanai labvēlīgu brīdi, un tādēļ tā sekmē dīgšanu. Līdz ar nitrātu, gaisma un temperatūras svārstības arī darbojas kā brīvo laukumu noteikšanas veids (*gap-detecting mechanism*). Citā pētījumā autors atzīmē, ka nitrāti sekmē sēklu dīgšanu tumsā pat tad, ja tām ir raksturīga prasība pēc gaismas (Pons 1991).

Daudzu pētījumu rezultātā pieaug izpratne par gaismas ietekmes un fitohroma darbības mehānismiem, tomēr pagaidām daudz kas vēl paliek nenoskaidrots. Gaismas ietekmētie procesi ir saistīti ar visām sēklām kopīgajiem dīgšanas procesiem caur fitohormonu, galvenokārt GS, darbību un ietekmē ogļhidrātu metabolismu (Hsiao, Quick 1997). Tomēr, fitohroma divējādā nozīme gaismas atkarīgos procesos un tas, kādā veidā to regulē sugas genotips, kā arī kāds ir citu ar gaismu saistīto

mehānismu un citu fitohroma veidu darbības pamats, paliek lielā mērā jautājums turpmākiem pētījumiem. Ņemot vērā to daudzveidību, kura ir novērojama sēklu atbildes reakcijās uz apgaismojumu, iespējams, ka gaisma (fitohromi) spēj ietekmēt dažādus fizioloģiskos procesus sēklā.

1.2.3.4. Ūdens potenciāls un augsnes sāļums

Ūdens pieejamība ir viens no svarīgākajiem sēklu dīgšanas nosacījumiem. Dabiskajos apstākļos tā ir atkarīga, no vienas puses, no nokrišņu daudzuma konkrētā sezonā, kā arī, no augsnes īpašībām. Ūdens uzņemšanai ir pietiekams augsts gaisa mitrums apkārt sēklai. Atsevišķos gadījumos, sēklas var dīgt labāk, ja tās nav tiešā kontaktā ar augsnes šķīdumu, piemēram, kad tas satur daudz sāļu (Wuest 2007). Tā kā ūdens nozīme dīgšanā kā tādā ir izklāstīta iepriekšējā sadaļā, šī apakšnodaļa ir veltīta galvenokārt sāļuma radītā pazeminātā vides ūdens potenciāla ietekmei uz dīgšanu.

Sēklu izturība pret paaugstinātu augsnes sāļumu svārstās ļoti plaši. Dīgšanu var inhibēt jau 100 mM NaCl, kā, piemēram, *Linaria vulgaris* sēklām (Necajeva, Ievinsh 2008), savukārt, sugām, kuras ir pielāgojušas ļoti sāļām augtenēm, tādām kā jūras vai okeāna piekraste un iekšzemes sāļie tuksneši, neliels sēklu skaits var uzdīgt, sāļumam sasniedzot 1000 mM NaCl, kā *Sarcobatus vermiculatus* sēklām (Khan et al. 2001a) un pat 1200 mM NaCl, kā *Suaeda salsa* (Li et al. 2005a). Salīdzinājumam, vidēji jūras (okeāna) ūdens sāļums atbilst 600 mM NaCl (elektriskā caurlaidība, EC, ap 60 dS m⁻¹), augsni uzskata par sāļu, ja augsnes šķīduma EC pārsniedz 40 dS m⁻¹ un Baltijas jūras ūdens EC ir aptuveni 8.6 dS m⁻¹ (A. Karlsons, personīgs ziņojums).

Vides sāļums var mainīties sezonāli – bieži tas samazinās, sākoties lietus sezonai, līdz ar to padarot dīgšanu iespējamu (Khan et al. 2002). Piekrastes biotopos augsne nav vienmērīgi sasāļota. Sāļums ir būtiski atkarīgs no mikroreljefa un applūšanas periodiskuma, kā arī no tā, cik tālu liedagā aizsniedzas jūras ūdens. Jūras ūdens sāļais aerosols galvenokārt ietekmē priekškāpas, kur nosēžas 40 - 50% aerosola, pretstatā starpkāpu iepakā nokļūst 1 - 9% (Maun 2009). Līdz ar to, kāpu augi bieži ir sāls izturīgi nehalofīti un to sēklu dīg spēja ir zema lielās sāls koncentrācijās (Baskin, Baskin 1998; Maun 2009). Tomēr augšana piekrastes vidē ir saistīta ar sēklu sālsizturību, tā, vienas sugas piekrastes populācijās sēklu sālsizturība var būt lielāka, nekā citās tās pašas sugas populācijās (Maun 2009).

Sēklu sālsizturība ir lielāka tām augu sugām, kuras ir izplatītas biotopos ar lielu augsnes sāļumu. Šādi biotopi ir, piemēram, piejūras mitrāji, „sāļie tuksneši“, kur sāls koncentrācija paaugstinās, iztvaikojot ūdenim. Tomēr, arī šajos gadījumos sēklu spēja dīgt paaugstinātā sāļuma vai samazinātā osmotiskā potenciāla apstākļos ne vienmēr palielina dotās sugas izplatību konkrētajā biotopā. Skaidra un universāla sakarība starp sēklu spēju dīgt augstā sāls koncentrācijā (kā atskaites punktu izmanto vidējo jūras/okeāna ūdens sāļumu) un augšanas biotopu nav savvaļas augiem parādīta (Baskin, Baskin 1998; Ungar 2001). Līdzīgi, kultūraugu gadījumā, kviešu sēklu izturība pret NaCl vai osmotisko stresu nav tieši saistīta ar pieaugušo augu izturību (Almansouri et al. 2001). Īpašība, kura ir ciešāk saistīta ar konkrētās sugas izplatību sāls ietekmētā biotopā ir sēklu spēja saglabāt dzīvotspēju sāls ietekmē (Ungar

2001). Piemēram, pētījumā ar *Salsola paulsenii* un *Salsola iberica* autori konstatēja, ka *S. paulsenii*, kura izspiež *S. iberica* no tai raksturīga biotopa (t.s. iekšzemes „sāļais tuksnesis“, salt desert), raksturīga mazāka sēklu dīgtspēja NaCl un polietilēnglikola (PEG) šķīdumā (Young, Evans 1978). Pēc autoru domām, tieši izvairīšanās no dīgšanas laikā, kad augsnes šķīduma osmotiskais potenciāls ir pazemināts, palielina sugas spēju izplatīties biotopā. Khan un Gulzar (2003a) pētījumā par vairāku graudzāļu sēklu dīgšanu sāļuma ietekmē secināja, ka lielāka sēklu spēja uzdīgt NaCl klātbūtnē raksturīga sugām, kuras dabā atrodas pastāvīgā sāļuma ietekmē, taču kāpu sugai (*Halopyrum mucronatum*), kurai ir iespēja izvairīties no sāļuma, izturība ir salīdzinoši mazāka.

Woodell (1985) izdalīja trīs sēklu tipus atkarībā no sēklu spējas saglabāt dzīvotspēju un dīgtspēju jūras ūdens ietekmē. Pirmā tipa sēklām sāļuma ietekmē būtiski samazinās dīgtspēja un arī dzīvotspēja. Otrā tipa sēklām samazinās dīgtspēja, bet pēc sāls ietekmes pārtraukšanas tā atjaunojās pilnā mērā. Trešā tipa sēklām sāls neietekmē dzīvotspēju, dīgtspēja sāls ietekmē samazinās tajā pašā vai mazākā mērā, nekā otrā tipa sēklām, bet pēc sāls ietekmes pārtraukšanas tā palielinās.

Dīgtspējas palielināšanās pēc sēklu uzbriešanas zemā ūdens potenciāla apstākļos ir pazīstama arī lauksaimniecības praksē. Osmokondicionēšana (*osmoconditioning*, *osmopriming*) ir dīgtspējas veicināšanas metode, kura balstās uz daļēju sēklu uzbriedināšanu, piemēram, izmantojot osmotiski aktīvas vielas (tādas, kā polietilēnglikols). Sākotnējās uzbriedināšanas rezultātā mitruma daudzums nav pietiekams sēklu dīgšanai, bet vēlāk, sēklām uzņemot visu nepieciešamo ūdens daudzumu, palielinās to dīgtspēja un/vai dīgšanas enerģija (parametrs, kurš raksturo dīgšanas ātrumu un vienlaicīgumu). Iespējams, ka šāda ierobežotā ūdens uzņemšanas ietekme ir saistīta ar šūnu cikla aktivitātes un DNS replikācijas aktivitātes palielināšanos. Pētījumā ar tomātu sēklām parādīts, ka osmokondicionēšanas ietekme nav vienmēr saistīta ar kodolu ar dubultoto DNS daudzumu proporcijas palielināšanos, taču ir dažādi procesi, kuri ir saistīti ar šūnas cikla aktivitāti un kuru intensitātes pieaugums sekmē dīgšanu, piemēram, DNS labošanas mehānismi un β -tubulīna sintēze (Gurusinghe *et al.* 1999). Viens no procesiem, kurš ieslēdzas sēklai uzņemot noteikto, kritisko ūdens daudzumu, ir šūnas cikla aktivizēšanās, kuras laikā novēro β -tubulīna uzkrāšanos. Notiek arī DNS replikācija embrija šūnās, bet pati šūnu dalīšanās kā tāda notiek pēc dīgšanas, t.i. saknītes izklūšanas caur sēklapvalkam, kas ir novērots dažādu sugu sēklām. Šādas sēklas, vēlāk uzņemot papildus ūdeni, dīgst straujāk un vienmērīgāk, nekā sēklas, kuras neapstrādāja šādā veidā, t.i. sēklas bez osmokondicionēšanas (de Castro *et al.* 1995). Iespējams, ka šis ir viens no procesiem, kuri ir pamatā tā saucamajai sēklu „uzbriešanas atmiņai“ (*hydration memory*) – parādībai, kad, sēklām uzņemot dīgšanai nepietiekamo ūdens daudzumu, izžūstot un vēlāk uzņemot pietiekamu ūdens daudzumu, metaboliskie procesi tajās sākās no posma, kurš bija sasniegts pirmās uzbriešanas laikā.

Vides sāļums, vai plašāk – osmotiskā potenciāla pazemināšanās – ne tikai samazina ūdens uzņemšanu, bet arī izraisa izmaiņas sēklas vielmaiņas procesos. Piemēram, NaCl, manitola un PEG ietekme izraisa β -amilāzes aktivitātes pieaugumu un α -amilāzes aktivitātes samazināšanos, kā arī

kopumā šķīstošo cukuru satura samazināšanos kviešu sēklās salīdzinājumā ar kontroli (Almansouri *et al.* 2001). Autori atzīmē, ka β -amilāze sintezējas sēklu nogatavošanas laikā, bet α -amilāze – *de novo* sēklu dīgšanas procesā; līdz ar to, iespējams, ka osmotiskais stress kavē proteīnu *de novo* sintēzi, ietekmējot kādu no šī procesa regulācijas posmiem. Līdzīgi, NaCl negatīvi ietekmē *de novo* proteīnu sintēzi lēcu (*Lens culinaris*) sēklās (Dell'Aquila 2000), kuras pārstāv pēc uzbūves atšķirīgu sēklu tipu. Ja sēklas embriju aptverošās struktūras satur dīgšanas inhibitorus, kuri novērš priekšlaicīgu dīgšanu un vivipāriju (tomātu, salātu sēklas), pazemināts ūdens potenciāls, ko rada osmotiski aktīvās vielas vidē, traucē inhibitoru (fenolu, ABS) izskalošanos no šīm struktūrām. Pētījumi ar tomātu sēklām parādīja, ka sēklu izturība pret osmotisko stresu nav saistīta ar ABS sintēzi (Hilhorst, Karssen 1992). No otras puses, ABS un osmotiskā stresa fizioloģiskā iedarbība var būt līdzīga, piemēram, osmotiskais stress inhibē etilēna sintēzi sēklās tāpat kā abscīzskābe (Kepczynski, Kepczynska 1997). Pētījums ar mutantām *Arabidopsis thaliana* sēklām parādīja konkrēta gēnu lokusa ietekmi vienlaicīgi uz rezerves vielu mobilizācijas procesu, sēklas jutīgumu pret ABS un jutīgumu pret osmotiski aktīvām vielām (Cernac *et al.* 2006). Savukārt, Penfield un līdzautori (2006) parādīja, ka ABS ir atšķirīga ietekme uz *A. thaliana* sēklu endospermu un to embriju, tieši saistībā ar rezerves vielu mobilizēšanu. Suboptimālos apstākļos, piemēram, pazeminoties vides osmotiskajam potenciālam, lipīdu sadalīšanās ir iespējama tikai endospermā, bet ne embrijā, kas kavē dīgšanas procesu, bet ļauj sēklai noteiktu laiku saglabāt dzīvotspēju.

NaCl iedarbība ir saistīta ne tikai ar osmotisko potenciālu, bet arī ar Na un Cl jonu (dabīgos apstākļos – arī citu jonu) toksiskumu. Izturība pret NaCl toksiskumu ir sēklu spēja uzdīgt NaCl vai saglabāt dzīvotspēju NaCl klātbūtnē. Visticamāk, tā ir saistīta ar sēklas uzbūvi un sastāvu, respektīvi, ar to, cik labi embrijs ir aizsargāts no toksisko jonu iedarbības un kāda ir sēklas enzīmu izturība pret sāļu jonu ietekmi. Rehman un līdzautori (2000), salīdzinot NaCl efektu uz 13 akāciju (*Acacia*) sugu sēklām, parādīja, ka kalcija un kālija jonu attiecībai sēklu sastāvā ir būtiska nozīme sēklu sālsizturībā.

Literatūrā ir sastopams jēdziens „sāļuma izraisīts sēklu miera periods“ (*salt-induced dormancy*). To var attiecināt uz „piespiedu miera periodu“, t.i. stāvokli, kad sēklām nav OMP, bet tās nespēj dīgt pārāk zema vides osmotiskā potenciāla dēļ – piemēram, šādā nozīmē šis termins lietots Khan un Ungar (1997) pētījumā. Šādā gadījumā sēklas dīgst normāli, tiklīdz sāls iedarbība beidzas. Pastāv iespēja, ka šādos apstākļos var iestāties sekundārais OMP, līdzīgā veidā, kā sekundārais OMP iestājas dīgšanai nepiemērotas temperatūras ietekmē. Tad ir pareizi nosaukt to par sāļuma ietekmē iestājušos sekundāro OMP, jo, atšķirībā no piespiedu miera perioda, sāļuma iedarbībai pārtraucoties, dīgšana neatjaunojas, ja uz sēklām neiedarbojas OMP pārtraucošie vides faktori.

Sēklu spēja dīgt pazeminātā osmotiskā potenciāla apstākļos ir atkarīga no temperatūras. Šāda īpašība ir paredzama, ņemot vērā ciešo saistību starp temperatūras un vides osmotiskā potenciāla ietekmēm (sk. apakšnodaļu „Hidrotermālā laika modeļi“). Quian un Suplick (2001) parādīja, ka sāļuma negatīvā ietekme uz pļavas skarenes (*Poa pratensis*) sēklu dīgšanu ir lielāka paaugstinātā temperatūrā, un ka

sāļums samazina gan kopējo uzdīgušo sēklu skaitu, gan dīgšanas intensitāti. Līdzīgu, bet mazāk izteiktu ietekmi novēroja arī *Festuca arundinacea* sēklām, kurām raksturīga lielāka sālsizturība. Sāls ietekmi uz dīgšanu noteica gan temperatūra (augstāka/zemāka), gan termoperiods: dīgšanai labvēlīgs ir īsais termoperiods (8 h augstāka, 16 h zemāka temperatūra) un arī sāls negatīvā ietekme šādos apstākļos bija mazāk izteikta. Vairāki pētījumi parādīja, ka NaCl ietekme ir minimāla noteiktā, optimāla temperatūras režīma apstākļos, savukārt, zemākā un augstākā temperatūrā tā palielinās (Gulzar, Khan 2001; Gulzar *et al.* 2001; Khan *et al.* 2001a; Khan *et al.* 2001b; Khan, Gulzar 2003b), kas atkal norāda uz saistību starp optimālo temperatūru un osmotiskā potenciāla „slietņš” vērtību. Pieminētie pētījumi neparāda, kādi tieši vielmaiņas procesi ir pamatā šādi temperatūras un sāļuma mijiedarbībai, bet viens no zināmiem efektiem ir proteīnu sintēzes samazināšanās sēklās un karstumšoka proteīnu sintēze, kuru novēroja lēcu sēklās, pakļautās vienlaicīgi paaugstinātai temperatūrai un NaCl stresam (Dell’Aquila 2000).

Karstumšoka proteīni ir daļa no savienojumiem, kuru sintēze ir raksturīga vēlai sēklu nogatavošanas stadijai. Pie šādiem savienojumiem pieder arī īpaši proteīni, kuri veidojas embriogēneses vēlinā stadijā (*late embryogenesis abundant*). Šo savienojumu sintēzi sēklās un vienlaicīgi - paaugstinātu dīgtspēju sāļuma apstākļos, veicina salicilskābe (Rajjou *et al.* 2006). Salicilskābe arī stimulē superoksīddismutāzes darbību, kas var pasargāt sēklas no pārmērīgas aktīvo skābekļa savienojumu veidošanās ietekmes, un stimulē rezerves vielu mobilizāciju. Pēc autoru domām, salicilskābe kā signāls izraisa vēlās sēklu nogatavošanas programmu ieslēgšanos, kuru galvenais uzdevums ir veidot sēklu izturību pret izžūšanu.

Sāls ietekmes palielināšanos temperatūras ietekmē var saistīt ar vides osmotiskā potenciāla slietņa līmeņa paaugstināšanos, temperatūrai pārsniedzot noteikto optimālo vērtību (Rowse, Finch-Savage 2003). GS spēju uzlabot dīgtspēju sāls klātbūtnē var skaidrot ar to, ka GS ietekmē samazinās dīgšanai nepieciešamais mitrums (Ali-El-Keblawy *et al.* 2005). Tā kā osmotiskā potenciāla slietņa līmeņa vērtības variē sēklu populācijā, tā paaugstināšanās daļai sēklu izraisīs pilnīgu dīgšanas inhibēšanu, bet daļa sēklu spēs uzdīgt pēc ilgāka laika. Tas ir saskaņā ar hidrolaika (*hydrotime*) koncepciju. Rezultātā samazinās dīgšanas enerģija, kuru var raksturot tādi rādītāji kā vidējais dīgšanas laiks (mean germination time) un T_{50} jeb laiks, kurā uzdīgst 50% sēklu. Vidējā dīgšanas laika pieaugums ir novērojams *Ougeinia dalbergioides* sēklām PEG un NaCl klātbūtnē (Uniyal, Nautiyal 1998). Tā kā abas osmotiski aktīvās vielas ietekmēja ūdens uzņemšanu, var pieņemt, ka šajā gadījumā izmaiņas dīgtspējā un dīgšanas enerģijā ir tieši saistītas ar ūdens pieejamību.

Dīgšanu stimulējošas vielas un augšanas regulatori (nitrāti, GS, kinetīns, tiourīnviela, etefons u.c.) kā arī osmoregulatori (*compatible osmotica*) sekmē sēklu dīgšanu NaCl ietekmē (Gul, Khan 2003; Gulzar, Khan 2002; Khan, Ungar 1997; Khan *et al.* 2002; Khan *et al.* 2003; Khan *et al.* 2004). Rezultāti parāda, ka vienu un to pašu vielu ietekme atšķiras atkarībā no sugas, pat vienas dzimtas ietvaros - piemēram, nitrāti mazina negatīvo NaCl efektu uz *Salicornia rubra* un *Atriplex prostrata* sēklu dīgšanu, ja NaCl koncentrācija ir salīdzinoši neliela, 200 mM (Khan *et al.* 2002; Khan *et al.* 2003), taču *Salicornia utahensis* sēklām nitrāta ietekme ir būtiska tikai maksimālajā NaCl koncentrācijā, 900 mM

(Gul, Khan 2003). Visticamāk, ja dotajos apstākļos ir iespējama dīgšanai pietiekama ūdens daudzuma uzņemšana, augšanas regulatori novērš sāļuma ietekmi uz sēklu vielmaiņu (skat. iepriekš). Konkrēto vielu iedarbība ir atkarīga no sugas īpatnībām. Tas attiecās gan uz sālsizturību, gan uz to, kādi augšanas regulatori vai to formas (piemēram, GS_3 vai GS_4) ir aktīvāki konkrētās sugas sēklās.

Osmotiskie regulatori var pasargāt sēklas no sāls jonu toksiskās iedarbības (galvenokārt, stabilizējot olbaltumvielu struktūru), kā arī, zināmā mērā sekmēt ūdens uzņemšanu, līdzsvarojot pazemināto vides osmotisko potenciālu. Interesanti, ka osmoregulatori (prolīns, glicīnbetaīns) var ne tikai samazināt sāļuma negatīvo ietekmi, bet arī sekmēt sēklu dīgšanu (Khan, Ungar 1997). Iespējams, tiem piemīt divējāda loma - no vienas puses, tie darbojas tiešā veidā, samazinot sāls stresu, no otrās puses, tie ietekmē sēklu dīgspēju noteiktā temperatūrā, līdzīgi kā temperatūras režīms maina sāļuma ietekmi. Prolīna uzkrāšanos nevar uzskatīt par viennozīmīgu adaptīvo reakciju, jo tas var būt arī stresa simptoms, un pielāgošanās mehānismi var samazināt tā uzkrāšanās nepieciešamību un ar to saistīto resursu patēriņu. Prolīna satura palielināšanās NaCl ietekmē bija zemāka *Brassica juncea* sēklām, kuras stratificēja – salīdzinājumā ar nestratificētām, kuru dīgspēja NaCl klātbūtnē bija zemāka (Sharma, Kumar 1999). Jāņem vērā, ka šie pētījumi ir veikti dīgstos un jaunajos augos, savukārt, sēklās prolīna loma var būt atšķirīga.

Sāls negatīvā ietekme uz *Limonium stocksii* dīgšanu pastiprinās tumsā (gaisma ir labvēlīga dīgšanai) (Zia, Khan 2002). Līdzīgi rezultāti iegūti pētījumā ar vairāku halofītisku graudzāļu sēklām (Khan, Gulzar 2003a). Tas norāda uz iespējamo saistību starp augšanas regulatoriem, kuri piedalās reakcijā uz vides sāļumu (vai osmotisko potenciālu), un tiem, kuri piedalās reakcijā uz apgaismojumu. Iespējams, ka augšanas regulatoru ietekme stimulē dīgšanu, izmainot dīgšanai piemērotas temperatūras vai osmotiskā potenciāla intervālu (it īpaši to varētu attiecināt uz osmoregulatoru iedarbību) vai tiešā veidā veicinot vielmaiņas vai šūnu dalīšanas procesus, kā, piemēram, fuzikokcīns, kurš stimulē ATFāzes sintēzi (Gul, Khan 2003), vai kinetīns (Khan *et al.* 2002).

Dabīgos apstākļos augšnes šķīduma sāļumu veido ne tikai NaCl, bet dažādu sāļu maisījums. Katra atsevišķa savienojuma ietekme var būt mazāka vai lielāka, salīdzinot ar NaCl, atkarībā no sugas. Ir arī novērots, ka no augšnes iegūtam sāļu maisījumam piemīt mazāks negatīvais efekts, nekā atsevišķiem savienojumiem (Baskin, Baskin 1998; Duan *et al.* 2004). Tomēr, jūras ūdens šķīdums ar $EC\ 30\ dS\ m^{-1}$ pilnībā inhibēja dīgšanu *Limonium stocksii* sēklām, bet dīgšana vēl bija novērojama NaCl šķīdumā ar $EC\ 40\ dS\ m^{-1}$ (Zia, Khan 2002). Augšnes šķīdums var saturēt vielas, kuras uzlabo dīgšanu, bet jūras ūdens sastāvs var būtiski atšķirties un saturēt vairāk savienojumu, kuri būtiski inhibē dīgšanu, piemēram, Mg sāļi. Tomēr, ir novērota dažādu sāļu mijiedarbība, kuras rezultātā mazinās dīgšanas inhibēšana (Baskin, Baskin 1998) – iespējams, tas izpaužas kā samazināta kaitīgo jonu uzņemšana vai iekļūšana šūnā (jonu antagonisms), vai arī šāds efekts ir saistīts ar noteiktu jonu ietekmi uz vielmaiņas procesiem. Interesanti, ka sojas pupiņām (*Glycine mas*) sāļu klātbūtnē (0.5 un 1.0 M) samazinās gan tilpuma pieaugums briešanas rezultātā, gan uzbriešanas ātrums. Ir svarīga arī sāls ķīmiskā daba,

piemēram, NaCl negatīvā ietekme ir lielāka, nekā KNO₃, bet MgCl₂ – lielāka, nekā NaCl (Leopold 1983). Nevar viennozīmīgi apgalvot, ka šis efekts ir saistīts ar dīgšanu, taču, ņemot vērā ūdens uzņemšanas būtiskumu dīgšanas procesā, var pieņemt, ka vismaz sēklām, kurām raksturīgs liels tilpuma pieaugums birstot, izmaiņas briešanas dinamikā var ietekmēt dīgospēju lielās sāls koncentrācijās.

1.2.3.5. Nitrāti

Nitrātu ietekmi uz sēklu dīgšanu var salīdzināt ar gaismas ietekmi - uzskata, ka līdzīgā veidā nitrāta pieejamība var signalizēt par konkurences samazināšanos sēklas atrašanas vietā un, līdz ar to, par dīgšanai piemērotiem apstākļiem (Fenner, Thompson 2005).

Nitrātus var uzskatīt par vienu no dīgšanu veicinošiem faktoriem. Kad sēklas atrodas relatīvā OMP stāvoklī, nitrātu ietekmē tās var uzdīgt, pirms OMP ir pilnībā pārtraukts. Šī nitrātu ietekme ir līdzīga gaismas ietekmei. Arī nitrātu iedarbības mehānisms ir saistīts ar gaismas iedarbības mehānismu. Kā iespējams modelis, kurš izskaidro šo saistību, ir izvirzīta hipotēze par saistītu nitrātu un fitohroma receptoru darbību (Hilhorst 1990). Tā kā nitrātu ietekme ir saistīta arī ar slāpekļa monoksīda sintēzi (skat. zemāk), ir arī iespējams, ka šī ietekme norisinās dažādos paralēlos vai savstarpēji saistītos ceļos.

Par nitrātu un gaismas mijiedarbību liecina vairāku pētījumu rezultāti. Tā, piemēram, parādīts, ka nitrāti izmaina gaismas nepieciešamību *A. thaliana* sēklās (Batak *et al.* 2002). Kā jau bija pieminēts, tas, vai nitrāti iedarbojas vai neiedarbojas uz konkrētās sugas sēklām, ir atkarīgs arī no sēklas fizioloģiskā stāvokļa, piemēram, primārā vai sekundārā miera perioda.

Pētījumā par slāpekļa savienojumu ietekmi uz dažādu sugu sēklām *Hendricks* un *Taylorson* (1974) parādīja, ka sēklu dīgšanu stimulēja vairāki slāpekli saturošie savienojumi ar dažādu slāpekļa oksidācijas pakāpi. Pētījuma autori parādīja nitrāta un nitrīta reduktāžu darbību pētītajās sēklās, bet secināja, ka nitrāta reduktāzes darbība pati pa sevi neietekmē dīgšanu, jo nitrītu iedarbība ir tik pat vai vairāk efektīva, kā nitrātu iedarbība. Līdzīgi, viņi parādīja, ka nitrātu un nitrītu iedarbība nav saistīta ar amonija savienojumu veidošanos. Šajā pētījumā autori noteica un salīdzināja arī savienojumu uzņemšanu sēklās, parādot, ka nitrātu un nitrītu iedarbībai to uzņemšana nepieciešama salīdzinoši nelielā daudzumā (piemēram, 1.0 un 0.3 μmol uz 1 g *Amaranthus albus* sēklu), salīdzinot ar NH₄Cl (14.0 μmol uz 1 g). Nitrātu un nitrītu redukcijas produktu un hirdoksilamīna iedarbību autori saista ar to spēju reaģēt ar hemoproteīniem – konkrēti, ar katalāzi. Šajā oksidēšanās reakcijā rodas slāpekļa monoksīds. Slāpekļa monoksīds spēcīgi inhibē katalāzes darbību. No tā autori secina, ka dīgšanu stimulē ūdeņraža peroksīds, kura saturs paaugstinās līdz ar katalāzes inhibēšanu. Kā iespējams regulēšanas mehānisms izvirzīta saistība starp katalāzi (inhibēta), peroksidāzi (stimulēta ar H₂O₂ satura paaugstināšanos) un piridīna nukleotīdu hinona oksidāzi, kura ietekmē NADPH oksidēšanas dinamiku un līdz ar to – pāreju no glikolīzes pie dīgšanai raksturīga pentožu fosfātu metabolisma ceļa. Poļakova (1981) piemin vēl viena slāpekli saturoša dīgšanu ietekmējošā savienojuma, tiourīnvielas, stimulējošo ietekmi uz peroksīdāzes aktivitāti, kas korelē ar dīgšanas stimulēšanu. Jāatzīmē, ka nitrātu

iedarbības saistība ar slāpekļa monoksīda veidošanos nav vienmēr novērojama (Li *et al.* 2005b), kas var būt saistīts ar sugas īpašībām vai pētījumā izmantotām vielu koncentrācijām. Slāpekļa monoksīds veidojas ne tikai pašā augā vai sēklā, bet arī augsnē *ex vivo* (Xu *et al.* 2009). Līdz ar to, daļa pētnieku uzskata, ka slāpekļa monoksīda ietekme uz dīgšanu vai fizioloģiskajiem procesiem pieaugušā augā nav saistīta ar nitrātu un nitrītu redukciju.

Al-Rachedi un līdzautori (2004) raksta, ka nitrātu dīgšanu veicinoša ietekme var būt saistīta ar to, ka tas veicina skābekļa uzņemšanu un līdz ar to – ABS katabolismu. Kā jau bija rakstīts iepriekš (sk. sadaļā par fizioloģisko OMP), ABS metabolisms ir saistīts ar skābekļa uzņemšanu sēklā un, iespējams, arī ar OMP regulāciju.

1.2.3.6. Dūmi

Dūmu ietekme ir pierādīta vairāku sugu sēklām un to saista ar augiem, kuri izmanto iespēju kolonizēt teritoriju pēc ugunsgrēka (Fenner, Thompson 2005). Dūmi satur aktīvo vielu vai vielas, kuras ietekmē endogēno augšanas regulatoru darbību. Pētījums ar *Paulownia tomentosa* sēklām parādīja sinerģiju starp dūmu un gaismas un giberelīnu iedarbību (Todorovic *et al.* 2005). Sinerģisko efektu autori saista ar dūmu izraisīto paaugstināto jutīgumu pret GS, bet piemin arī iespējamo ietekmi uz GS metabolismu.

1.2.3.7. Biotisko faktoru ietekme un alelopātija

Noteiktas augu sugas spēj izdalīt augsnē citu sugu sēklas inhibējošas vielas. Dažu augu sēklu dīgšanu var ietekmēt blakus esošo augu izdalītās vielas. Šīs vielas var darboties kā dīgšanas stimulators, kura ietekme ir salīdzināma ar gaismas, nitrāta vai piemērotas temperatūras iedarbību. Piemēram, parazitiskās nezāles *Striga* sp. (Koller *et al.* 1962) un *Orobancha* sp. (Kebreab, Murdoch 1999). *Orobancha* sēklām piemīt OMP, kā rezultātā tās nav jutīgas pret biotisko stimulu (strigolu, kultūraugu izdalīto vielu) pirms tās iziet noteiktu stratifikācijas periodu (Kebreab, Murdoch 1999). Augšanas regulatoru – kinetīna un etilēna iedarbība uz *Striga gesnerioides* sēklām arī palielinās pēc siltās stratifikācijas perioda (Igbinosa, Okonkwo 1991).

Ir zināmi arī pretēji gadījumi, kad augu izdalījumi inhibē dīgšanu - piemēram, sojas pupiņu (*Glycine mas*) augsnē izdalītās fenolskābes, negatīvi ietekmē rapšu (*Brassica napus*) sēklu dīgšanu, inhibējot lipīdu mobilizāciju (Baleroni *et al.* 2000), bet seskviterpēnu dabas vielas, kuras izdalās augsnes šķīdumā no atmirušajiem *Artemisia herba-alba* lakstiem un saknēm inhibē vai kavē *Helianthemum squamatum* sēklu dīgšanu (Escudero *et al.* 2000).

Fenolu dabas savienojumi, kuri izdalās augsnē, sadaloties augu atmirušām daļām, kavē citu augu sēklu dīgšanu. Piemēram, saulespuķu (*Helianthus annuus*) atlieku izdalītie fenoli būtiski kavē savvaļas sinepju (*Sinapis alba*) sēklu dīgšanu, kā arī dīgstu attīstību, izraisot sēklu membrānu bojājumus (Bogatek *et al.* 2006).

Galvenie sēklu dīgšanu noteicošie vides faktori ir temperatūra un ūdens potenciāls. Tāpat kā daudzi citi bioloģiskie procesi, dīgšana var notikt, uzkrājoties noteiktam termālajam laikam. Ūdens pieejamība, savukārt, nosaka dīgšanu, jo ūdens ir nepieciešams augšanas procesu norisei. Gan temperatūras ietekme, gan ūdens potenciāla ietekme summējas, attiecīgā parametra vērtībai pārsniedzot noteikto sliekšņa vērtību. Tādā veidā uzkrājas termālais un hidrolaiks. Sāls un konkrēti NaCl ietekme ir lielākoties saistīta ar ūdens potenciāla pazemināšanos, bet ir jāņem vērā arī sāls jonu toksisko ietekmi. Citi vides faktori, kuri ietekmē dīgšanu - gaisma, nitrāts, dūmi, alelopātiskā ietekme, - ir saistīti ar apstākļiem attiecīgos biotopos. Sēklu spēja reaģēt uz šiem faktoriem ir pielāgojums, kurš, līdzīgi sēklu OMP, nosaka dīgšanu tālākai auga attīstībai piemērotā laikā.

1.2.4. Sēklu dīgšana piekrastes ekosistēmās

Piekrastes ekosistēmā var izdalīt dažādus augu funkcionālos tipus - grupas, kurās ietilpst sugas ar līdzīgu atbildes reakciju uz vides faktoriem, kā arī līdzīgām uzbūves un funkcionālajām īpašībām. *Garcia-Mora* un līdzautori (1999) izdalīja trīs funkcionālos tipus, kā kritēriju izmantojot vairākus pielāgojumus mainīgiem apstākļiem kāpās, tādiem kā noskalošana, smilšu pārpūšana, applūšana. Šajā pētījumā uzsvērtā sēklu izplatīšanās: tiem augiem, kuri ir visvairāk pielāgoti videi ar nestabilu substrātu, ir raksturīga sēklu izplatīšanās pa ūdeni, citiem sēklas galvenokārt izplatās ar vēja palīdzību. Izplatīšanas veidu nosaka sēklu uzbūve - lielums, masa, sēklapvalka īpašības. Sēklu lielums un tam atbilstošas dīgšanas īpatnības ir cieši saistītas ar auga funkcionālajām īpašībām. Pioniersugām ir raksturīgas mazākas, vieglākas sēklas, kurām bieži piemīt jutīgums pret gaismu un temperatūras svārstībām. Pioniersugas kolonizē nostabilizējušās, bet no veģetācijas salīdzinoši brīvas augtenes. Savukārt, augiem ar lielām sēklām ir lielāka iespēja ieaukt nestabilās piekrastes augtenēs. Šādas sēklas spēj pārciest jūras ūdens ietekmi un uzdīgt, neskatoties uz apbēršanu, jo tajās ir vairāk uzkrāto rezerves vielu (Maun 2009). Sēklu lielumu nosaka arī auga dzīves cikls. Ja salīdzina viengadīgos un daudzgadīgos augus, viengadīgajiem ir raksturīga lielāka sēklu masa (Maun 1999). Tas ir izskaidrojams ar to, ka viengadīgo augu populāciju pastāvēšana ir pilnībā atkarīga no sēklu uzdīgšanas, līdz ar to ir lielāks auga ieguldījums sēklā un ir svarīgi nodrošināt sēklas izdzīvošanu, ko sekmē lielāks rezervju daudzums.

Attiecībā uz dīgšanas sezonu izdala trīs sēklu pamatgrupas - pavasarī dīgstošas sēklas, rudenī dīgstošas sēklas un sēklas, kuras spēj dīgt gan pavasarī, gan vasarā, gan rudenī (Maun 2009). Dīgšanas laiku regulē gan ārējie vides apstākļi, gan sēklas morfoloģiskas īpašības (ūdensnecaurlaidīgs sēklapvalks, relatīvi mazs embrijs), gan dīgšanu regulējošie fizioloģiskie mehānismi. Pēdējos divos gadījumos var runāt par sēklu organisko miera periodu.

Piekrastes augus var iedalīt arī pēc tiem raksturīga biotopa. Tā, izšķir piekrastes mitrāju sugas, kuras pārsvarā ir halofīti, t.i. augi, kuri spēj ziedēt un ražot sēklas sāļā augtenē (Baskin, Baskin 1998). Pie šīs grupas pieskaita arī iekšzemes sāļo tuksnešu augus, tā kā to augšanas apstākļi ir līdzīgi un nereti abu

veidu biotopos aug vienas ģints un pat vienas sugas augi. Nākamā grupa ir liedaga, krasta klinšu un priekškāpu augi. Atsevišķi izdala jūrā augošus ziedaugus un mangrovjus. Pie jūras piekrastes biotopiem pieskaita arī tādus, kuriem nav raksturīgs augsts sāļums – kāpas, īpaši no liedaga tālākās kāpu nogazes. Šādos apstākļos augošie augi pārsvarā ir psammofīti. Bieži tiem piemīt kserofītu īpašības, bet tie var nebūt sālsizturīgi (Baskin, Baskin 1998).

No apkopotiem dažādu autoru pētījumu rezultātiem par sēkļu OMP sāļo mitrāju augu sugām (Baskin, Baskin 1998) var secināt, ka OMP veidu lielā mērā nosaka auga filoģenētiskā piederība, īpaši fiziskā un morfoloģiskā (arī morfofizioloģiskā) OMP gadījumos. Autori raksta, ka fizioloģiskais OMP ir raksturīgs lielākai daļai no pētītajiem sāļo mitrāju halofītiem (Baskin, Baskin 1998). OMP pārtraukšanās nosacījumi ir lielā mērā atkarīgi no auga dzīves cikla – piemēram, no tā, vai dīgšana notiek rudenī vai pavasarī un temperatūras attiecīgajās sezonās. Autori piemin minimālās dīgšanas temperatūras samazināšanos kā raksturīgu OMP pārtraukšanas pazīmi. Ir maz informācijas par temperatūras un sāļuma mijiedarbību OMP pārtraukšanās procesā, lai gan dažu sugu, tādu kā *Salicornia europaea* un *Spergularia marina*, piemērs liecina par to, ka stratifikācijas ietekmē pieaug sēkļu spēja dīgt paaugstinātā sāļuma apstākļos (Baskin, Baskin 1998). Svarīgi, ka atsevišķu sugu dīgšanas ekoloģija (dīgšanas laiks, augsnes sēkļu bankas veidošanās) sāļo mitrāju sugām atšķiras dažādās augu populācijās. Līdzīgi, liedaga, klinšu un priekškāpu sugām ir raksturīgs dažāda veida sēkļu OMP. Dažām šo biotopu augu sēklām ir raksturīgs tas, ka gaisma inhibē dīgšanu (Baskin, Baskin 1998). Kāpu sugām dīgšana parasti nenotiek vasarā un to inhibē augstā temperatūra. Apkopojot vairāku pētījumu rezultātus, autori raksta, ka psammofītu sugām ir raksturīga dīgšanas nosacījumu mainība un atšķirīga OMP izpaušme atkarībā no platuma grādiem (Baskin, Baskin 1998).

2. Materiāls un metodes

2.1. Pētītās augu sugas

Triglochin maritima (maritimum) L., jūrmalas āžloks (*Juncaginaceae*, āžloku dzimta) ir sastopams Eiropā, Āzijā, Ziemeļamerikā arī Dienvidamerikā. Latvijā sastopams atsevišķās vietās jūras piekrastē un piejūras ezeru krastos. Daudzgadīgs augs. Ziedēšanas laiks – no jūnija līdz augustam. Nogatavojies auglis sadalās sešos skaldauglišos (turpmāk tekstā – sēklas) (Galenieks 1959). Iekļauts Latvijas Sarkanajā grāmatā 3. kategorijā (Latvijas Sarkanā grāmata 2003).

Triglochin palustre (palustris) L., purva āžloks (*Juncaginaceae*, āžloku dzimta) ir sastopams Eiropā, Kaukāzā, Vidusāzijā, Sibīrijā, Rietumeiropā, Tibetā, Ķīnā, Japānā, Ziemeļ- un Dienvidamerikā. Latvijā sastopams bieži visā teritorijā, purvainās pļāvās, krastmalās. Daudzgadīgs augs. Ziedēšanas laiks no jūnija līdz augustam. Auglis – 8 mm garumā, nogatavojies sadalās trīs skaldauglišos (turpmāk tekstā – sēklas) (Galenieks 1959).

Juncus balticus Willd., Baltijas donis (*Juncaceae*, doņu dzimta), ir sastopams Eiropas Ziemeļrietumos, Baltijas jūras austrumu piekrastē, pie piekrastes ezeriem, arī Karēlijā, Ladogas-Ilmeņa rajonā un pie Ladogas ezera. Latvijā sastopams reti, Baltijas jūras un Rīgas jūras līča piekrastē. Daudzgadīgs augs. Ziedēšanas laiks no jūnija līdz augustam. Sēklas 0.7 - 0.8 mm garas, sārti brūnas (Galenieks 1959). Iekļauts Latvijas Sarkanajā grāmatā 3. kategorijā (Latvijas Sarkanā grāmata 2003).

Anthyllis maritima Schweigg., jūrmalas pērkonamoliņš (*Fabaceae*, tauriņziežu dzimta). Arī – *A. vulneraria* subsp. *maritima* Schweigg. Jūrmala kāpu augs, divgadīgs vai daudzgadīgs. Izplatīts Baltijas jūras piekrastes dienvidu daļā, aug jūras krastā (Tutin *et al.* 1968). Iekļauts Latvijas Sarkanajā grāmatā 3. kategorijā (Latvijas Sarkanā grāmata 2003).

Eryngium maritimum L., jūrmalas zilpodze (*Apiaceae*, čemurziežu dzimta). Jūras piekrastes kāpu un oļaino pludmaļu augs. Sastopama Rietumeiropā, Kaukāzā, Atlantiskā Eiropā, Vidusjūras apgabālā, Balkānos, Mazāzijā. Latvijā – ļoti reti. Daudzgadīgs augs. Zied jūlijā, augustā (Galenieks 1959). Auglis – skaldauglis (šizokarps), turpmāk tekstā atsevišķi merikarpi ir nosaukti par sēklām. Iekļauta Latvijas Sarkanajā grāmatā 1. kategorijā (Latvijas sarkanā grāmata 2003).

Linaria loeselii Schweigg., Lēzeļa vīrcle (*Scrophulariaceae*, cūknātru dzimta). Baltijas jūras dienvidaustrumu piekrastes endēmā suga (Tutin *et al.* 1972). Tā ir iekļauta Latvijas Sarkanajā grāmatā 3. kategorijā. Daudzgadīgs lakstaugs. Zied no jūlija līdz augustam. Latvijā sastopama reti, piejūras

smiltājos un kāpās (Galenieks 1959).

Linaria vulgaris (L.) Miller jeb parastā vīrcle (*Scrophulariaceae*, cūknātru dzimta) ir sastopama lielākajā daļā Eiropas teritorijas un Vidusjūras reģiona (Tutin *et al.* 1972). Parastā vīrcle ir introducēta Ziemeļamerikā, kur tā ir kļuvusi par nozīmīgu nezāli (Pauchard *et al.* 2003). Latvijā sastopama bieži visā teritorijā. Daudzgadīgs lakstaugs. Zied no jūnija līdz septembrim. Sēklas apaļas, plakanas, 1.7 - 2.2 mm diametrā (Galenieks 1959).

Linaria canadensis (L.) Dum.-Courset ir izplatīta Ziemeļ- un Dienvidamerikā. Viengadīgs vai divgadīgs augs. Sēklas neregulāri tetraedriskas, 0.5 mm diametrā. Introducēta Eiropā (Tutin *et al.* 1972).

Linaria purpurea (L.) Miller ir Eiropas endēmā suga, sastopama Itālijā, Sicīlijā, introducēta Britu salās. Daudzgadīgs augs. Sēklas trīsstūrveida, melnīgsnējas, 1.0 - 1.3 mm diametrā (Tutin *et al.* 1972).

Linaria amethystea (Lam.) Hoffmanns ir izplatīta Spānijā un Portugālē, laukos, atklātos biotopos. Viengadīgs augs. Sēklas plakanas, brūnas, 0.8 - 1.8 mm diametrā (Tutin *et al.* 1972).

Linaria arenaria DC ir izplatīta Rietumeiropā, no Francijas ziemeļrietumiem līdz Spānijas ziemeļrietumiem, piejūras smiltājos. Viengadīgs augs. Sēklas apaļas, plakanas, melnas, 1.0 - 1.5 mm diametrā (Tutin *et al.* 1972).

Linaria odora (M.Bieb.) Fisch. – sinonīms *L. dolichocarpa* Klokov. Sastopama jūras piekrastē. Jāatzīmē, ka šo sēklu precīza taksonomiskā piederība nebija piejama pētījuma un šī darba izstrādes laikā. Pastāv iespēja, ka tās pieder tālajos austrumos izplatītai piejūras sugai *L. japonica* Miq.

Abu *Triglochin* sugu sēklām ir raksturīgs embrijs ar lineāro asi (LA, skat. 1. attēls), bez endospermas. Specifiskā informācija par *L. loeselii* un *J. balticus* sēklām nav pieejama, bet kopumā gan *Linaria*, gan *Juncus* ģints sugu sēklām ir raksturīgs LA tipa embrijs ar lineāro asi un ar ievērojamu endospermu. *Anthyllis* ģints sugu sēklām ir raksturīgi embriji ar saliekto lapu asi (FA2) un apkārt tai novietoto perispermu (Nikolaeva *et al.* 1985; Juan *et al.* 1999).

2.2. Sēklu dīgtpējas, organiskā miera perioda un NaCl ietekmes uz dīgšanu noteikšana sešām piekrastes augu sugām

Jūrmalas āžloka (*Triglochin maritima*) sēklas ievāca 2005. g. augustā Liepājas ezera piekrastē. Jūrmalas pārkonamoliņa (*Anthyllis maritima*) sēklas ievāca 2005. g. augustā Baltijas jūras piekrastē Papē. Purva āžloka (*T. palustre*) un parastās vīrcles (*Linaria vulgaris*) sēklas ievāca 2006. g. septembrī Baltijas jūras piekrastē Liepenē. Lēzeļa vīrcles (*L. loeselii*) sēklas ievāca 2006. g. septembrī pie Irbes upes grīvas. Baltijas doņa (*Juncus balticus*) sēklas ievāca 2006. g. augustā Rīgas jūras līča piekrastē, pie Lielupes grīvas. Pirms diedzēšanas gaissausas sēklas uzglabāja nekontrolētā mitrumā 2 - 3 °C temperatūrā; sākotnējo sēklu dīgtpēju pārbaudīja tūlīt pēc ievākšanas. Diedzēšanas eksperimentus veica 2006. - 2007. gadā LU Bioloģijas fakultātē.

Sēklapvalku ūdenscaurlaidību pārbaudīja, nosverot sēklas pirms un pēc uzbriešanas destilētā ūdenī. Uzņemtā ūdens daudzumu aprēķināja pēc formulas: [(uzbriedušo sēklu svars - gaissauso sēklu

svars)/gaissauso sēklu svars] $\times 100\%$ (Hsiao, Vidaver 1971). Uzņemta ūdens daudzumu noteica laikā no vienas līdz 120 stundām.

Sēklas diedzēja Petri traukos uz dubultā filtrpapīra slāņa, samitrināta ar destilēto ūdeni vai 25, 50, 100, 200 vai 400 mM NaCl šķīdumu. Lai pārbaudītu dīgšanas atjaunošanas spēju, neuzdīgušās sēklas skaloja un 30 min uzbriedināja destilētā ūdenī un diedzēja uz filtrpapīra, kuru samitrināja ar destilēto ūdeni.

Lai pārbaudītu aukstās stratifikācijas ietekmi uz sēklu dīgspēju, uzbriedušās sēklas 4 vai 8 nedēļas inkubēja (stratificēja) 2 - 3 °C temperatūrā, tumsā. Lai pārbaudītu giberelskābes ietekmi uz sēklu dīgšanu, nestratificētās sēklas uzbriedināja 0.03 vai 0.1 mM GS₃ šķīdumā un diedzēja uz filtrpapīra, kas samitrināts ar attiecīgo šķīdumu.

A. maritima sēklas mehāniski skarificēja pirms diedzēšanas, iegriežot sēklapvalkā ar skalpeli.

Dīgšanas eksperimentus veica trijos atkārtojumos, katrā atkārtojumā bija 30 sēklas, izņemot *J. balticus* (100 sēklas) un variantiem, kuros *L. loeselii* un *T. palustre* sēklas apstrādāja ar GS (15 sēklas).

Sēklas diedzēja 20 - 25 °C 16 stundu fotoperiodā (*Narva luminofluor* 58 W fluorescentās lampas, vidējais fotonu plūsmas blīvums $53 \pm 2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Lai samazinātu ūdens iztvaikošanu, Petri traukus ietina caurspīdīgā polietilēna plēvē. Uzdīgušās sēklas uzskaitīja trīs reizes nedēļā, par uzdīgušo uzskatot sēklu, kuras ārpus sēklapvalka paradījušās saknītes garums sasniedza 1 mm. Diedzēšanas periods gan pirms, gan pēc stratifikācijas visām sugām bija 14 dienas, izņemot *J. balticus* un *A. maritima*, kurām tas bija septiņas dienas.

Datu statistisko analīzi (dispersijas analīzi un *post hoc* testu, izmantojot *Scheffe* kritēriju) veica, izmantojot programmu *Statgraphics Plus for Windows* 4.1 (*Statistical Graphics Corp., Herndon, Virginia, USA*).

2.3. Vides osmotiskā potenciāla ietekme uz *Triglochin maritima* un *Juncus balticus* sēklu dīgšanu un aukstās stratifikācijas mijiedarbība ar pazemināto osmotisko potenciālu

***T. maritima* sēklu dīgšanā**

T. maritima sēklas ievāca 2005. gada augustā un 2007. gada jūlijā Liepājas ezera piekrastē. Pirms diedzēšanas gaissausas sēklas uzglabāja nekontrolētā mitrumā 2 - 3 °C temperatūrā. *Juncus balticus* sēklas ievāca 2006. gada augustā Rīgas Līča piekrastē, Lielupes grīvā. Diedzēšanas eksperimentus veica 2006. - 2007. gadā LU Bioloģijas fakultātē.

Sēklas diedzēja Petri traukos uz dubultā filtrpapīra slāņa, samitrināta ar destilētu ūdeni vai NaCl vai PEG-4000 šķīdumu. Izmantoja NaCl un PEG šķīdumus ar līdzīgu osmotisko potenciālu; atbilstošās koncentrācijas bija: 25, 50, 100, 200 un 400 mM NaCl un 8, 16, 32, 64 un 128 mM PEG [NaCl osmotisko potenciālu izrēķināja pēc Vant Hoffa vienādojuma $\psi = -R \times T \times C \times i$ kur Van't Hoffa faktors $i = 2$, $R = 0.082 \text{ atm mol L}^{-1} \text{ K}^{-1}$; $T = 293 \text{ K}$; C - NaCl koncentrācija mol L^{-1} (Moterle *et al.* 2006), PEG osmotisko potenciālu - pēc *Steuter et al.* 1981 nopublicētiem vienādojumiem]. Lai pārbaudītu dīgšanas atjaunošanas spēju, neuzdīgušās sēklas skaloja, 30 min uzbriedināja destilētā

ūdenī un diedzēja uz filtrpapīra, kas samitrināts ar destilēto ūdeni. Diedzēšanas periods gan pirms, gan pēc stratifikācijas bija 14 dienas *T. maritima* un 10 dienas *J. balticus* sēklām.

Dīgšanas eksperimentus veica trijos atkārtojumos, katrā atkārtojumā bija 30 (*T. maritima*) vai 100 (*J. balticus*) sēklas.

Sēklas diedzēja 20 - 25 °C temperatūrā, 16/8 st (gaisma/tumsa) fotoperiodā (*Narva Luminofluor 58 W* fluorescentās lampas, vidējais fotonu plūsmas blīvums $53 \pm 2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Lai samazinātu ūdens iztvaikošanu, Petri traukus ietina caurspīdīgā polietilēna plēvē. Uzdīgušās sēklas uzskaitīja trīs reizes nedēļā, par uzdīgušo uzskatot sēklu, kuras ārpus sēklapvalka paradījušās saknītes garums sasniedza 1 mm.

Aukstās stratifikācijas ietekmi pārbaudīja, inkubējot destilētā ūdenī uzbriedinātās sēklas 2 - 3 °C temperatūrā, tumsā, 4, 8, 12 vai 16 nedēļu garumā. Līdzīgi stratificēja NaCl un PEG šķīdumā uzbriedinātās sēklas.

Datu statistisko analīzi (dispersijas analīzi un *post hoc* testu, izmantojot *Scheffe* kritēriju) veica, izmantojot programmu *Statgraphics Plus for Windows 4.1* (*Statistical Graphics Corp., Herndon, Virginia, USA*).

2.4. Gaismas ietekme uz *Linaria vulgaris* un *L. loeselii* sēklu dīgšanu

Linaria loeselii un *L. vulgaris* sēklas ievāca Baltijas jūras piekrastē Kolkā 2009. gada augusta beigās – septembra sākumā. Diedzēšanas eksperimentus veica 2010. gadā LU Bioloģijas fakultātē.

Sēklas diedzēja 23 °C temperatūrā, 16/8 st fotoperiodā. Stratifikācijai sēklas četras nedēļas inkubēja tumsā, uz 1% agara (bez NaCl) 5 °C temperatūrā. Lai pārbaudītu apgaismojuma ietekmi, stratificētās *L. vulgaris* un *L. loeselii* sēklas diedzēja tumsā (Petri traukus ietina alumīnija folijā; uzdīgušās sēklas uzskaitīja vienreiz, 14 dienas pēc testa uzsākšanas), kā kontroli izmantojot gaismā uz agara diedzētas sēklas. Lai pārbaudītu iespējamo gaismas inhibējošo efektu uz *L. loeselii* sēklām, nestratificētās sēklas diedzēja tumsā. Diedzēšanas tests turpinājās 14 - 20 dienas.

2.5. Aukstās stratifikācijas un diedzēšanas temperatūras ietekme uz *Linaria loeselii* un *L. vulgaris* sēklu dīgšanu

Linaria loeselii un *L. vulgaris* sēklas ievāca Baltijas jūras piekrastē Kolkā 2009. gada augusta beigās – septembra sākumā. Sākotnējo neizžāvēto sēklu dīgspēju pārbaudīja nedēļas laikā pēc ievākšanas 22 °C temperatūrā, 12/12 st fotoperiodā. Sēklas diedzēja Petri traukos uz 0.6 % vai 1% agara, uzdīgušās sēklas uzskaitīja trīs reizes nedēļā. Lai pārbaudītu sēklu dzīvotspēju, *L. loeselii* sēklas diedzēja arī uz 1.0 mM gibereliskābes (GS_3) saturoša agara. Sākotnējās dīgspējas pārbaudi un sēklu auksto stratifikāciju veica 2010. gadā LU Bioloģijas fakultātē. Diedzēšanas eksperimentus veica 2010. g. *Kew* botāniskā dārza *Millenium Seed Bank* laboratorijā (Lielbritānija).

Lai pārbaudītu aukstās stratifikācijas ietekmi uz dīgšanu, sēklas inkubēja uz agara 5 °C temperatūrā, tumsā, 4, 12 vai 20 nedēļā. *L. loeselii* sēklu gadījumā apstrādes varianti ietvēra arī auksto stratifikāciju ar

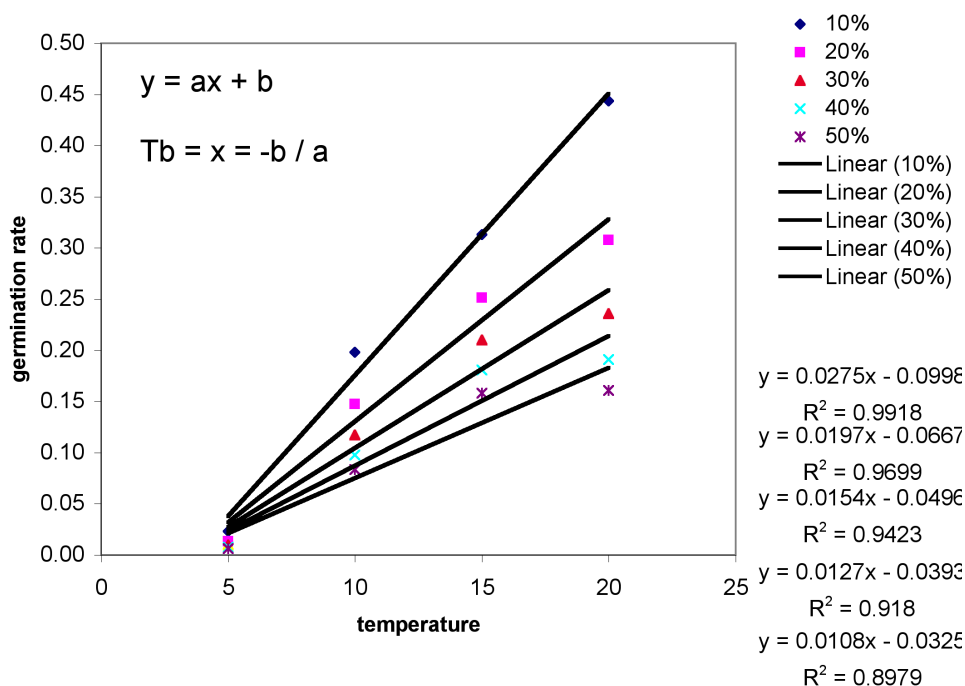
iepriekšējo inkubēšanu 10 °C temperatūrā astoņas nedēļas. Pirms stratifikācijas vai, kontroles variantā, pirms dīdēšanas, sēklas žāvēja 17 - 19 °C temperatūrā, 9% relatīvajā mitrumā. Kopējais žāvēšanas laiks bija 24 nedēļas, tad sēklas uzglabāja gaisu necaurlaidīgā folijas maisā -19 °C temperatūrā. Sēklu žāvēšanu un uzglabāšanu veica Latvijas Valsts mežzinātnes institūta "Silva" Ģenētisko resursu centrā (Salaspils).

Stratifikāciju izgājušas un kontroles (uzglabātas sausas) sēklas dīdēja Petri traukos uz 1% agara 0, 5, 10, 15, 20, 25, 30 un 35 °C temperatūrā, 8 h fotoperiodā. Nepietiekama sēklu daudzuma dēļ vienā variantā, kurā *L. loeselii* sēklas stratificēja 4 nedēļas, sēklas dīdēja 0 - 25 °C temperatūrā, bet divos variantos, (a) *L. loeselii* sēklas dīdētas pēc 4 nedēļu stratifikācijas ar iepriekšējo inkubēšanu 10 °C un (b) *L. vulgaris* sēklas, dīdētas pēc 12 nedēļu stratifikācijas, dīdēšanu veica 0 - 30 °C.

Uzdīgušās sēklas uzskaitīja divas reizes nedēļā, par uzdīgušo uzskatot sēklu ar saknītes garumu vismaz 1 mm. Dīdēšanu turpināja 73 dienas.

Pēc dīdēšanas neuzdīgušo sēklu dzīvotspēju pārbaudīja ar tetrazolija testu. Sēklas pārgrieza vidū (pārgriežot embriju šķērsām) un inkubēja 1% tetrazolija hlorīda šķīdumā 30 °C temperatūrā 48 h laikā. Līdzīgi noteica dzīvotspēju sausumā uzglabātām sēklām (10 mēnešus pēc ievākšanas).

Lai noteiktu minimālo jeb bāzes dīdēšanas temperatūru (T_b), 10, 20, 30, 40 un 50% uzdīgušo sēklu frakcijām noteica dīdēšanas ātruma atkarību no dīdēšanas temperatūras. Katrai no iegūtajām līknēm, posmā, kurā notiek kāpums (no minimālās dīdēšanas ātruma vērtības līdz maksimālai, palielinoties dīdēšanas temperatūrai), noteica lineārās regresijas vienādojumu, ar kura palīdzību aprēķināja regresijas līnijas krustojuma punktu ar 'x' asi koordinātes - attiecīgā temperatūras vērtība atbilst



2.-1. attēls. Bāzes dīdēšanas temperatūras (T_b) aprēķina piemērs. T_b aprēķināja katrai no līknēm un izrēķināja vidējo vērtību

minimālai jeb bāzes dīgšanas temperatūrai (T_b). T_b aprēķināja kā vidējo no tām vērtībām, ko ieguva 10, 20, 30, 40 un 50 % uzdīgušo sēklu atbilstošām liknēm (2.-1. attēls).

Maksimālo jeb „griestu“ dīgšanas temperatūru (T_c) aprēķināja līdzīgi kā T_b temperatūru variantiem, kuriem bija pietiekams punktu skaits dīgšanas ātruma atkarības no temperatūras liknē (ne mazāk kā trīs). Regresijas analīzi veica liknes posmā, kurā notiek kritums (no maksimālās dīgšanas ātruma vērtības līdz minimālai, palielinoties diedzēšanas temperatūrai). Aprēķinus veica programmā *Microsoft Excel*.

2.6. Diedzēšanas temperatūras, stratifikācijas un NaCl ietekme uz dažādu *Linaria* ģints sugu sēklu dīgšanu

Linaria odora (ievāktas Sahalīnā, 1969. gada janvārī), *L. amethystea* (Lam.) Hoffmans (ievāktas 2006. gada martā), *L. arenaria* DC (ievāktas Lielbritānijā, 1990. gada augustā), *L. purpurea* (L.) Miller (ievāktas Lielbritānijā, 1990. gada augustā), *L. canadensis* (L.) Dum.-Courset (ievāktas ASV, Kalifornijā 2005. gada martā), sēklas ieguva no *Millenium Seed Bank* sēklu kolekcijas. *L. vulgaris* L. sēklas ievāca Baltijas jūras piekrastē Kolkā 2009. gada septembrī. Diedzēšanas eksperimentus veica 2010. gada *Kew* botāniskā dārza *Millenium Seed Bank* laboratorijā (Lielbritānija).

Sēklas, izņemot *L. arenaria*, stratificēja 5 °C temperatūrā, 8 h fotoperiodā, 28 dienas pirms diedzēšanas. Sēklas diedzēja uz 1% agara ar 0 (kontrolē), 100 vai 200 mM NaCl piedevu, 0, 5, 10, 15, 20, 25, 30 un 35 °C temperatūrā, 8 h fotoperiodā. Diedzēšanu turpināja 27 dienas, pēc diedzēšanas sēklas pārgrieza, lai noteiktu tukšo sēklu daudzumu. Maksimālo un minimālo dīgšanas temperatūru aprēķināja tāpat, kā ir aprakstīts iepriekšējā apakšnodaļā.

2.7. Sēklu miera periods jūrmalas zilpodzei (*Eryngium maritimum*)

Jūrmalas zilpodzes (*Eryngium maritimum*) augļus ievāca 2008. gada septembrī divās atradnēs Baltijas jūras Kurzemes piekrastē, Užavā un Ziemupē. Atsevišķi ievāca augļus no centrālajām un sānu ziedkopām. Abu grupu augļiem noteica vidējo sēklas garumu. Augļus uzglabāja gaissausus (nekontrolētā mitrumā), daļu 5 °C un daļu – istabas temperatūrā.

Diedzēšanai augļus (šizokarpus) sadalīja divos atsevišķos merikarpus; lai atlasītu merikarpus ar attīstītām sēklām, tiem daļēji noņēma augļapvalku. Diedzēšana turpinājās četras nedēļas. Stratifikācijas ietekmi noteica arī intaktiem merikarpiem (turpmāk tekstā – sēklas), lai pārbaudītu augļapvalka iespējamo nozīmi. Nedēļas laikā pēc sēklu ievākšanas veica dīgšanas testu. Sēklas inkubēja uz dubultā filtrpapīra slāņa, samitrināta ar destilēto ūdeni, 25/10 °C (dienu/nakts) temperatūrā ar 12/12 h fotoperiodu. Diedzēšanas eksperimentus veica 2008. - 2010. gadā LU Bioloģijas fakultātē.

Auksto stratifikāciju veica 5 °C temperatūrā, tumsā, sēklas inkubējot starp filtrpapīra slāņiem, samitrinātiem ar destilēto ūdeni. Līdzīgi sēklas inkubēja tādos pašos apstākļos, diedzēja 25/10 °C, gaismā (12/12 h fotoperiods). Aukstā stratifikācija turpinājās 1, 2, 3 vai 4 mēnešus. Pēc inkubēšanas

2.-1. tabula. Sēklu pirmsdiedzēšanas apstrādes varianti jūrmalas zilpodzei. Silto stratifikāciju veica 25/10 °C temperatūrā (12 h fotoperiods); auksto stratifikāciju – 5 °C temperatūrā, tumsā. Sēklas uzbriedināja destilētā ūdenī vai attiecīgā GS šķīdumā pa nakti un inkubēja Petri traukos starp filtrpapīra slāņiem.

Inkubēšana 25 / 10 °C (mēneši)		Aukstā stratifikācija (nedēļas)				GS (mM)		
–		–				0.1	1.0	10.0
–		4				0.1	1.0	10.0
–	4	8	12	16		–		
1			n/a			0.1	1.0	10.0
1		4		8				–

25/10 °C sēklas stratificēja papildus 4 un 8 nedēļas 5 °C vai diedzēja, apstrādājot ar giberelskābi (GS₃). Apstrādei ar GS sēklas uzbriedināja GS šķīdumā ar koncentrāciju 0.1, 1.0 un 10.0 mM un diedzēja uz dubultā filtrpapīra slāņa, samitrināta ar attiecīgo šķīdumu. Līdzīgi, ar GS apstrādātās sēklas diedzēja (a) bez iepriekšējās inkubēšanas (centrālo ziedkopu sēklas no Ziemupes un Užavas); (b) pēc četrus nedēļu ilgās aukstās stratifikācijas – sēklas no Užavas, uzglabātās istabas temperatūrā (2.-1. tabula).

Lai noteiktu embriju relatīvā izmēra izmaiņas stratifikācijas laikā, sēklas stratificēja (5 °C) no viena līdz sešu mēnešu laikā, katru mēnesi izņemot sēklu paraugu preparēšanai. Embrija relatīvo lielumu noteica vizuāli, piešķirot rangu pēc sešu punktu skalas (1 – embrija garums ir mazāks par 1/4 no sēklas garuma, embrijam sirdsveida forma; 2 – embrija garums ir aptuveni 1/4 no sēklas garuma, dīgļlapas un saknīte vienāda garuma; 3 – embrija garums ir aptuveni 1/3 no sēklas garuma, izteiktas dīgļlapas un saknīte; 4 – embrija garums aptuveni 1/2 no sēklas garuma, saknīte divreiz garāka par dīgļlapām; 5 – embrija garums aptuveni 2/3 no sēklas garuma; 6 – embrija garums aptuveni sasniedz pilno sēklas garumu). Sēklu skaits paraugā bija no 25 līdz 32 (izņemot paraugu pēc trīs mēnešu stratifikācijas, kurā bija 15 sēklas). Kontrolei izmantoja sausumā uzglabātās sēklas (63 sēklas paraugā).

Diedzēšanu veica trīs atkārtojumos, pa 10 vai 5 (varianti ar sēklām no Ziemupes) sēklām katrā. Ja diedzēja intaktos augļus, vienā atkārtojuma bija 20 sēklas. Pēc aukstās stratifikācijas diedzēšana turpinājās 12 nedēļas, izņemot variantu, kurā stratifikācijas ilgums bija četras nedēļas. Citos variantos diedzēšana turpinājās 4 vai 8 nedēļas. Uzdīgušās sēklas uzskaitīja trīs reizes nedēļā. Diedzēšanas testa beigās aprēķināja kopējo uzdīgušo sēklu skaitu (%) un laiku, kurā uzdīga 50% sēklu (T₅₀). T₅₀ katrā variantā izrēķināja pēc dīgšanas dinamikas liknes (dīgšanas ātrums 1/d) lineārās regresijas vienādojuma.

Lai noteiktu stratifikācijas temperatūras ietekmi uz embrija attīstības ātrumu, sēklas (ievāktas Užavā) inkubēja astoņas nedēļas 5 °C, 15 °C un 20/10 °C (8/16 h) temperatūrā. Pēc stratifikācijas sēklas preparēja, nosakot embrija un sēklas garuma attiecību (E:S). Kontrolei izmantoja nestratificētas sēklas (uzglabātas gaissausas, istabas temperatūrā). Sēklu skaits paraugos bija, attiecīgi, 24, 24, 27 un 32 sēklas.

Datu statistisko analīzi (dispersijas analīzi un *Scheffe* testu) veica, izmantojot programmu *Statgraphics Plus for Windows 4.1* (*Statistical Graphics Corp., Herndon, Virginia, USA*). Pirms analīzes veica datu logaritmisko transformāciju.

3. Rezultāti

3.1. Sēklu dīgspējas, OMP un NaCl ietekmes uz dīgšanu noteikšana sešu piekrastes augu sugām

Šo eksperimentu mērķis bija noteikt, vai pētīto augu sēklām piemīt OMP un noteikt NaCl ietekmi uz sēklu dīgšanu. Lai noteiktu OMP pārbaudīja sēklu dīgspēju uzreiz pēc ievākšanas un sēklu spēju uzņemt ūdeni. Lai tālāk raksturotu OMP sēklām, kurām tas bija konstatēts, noteica aukstās stratifikācijas un giberelskābes (GS) ietekmi uz dīgspēju. NaCl ietekme uz dīgspēju un dīgspējas atjaunošanos ļauj klasificēt sešu piekrastes sugu sālsizturību un salīdzināt to sugu starpā.

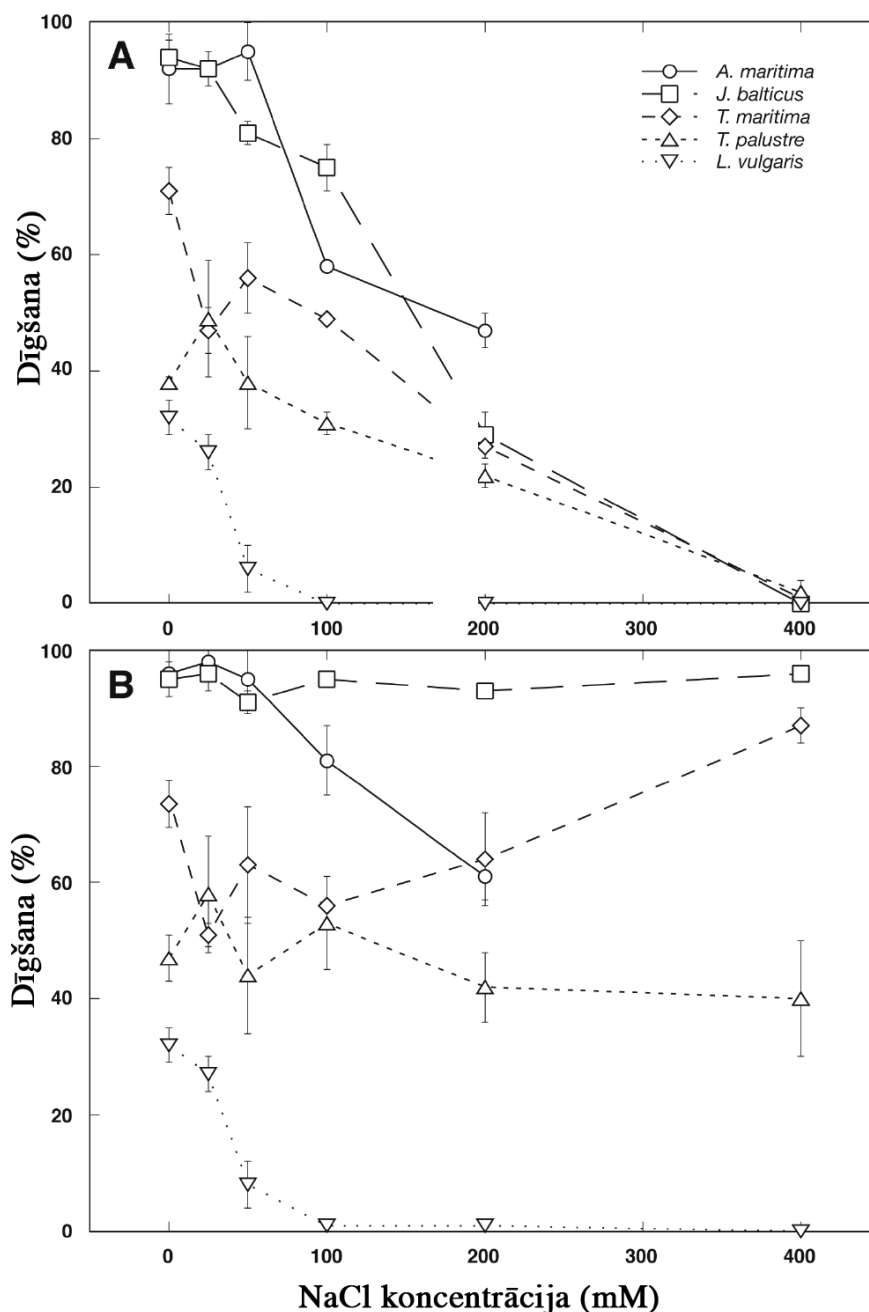
Anthyllis maritima sēklas neuzņēma ūdeni bez iepriekšējās skarifikācijas, taču pēc tās uzņemtā ūdens daudzums sasniedza 50% no sākotnējā sēklu svara trīs stundu laikā. *L. loeselii* sēklās uzņemtā ūdens daudzums nepārsniedza 16.7% pēc 120 stundu uzbriedināšanas. *Triglochin palustre* sēklās uzņemtā ūdens daudzums sasniedza 50% trīs stundu laikā, *T. maritima* sēklās – 48 stundu laikā. Kontroles variantā augstākā dīgspēja bija *A. maritima* (pēc skarifikācijas) un *J. balticus* sēklām, savukārt *L. loeselii* sēklas neuzdīga (3.-1. tabula).

Aukstā stratifikācija būtiski ($p < 0.05$) paaugstināja uzdīgušo sēklu procentu *T. palustre* un *T. maritima*, bet tai nebija būtiskās ietekmes uz *L. vulgaris* un *L. loeselii* sēklu dīgšanu (3.-1. tabula). Savukārt, *L. loeselii* dīgšanu būtiski ietekmēja apstrāde ar GS (3.-1. tabula).

Sāļums (NaCl) samazināja sēklu dīgspēju visām sugām (3.-1. attēls A). NaCl koncentrācija, kuras ietekmē būtiski samazinājās uzdīgušo sēklu skaits, bija viszemāka *L. vulgaris* sēklām – 50

3.-1. tabula. Ūdens uzņemšanu un dīgšanu raksturojošie parametri sešu piekrastes augu sēklām. Sēklu dīgspēja norādīta procentos \pm standartklūda. Sākotnējā dīgspēja noteikta nedēļas laikā pēc sēklu ievākšanas. Auksto stratifikāciju veica uzbriedinātām sēklām 2 - 3 °C temperatūrā. Giberelskābes (GS_3) ietekmi pārbaudīja, uzbriedinot sēklas GS šķīdumā un diedzējot uz filtrpapīra, samitrināta ar attiecīgo šķīdumu. Sēklas diedzēja 20-25 °C temperatūrā, 16 h fotoperiodā. * sēklas skarificētas

Suga	Uzbriedināšanas ilgums līdz 50% uzņemtā ūdens daudzuma	Sākotnējā dīgspēja	Apstrādes variants				
			Kontrole	Aukstā stratifikācija		Giberelskābe	
				1 mēnesi	2 mēnešus	0.03 mM	0.1 mM
<i>Juncus balticus</i>	-	96 \pm 1	95 \pm 3	-	-	-	-
<i>Anthyllis maritima</i> *	3	93 \pm 7	96 \pm 4	-	-	-	-
<i>Triglochin maritima</i>	48	60 \pm 4	70 \pm 6	87 \pm 2	87 \pm 2	63 \pm 13	77 \pm 10
<i>Linaria vulgaris</i>	-	32 \pm 3	32 \pm 3	33 \pm 8	44 \pm 11	43 \pm 8	59 \pm 8
<i>Triglochin palustre</i>	3	27 \pm 7	47 \pm 4	100 \pm 0	100 \pm 0	60 \pm 8	43 \pm 13
<i>Linaria loeselii</i>	>120	0	0	0	0	59 \pm 4	81 \pm 8

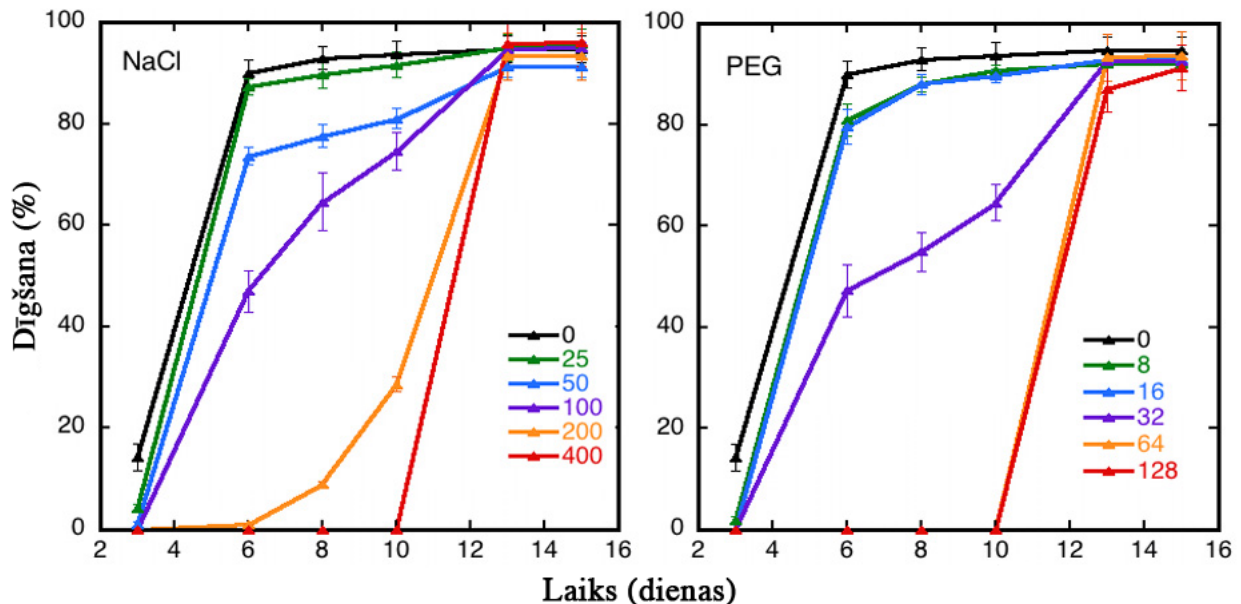


3.-1. attēls. NaCl ietekme uz *Anthyllis maritima*, *Juncus balticus*, *Triglochin maritima*, *T. palustre* un *Linaria vulgaris* sēklu dīgšanu. Uzdīgušo sēklu daudzums, % (A) un dīgšanas atjaunošanās (kopējais uzdīgušo sēklu skaits) pēc skalošanas ar destilēto ūdeni (B). Katrs punkts parāda atsevišķa dziedzēšanas eksperimenta rezultātu (vidējā vērtība no trīs atkārtojumiem). Vertikālās līnijas parāda standartklūdu.

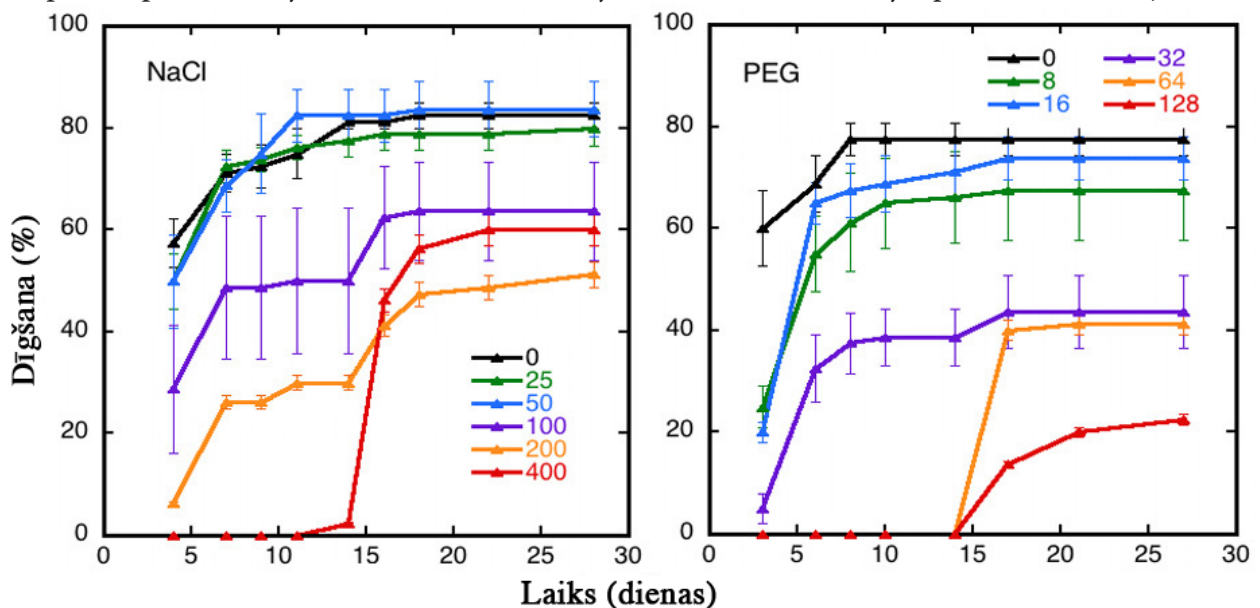
mM. *J. balticus* un *A. maritima* uzdīgušo sēklu skaits būtiski samazinājās 100 mM NaCl ietekmē, *T. maritima* – 200, bet *T. palustre* – 400 mM NaCl ietekmē (3.-1. attēls A). Pēc sēklu skalošanas destilētā ūdenī pilnīgu dīgšanas atjaunošanos (uzdīgušo sēklu daudzums pēc skalošanas sasniedz kontroles daudzumu) novēroja *J. balticus*, *T. maritima* un *T. palustre* sēklām, neatkarīgi no iepriekšējās NaCl koncentrācijas. Savukārt, *A. maritima* sēklām dīgšanas atjaunošanās pēc noskalošanas bija būtiski zemāka 200 mM NaCl variantā un *L. vulgaris* sēklu dīgšana neatjaunojās, ja NaCl koncentrācija bija 100 mM un vairāk (3.-1. attēls B).

3.2. Vides osmotiskā potenciāla ietekme uz *Triglochin maritima* un *Juncus balticus* sēklu dīgšanu un aukstās stratifikācijas mijiedarbība ar pazemināto osmotisko potenciālu *T. maritima* sēklu dīgšanā

Pirmais eksperimenta mērķis bija noteikt, kā atšķiras NaCl un PEG ietekme uz dīgtpēju. Atšķirības šajā ietekmē norāda uz to, vai sēklas ir pielāgotas paaugstinātam vides sāļumam. Otrais mērķis bija noteikt, kā stratifikācija ietekmē sēklu jutīgumu pret NaCl un PEG *T. maritima*, jo šīs sugas sēklām



3.-2. attēls. NaCl un PEG koncentrācijas (mM) ietekme uz *Juncus balticus* sēklu dīgšanu. Kontroles variantā sēklas diedzēja uz filtrpapīra, samitrināta ar destilēto ūdeni. Desmitajā dienā pēc diedzēšanas sākuma sēklas visos variantos skaloja ar destilēto ūdeni un turpmāk inkubēja kontroles apstākļos. Katrs punkts parāda vidējo vērtība no trīs atkārtojumiem. Vertikālās līnijas parāda standartkļūdu.

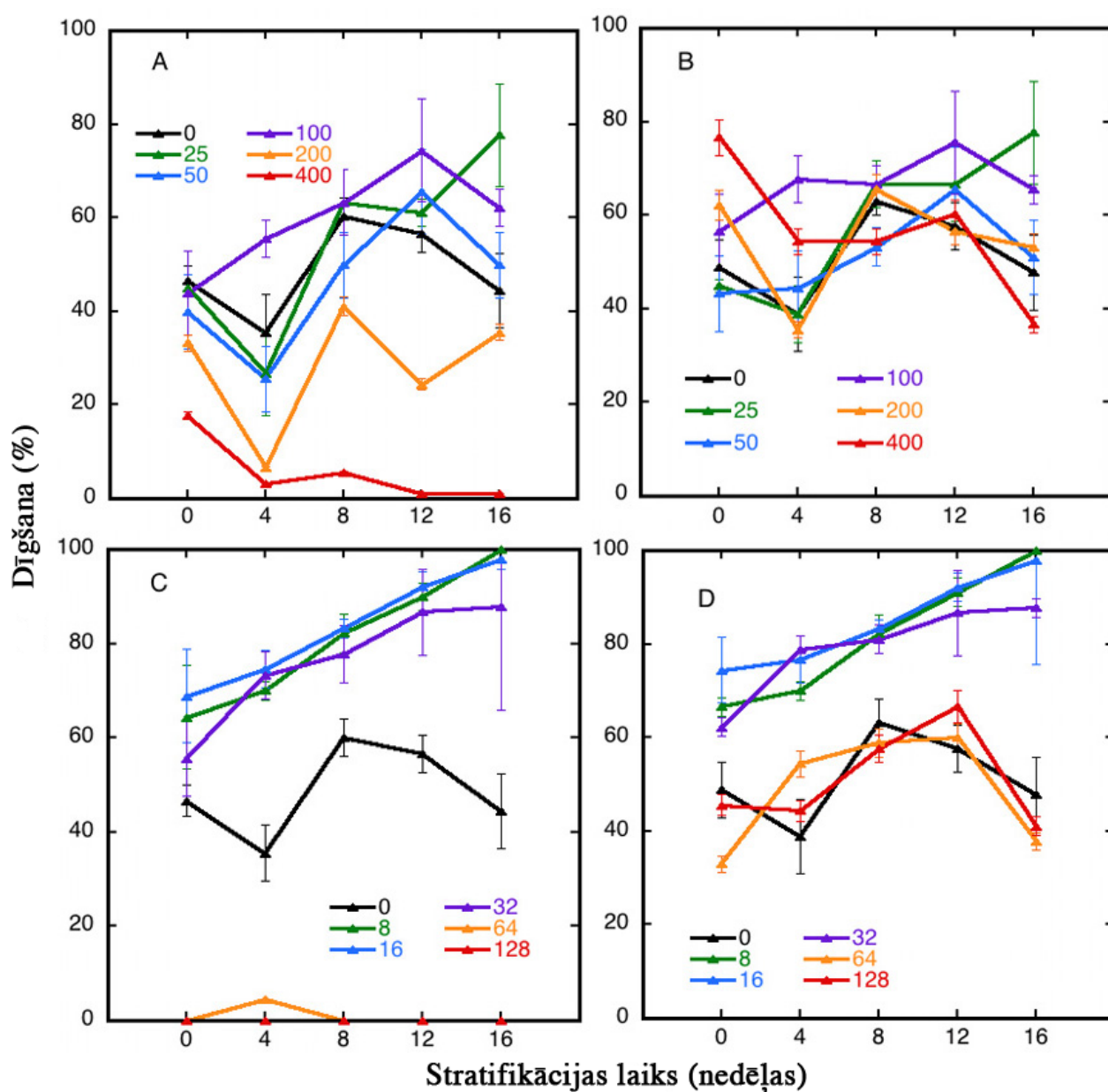


3.-3. attēls. NaCl un PEG koncentrācijas (mM) ietekme uz *Triglochin maritima* sēklu dīgšanu. Kontroles variantā sēklas diedzēja bez NaCl vai PEG (destilētā ūdenī), 14. dienā sēklas visos variantos skaloja ar destilēto ūdeni un turpmāk inkubēja kontroles apstākļos. Katrs punkts parāda vidējo vērtība no trīs atkārtojumiem. Vertikālās līnijas parāda standartkļūdu.

konstatēja OMP.

J. balticus kontroles variantā uzdīgušo sēkļu skaits sasniedza $95 \pm 3\%$. Uzdīgušo sēkļu skaits samazinājās, palielinoties NaCl un PEG koncentrācijai: dīgšana samazinājās līdz 50% no kontroles vērtības, NaCl koncentrācijai sasniedzot 100 mM un PEG – 32 mM (3.-2. attēls). Dīgšanu pilnībā inhibēja 400 mM NaCl un 64 mM PEG. Pēc skalošanas dīgšana atjaunojās visos variantos un uzdīgušo sēkļu skaits sasniedza kontroles līmeni (3.-2. attēls).

T. maritima uzdīgušo sēkļu skaits kontroles variantā sasniedza $78 \pm 3\%$. Līdzīgi kā *J. balticus* gadījumā, dīgšana samazinājās līdz 50% no kontroles vērtības, NaCl koncentrācijai sasniedzot 100 mM un PEG – 32 mM. Lai gan dīgšana atjaunojās pēc sēkļu skalošanas ar destilēto ūdeni, atšķirībā no



3.-4. attēls. Aukstās stratifikācijas ietekme uz *Triglochin maritima* sēkļu dīgšanu dažādās NaCl koncentrācijās pirms (A) un pēc (B) un PEG koncentrācijās pirms (C) un pēc (D) skalošanas ar destilēto ūdeni. Katrs punkts parāda atsevišķa dīdēšanas eksperimenta rezultātu (vidējā vērtība no trīs atkārtojumiem). Vertikālās līnijas parāda standartkļūdu.

J. balticus, galējais uzdīgušo sēklu skaits bija mazāks par kontroli variantos ar 100 - 400 mM NaCl un 32 - 128 mM PEG (3.-3. attēls).

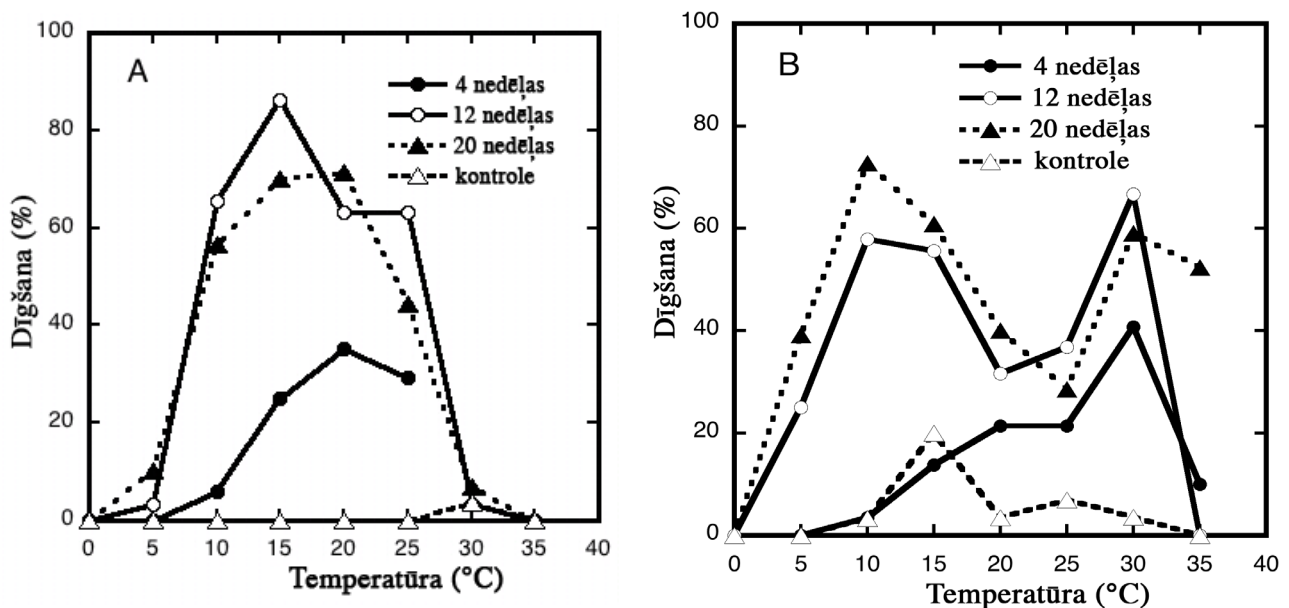
Gan *J. balticus*, gan *T. maritima* sēklām novēroja atšķirības sēklu dīgspējā variantos ar NaCl un PEG koncentrācijām, kuras rada osmotisko spiedienu vienādu ar -1 MPa (200 mM NaCl un 64 mM PEG): PEG gadījumā dīgšana bija pilnībā inhibēta, bet NaCl gadījumā abām sugām sasniedza aptuveni 30% (3.-2., 3.-3. attēls).

Aukstās stratifikācijas ietekmē palielinājās uzdīgušo sēklu skaits koncentrācijās, zemākās par 100 mM NaCl un 32 mM PEG (3.-4. attēls). Statistiskā analīze parādīja mijiedarbību starp diviem dīgšanu ietekmējošiem faktoriem, aukstās stratifikācijas ilgumu un PEG koncentrāciju ($p < 0.0001$). Sešpadsmit nedēļu aukstās stratifikācijas ietekmē uzdīgušo sēklu skaits 8 un 16 mM PEG koncentrācijā palielinājās, salīdzinājumā ar variantiem bez stratifikācijas un ar īsāku stratifikācijas laiku. Variantos, kuros izmantoja NaCl, šādu mijiedarbību nenovēroja (3.-4. attēls).

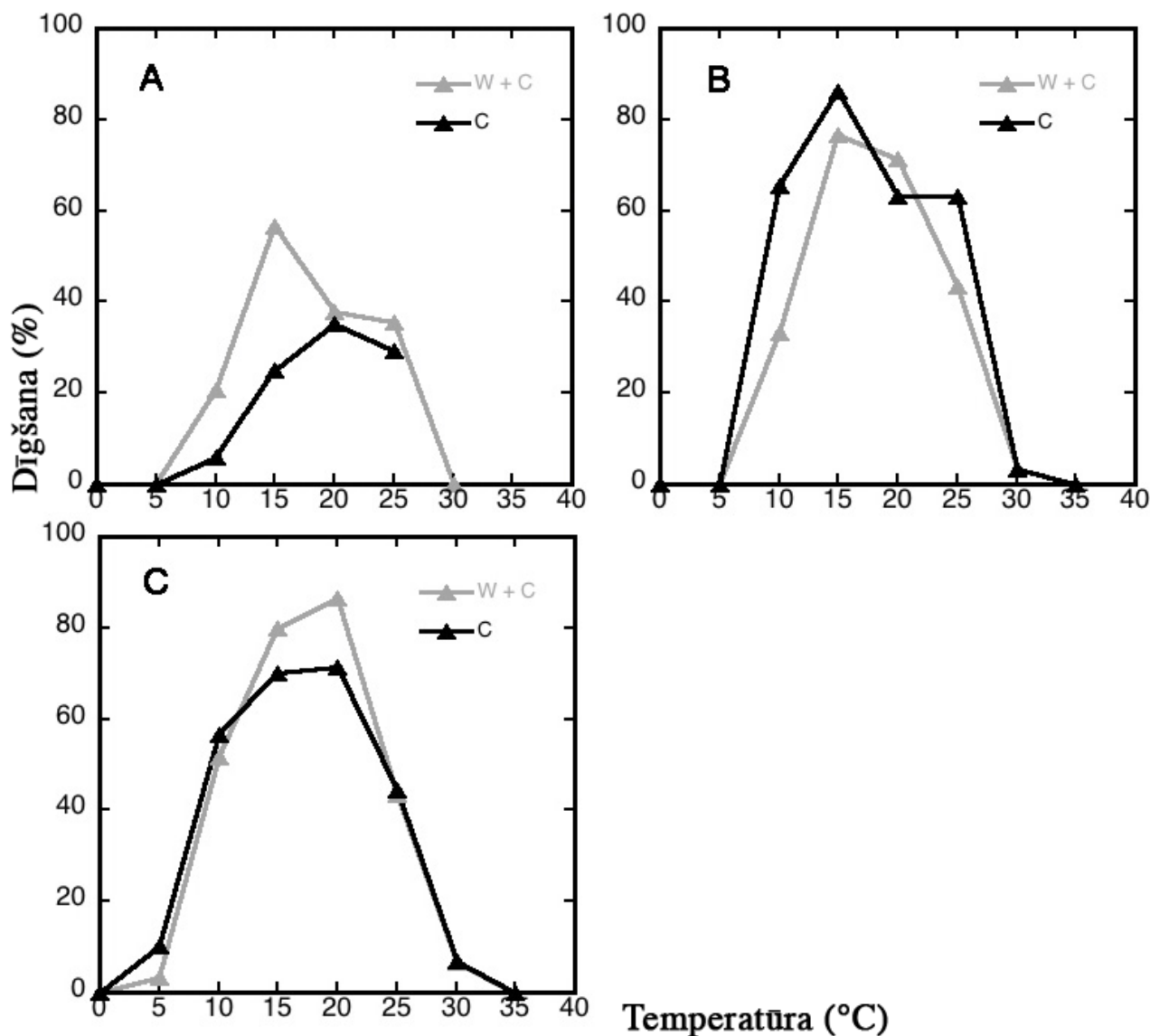
Novēroja statistiski būtisku atšķirību ($p < 0.05$) starp variantiem, kuros sēklas apstrādāja ar NaCl un ar PEG: zemā osmotiskā potenciāla ietekmē (attiecīgi, 200-400 mM NaCl un 64-128 mM PEG) uzdīgušo sēklu skaits bija lielāks variantos, kuros izmantoja NaCl (3.-4. attēls).

3.3. Aukstās stratifikācijas un dziedēšanas temperatūras ietekme uz *Linaria loeselii* un *L. vulgaris* sēklu dīgšanu

Šī eksperimenta pirmais mērķis bija pilnīgāk raksturot sēklu OMP un stratifikācijas ietekmi uz OMP pārtraukšanas *L. loeselii* un *L. vulgaris* sēklām. Otrais mērķis bija noteikt dīgšanai piemēroto temperatūru intervālu abu sugu sēklām un šī intervāla izmaiņas stratifikācijas ietekmē. Eksperimenta



3.-5. attēls. Konstantās dziedēšanas temperatūras ietekme uz *Linaria loeselii* (A) un *L. vulgaris* (B) sēklu dīgšanu pēc 0, 4, 12 un 20 nedēļu stratifikācijas 5 °C temperatūrā, tumsā. Katrs punkts parāda atsevišķa dziedēšanas eksperimenta rezultātu.



3.-6. attēls. Konstantās dziedēšanas temperatūras ietekme uz *Linaria loeselii* sēklu dīgšanu pēc 8 nedēļu stratifikācijas 10 °C temperatūrā un 4 (A), 12 (B) un 20 (C) nedēļu stratifikācijas 5 °C temperatūrā, tumsā. W + C - stratifikācija 10 °C un 5 °C; C - stratifikācija tikai 5 °C. Katrs punkts parāda atsevišķa dziedēšanas eksperimenta rezultātu.

rezultāti uzskatāmi parāda divu radniecīgu un morfoloģiski līdzīgu sugu sēklu dīgšanas un sēklu OMP atšķirības.

Tāpat kā 3.1 apakšnodaļā aprakstītajā eksperimentā, *L. loeselii* svaigi ievāktās sēklas neuzdīga bez GS₃. Savukārt, dziedējot 1.0 mM GS₃, maksimālais uzdīgušo sēklu skaits sasniedza 90% *L. loeselii* sēklām un 47% *L. vulgaris* sēklām.

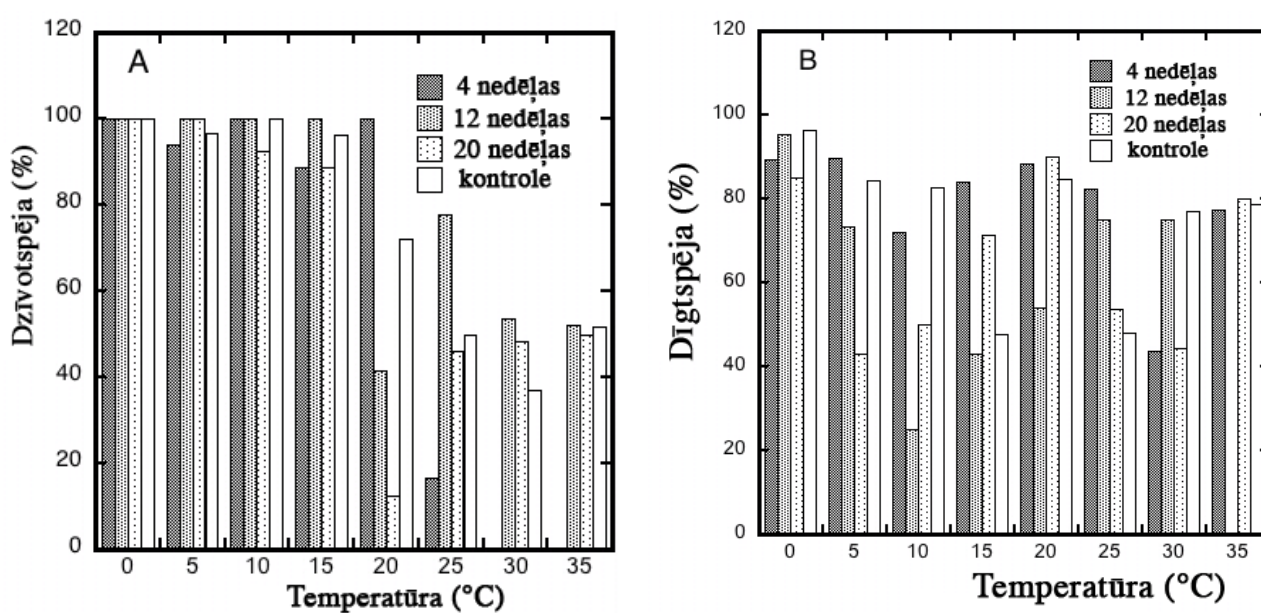
Bez aukstās stratifikācijas (kontroles variants) uzdīga tikai 3.3% *L. loeselii* sēklu, un dīgšana bija iespējama tikai augstā temperatūrā, savukārt kontroles variantā uzdīga 20.0% *L. vulgaris* sēklu un dīgšana bija iespējama plašākā temperatūras intervālā (3.-5. attēls). Lielākais uzdīgušo sēklu skaits *L. loeselii* sēklām bija 83.3% pēc 12 nedēļām aukstās stratifikācijas. *L. vulgaris* lielākais uzdīgušo sēklu skaits bija 69.7% pēc 20 nedēļām aukstās stratifikācijas (3.-5. attēls).

3.-2. tabula. Stratifikācijas ietekme uz bāzes dīgšanas temperatūru (T_b) *Linaria loeselii* un *L. vulgaris* sēklām. Minimālās temperatūras (T_b) vērtības ir vidējās no vērtībām, kas aprēķinātas 10, 20, 30, 40 un 50 % uzdīgušo sēklu.

Stratifikācijas laiks (nedēļas) 5 °C temperatūrā	T_b (°C) ± SE	
	<i>Linaria loeselii</i>	<i>Linaria vulgaris</i>
0 (kontrolē)	–	5.80 ± 0.03
4	5.30 ± 1.00	6.60 ± 0.10
12	4.30 ± 0.01	1.28 ± 0.20
20	3.10 ± 0.20	0.73 ± 0.35
Sēklas, inkubētas 8 nedēļas 10 °C pirms aukstās stratifikācijas		
4	5.20 ± 0.04	–
12	5.20 ± 0.12	–
20	3.30 ± 0.10	–

L. loeselii sēklām, kuras pirms stratifikācijas 5 °C temperatūrā stratificēja 10 °C temperatūrā, novēroja uzdīgušo sēklu skaita palielināšanos, īpaši tajā variantā, kurā aukstās stratifikācijas ilgums bija četras nedēļas. Variantā, kurā aukstās stratifikācijas ilgums bija 12 nedēļas, atšķirības nebija būtiskas, arī uzdīgušo sēklu skaits atsevišķos gadījumos samazinājās (3.-6. attēls).

Abām sugām novēroja T_b pazemināšanos pēc aukstās stratifikācijas, bet *L. vulgaris* tā bija krasāka un starpība starp T_b pēc 4 un pēc 20 nedēļu stratifikācijas bija 6 °C, savukārt, *L. loeselii* gadījumā šī starpība bija 2 °C (3.-2. tabula). T_c varēja noteikt tikai *L. loeselii* sēklām, tā nemainījās atkarībā no stratifikācijas ilguma un vidēji bija 30 ± 1 °C gan variantos ar iepriekšējo inkubēšanu 10 °C, gan variantiem bez tās.



3.-7. attēls. Neuzdīgušo *Linaria loeselii* (A) un *L. vulgaris* (B) sēklu dzīvotspējas novērtējums ar tetrazolija hlorīda metodi. Sēklas diedzēja 0 - 35 °C 73 dienas pēc noteikta stratifikācijas perioda (0, 4, 12, 20 nedēļas). Neuzdīgušās sēklas pārgrieza un 48 h inkubēja 30 °C temperatūrā, tumšā, pirms dzīvotspējas vērtēšanas.

3.-3. tabula. NaCl ietekme uz kardinālām dīgšanas temperatūras vērtībām un maksimālo uzdīgušo sēklu skaitu *Linaria* ģints sugām pēc 4 nedēļu stratifikācijas 5 °C. Minimālās (T_b) un maksimālās (T_c) temperatūras vērtības ir vidējās no vērtībām, kas aprēķinātas 10, 20, 30, 40 un 50% uzdīgušo sēklu. Optimālā temperatūra (T_o) ir temperatūra, kurā novēroja maksimālo uzdīgušo sēklu skaitu un maksimālo dīgšanas ātrumu

Suga	NaCl (mM)	Maksimālais uzdīgušo sēklu skaits (%)	T_o (°C)	$T_b \pm SE$ (°C)	$T_c \pm SE$ (°C)
<i>L. amethystea</i>	0	96.5	25 - 30	1.50 ± 0.50	43.90 ± 0.50
<i>L. amethystea</i>	100	40.7	20	4.54 ± 0.60	30.67 ± 0.05
<i>L. arenaria</i>	0	100.0	10	0.16 ± 0.03	19.74 ± 0.20
<i>L. arenaria</i>	100	16.7	10	1.67 ± 0.01	18.48 ± 0.09
<i>L. odora</i>	0	70.0	20	9.17 ± 0.20	36.90 ± 0.40
<i>L. odora</i>	100	53.3	20	9.74 ± 0.10	30.20 ± 0.15
<i>L. vulgaris</i>	0	36.7	30	7.56 ± 0.12	39.01 ± 0.04
<i>L. vulgaris</i>	100	30.0	25	7.17 ± 0.10	36.12 ± 0.20

Stratifikācija 10 °C ietekmēja T_b izmaiņas *L. loeselii* sēklām: tā palika nemainīga pēc 4 un 12 nedēļu stratifikācijas (5.2 °C), savukārt, pēc 20 nedēļām tā samazinājas līdz 3.3 °C (3.-2. tabula).

Neuzdīgušās *L. loeselii* sēklas, kuras pirms novērtēšanas inkubēja temperatūrās zem 15 °C, saglabāja augstu dzīvotspēju, taču augstākās temperatūrās dzīvotspēja samazinājās (3.-7. attēls, A).

L. vulgaris sēklu dzīvotspēja variantos, kuros sēklas diedzēja zemā (0 - 5 °C) temperatūrā, bija zemāka, nekā *L. loeselii* sēklām. Savukārt, *L. vulgaris* nenovēroja krasu sēklu dzīvotspējas samazināšanos augstākās temperatūrās (3.-7. attēls, B). Augsta dzīvotspēja saglabājās *L. loeselii* sēklām visos stratifikācijas variantos 0 °C temperatūrā. *L. vulgaris* sēklām 0 °C temperatūrā augstāka dzīvotspēja saglabājās kontroles sēklām. Pēc žāvēšanas un uzglabāšanas *L. vulgaris* sēklu (nediedzēto) dzīvotspēja sastādīja 95%, bet *L. loeselii* – 80%.

Gaismas ietekmi uz abu sugu sēklu dīgšanu pārbaudīja, lai pārlicinātos, ka diedzēšanai gaismā

3.-4. tabula. Stratifikācijas (5 °C) ietekme uz kardinālām dīgšanas temperatūras vērtībām un maksimālo uzdīgušo sēklu skaitu *Linaria* ģints sugām. Minimālās (T_b) un maksimālās (T_c) temperatūras vērtības ir vidējās no vērtībām, aprēķinātām 10, 20, 30, 40 un 50% uzdīgušo sēklu. Optimālā temperatūra (T_o) ir temperatūra, kurā novēroja maksimālo uzdīgušo sēklu skaitu un maksimālo dīgšanas ātrumu.

Suga	Stratifikācijas ilgums (nedēļas)	Maksimālais uzdīgušo sēklu skaits (%)	T_o (°C)	$T_b \pm SE$ (°C)	$T_c \pm SE$ (°C)
<i>L. canadensis</i>	0	0	-	-	-
<i>L. canadensis</i>	4	23.33	15	-4.65 ± 0.30	42.75 ± 0.30
<i>L. odora</i>	0	30.0	20	9.16 ± 0.10	34.46 ± 0.06
<i>L. odora</i>	4	70.0	20	9.17 ± 0.20	36.90 ± 0.40
<i>L. loeselii</i>	0	3.6	30	-	-
<i>L. loeselii</i>	4	35.3	20	5.34 ± 1.20	35.10 ± 0.04
<i>L. purpurea</i>	0	30.0	20	9.39 ± 0.10	33.39 ± 0.20
<i>L. purpurea</i>	4	40.0	25	10.06 ± 0.16	35.42 ± 0.20
<i>L. vulgaris</i>	0	20.0	15	5.78 ± 0.03	34.40 ± 0.17
<i>L. vulgaris</i>	4	40.7	30	6.58 ± 0.10	36.30 ± 0.07

nebija negatīvās ietekmes uz dīgšanu. Uzdīgušo *L. vulgaris* sēkļu skaits bija būtiski mazāks tumsā – $9.7 \pm 3\%$, salīdzinājumā ar kontroli – $37.8 \pm 10\%$ ($p < 0.05$). Pretstatā tam, *L. loeselii* gadījumā tumsā uzdīgušo sēkļu skaits sasniedza un pat pārsniedza uzdīgušo sēkļu skaitu kontroles variantā – attiecīgi 82.5 ± 44 un $71.3 \pm 0\%$; statistiski būtiskas atšķirības starp abiem variantiem nebija ($p > 0.05$). *L. loeselii* sēklas, kuras diedzēja tumsā bez iepriekšējās stratifikācijas, neuzdīga.

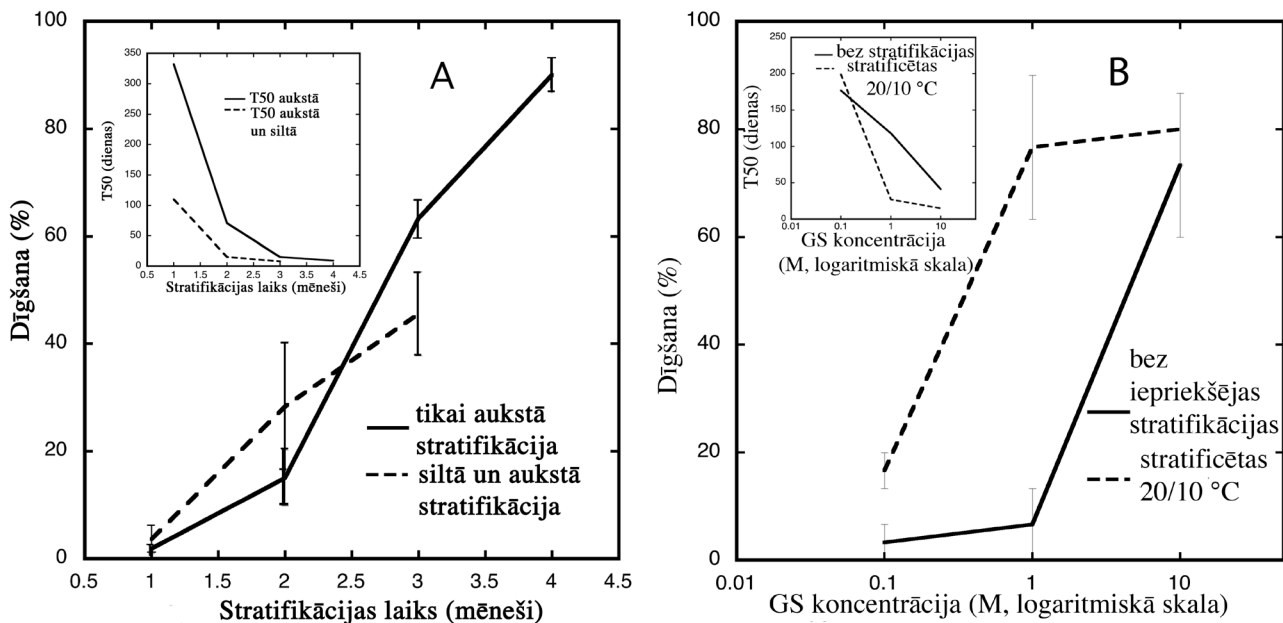
3.4. Diedzēšanas temperatūras, stratifikācijas un NaCl ietekme uz dažu *Linaria* ģints sugu sēkļu dīgšanu

Šī eksperimenta mērķis bija noteikt OMP pārtraucošās iedarbības, šajā gadījumā aukstās stratifikācijas, ietekmi uz sēkļu spēju dīgt dažādās temperatūrās un NaCl koncentrācijas apstākļos. Vairāku radniecīgu sugu sēkļu izmantošana ļauj ieraudzīt gan sugas noteiktās atšķirības, gan to, kas visām sugām ir kopīgs un, līdz ar to, norāda uz universālu likumsakarību.

Visām sugām, izņemot *L. vulgaris*, novēroja T_b paaugstināšanos un T_c pazemināšanos NaCl ietekmē, bet izmaiņas optimālajā dīgšanas temperatūrā (T_o) novēroja tikai divām sugām (3.-3. tabula). Aukstās stratifikācijas ietekmē mainījās gan maksimālais uzdīgušo sēkļu skaits, gan dīgšanas kardinālās temperatūras (3.-4. tabula). *L. loeselii* un *L. canadensis* gadījumā dīgšana notika tikai vai lielākoties tikai pēc stratifikācijas. T_c bija raksturīga paaugstnāšanās pēc stratifikācijas, savukārt, T_b izmaiņas bija atšķirīgas dažādām sugām (3.-4. tabula).

3.5. Sēkļu miera periods jūrmalas zilpodzei (*Eryngium maritimum*)

Eryngium maritimum sēklas atšķiras no citu šajā pētījumā apskatīto sugu sēklām ar to, ka tām ir

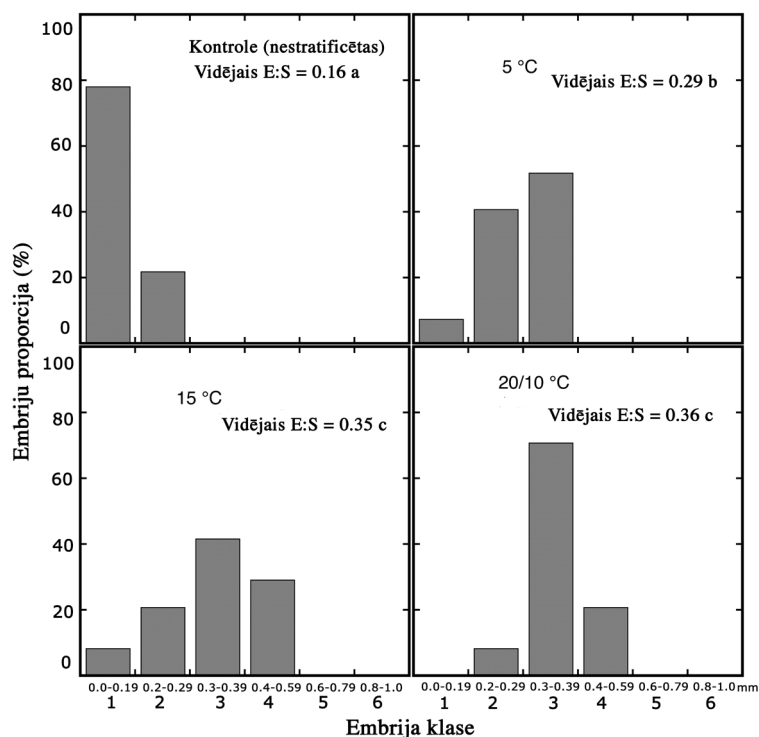


raksturīgs nepilnīgi attīstīts embrijs. Tas nosaka sēklu OMP pārtraukšanas un dīgšanas nosacījumus. Līdz ar to, eksperimenta rezultāti ir izdalīti atsevišķā nodaļā. Viens no eksperimentu mērķiem bija noteikt sēklu OMP veidu, pārbaudot stratifikācijas un GS ietekmi. Otrais mērķis bija salīdzināt sēklu dīgšanu *E. maritimum* sēklām, kuras ievāca divās dažādās populācijās. Papildus tam, lai gūtu pilnīgāku priekšstatu par *E. maritimum* dīgšanas fizioloģiju, pētīja embriju attīstību stratifikācijas laikā.

Svaigi ievāktās *E. maritimum* sēklas, kā arī tās sēklas, kuras uzglabāja divus mēnešus istabas temperatūrā, neuzdīga.

Stratifikācija 5 °C temperatūrā parādīja *E. maritimum* sēklu dīgšanas iespējamību. Palielinoties stratifikācijas ilgumam, pakāpeniski pieauga uzdīgušo sēklu skaits. Pēc viena stratifikācijas mēneša uzdīga 4.5%, bet pēc četriem mēnešiem – līdz 90% sēklu (3.-8. attēls A).

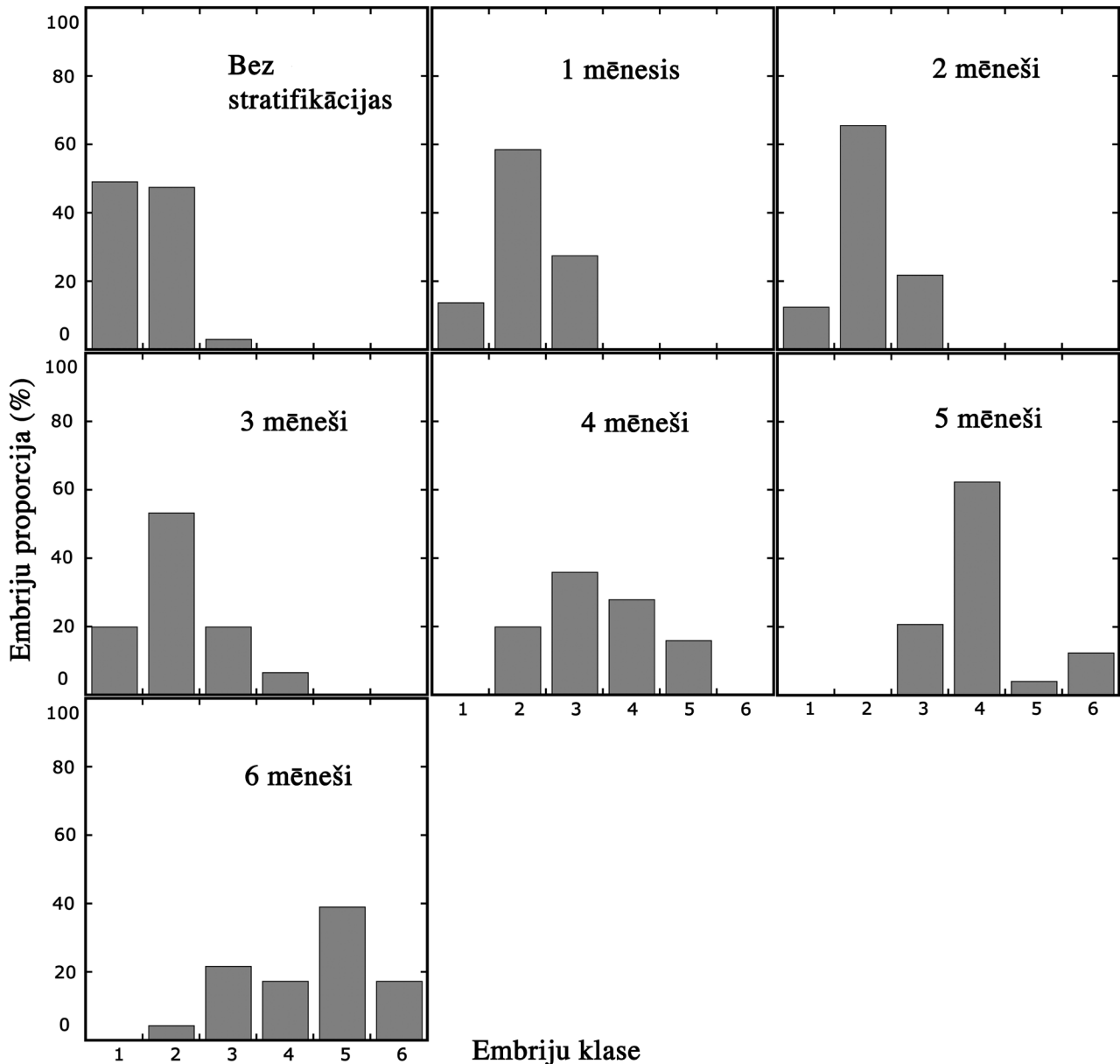
Lai noskaidrotu, vai ziedkopas atrašanās vieta ietekmē sēklu dīgspēju, no centrālajām un sānu ziedkopām ievāktās sēklas diedzēja atsevišķi. Analizējot eksperimentu rezultātus, pārbaudīja, vai šis faktors būtiski ietekmē rezultātu – dīgspēju. Līdzīgi, atsevišķi diedzēja Užavā un Ziemupē ievāktās sēklas. Sēklas no centrālajām ziedkopām bija lielākas, nekā sēklas no sānu ziedkopām – vidējais sēklas garums bija, attiecīgi, 5.8 ± 0.09 un 5.0 ± 0.05 mm. ($p < 0.05$), bet sēklu ievākšanas vieta, kā arī ziedkopas atrašanās, neietekmēja stratifikācijas efektu ($p > 0.05$). Līdzīgi, šo efektu neietekmēja



3.-9. attēls. Inkubēšanas temperatūras ietekme uz embrija relatīvā izmēra izmaiņām *Eryngium maritimum* sēklās. Sēklas inkubēja 5, 15 un 20/10 °C (12 h termoperiods), divu mēnešu laikā. Kontrolēli izmantoja sēklas, kuras uzglabāja sausas un diennakti pirms preparēšanas uzbriedināja destilētā ūdenī. Sēklām noteica embrija:sēklas attiecību (E:S) un iegūtās vērtības sadalīja klasēs pēc izmēra, izmantojot sešu punktu skalu (1 – E:S = 0.0 - 0.19; 2 – E:S = 0.20 - 0.29; 3 – E:S = 0.30 - 0.39; 4 – E:S = 0.40 - 0.59; 5 – E:S = 0.60 - 0.79; 6 – E:S = 0.80 - 1.0). Ar dažādiem burtiem ir atzīmētas vidējās E:S vērtības, kuras būtiski ($p < 0.0001$) atšķiras savā starpā.

perikarps (intakts vai daļēji noņemts).

Sēklu inkubēšana 25/10 °C neizmainīja uzdīgušo sēklu skaitu pēc sekojošas aukstās stratifikācijas, tomēr, inkubēšana ietekmēja dīgšanas ātrumu. Pēc viena un divu mēnešu aukstās stratifikācijas T_{50} bija, attiecīgi, 8 un 10 dienas, ja sēklas pirms aukstās stratifikācijas inkubēja 25/10 °C, bet pēc divu mēnešu aukstās bez iepriekšējās siltās stratifikācijas T_{50} bija 18 dienas (3.8. attēls A).



3.-10. attēls. Aukstās stratifikācijas ietekme uz relatīvo embrija izmēru *Eryngium maritimum* sēklās. Uzbriedinātās sēklas inkubēja 5 °C temperatūrā no viena līdz sešiem mēnešiem. Kontrolei izmantoja sēklas, kuras uzglabāja sausas un uzbriedināja diennakti pirms preparēšanas destilētajā ūdenī (Bez stratifikācijas). Embrija izmēru novērtēja vizuāli, piešķirot rangu pēc sešu punktu skalas (1 - embrija garums ir mazāks par 1/4 no sēklas garuma, embrijam sirdsveida forma; 2 - embrija garums ir aptuveni 1/4 no sēklas garuma, dīgļlapas un saknīte vienāda garuma; 3 - embrija garums ir aptuveni 1/3 no sēklas garuma, izteiktas dīgļlapas un saknīte; 4 - embrija garums aptuveni 1/2 no sēklas garuma, saknīte divreiz garāka par dīgļlapām; 5 - embrija garums aptuveni 2/3 no sēklas garuma; 6 - embrija garums aptuveni sasniedz pilno sēklas garumu).

Apstrāde ar GS būtiski palielināja uzdīgušo sēklu skaitu, 10.0 mM GS koncentrācijā uzdīga 87 ± 9 (Užava) un 60% (Ziemupe) sēklu (3.-8. attēls B). Zemākā GS koncentrācijā uzdīgušo sēklu skaits bija būtiski mazāks. GS efektu būtiski ietekmēja iepriekšējā inkubēšana 25/10 °C (viena mēneša ilgumā): vidējais uzdīgušo sēklu skaits sasniedza vismaz 50 % divās lielākajās GS koncentrācijās (3.-8. attēls B).

Uzdīgušo sēklu skaits Ziemupes sēklām atšķīrās no Užavas sēklām, piemēram, variantā, kurā sēklas apstrādāja ar GS pēc iepriekšējās inkubēšanas 25/10 °C, to dīgtspēja nepārsniedza 40 %, tomēr šie rezultāti nav statistiski būtiski maza (5) sēklu skaita paraugā dēļ.

Sēklu mirstība bija lielāka Ziemupes sēklām gan GS apstrādes, gan aukstās stratifikācijas variantos. Mirstība bija lielāka sēklām no centrālajām ziedkopām, sasniedzot $73 \pm 3\%$; salīdzinājumam, sānu ziedkopās sēklu mirstība bija $34 \pm 7\%$. Užavas sēklām, kuras diedzēja apstrādājot ar GS, mirstība bija no $10 \pm 0.4\%$ (centrālās ziedkopas) līdz $20 \pm 0.2\%$ (sānu ziedkopas).

Gan aukstā stratifikācija, gan apstrāde ar GS pēc inkubēšanas 25/10 °C būtiski palielināja sēklu dīgšanas ātrumu, ko raksturoja aprēķinātās T_{50} vērtības. T_{50} samazinājās, palielinoties stratifikācijas ilgumam no 71 dienas pēc divu mēnešu stratifikācijas līdz 15 un 9 dienām pēc, attiecīgi, trijiem un četriem mēnešiem (3.-8. attēls A). Jāatzīmē, ka variantos, kuros uzdīga vairāk par 50% sēklu (bija iespējams tieši novērot T_{50}) novērotās un aprēķinātās T_{50} vērtības sakrita ar precizitāti ± 2 dienas.

Sēklām, kuras diedzēja GS klatbūtnē pēc inkubēšanas 25/10 °C, T_{50} samazinājās, palielinoties GS koncentrācijai no 199 dienām 0.1 mM GS līdz 27 dienām 1.0 mM un 15 dienām 10.0 mM GS (3.-8. attēls B) (T_{50} noteica sēklām no Užavas, ņemot vidējo uzdīgušo sēklu skaitu starp sānu un centrālo ziedkopu sēklām). Pretstatā, tām sēklām, kuras apstrādāja ar GS bez iepriekšējās inkubēšanas, T_{50} bija 41 diena 10.0 mM GS koncentrācijā. Sēklām, kuras apstrādāja ar GS pēc stratifikācijas 5 °C (4 nedēļas), T_{50} bija 130 dienas 1.0 mM un 95 dienas 10.0 mM GS. Arī uzdīgušo sēklu skaits pēdējā gadījumā nepārsniedza 10%.

Embrija un sēklas garuma attiecība (E:S) salīdzinājumā ar kontroli būtiski palielinājās ($p < 0.0001$) pēc divu mēnešu inkubēšanas visos inkubēšanas temperatūras variantos. E:S attiecība bija būtiski ($p < 0.0001$) lielāka variantos ar augstāku temperatūru, t.i. 15 un 20/10 °C (3.-9. attēls).

Novērtējot embrija relatīvo garumu ballēs, pirmajos stratifikācijas (5 °C) mēnešos konstatēja nelielas izmaiņas salīdzinājumā ar kontroli (neinkubētām sēklām), savukārt, sākot ar ceturto mēnesi embrija relatīvais garums strauji palielinājās (3.-10. attēls).

4. Diskusija

4.1. Pētīto sugu sēklu organiskā miera perioda veidi

Secinājumus par darbā pētīto augu sēklu miera periodu izdarīja pēc konstatētām dīgšanas īpatnībām, saskaņā ar Nikolajevas / *Baskin* un *Baskin* klasifikācijā noformulētiem sēklu OMP veidu kritērijiem – dīgtspējas ievākšanas laikā, aukstās stratifikācijas un GS ietekmes uz dīgšanu, ūdens uzņemšanas dinamikas, kā arī, *E. maritimum* gadījumā, pēc embrija relatīvā izmēra. Eksperimentu rezultātus salīdzināja ar literatūrā pieejamo informāciju un ar sēklu informācijas datubāzes (SID) datiem (Royal Botanic Gardens Kew 2008).

Sēklu nespēja uzņemt ūdeni bez skarifikācijas *Anthyllis maritima* gadījumā norāda uz fizisko sēklu OMP, kas ir raksturīga tauriņziežu (Fabaceae) dzimtas augu pazīme (Nikolaeva *et al.* 1985; Baskin, Baskin 2004). Iegūtie rezultāti saskan ar SID nopublicētiem datiem, kuri liecina par augsto dīgtspēju un skarifikācijas (mehāniskās vai ķīmiskās) nepieciešamību *Anthyllis* ģints sēklām. Fiziskais OMP atšķir *A. maritima* sēklas no pārējām pētītajām sēklām, jo lielā mērā nosaka dīgšanas stratēģiju – lai pētītu kāda faktora ietekmi, jāņem vērā sēklapvalka noteiktais ierobežojums dīgšanai. Rezultāti, kurus ieguva laboratorijas apstākļos, diedzējot sēklas pēc mehāniskās skarifikācijas, dod tikai daļēju priekšstatu par to, kāda ir attiecīgā faktora (ši darba kontekstā – vides osmotiskā potenciāla) ietekme uz dīgšanu un dīgstu parādīšanos (*seedling emergence*).

Eryngium maritimum gadījumā var runāt par morfofizioloģisko OMP, jo nogatavošanas laikā sēklām ir salīdzinoši mazs embrijs (E:S svārstās no 0.16 līdz 0.2) un pirms dīgšanas ir nepieciešama aukstā stratifikācija. Detalizētāka iegūto rezultātu analīze ir izdalīta apakšnodaļā „*Eryngium maritimum* sēklu dīgšanas fizioloģija un dīgšanas salīdzinājums sēklām no divām Latvijas populācijām“).

Tā kā *L. loeselii*, *L. vulgaris* un *T. palustre* sākotnējais uzdīgušo sēklu skaits bija daudz zemāks par 90 - 95% (3.-1. tabula), sēklas uzskatīja par miera periodā esošām. Lēno ūdens uzņemšanu *L. loeselii* gadījumā var saistīt ar OMP izpausmi (Nikolaeva *et al.* 1985). SID nav pieejami dati par *L. loeselii* dīgšanu, *T. palustre* ir norādīta augsta (80%) dīgtspēja bez iepriekšējās stratifikācijas (bet diedzējot mainīgā temperatūrā, 33/19 °C). *L. vulgaris* sēklu diedzēšanas eksperimentu rezultāti kopumā saskan ar SID pieejamo informāciju – lai gan datubāzē norādītā dīgtspēja nestratificētām sēklām (78%, pēc četrus nedēļas stratifikācijas 2 °C – 89%) ir augstāka, salīdzinājumā ar šeit aprakstīto eksperimentu

rezultātiem. Līdzīgi kā *E. maritimum* gadījumā, šo atšķirību var skaidrot ar iespējamām atšķirībām starp dažādām *L. vulgaris* sēkļu populācijām.

L. loeselii sēkļu dīgtspēja palielinājās GS₃ ietekmē, un *T. palustre* sēkļu dīgtspēja palielinājās viena un divu mēnešu ilgās aukstās stratifikācijas ietekmē. Abos gadījumos var secināt, ka šo sugu sēklām ir raksturīgs nedziļais fizioloģiskais OMP.

Aukstās stratifikācijas ietekme uz *L. vulgaris* sēklām liecina par nedziļo fizioloģisko OMP, taču tas ir izteikts mazākā mērā, nekā *L. loeselii*, ko parāda sēkļu spēja uzdīgt bez iepriekšējās apstrādes. Jāpiemin, kā pēc literatūras datiem *Linaria* ģints sugu sēklām ir raksturīgs fizioloģiskais OMP, kura dziļums variē atkarībā no sugas (Nikolaeva *et al.* 1985). Sēkļu spēja reaģēt uz apgaismojumu, ko konstatēja *L. vulgaris* sēklām, ir raksturīga nedziļajam fizioloģiskajam OMP – turpmākie pētījumi varētu parādīt, vai ilgstošas stratifikācijas rezultātā šī prasība pēc apgaismojuma pazūd. Jūtīgums pret apgaismojumu nepiemīt *L. loeselii* sēklām, kas savukārt, saskan ar secinājumu par dziļāku OMP izpausmi šīm sēklām.

T. maritima gadījumā uzdīgušo sēkļu skaits bija zemāks par 80%, kas liecina par to, ka daļai sēkļu bija OMP (3.-1. tabula). Masuda un līdzautori (1999) raksta, ka *T. maritima* sēkļu dīgšanai ir nepieciešama aukstā stratifikācija un norāda zemu sākotnējo (bez stratifikācijas) uzdīgušo sēkļu skaitu (0 - 2%). Šajā pētījumā svaigi ievāktajām *T. maritima* sēklām uzdīgušo sēkļu skaits sasniedza 60% (3.-1. tabula). Pretstatā tam, SID nopublicētie dati liecina par augsto dīgtspēju *T. maritima* – 100% sasniegti bez iepriekšējās apstrādes (GS vai stratifikācijas). Minētās atšķirības var būt saistītas ar sēkļu izcelsmi (atšķirībām starp populācijām, kas ir jo vairāk iespējams, ņemot vērā lielu ģeogrāfisko attālumu), taču pastāv atšķirības arī sēkļu uzglabāšanas veidā un ir iespējamas atšķirības sēkļu gatavības pakāpē. Neskatoties uz to, var secināt ka *T. maritima* sēklām var izpausties fizioloģiskais OMP.

Abu *Triglochin* sugu sēklas nebija jutīgas pret GS, kas saskan ar Khan un Ungar (2001) veiktā pētījuma rezultātiem. Svaigi ievāktu sēkļu dīgtspēja (līdz 60 %) liecina par nedziļo OMP, minētais jutīguma trūkums ir saistīts nevis ar dziļu OMP izpausmi, bet ar konkrēto sugu sēkļu īpatnību; iespējams, ka tajās ir aktīva cita GS forma.

J. balticus sēklām nenovēroja OMP. Diedzēšanas eksperimentu rezultāti saskan ar SID datiem par augsto dīgtspēju šīs sugas sēklām, atkarībā no diedzēšanas temperatūras tā bija 85 - 100%).

Sēkļu OMP ir ne tikai kvalitatīva, bet arī kvantitatīva pazīme. Ja konkrētajai sugai ir (kvalitatīvi) raksturīga OMP izpausme, tā var atšķirīgi izpausties dažādu populāciju sēklām. Pētot OMP izpausmi, ir svarīgi nodalīt konkrētās sēklas fizioloģisko stāvokli no OMP izpausmes sēkļu populācijā. Katrai konkrētajai sēklai OMP izpausme mainās laikā un atkarībā no vides apstākļiem. Bez tam, sēkļu populācijai ir raksturīgs noteikts OMP izpausmes sadalījums (ģenētiski, kā arī vides apstākļu noteikts sēkļu nogatavošanas laikā). Līdz ar to, noteiktā laikā un noteiktos apstākļos veikts diedzēšanas testa rezultāts (uzdīgušo sēkļu skaits) parāda rezultējošo lielumu no šiem faktoriem,

raksturojot „vidējo“ OMP izpausmi sēklu populācijā noteiktā brīdī. Skaitliskais lielums, kuru pieņem kā sliekšni OMP noteikšanai, ir neizbēgami patvaļīgs un ir atkarīgs no priekšzināšanām par konkrētās sugas dīgšanas bioloģiju un vides ietekmi uz dīgšanu.

Pētījuma rezultātā ir noteikts sēklu OMP veids un dziļums vairākām piekrastes sugām, kas var kalpot kā pamats turpmākiem pētījumiem. *T. maritima*, *L. vulgaris* un *E. maritimum* gadījumos iegūtie rezultāti atšķiras no literatūras datiem, kas norāda uz iespējamam reģionālām atšķirībām, kas var būt ģenētiskas un/vai vides apstākļu noteiktas.

4.2. *Eryngium maritimum* sēklu dīgšanas fizioloģija un dīgšanas salīdzinājums sēklām no divām Latvijas populācijām

Eksperimentu rezultāti parādīja, ka gan aukstā stratifikācija, gan apstrāde ar GS palielina *E. maritimum* sēklu dīgšanu līdz 90%. Tas ir saskaņā ar daļu no citu autoru pētījumu rezultātiem (*Royal Botanic Gardens Kew* 2008), savukārt, daļa no autoriem ziņoja, ka sēklu dīgspēja līdzīgos diedzēšanas apstākļos nepārsniedza 40% (Walmsley, Davy 1997; Curle *et al.* 2006). Atsevišķos gadījumos rezultātus ir grūti salīdzināt tādēļ, ka nav pieminēta tukšo sēklu (augļu) proporcija. Ir parādīts, ka sēklu dīgspēja būtiski ($p < 0.05$) palielinās, aukstās stratifikācijas garumam palielinoties līdz trīs un četriem mēnešiem (3.-8. attēls, A). Tas ir pretrunā ar cita pētījuma rezultātiem, kur stratifikācijas ilguma palielināšanās vairāk par sešām nedēļām vairāk nepalielināja dīgspēju (Walmsley, Davy 1997).

Sēklu dīgspēja bija visaugstāka pēc četru mēnešu stratifikācijas. Sākot ar ceturto stratifikācijas mēnesi novēroja arī vislielāko embriju proporciju ar augstu attīstības pakāpi (3.-10. attēls). Bet variantos, kuros sēklas stratificēja divu vai trīs mēnešu garumā sēklas, kuras nebija uzdīgušas pirmajā diedzēšanas mēnesī neuzdīga arī pēc trīs diedzēšanas mēnešiem. Tas nozīmē, ka dīgšana nenotiek pat pēc ilgstošas inkubēšanas 25/10 °C temperatūrā, ja aukstuma ietekme nav bijusi pietiekama. Līdzīgi, sēklas, kuras apstrādāja ar GS šķīdumu ar vismazāko koncentrāciju neuzdīga variantos, kuros nav bijusi iepriekšēja siltā stratifikācija (3.-8. attēls).

Iepriekšējo pētījumu autori ziņoja, ka *E. maritimum* sēklas var uzdīgt pēc siltās stratifikācijas (25 °C temperatūrā) tikai tad, ja diedzēšanas temperatūra ir pietiekami zema 15/5 °C) (Walmsley, Davy 1997). Dīgspējas palielināšanās GS ietekmē (3.-8. attēls B) nozīmē, ka GS var aizvietot auksto stratifikāciju vai aukstuma ietekmi. Sēklu informācijas datubāze SID (*Royal Botanic Gardens Kew* 2008) dati liecina par to, ka līdz 83% sēklu dīgst pēc 56 dienu (t.i. apmēram divu mēnešu) ilgas aukstās stratifikācijas un apstrādes ar 250 mg l⁻¹ GS (kas atbilst 0.7 mM un ir salīdzināms ar 1.0 variantu šajā pētījumā).

GS ietekme izpaužas tikai pēc noteikta inkubācijas perioda, ko parāda lēna dīgšana sēklām, kuras diedzēja bez iepriekšējās stratifikācijas un tas, ka stratifikācija palielināja T₅₀ ar GS apstrādātām sēklām. Neskatoties uz to, ka viena mēneša siltā stratifikācija pirms aukstās stratifikācijas

neietekmēja dīgspēju, siltā stratifikācija palielināja gan dīgšanas ātrumu (samazināja T_{50}), gan sēklu jutīgumu pret zemākām GS koncentrācijām (3.-8. attēls B). Dīgšanu veicinošais efekts var būt saistīts ar ātrāku sēklu embriju attīstību augstākā temperatūrā (3.-9. attēls).

Izmaiņas embriju sadalījumā klasēs aukstās stratifikācijas ietekmē parāda, ka embriju attīstība notiek nevienmērīgi (3.-10. attēls). Pirmo divu stratifikācijas mēnešu laikā embriju proporcija 1.-3. klasēs paliek aptuveni nemainīga. Pēc pieciem un sešiem aukstās stratifikācijas mēnešiem, lai gan vairāk nekā 50% embriju pārvietojās uz 5.-6. klasi, daļa palika 2. klasē (3.-10. attēls). Daļa no *E. maritimum* sēklām uzdīgst tikai otrajā gadā pēc izplatīšanās (Curle *et al.* 2007). Iespējams, tas notiek tāpēc, ka embriju attīstības pakāpe un/vai fizioloģiskais stāvoklis ir nevienmērīgi sadalīti sēklu populācijā. Ir hipotēze, ka sēklu populācijā daļai sēklu ir morfoloģiskais miera periods un embriji sāk augt uzreiz pēc ūdens uzņemšanas, bet daļai sēklu ir morfofizioloģiskais miera periods (Adams *et al.* 2011). Sēklām ar morfofizioloģisko miera periodu ir nepieciešama ne tikai sēklu inkubēšana embrija augšanai labvēlīgos apstākļos, bet arī fizioloģisko OMP sastāvdaļu pārtraucošā ietekme. Iespējams, ka atšķiras arī fizioloģiskās OMP sastāvdaļas dziļuma pakāpe.

Ir interesanti salīdzināt sēklu dīgšanu un embriju attīstību *E. maritimum* un citai čemurziežu dzimtas sugai, podagras gārsai (*Aegopodium podagraria*). *A. podagraria* sēklu embriji, līdzīgi, ir nepilnīgi attīstīti sēklu nogatavošanās laikā, embriju attīstībai un OMP pārtraukšanai ir nepieciešama aukstā stratifikācija (Vandelook *et al.* 2009). Abām sugām sēklu inkubēšana siltumā (23 °C *A. podagraria* gadījumā, 20/10 °C *E. maritimum* gadījumā) pirms aukstās stratifikācijas veicina dīgšanu, bet *E. maritimum* sēklām iepriekšējā inkubēšana siltumā neietekmēja kopējo uzdīgušo sēklu skaitu. Savukārt, *A. podagraria* sēklām apstrāde ar GS neizraisīja dīgšanu (Vandelook *et al.* 2009). Iespējams, ka *A. podagraria* sēklām piemīt dziļāks OMP un tādēļ GS ietekme nav pietiekama, lai izraisītu dīgšanu, kā tas notiek *E. maritimum* sēklām. Tas, ka izolētiem embrijiem veidojās hlorofils un auga saknīte, parāda, ka vismaz daļa no sēklām nav dziļā fizioloģiskā OMP (Nikolaeva *et al.* 1985).

Apstrāde ar GS veicināja embriju attīstību *A. podagraria* sēklām, taču šajā pētījumā nebija pētīta GS ietekme uz *E. maritimum* embriju attīstību. Tālākos pētījumos būtu noderīgi noskaidrot, vai apstrāde ar GS sekmē embriju attīstību vai arī tikai pārtrauc fizioloģisko OMP.

Čemurziežu dzimtas augu sēklu īpašības (dīgšanas īpatnības, OMP) var atšķirties, atkarībā no sēklu izvietojuma uz auga vai čemurā (Fenner, Thompson 2005). *E. maritimum* gadījumā izvietojums uz auga (centrālās vai sānu ziedkopās) neietekmē dīgspēju, taču atšķirība sēklu izmērā ir būtiska un potenciāli var ietekmēt dīgstu izaugšanos, jo lielām sēklām ir priekšrocība gadījumos, kad tās ir apbērtas ar augsni vai smiltīm (Baskin, Baskin 1998; Hakansson 2003). Eksperimentu gaitā novēroja tendenci uz lielāku sēklu mirstību no vienas puses un ātrāku dīgšanu no otrās puses centrālo ziedkopu sēklām. Tas var būt saistīts ar to, ka centrālo ziedkopu sēklas nogatavojas agrāk, bet, lai pārlicinātos par novēroto atšķirību un tās cēloni ir nepieciešams atsevišķs eksperiments.

Ziemupes populācija atrodas tikai par 54 km tālāk uz dienvidiem, nekā Užavas populācija, tomēr Ziemupes populācijā augu virszemes daļu bojāeju novēroja agrāk, nekā Užavā. Līdzīgi, Ziemupē sēklas vājāk turējās ziedkopās, kas var liecināt par lielāku gatavības pakāpi. Daļa no Ziemupē ievāktiem augļiem bija tumši un viegli lūstoši. Lielāka sēklu mirstība diedzēšanas laikā sakrīt ar agrāku sēklu nogatavošanas laiku šajā populācijā, jo lielākā sēklu mirstība bija Ziemupes sēklām un, to vidū, sēklām no centrālajām ziedkopām. Iespējams, ka mikroklimata ietekmē Ziemupes populācijā augiem ātrāk beidzas veģetācijas sezona. Tas var ietekmēt sēklu mirstību, piemēram, agrāka augu virszemes daļu bojāeja un lielāks mitrums var palielināt mikrokopisko sēņu infekciju vai saprofitisko sēņu darbību (uz sausiem stublājiem un lapām konstatēja *Alternaria* sp. sēņu sporas; ģints noteikšana Dr. biol. E. Vimba, mutisks ziņojums). Sēklu bojājumu un mirstības cēloņu un to saistības ar klimatiskajiem apstākļiem noteikšana ir viens no turpmāko pētījumu iespējamajiem virzieniem.

Vidējā augsnes virskārtas temperatūra Kurzemes piekrastē laika posmā no oktobra līdz martam ir zemāka par 10 °C. Aprīlī – maijā diennakts temperatūras svārstības sasniedz vērtības, kuras līdzinās *E. maritimum* sēklu dīgšanai optimālajam temperatūras režīmam (20/10 vai 25/10 °C diennakts svārstības). Tādējādi nobirušas sēklas var būt pakļautas zemai pozitīvai temperatūrai četru vai vairāk mēnešu laikā (meteoroloģisko mērījumu datus ieguva Latvijas Vides, meteoroloģijas un ģeoloģijas aģentūras mājas lapā http://www.meteo.lv/pdf_base/meteor_2008.html).

Augsnes sāļums ir potenciāli svarīgs *E. maritimum* sēklu dīgšanā. *Walmsley* un *Davy* (1997) konstatēja, ka 10 un 25 % jūras ūdens (jūras ūdens sāļums šajā gadījumā ir salīdzināms ar okeāna ūdens sāļumu) būtiski samazina dīgospēju, lai gan tā pilnībā atjaunojas pēc sēklu pārceļšanas uz destilēto ūdeni. Augsnes paraugos no Ziemupes un Užavas noteiktā augsnes šķīduma elektriskā caurlaidība (EC) ir attiecīgi, 0.25 ± 0.05 un 0.26 ± 0.04 dS m⁻¹ (*Andersone et al.* 2011), kas liecina par zemu augsnes sāļumu. Pamatojoties uz to var izvirzīt hipotēzi, ka Latvijā *E. maritimum* populācijas atrodas apstākļos, kuros augsnes sāļums neietekmē dīgšanu šo divu populāciju gadījumā, lai gan nevar izslēgt, ka būtiska var būt jūras ūdens ietekme applūšanas rezultātā, augiem, kuri aug liedagā vai kāpas pusē, kura ir vērsta pret jūru.

4.3. Bāzes dīgšanas temperatūra (T_b) kā OMP izpausmi raksturojošs lielums

Bāzes dīgšanas temperatūra (T_b) raksturo OMP izpausmi, jo parāda dīgšanai piemērotās temperatūras intervāla zemāko robežu - salīdzinot šo vērtību starp sēklu populācijām vai vienas populācijas paraugiem dažādā laikā, var novērot OMP izpausmes izmaiņas (*Pritchard et al.* 1999). Pilnīgāks raksturojums ir iespējams, aprēķinot arī maksimālo dīgšanas temperatūru (T_c). Šajā pētījumā korekti aprēķināt T_c *L. vulgaris* sēklām nebija iespējams, jo dīgšanas grafikā ieguva divus maksimumus, kā dēļ nevarēja izvēlieties pietiekamu datu punktu skaitu (vismaz trīs) regresijas analīzei (3.-5. attēls). No tā izriet, ka turpmākos pētījumos ir pēc iespējas jāpalielina temperatūras

variantu (un, līdz ar to, datu punktu) skaits, īpaši, gadījumos, kad sēklu dīgšanai piemērotās temperatūras vērtības (to intervāls) nav iepriekš zināmas.

Gan T_b vērtības, gan dīgšanas grafiks liecina par *L. vulgaris* sēklu populācijas heterogenitāti – dažādas sēklu frakcijas atšķirīgi reaģē uz stratifikāciju un diedzēšanas temperatūru (sēklu heterogenitātes ekoloģiskā nozīme ir apskatīta apakšnodaļā “Sēklu dīgšana *L. loeselii* un *L. vulgaris*: salīdzinājums un ekoloģiskā interpretācija”).

T_b ļauj objektīvāk salīdzināt atsevišķo diedzēšanas eksperimentu rezultātus un secināt par OMP izpausmes izmaiņām. Šeit ir īpaši svarīgas tieši relatīvās T_b izmaiņas un virziens, kurā notiek izmaiņas – ja apstrāde (šajā gadījumā - aukstā stratifikācija) izraisa T_b samazināšanos, var runāt par OMP pārtraukšanos.

Šajā pētījumā *L. loeselii* un *L. vulgaris* piemērā ar T_b dinamikas novērojumu palīdzību ir noskaidrots arī abu sugu OMP veids un tā tips – otrā (b) tipa nedziļais fizioloģiskais OMP (1.-3. attēls).

Turpmāko pētījumu virziens var būt saistīts ar sīkāku dažādu sēklu frakciju izpēti abām *Linaria* sugām un OMP izpausmi tajās, lai noteiktu, vai OMP izpausme ir atkarīga no sēklas nogatavošanas laika. Šāda saistība izskaidrotu lielāku sēklu heterogenitāti *L. vulgaris* sēklām, jo šai sugai ir raksturīgs ilgāks ziedēšanas periods un, līdz ar to, lielāka atšķirība starp vides apstākļiem sēklu nogatavošanas laikā. Šāda īpašība potenciāli var sekmēt jauno biotopu kolonizēšanu un ir viens no sugas plasticitātes veidiem. Vēl viena īpašība, kura atbilst noturīgo nezāļu kritērijiem, ir sēklu spēja dīgt zemā temperatūrā un, līdz ar to, agri pavasarī (Hakansson 2003; Pysek *et al.* 2007). Rezultāti parāda, ka stratifikācijas ietekmē *L. vulgaris* sēklas iegūst spēju dīgt tuvu 0 °C.

Eksperimentā ar vairākām *Linaria* sugām T_b un T_c izmainījās ne tikai stratifikācijas, bet arī NaCl ietekmē (3.-3., 3.-4. tabula). Pirmkārt, tas parāda iespējamo veidu, kādā var kvalitatīvi un kvantitatīvi raksturot NaCl un kopumā sāļuma vai osmotiskā potenciāla ietekmi uz sēklām. Otrkārt, rezultāti norāda uz saistību starp stratifikācijas un NaCl efektu, kas ir saskaņā ar priekšstatu par temperatūras un ūdens potenciāla savstarpējo saistību dīgšanā, kurš ir pamatā hidrotermālā laika modeļiem (skat. literatūras apskatā, apakšnodaļa “Hidrotermālā laika modelis”).

No diedzēšanas eksperimentiem nevar izdarīt secinājumus par vides faktoru iedarbības mehānismiem. Iespējams, temperatūra (stratifikācija) un pazemināts osmotiskais potenciāls tiešā veidā iedarbojas uz dažādiem fizioloģiskiem mehānismiem, savukārt šie mehānismi ietekmē vienus un tos pašus dīgšanu regulējošus procesus.

Promila un *Kumar* (2000) pētījumā ar *Vigna radiata* sēklām un dīgstiem konstatēja, ka NaCl ietekmē samazinās ūdens saturs dīgļlapās, kas kavē metabolismu un rezerves vielu mobilizāciju. Līdzīgi, temperatūras iedarbība (gan stratifikācijas, gan dīgšanas temperatūras gadījumā) var būt saistīta ar rezerves vielu mobilizēšanu – iespējams, ar fitohormonu starpniecību. Jāatzīmē, ka *V. radiata* pieder pie tauriņziežu dzimtas, kuriem ir raksturīgs embrijs ar rezerves vielas uzkrājošām

dīgļlapām un endospermas nav vai tā ir reducēta. Vieni un tie paši regulācijas mehānismi (fitohormonu, fitohroma darbība) var atšķirīgi darboties dažādu tipu sēklās, kā arī sēklās, kuras atrodas dažādā fizioloģiskā stāvoklī. Jāatzīmē, ka cietes un cukuru metabolisms var būt noteicošie procesi arī sēklās, kurās pārsvarā kā rezerves vielas uzkrājas eļļas, jo šādās sēklās eļļu sadalīšanās (rezervju mobilizācija) sākas pēc saknītes parādīšanas, t.i. jau dīgsta attīstības laikā (Bewley, Black 1994). Līdz ar to, var runāt par dīgšanu regulējošo mehānismu vienotību dažādu sugu sēklās.

4.4. Sēklu dīgšana *Linaria loeselii* un *L. vulgaris*: salīdzinājums un ekoloģiskā interpretācija

Minimālās dīgšanas temperatūras (T_b) pazemināšanās pēc aukstās stratifikācijas norāda uz to, ka abām *Linaria* sugām ir raksturīgs otrā tipa fizioloģiskais miera periods (Baskin, Baskin 1998) (1.-3. attēls). Tādējādi, dīgšana nenotiek uzreiz pēc sēklu izplatīšanās rudenī, izņemot *L. vulgaris* sēklu frakciju, kurai neizpaužas OMP. Tā ir ieprogrammēta pavasarī, pēc OMP pārtraukšanas zemās temperatūras ietekmē ziemā. Šāda dīgšanas stratēģija ir izteiktāka *L. loeselii* gadījumā. Ņemot vērā *L. vulgaris* sēklu populācijas heterogenitāti un spēju dīgt bez stratifikācijas, var pieļaut iespēju, ka šīs sugas sēklas var uzdīgt arī rudenī un atbilstošos klimatiskajos apstākļos pārziemot. Tas palielina sugas ekoloģisko plastiskumu un, līdz ar to, dīgstu iespēju ieaugties jaunajos biotopos. *L. loeselii* gadījumā šī varbūtība ir ļoti maza, kas ir saistīts arī ar izteikti ierobežotu šīs sugas izplatības areālu. Diedzēšanas eksperiments, kurā sēklas sākumā stratificēja augstākā temperatūrā, ļauj novērtēt iespējamo nogatavošanas laika efektu uz OMP pārtraukšanos un sēklu dīgšanu. Tā, sēklas, kuras stratificēja 10 °C, spēj uzdīgt 15 °C temperatūrā pēc par astoņām nedēļām īsāka aukstās stratifikācijas perioda, nekā sēklas, kuras neizgāja inkubāciju 10 °C (atbilstoša temperatūras ietekme dabā var būt uzbriedušām sēklām atrodoties augsnē rudenī).

L. vulgaris sēklām varēja paredzēt vienmērīgu T_b samazināšanos palielinoties stratifikācijas laikam, taču pēc četrus nedēļus ilgās stratifikācijas novētoja T_b palielināšanos salīdzinājumā ar kontroles variantu, t.i. bez stratifikācijas (3.-3. tabula). Ņemot vērā to, ka bez stratifikācijas spēj uzdīgt tikai daļa no sēklām (3.-5. attēls), var izvirzīt hipotēzi, ka pēc stratifikācijas varēja uzdīgt cita sēklu frakcija, bet tajā frakcijā, kura spēj dīgt bez stratifikācijas, OMP izpausme palielinājās, iespējams, iestājoties sekundārajam OMP.

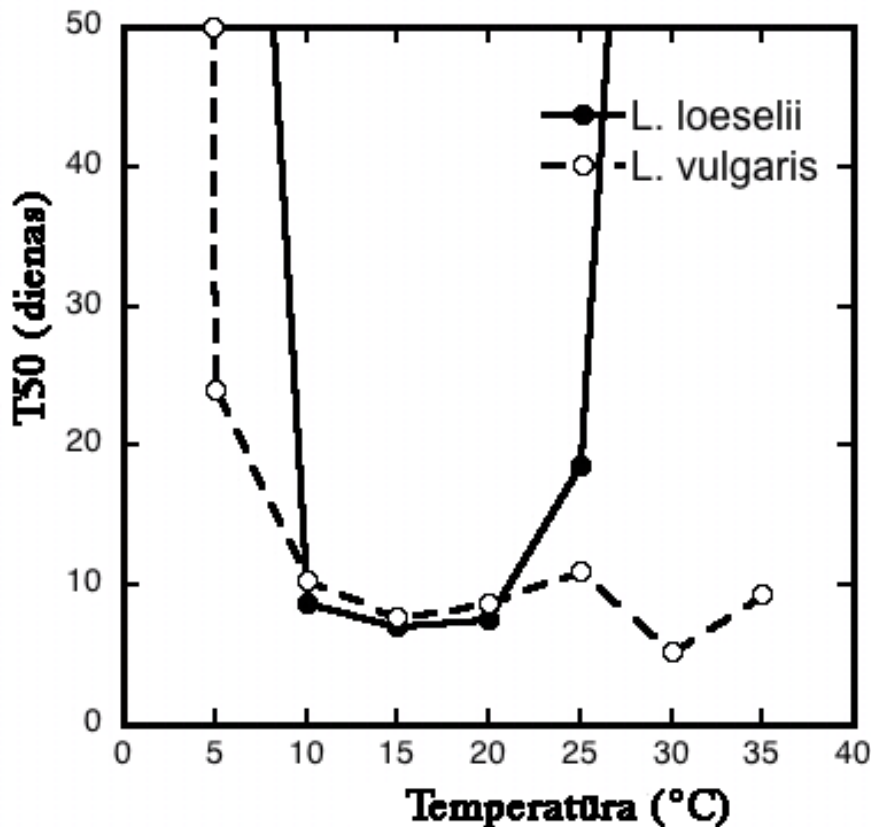
Rezultāti liecina par to, ka inkubēšana 10 °C temperatūrā samazināja sēklu OMP izpausmi, salīdzinājumā ar sēklām, kuras izgāja tikai auksto stratifikāciju, taču nepārtrauca OMP pilnībā. Pēc ilgākas stratifikācijas 5 °C temperatūrā šī ietekme samazinājās. Variantā, kurā sēklas stratificēja 5 °C 20 nedēļas, iepriekšējās inkubēšanas 10 °C ietekme vairāk izpaudās augstākā temperatūrā (3.-6. attēls C). Neskatoties uz novērotām atšķirībām uzdīgušo sēklu skaitā, T_b variantos ar iepriekšējo inkubēšanu neatšķirās no T_b variantos bez tās, izņemot variantus ar 12 nedēļu stratifikāciju (3.-2. tabula). Iegūtos rezultātus var interpretēt kā heterogenitātes izpausmi arī *L. loeselii* sēklu populācijā. Uz to norāda arī dīgšanas spējas atšķirības starp variantiem, kuros sēklas stratificēja 12 un 20 nedēļas (3.-5. attēls). Taču šī heterogenitāte ir izteikta mazāk, nekā *L. vulgaris* sēklām, un, lai noteiktu atšķirību

būtiskumu ir nepieciešams veikt eksperimentu vairākos atkārtojumos.

Viens no heterogenitātes cēloņiem ir ģenētiski noteiktās sēklu īpašības, kurām ir raksturīgs noteikts sadalījums katrā sēklu populācijā. Heterogenitāti sekmē arī vides ietekme sēklu nogatavošanas laikā (Fenner, Thompson 2005). *L. vulgaris* augiem ir raksturīgs ilgāks ziedēšanas periods un, līdz ar to, arī sēklas nogatavojas dažādos apstākļos (apgaisojums, temperatūra, mitruma režīms).

Sēklu populācijas heterogenitāte ir nozīmīga augiem, kuri aug biotopos ar mainīgiem apstākļiem. Piemēram, linu (*Linum*) un *Penstemon* sēklām aukstā stratifikācija pārtrauca OMP vienā sēklu frakcijā, bet padziļināja to citā frakcijā, nedīgstošām sēklām izveidojot noturīgu sēklu banku (Allen, Meyer 1998). Roberts (1986) ziņoja par noturīgas sēklu bankas veidošanos *L. vulgaris*, taču ir nepieciešams atsevišķi noteikt sēklu bankas noturību (pastāvēšanas ilgumu) konkrētos biotopos.

Iegūto datu interpretāciju atvieglo dīgšanas raksturlīknes izveide. Raksturlīkne parāda sakarību starp dīgšanas temperatūru un dīgšanas ātrumu un raksturo sugas sēklu dīgšanas stratēģiju (Grime *et al.* 1981). Atšķirība starp dīgšanai piemērotās temperatūras intervāliem *L. vulgaris* un *L. loeselii* sēklām pēc stratifikācijas ir parādīta 4.-1. attēlā. *L. vulgaris* sēklas spēj uzdīgt zemākā temperatūrā, kas sekmē augu izaugšanos un dod priekšrocību, salīdzinot ar augiem, kuru sēklas dīgst vēlāk. Spēja dīgt agri veģetācijas sezonas sākumā sekmē nezāļu izaugšanos (Hakansson 2003), kā arī invazīvo



4.-1. attēls. Laiks līdz 50% sēklu uzdīgšanai (T50) *Linaria loeselii* un *L. vulgaris* sēklām atkarībā no dīdzēšanas temperatūras. Sēklas dīdzēja pēc 20 nedēļu stratifikācijas 5 °C

sugu izplatīšanos – piemēram, Mantegaci latvāņa (*Heracleum mantegazzianum*) gadījumā (Pysek *et al.* 2007).

L. vulgaris gadījumā ir atsevišķi jāpēta ģeneratīvās vairošanas ietekmi uz sugas izplatīšanos jaunos biotopos. Sēklu nozīmi gan izplatīšanās, gan jau esošo populāciju pieaugumā bieži lielākā mērā nosaka nevis dīgspēja, bet dīgstu ieaugšanās, kas ir lielā mērā atkarīga no konkurējošām sugām attiecīgajā biotopā (Turnbull *et al.* 2000). Smilšu kāpām ir raksturīga augsta dīgstu mirstība (Maun 2009), kas var novērst *L. vulgaris* izplatīšanos šajā biotopā. Tajā pašā laikā, ja biotopa apstākļi ir labvēlīgi ieaugšanai, šīs sugas spēja dīgt plašā temperatūras intervālā var sekmēt tās izplatīšanos.

Diedzēšanas eksperimentu rezultāti norāda uz to, ka *L. loeselii* sēklu dīgšana ir adaptēta konkrētiem klimatiskajiem apstākļiem, atbilstoši šīs sugas šaurajam Ziemeļu izplatības areālam (dabīgā atlase sekmē dīgšanu pavasarī, kad dīgsti var izvairīties no pārāk zemas temperatūras).

Gan *L. vulgaris*, gan *L. loeselii* ir pielāgotas augšanai atklātos biotopos, bet *L. loeselii* ir sastopama tikai piekrastē. Līdzīgas izplatības īpatnības ir aprakstītas *L. thymifolia* un dažu citu Francijas Dienvidrietumu piekrastes kāpu endēmo sugu sēklām (Berghen 1964). Autors izvirzīja hipotēzi, ka šīs atklāto biotopu sugas, vai to priekšteču sugas, bija izplatītas plašākā teritorijā. Palielinoties mežu platībai pēc apledošanas atkāpšanas, to izplatības areāls sašaurinājās līdz piekrastei, kur izveidojās sugas vai pasugas. Tās ir pielāgotas augšanas apstākļiem kāpās, kur tās var izvairīties no konkurences, kura ir intensīvāka citos biotopos (Berghen 1964).

L. vulgaris gadījumā pastāv iespēja, ka dīgšanas īpatnības atšķiras dažādās populācijās, īpaši ņemot vērā plašo ģeogrāfisko izplatību. Tā, pētījums ar četrus mērenā klimata augu sugu sēklu populācijām parādīja, ka atkarībā no sugas var būt atšķirības dīgšanā un sēklu OMP ne tikai starp populācijām, kuras nāk no viena Zviedrijas reģiona dažādām vietām, bet arī dažādos gados ievāktām populācijām (Andersson, Milberg 1998). Atšķirības var noteikt ziedēšanas laiks un veģētācijas sezonas ilgums, kā arī dabīgā atlase pēc dīgstu attīstībai piemērotā laika. No otras puses, dīgšanas īpatnības var palikt nemainīgas sinntropām sugām, kuru izplatīšanos lielā mērā nosaka cilvēka darbība (Thompson 1970). Līdz ar to, būtu lietderīgi noteikt atšķirības starp ģeogrāfiski attālām un tuvākām *L. vulgaris* populācijām, to skaitā sēklu populācijām no atšķirīgiem biotopiem.

4.5. Saistība starp augam raksturīgo biotopu un NaCl ietekmi uz dīgšanu

Atšķirības dažādu sugu sēklu sālsizturībā raksturo gan to spēja uzdīgt sāls ietekmē, gan dīgšanas atjaunošanās pēc sāls noskalošanas. Atkarībā no sēklu spējas dīgt sāls klātbūtnē un dīgšanas atjaunošanas, pētītās sugas var pieskaitīt dažādiem sēklu tipiem pēc Woodell (1985) klasifikācijas.

L. vulgaris un *A. maritima* sēklas atbilst pirmajam tipam: NaCl būtiski inhibē dīgšanu un dīgšana neatjaunojas līdz kontroles līmenim pēc sāls iedarbības pārtraukšanas. *J. balticus*, *T. maritima* un *T. palustre* var pieskaitīt pie otrā tipa, jo NaCl inhibē dīgšanu, bet pēc skalošanas dīgšana pilnībā atjaunojas (3.-1. attēls).

Woodell (1985) savā pētījumā parādīja saistību starp sugas biotopu un tās sēklu sālsizturību. Savukārt Baskin un Baskin (1998), apkopojot daudzu pētījumu rezultātus, norāda uz to, ka sāls koncentrācijas, kuras samazina uzdīgušo sēklu skaitu līdz 10% no kontroles, ir ļoti atšķirīgas dažādām sāļo augtņu sugām. Tādējādi, sēklu sālsizturību nevar viennozīmīgi sasaistīt ar sāļuma līmeni biotopā kopumā.

Apstākļi, kuri ietekmē dīgšanu – temperatūra, ūdens pieejamība un sāļums vidē – var mainīties sezonāli. Ja dīgšanai labvēlīgs periods (sezona) sakrīt ar to sezonu, kurā sāļums pazeminās, sēklām nav nepieciešama liela sālsizturība dīgšanas laikā. Līdz ar to, lai izprastu sakarību starp vides sāļumu uz sēklu sālsizturību, būtu svarīgi noteikt, kad dabīgajos apstākļos notiek konkrētās sugas sēklu dīgšana un kāds ir tajā brīdī vides sāļums attiecīgajā mikrolaukumā (*microsite*), novērtējot to atbilstošā mērogā.

Jāpiemin, ka dīgšanas intensitātes samazināšanās vai neatgriezeniska (pilnīgi vai daļēji) inhibēšana sāļuma ietekmē var būt saistīta ar sēklu novecošanu (*seed ageing*), kas nav tas pats, kas dzīvotspējas zudums, tomēr novecošanās paātrina tā iestāšanos. Piemēram, saulespuķu (*Helianthus annuus*) sēklām sāļuma ietekme var veicināt dīgšanas intensitāti (*priming effect*), vai, otrādi, izraisa sēklu novecošanu, atkarībā no temperatūras un sāļuma iedarbības ilguma. Abos gadījumos sāļums dažādi ietekmē sēklu lipīdu organizāciju, neietekmējot to mobilizāciju (Walters *et al.* 2005).

Eksperimentu rezultāti parāda, ka aukstās stratifikācijas ietekmē pieaug *L. vulgaris* sēklu spēja uzdīgt NaCl klātbūtnē. Salīdzinājumā ar nestratificētām sēklām, kuru dīgšanu inhibēja 100 mM NaCl, pēc stratifikācijas nebija atšķirības uzdīgušo sēklu skaitā starp kontroli un 100 mM NaCl (3.-3. un 3.-4. tabula). Tas norāda uz to, ka sālsizturība sugas noteiktās robežās ir saistīta ar OMP izpausmes dziļumu – pilnīgi vai daļēji pārtraucoties OMP stratifikācijas ietekmē, sālsizturība pieaug. Šādu parādību novēroja arī citu sugu sēklām (Baskin, Baskin 1998). *Brassica juncea* sēklām aukstā stratifikācija mazina sāļuma ietekmi, kas ir saistīts ar izmaiņām šķīstošo cukuru un minerālelementu saturā sēklā (Sharma, Kumar 1999). Tāpat kā sāļuma samazināšanās vidē, arī sēklu sālsizturības palielināšanās aukstuma ietekmē var sekmēt augu, un konkrēti – *L. vulgaris* – ieaugšanos piekrastes biotopos. Augsnes sāļuma sezonālās dinamikas novērojumi un turpmākie pētījumi par sēklu dīgšanu piekrastes vidē var palīdzēt noskaidrot šo abu faktoru nozīmi konkrēto sugu bioloģijā.

Pētīto sugu starpā ir spēkā likumsakarība, ka tiešā jūras ūdens ietekmē esošo biotopu (liedags, piekrastes mitrājs) sugu sēklām – *J. balticus*, *T. palustre*, *T. maritima* – piemīt lielāka sālsizturība, nekā kāpu sugām – *L. vulgaris*, *A. maritima*. Lai novērtētu šī secinājuma universālo nozīmi piekrastes augu bioloģijas izpratnei, turpmākos pētījumos ir nepieciešams, pirmkārt, salīdzināt vairāku sugu sēklu īpašības, to skaitā, sugas no dažādām klasēm un dzimtām; otrkārt, pētīt sēklu dīgšanu gan laboratorijā, gan *in situ*, lai pārlicinātos par iegūto rezultātu atbilstību šo augu bioloģijai.

Diedzēšanas eksperimentu rezultāti parādīja, ka dažos gadījumos PEG inhibēja dīgšanu vairāk, nekā NaCl (3.-2., 3.-3. attēls). Maksimālās PEG koncentrācijas gadījumā (128 mM) pastāv iespēja,

ka PEG izraisītā ūdens pieejamības samazināšanās nebija salīdzināma ar NaCl izraisīto – dažādas osmotiskā potenciāla noteikšanas metodes parāda nozīmīgi atšķirīgu rezultātu (Steuter *et al.* 1981). Tomēr atšķirības novēroja arī zemākās koncentrācijās (attiecīgi 200 mM NaCl un 64 mM PEG), kurām osmotiskā potenciāla vērtības ir tuvas (ap -1.0 MPa) neatkarīgi no noteikšanas metodes, kas liecina par iegūto rezultātu patiesumu.

Gan NaCl, gan PEG izraisa vides osmotiskā potenciāla pazemināšanos, taču to iedarbības veidi ir atšķirīgi – PEG gadījumā primārais var būt nevis osmotisks efekts, bet šķīduma koloidālo īpašību izmaiņas un izmaiņas ūdens potenciāla matricas komponentē Ψ_m (*matric potential*) (Zhang *et al.* 2010). Pētījuma autori konstatē, ka miežu (*Hordeum vulgare*) sēklu lielāka spēja dīgt NaCl šķīdumā, nekā izotoniskā PEG šķīdumā ir saistīta ar sēklu spēju uzņemt NaCl jonus, šādi palielinot arī ūdens uzņemšanu. Taču tas ir iespējams tikai tad, ja sēklām piemīt izturība pret NaCl joniem, kā tas, noteiktās robežās, ir miežu sēklām. Sēklu spēja izolēt jonus (vakuolā vai piesaistot cietei) ir ierobežota, līdz ar to, ir svarīgs šūnas metabolisma izturīgums pret joniem (Zhang *et al.* 2010).

Almansouri un līdzautori (2001) izskaidro lielāku PEG ietekmi uz dīgšanu, salīdzinājumā ar NaCl un manitolu, ar to, ka sēklas spēj uzņemt gan NaCl, gan manitolu. Tādējādi, līdz noteiktai robežai šīs vielas kompensē pazemināto vides osmotisko potenciālu. Savukārt, PEG gadījumā šāda kompensācija nevar notikt. Līdzīgi tam, *Ougeinia dalbergioides* sēklas 24 h laikā uzņem vairāk mitruma (% no sauso sēklu masas) NaCl šķīdumā, nekā PEG šķīdumā ar līdzīgu osmotisko potenciālu (Uniyal, Nautiyal 1998). Var izdarīt pieņēmumu, ka sēklām, kuras ir pielāgojušās dīgt vairāk vai mazāk paaugstināta sāļuma apstākļos, var būt izveidojušies dažādi izturības mehānismi pret Na^+ un Cl^- (kā arī citiem joniem). Tādējādi, sāļu jonu uzņemšana līdz noteiktai robežai netraucē sēklu dīgšanai. Šādu efektu parādījā miežu sēklām, kuru dīgšanu PEG inhibēja vairāk, nekā NaCl, savukārt NaCl šķīdumā diedzētās sēklas uzkrāja Na^+ jonus (Zhang *et al.* 2010). Netiešā veidā Na^+ jonu nozīmi osmoregulācijā parādīja pētījums ar *Cakile maritima* augiem (Debez *et al.* 2004), taču katras konkrētas sugas gadījumā ir jāņem vērā tas, ka sāls izturības pamats var atšķirties sēklās un pieaugšajos augos (Abogadallah *et al.* 2010). Iespējams, ka būtisks ir arī endogēno osmoregulatoru saturs un ka tieši tādēļ eksogēno osmoregulatoru (prolīns, glicīnbetaīns) iedarbība sekmē dīgšanu sāls stresa apstākļos.

Ir gadījumi, kad NaCl samazina ūdens uzņemšanu vairāk, nekā izoosmotisks PEG šķīdums (Katembe *et al.* 1998). Ir iespēja, ka samazināta spēja dīgt PEG šķīdumā, īpaši salīdzinoši lielā koncentrācijā (t.i. ar atbilstošu osmotisko spiedienu sākot ar -1.0 MPa), var būt saistīta ar samazinātu skābekļa piekļuvi sēklām (Naidoo, Naicker 1992). Pēdējā gadījumā būtiska loma var būt diedzēšanas metodei – substrātā, virs vai starp filtrpapīra slāņiem vai, kā citētajā pētījumā, diedzēšana tieši šķīdumā. NaCl izraisa būtiskāku negatīvu efektu uz proteīnu sintēzi lēcu (*Lens culinaris*) sēklām, nekā PEG šķīdums pat ar nelielu osmotisko potenciālu (Dell'Aquila 2000).

Dīgšanas atjaunošanās pēc NaCl un citu sāļu ietekmes var raksturot jonu toksisko ietekmi uz

konkrētām sēklām, īpaši salīdzinājumā ar osmotiski neitrālo vielu šķīdumiem ar vienādu osmotisko potenciālu (izoosmotiskiem). Temperatūra var ietekmēt ne tikai dīgšanu noteiktā sāls koncentrācijā, bet arī dīgšanas atjaunošanos pēc sāls ietekmes (Khan, Ungar 1997). Dīgšanas inhibēšanu sāļuma ietekmē var izraisīt ne tikai ierobežota ūdens uzņemšana, bet jonu uzkrāšanās un tās izraisītās fizioloģiskās izmaiņas sēklā (membrānu stabilitātes samazināšanās, tonoplasta jonu kanālu darbības traucējumi) (Zhang *et al.* 2010). Gan temperatūra, gan fizioloģiski aktīvie savienojumi (piem. fitohormoni), gan citu elementu joni potenciāli var ietekmēt šādu jonu fizioloģisko iedarbību. Lai noteiktu, vai pēc sāls tiešās iedarbības pārtraukšanas saglabājas sāļuma ietekmē notikušas fizioloģiskās izmaiņas, būtu jāpārbauda dažādu temperatūras režīmu ietekme uz sēklām pēc pārceļšanas uz destilēto ūdeni. Tas ļaus noteikt, vai ir notikusi nobīde minimālās, maksimālās un optimālās dīgšanas temperatūras vērtībās.

Sālsizturība ir saistīta ne tikai ar sēklu metabolisma īpatnībām, bet arī ar to morfoloģiju. Pētījumā ar halofīta *Suaeda salsa* sēklām, kurām ir raksturīgs dimorfisms, autori konstatēja, ka tās sēklas, kuras spēj dīgt lielākā NaCl koncentrācijā, uzņem vairāk mitruma. Uzņemtā mitruma daudzums samazinās, palielinoties NaCl koncentrācijai un, atbilstoši tam, samazinās uzdīgušo sēklu skaits (Li *et al.* 2005a). Savukārt, sēklām, kuru dīgšanu inhibēja salīdzinoši mazāka NaCl koncentrācija, ūdens uzņemšana nebija atkarīga no NaCl koncentrācijas un bija kopumā mazāka, nekā otrā veida sēklām pat kontroles apstākļos (bez NaCl). Var secināt, ka apstākļos bez NaCl dīgšanai pietika ar salīdzinoši nelielu uzņemtā ūdens daudzumu (apmēram 50% no sākotnējā, sauso sēklu svara), taču NaCl klātbūtnē pieprasījums pēc ūdens pieauga – sēklas, kuras spēja uzņemt vairāk ūdens, spēja arī uzdīgt lielākā NaCl koncentrācijā. Tas nozīmē, ka skaidrojot NaCl ietekmi uz dīgšanu, ir jāņem vērā gan sēklas iekšējais sastāvs, gan sēklapvalka īpašības, jo tie vienlaicīgi nosaka ūdens uzņemšanas daudzumu un dinamiku. Iespējams, ka viena no atšķirībām starp diviem sēklu tipiem ir jutīgums pret ABS, kura ir samazināta sāls izturīgajām sēklām. Otrā veida sēklām šo jutīgumu var samazināt augšanas regulatori, tādi kā GS un etilēns. Iespējams, ka NO un nitrīta stimulējošā iedarbība uz *S. salsa* sēklām NaCl klātbūtnē ir saistīta ar gaismas iedarbību, kura šajā pētījumā ir parādīta nepārprotami.

Izturība pret vides sāļumu (ne tikai pazeminātu osmotisko potenciālu, bet arī sāls jonu ietekmi) var būt saistīta ar daudzpusīgiem pielāgojumiem sēklas metabolismā. Lai parādītu, kādi pielāgojumi ir sēklu atšķirīgas izturības pret sāļumu pamatā (atbilstoši Woodell izdalītajiem tipiem), būtu interesanti salīdzināt radniecīgu halofītisku un nehalofītisku sugu sēklu atbildes reakcijas uz paaugstinātu sāļumu un vienādā mērā pazeminātu osmotisko potenciālu bez NaCl jonu efekta.

Šajā darbā ir noteikta sāļuma ietekme uz dažādu dzimtu sugu sēklām un, līdz ar to, ir izveidots pamats turpmākiem detalizētākiem pētījumiem par osmotiskā potenciāla ietekmi uz piekrastes augu dīgšanu. Darbā iegūtie rezultāti parāda saistību starp dažādu piekrastes augu sēklu sālsizturību un tiem raksturīgo biotopa veidu. Ir noteikta sēklu OMP saistība ar sāļuma ietekmi, kas savukārt, ir svarīga atziņa sēklu dīgšanas ekoloģijas pētījumiem mērenā klimata apstākļos.

5. Secinājumi

1. Pētīto augu sēklām ir konstatēti sekojošie organiskā miera perioda veidi: nedziļais fizioloģiskais miera periods *Triglochin maritima*, *Triglochin palustre*, *Linaria vulgaris* un *Linaria loeselii* sēklām, fiziskais miera periods *Anthyllis maritima* sēklām un morfofizioloģiskais miera periods *Eryngium maritimum* sēklām. *Juncus balticus* sēklām miera periods nav konstatēts.
2. Minimālā dīgšanas temperatūra samazinās aukstās stratifikācijas ietekmē *Linaria loeselii*, *Linaria vulgaris* un *Linaria canadensis* sēklām un paaugstinās NaCl ietekmē *Linaria amethystea* un *Linaria arenaria* sēklām.
3. *Linaria loeselii* sēklu miera periods ir salīdzinoši dziļāks, nekā *Linaria vulgaris* sēklu miera periods. *Linaria vulgaris* sēklām ir raksturīga lielāka heterogenitāte miera perioda izpausmē un plašāks dīgšanai piemērotās temperatūras intervāls.
4. *Eryngium maritimum* sēklām ir konstatēts morfofizioloģiskais miera periods. Aukstā stratifikācija palielina sēklu dīgspēju, pēc četrus mēnešus aukstās stratifikācijas uzdīga līdz 90% sēklu. Embrija relatīvā izmēra palielināšanās notiek gan aukstās, gan siltās stratifikācijas laikā. Siltā stratifikācija palielina dīgšanas intensitāti un sēklu jutību pret giberelskābi.
5. Vislielākā sālsizturība ir konstatēta *Triglochin palustre*, *Triglochin maritima* un *Juncus balticus* sēklām, kuras atbilst 2. tipam sēklu sālsizturības klasifikācijā. *Anthyllis maritima* un *Linaria vulgaris* sēklām piemīt mazāka sālsizturība, tās atbilst 1. tipam. Starp pētītajām sugām lielāka sālsizturība piemīt piekrastes mitrājos un liedagā augošām augu sugām.

6. Aizstāvēšanai izvirzītās tēzes

1. Dažādu augu sugu dīgšanas īpatnību raksturojošo lielumu (minimālā un maksimālā dīgšanas temperatūra, dīgšanas intensitāte) salīdzinājums ļauj noteikt atšķirības sugu ģeneratīvās vairošanas stratēģijā un sekmē izpratni par to izplatību noteicošiem faktoriem.
2. Vides osmotiskā potenciāla ietekme uz piekrastes augu sēklu dīgšanu var būt atšķirīga, atkarībā no osmotiskā potenciāla pazemināšanas cēloņa.
3. Dīgšanas minimālās un maksimālās temperatūras vērtības var izmantot, lai raksturotu sēklu organiskā miera perioda pārtraukšanos, diedzēšanas temperatūras un vides osmotiskā potenciāla ietekmi uz dīgšanu, kā arī lai noteiktu dažādu dīgšanu ietekmējošo faktoru mijiedarbību.

7. Pateicības

Izsaku pateicību promocijas darba vadītājam *Dr. habil. biol.* profesoram Ģedertam Ieviņam par palīdzību promocijas darbā izstrādē un vērtīgiem komentāriem. Kā arī izsaku pateicību LU Bioloģijas fakultātes Augu fizioloģijas katedras darbiniekiem *Dr. biol.* docentei Mārai Vikmanei, *Dr. biol.* Unai Andersonei, *Dr. biol.* Dacei Megrei par padomiem, palīdzību un atbalstu. Pateicos VAAS sēkļu testēšanas laboratorijas darbiniekiem par praktisko padomu sniegšanu metožu apgūšanā un LVMI „Silava“ darbiniecei Agnesei Gailītei par palīdzību sēkļu uzglabāšanā. Īpaši pateicos *Dr. Robin Probert* un citiem *Millenium Seed Bank (RBG Kew)* darbiniekiem par apmācību un praktisko palīdzību eksperimentu veikšanā.

Pateicos *Dr. biol.* Inetai Samsonei un *Dr. biol.* Dacei Kļaviņai par būtisku palīdzību teksta kvalitātes uzlabošanā.

Darbs ir izstrādāts ar Eiropas Sociālā fonda (projekts „Atbalsts doktora studijām Latvijas Universitātē“, līguma Nr. 2009/0138/1DP/1.1.2.1.2/09/IPIA/VIAA/004) atbalstu. Pētījumus veica LU projekta „Bioloģiskais pamats reto uz aizsargājamo sugu saglabāšanai: jūras piekrastes zona“ ietvaros (LU 23). Eksperimenti *Millenium Seed Bank* laboratorijā ir veikti ar *Erasmus Student Placement* mūžizglītības programmas atbalstu.

8. Literatūras saraksts

- Abogadallah G.M., Serag M.M., El-Katouny T.M., Quick W.P. 2010. Salt tolerance at germination and vegetative growth involves different mechanisms in barnyard grass (*Echinochloa crusgalli* L.) mutants. *Journal of Plant Growth Regulation*. 60: 1-12;
- Adams C.A., Baskin J.M., Baskin C.C. 2011: Using size-class structure to monitor growth of underdeveloped embryos in seeds of three *Aristolochia* species: implications for seed ecology. *Seed Science Research*. 21: 159-164;
- Alekseeva H.A. 1981. Embriju šūnu ultrastruktūras izmaiņas sēklu miera perioda pārtraukšanas procesā. Grāmatā: Temperatūras un fitohormonu loma sēklu miera perioda pārtraukšanā, 130 - 137; L. Nauka (krievu valodā);
- Ali-El-Keblawy, Al-Ansari F., Al-Rawai A. 2005. Effects of dormancy regulating chemicals on innate and salinity induced dormancy in the invasive *Prosopis juliflora* (Sw.) DC. shrub. *Plant Growth Regulation*. 46: 161-168;
- Ali-Rachedi S., Bouinot D., Wagner M-H., Bonnet M., Sotta B., Grappin P., Jullien M. 2004. Changes in endogenous abscisic acid levels during dormancy release and maintenance of mature seeds: studies with the Cape Verde Islands ecotype, the dormant model of *Arabidopsis thaliana*. *Planta*. 219: 479-788;
- Allen P. 2003. When and how many? Hydrothermal models and the prediction of seed germination. *New Phytologist*. 158: 1-9;
- Allen P.S., Meyer S.M. 1998. Ecological aspect of seed dormancy loss. *Seed Science Research*. 8: 183 - 191;
- Almansouri M., Kinet J.-M., Lutts S. 2001. Effect of salt and osmotic stresses on germination in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Plant and Soil*. 231: 231-243;
- Alvarado V., Bradford J.K. 2002. A hydrothermal time model explains the cardinal temperatures for seed germination. *Plant, Cell and Environment*. 25: 1061-1069;
- Andersone U., Druva-Lusite I., Ievina B., Karlsons A., Nečajeva J., Samsone I., Ievinsh G. 2010: The use on nondestructive methods to assess a physiological status and conservation perspectives of *Eryngium maritimum* L. *Journal of Coast Conservation* DOI 10.1007/s11852-010-0139-7;
- Andersson L., Milberg P. 1998. Variation in seed dormancy among mother plants, populations and

- years of seed collection. *Seed Science Research*. 8: 29-38;
- Anuradha S., Rao S. 2001. Effect of brassinosteroids on salinity stress induced inhibition of seed germination and seedling growth of rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Growth Regulation*. 33: 151-153;
- Baeza M.J., Vallejo V.R. 2006. Ecological mechanisms involved in dormancy breakage in *Ulex parviflorus* seeds. *Plant Ecology*. 183: 191-205;
- Bair N.B., Meyer S.E., Allen P.S. 2006. A hydrothermal after-ripening time model for seed dormancy loss in *Bromus tectorum* L. *Seed Science Research*. 16: 17-28;
- Baleroni C. R. S., Ferrarese M. L. L., Ferrarese-Filho O. 2000. Lipid accumulation during canola seed germination in response to cinamic acid derivatives. *Biologia Plantarum*. 43: 313-316;
- Baskin C.C., Baskin J.M. 1998. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. San Diego Academic Press. 600 lpp;
- Baskin J.M., Baskin C.C. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research*. 14: 1-16;
- Baskin J.M., Baskin C.C. 2008. Some considerations for adoption of Nikolaeva's formula system into seed dormancy classification. *Seed Science Research*. 18: 131-137;
- Batak I., Devic M., Giba Z., Grubisic D., Poff K.L., Konjevic R. 2002. The effects of potassium nitrate and NO-donors on phytochrome A- and phytochrome B-specific induced germination of *Arabidopsis thaliana* seeds. *Seed Science Research*. 12: 253-259;
- Berghen C.V. 1964. Notes sur la vegetation du sud-ouest de la France I. - La vegetation des dunes mobiles. *Bulletin du Jardin botanique de l'État a Bruxelles*. 34: 519-525;
- Bethke P.C., Gubler F., Jacobsen J.V., Jones R.L. 2004. Dormancy of *Arabidopsis* seeds and barley grains can be broken by nitric oxide. *Planta*. 219: 847-855;
- Bethke P. C., Libourel I. G. L., Jones R. L. 2006. Nitric oxide reduces seed dormancy in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*. 57: 517-526;
- Bewley J.D. 1997. Seed germination and dormancy. *Plant Cell*. 9: 1055-1066;
- Bewley J.D., Black M. 1994. *Seeds: Physiology of development and germination*. New York: Plenum Press. 460 p.;
- Black M., Bewley J.D., Halmer P. eds. 2006 *The encyclopaedia of seeds: science, technology and uses*. Wallingford, UK: CABI. 828 p.;
- Bogatek R., Gniazdowska A., Zakrzewska W., Oracz K., Gawronski S.W. 2006. Allelopathic effects of sunflower extracts on mustard seed germination and seedling growth. *Biologia Plantarum*. 50: 156-158;
- Bouwmeester H.J., Karssen C.M. 1993. „Annual changes in dormancy and germination in seeds of *Sisymbrium officinale* (L.) Scop.“ *New Phytologist*. 124: 179-191;
- Brady S. M., McCourt P. 2003. Hormone cross-talk in seed dormancy. *Journal of Plant Growth*

- Regulation. 22: 25-31;
- Brandel M. 2005. The effect of stratification temperatures on the level of dormancy in primary and secondary dormant seeds of two *Carex* species. *Plant Ecology*. 178: 163-169;
- Castro de R.D., Zheng X., Bergervoet J.H.W., Vos de C.H.R., Bino R.J. 1995. Tubulin accumulation and DNA replication in imbibing tomato seeds. *Plant Physiology*. 109: 499-504;
- Cernac A., Andre C., Hoffmann-Benning S., Benning C. 2006. WRI1 is required for seed germination and seedling establishment. *Plant Physiology*. 141: 745-757;
- Chen S.S.C. 1970. Action of light and gibberellic acid on the growth of excised embryos from *Phacelia tanacetifolia* seeds. *Planta*. 95: 336-340;
- Chen S.-Y., Chien C.-T., Chung J.-D., Yang Y.-S., Kuo R.-S. 2007. Dormancy-break and germination in seeds of *Prunus campanulata* (Rosaceae): role of covering layers and changes in concentration of abscisic acid and gibberellins. *Seed Science Research*. 17: 21-32;
- Chiwocha S.D.S., Cutler A.J., Abrams S.R., Ambrose S.J., Yang J., Ross A.R.S., Kermode A.R. 2005. The *etr1-2* mutation in *Arabidopsis thaliana* affects the abscisic acid, auxin, cytokinin and gibberellin metabolic pathways during maintenance of seed dormancy, moist-chilling and germination. *The Plant Journal*. 42: 35-48;
- Cooke J., Cooke B., Gifford B. 2002. Loblolly pine seed dormancy: constraints to germination. *New Forests*. 23: 239-256;
- Corbineau F., Bianco J., Garello G., Come D. 2002. Breakage of *Pseudotsuga menziesii* seed dormancy by cold treatment as related to changes in seed ABA sensitivity and ABA levels. *Physiologia Plantarum*. 114: 313-319;
- Curle C.M., Stabbetorp O.E., Nordal I. 2007. *Eryngium maritimum*, biology of a plant at its northernmost localities. *Nordic Journal of Botany*. 24: 617-628;
- Debeaujon I., Peeters A.J.M., Léon-Kloosterziel K.M., Koornneef M. 2001. The *TRANSPARENT TESTA12* gene of *Arabidopsis* encodes a multidrug secondary transporter-like protein required for flavonoid sequestration in vacuoles of the seed coat endothelium. *Plant Cell*. 13: 853-871;
- Debeaujon I., Koornneef M. 2002. Gibberellin requirement for *Arabidopsis* seed germination is determined both by testa characteristics and embryonic abscisic acid. *Plant Physiology*. 122: 415-424;
- Debez A., Ben Hamed K., Grignon C., Abdelly C. 2004. Salinity effects on germination, growth, and seed production of the halophyte *Cakile maritima*. *Plant and Soil*. 262: 179-189;
- Dell'Aquila A. 2000. Effect of combined salt and heat treatments on germination and heat-shock protein synthesis in lentil seeds. *Biologia Plantarum*. 43: 591-594;
- Derkx M. P. M., Vermeer E., Karssen C. M. 1994. Gibberellins in seeds of *Arabidopsis thaliana*: biological activities, identification and effects of light and chilling on endogenous levels. *Plant Growth Regulation*. 15: 223-234;

- Duan D., Liu X., Khan M. A., Gul B. 2004. Effects of salt and water stress on the germination of *Chenopodium glaucum* L., seed. Pakistan Journal of Botany. 36: 793-800;
- Escudero A., Albert M.J., Pita J.M., Perez-Garcia F. 2000. Inhibitory effects of *Artemisia herba-alba* on the germination of the gypsophyte *Helianthemum squamatum*. Plant Ecology. 148: 71-80;
- Fenner M., Thompson K. 2005. The ecology of seeds. Cambridge University Press. 264 p.;
- Finch-Savage W.E., Leubner-Metzger G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. New Phytologist. 171: 501-523;
- Galenieks P. (red.) 1953 - 1959. Latvijas PSR flora, 4 sējums. Rīga: Latvijas Valsts Izdevniecība;
- Garcia-Mora M.R., Gallego-Fernandez J.B., Garcia-Novo F. 1999. Plant functional types in coastal foredunes in relation to environmental stress and disturbance. Journal of Vegetation Science. 10: 27-34;
- Gerjets T., Scholefield D., Foulkes M.J., Lenton J.R., Holdsworth M.J. 2010. An analysis of dormancy, ABA responsiveness, after-ripening and pre-harvest sprouting in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) caryopses. Journal of Experimental Botany. 61: 597-607;
- Gold K., Hay F. 2008. Millennium Seed Bank Project Technical Information Sheet_09. Royal Botanic Gardens, Kew;
- Gomez-Cadenas A., Zentella R., Walker-Simmons M.K., Ho T-H. D. 2001. Gibberellin/abscisic acid antagonism in barley aleurone cells: site of action of the protein kinase PKABA1 in relation to gibberellin signaling molecules. Plant Cell. 13: 667-679;
- Gonai t., Kawahara S., Tougou M., Satoh S., Hashiba T., Hirai N., Kawaide H., Kamiya Y., Yoshioka T. 2004. Abscisic acid in the thermoinhibition of lettuce seed germination and the enhancement of its catabolism by gibberellin. Journal of Experimental Botany. 55: 111-118;
- Gonzalez-Garcia M.P., Rodriguez D., Nicolas C., Rodriguez P.L., Nicolas G., Lorenzo O. 2003. Negative regulation of abscisic acid signaling by the *Fagus sylvatica* FsPP2C1 plays a role in seed dormancy regulation and promotion of seed germination. Plant Physiology. 133: 135-144;
- Grappin P., Bouinot D., Sotta B., Miginiac E., Jullien M. 2000. Control of seed dormancy in *Nicotiana plumbaginifolia*: post-imbibition abscisic acid synthesis imposes dormancy maintenance. Planta. 210: 279-285;
- Grime J. ., Mason G., Curtis A.V., Rodman J., Band S.R. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. Journal of Ecology. 69: 1017-1059;
- Gul B., Khan M.A. 2003. Effect of growth regulators and osmotica in alleviating salinity effects on the germination of *Salicornia utahensis*. Pakistan Journal of Botany. 35: 877-886;
- Gulzar S., Khan M.A. 2001. Seed germination of a halophytic grass *Aeluropus lagopoides*. Annals of Botany. 87: 319-324;
- Gulzar S., Khan M.A. 2002. Alleviation of salinity-induced dormancy in perennial grasses. *Biologia Plantarum*. 45: 617-619;

- Gulzar S., Khan M.A., Ungar I.A. 2001. Effect of salinity and temperature on the germination of *Urochondra setulosa* (Trin.) C. E. Hubbard. *Seed Science and Technology*. 29: 21-29;
- Gurusinghe S.H., Cheng Z., Bradford K.J. 1999. Cell cycle activity during seed priming is not essential for germination advancement in tomato. *Journal of Experimental Botany*. 50: 101-106;
- Hakansson S. 2003. *Weeds and Weed Management on Arable Land – An Ecological Approach*. CABI Publishing, Wallingford, UK, 274 pp;
- Hendricks S.B., Taylorson R.B. 1974. Promotion of seed germination by nitrate, nitrite, hydroxylamine, and ammonium salts. *Plant Physiology*. 54: 304-309;
- Hilhorst H.W.M., 1990. Dose-response analysis of factors involved in germination and secondary dormancy of seeds of *Sisymbrium officinale*. II. Nitrate. *Plant Physiology*. 94: 1096-1102;
- Hilhorst H.W.M., Karssen C.M. 1992. Seed dormancy and germination: the role of abscisic acid and gibberellins and the importance of hormone mutants. *Plant Growth Regulation*. 11: 225-238;
- Horvath D.P., Anderson J.V., Chao W.S., Foley M.E. 2003. Knowing when to grow: signals regulating bud dormancy. *Trends in Plant Science*. 9: 534-540;
- Hsiao A. I.-H., Vidaver W. 1971. Water content and phytochrome-induced potential germination responses in lettuce seeds. *Plant Physiology*. 47: 186-188;
- Hsiao A. I., Quick W. A. 1997. Roles of soluble sugars in protecting phytochrome- and gibberellin A₃-mediated germination control in skotodormant lettuce seeds. *Journal of Plant Growth Regulation*. 16: 141-146;
- Igbinosa I., Okonkwo S.N.C. 1991. Studies in seed germination of cowpea witchweed (*Striga gesneroides*) and its effect on cowpea (*Vigna radiata*). *Proceedings of Fifth International Symposium on parasitic weeds*, Ransom J.K., Musselman L.J., Worsham A.D., Parker C. (Eds.), 24 - 30 June 1991, Nairobi, Kenya;
- Juan R., Pastor J., Fernandez I. 1999. Morphological and anatomical studies of *Linaria* species from Southwest Spain: seeds. *Annals of Botany*. 84: 11-19;
- Karlsson L.M., Tamado T., Milberg P. 2008. Inter-specific comparison of seed dormancy and germination of six annual *Asteraceae* weeds in an ecological context. *Seed Science Research*. 18: 35-45;
- Karssen C.M., Zagorski S., Kepczynski J., Groot S.P. 1989. Key role for endogenous gibberellins in the control of seed germination. *Annals of Botany*. 63: 71-80;
- Katembe W. J., Ungar I. A., Mitchell J. P. 1998. Effect of salinity on germination and seedling growth of two *Atriplex* species (Chenopodiaceae). *Annals of Botany*. 82: 167-175;
- Kebreab E., Murdoch A. J. 1999. A quantitative model for loss of primary dormancy and induction of secondary dormancy in imbibed seeds of *Orobancha* spp. *Journal of Experimental Botany*. 50: 211 - 219;
- Kepczynski J., Corbineau F., Come D. 1996. Responsiveness of *Amaranthus retroflexus* seeds to

- ethephon, 1-aminocyclopropane 1-carboxylic acid and gibberellic acid in relation to temperature and dormancy. *Plant Growth Regulation*. 20: 259-265;
- Kepeczynski J., Kepeczynska E. 1997. Ethylene in seed dormancy and germination. *Physiologia Plantarum*. 101: 720-726;
- Kepeczynski J., Bihun M., Kepeczynska E. 2006. Implication of ethylene in the release of secondary dormancy in *Amaranthus caudatus* L. seeds by gibberellins or cytokinin. *Plant Growth Regulation*. 48: 119-126;
- Kermode A.R. 2005. Role of abscisic acid in seed dormancy. *Journal of Plant Growth Regulation*. 24: 319-344;
- Khan M.A., Gul B., Weber D.J. 2001a. Seed germination in relation to salinity and temperature in *Sarcobatus vermiculatus*. *Biologia Plantarum*. 45: 133-135;
- Khan M.A., Gul B., Weber D.J. 2001b. Seed germination characteristics of *Halogeton glomeratus*. *Canadian Journal of Botany*. 79: 1189-1194;
- Khan M.A., Gul B., Weber D.J. 2002. Improving seed germination of *Salicornia rubra* (Chenopodiaceae) under saline conditions using germination-regulating chemicals. *Western North American Naturalist*. 61: 101-105;
- Khan M.A., Gul B., Weber D.J. 2004. Action of plant growth regulators and salinity on seed germination of *Ceratoides lanata*. *Canadian Journal of Botany*. 82: 37-42;
- Khan M.A., Gulzar S. 2003a. Light, salinity, and temperature effects on the seed germination of perennial grasses. *Biologia Plantarum*. 45: 617-169;
- Khan M.A., Gulzar S. 2003b. Germination responses of *Sporobolus ioclados*: a saline desert grass. *Journal of Arid Environments*. 53: 387-394;
- Khan M.A., Ungar I.A. 1997. Alleviation of seed dormancy in the desert forb *Zygophyllum simplex* L. from Pakistan. *Annals of Botany*. 80: 395-400;
- Khan M.A., Ungar I.A. 2001. Seed germination of *Triglochin maritima* as influenced by salinity and dormancy relieving compounds. *Biologia Plantarum*. 44: 301-303;
- Khan M.A., Ungar I.A., Gul B. 2003. Alleviation of salinity-enforced seed dormancy in *Atriplex prostrata*. *Pakistan Journal of Botany*. 35: 906-921;
- Koller D., Mayer A.M., Poljakoff-Mayber A., Klein S. 1962. Seed germination. *Annual Review of Plant Physiology*. 13: 437-464;
- Kondo T., Sato C., Baskin J.M., Baskin C.C. 2006. Post-dispersal embryo development, germination phenology, and seeds dormancy in *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii* (Liliaceae s. str.), a perennial herb of the broadleaved deciduous forest in Japan. *American Journal of Botany*. 93: 849-859;
- Kranner I., Birtic S., Anderson K.M., Pritchard H. 2006. Glutathione half-cell reduction potential: a universal stress marker and modulator of programmed cell death? *Free Radical Biology and*

- Medicine. 40: 2155 - 2165;
- Kranner I., Roach T., Beckett R.P., Whitaker C., Minibayeva F.V. 2010. Extracellular production of reactive oxygen species during seed germination and early seedling growth in *Pisum sativum*. *Journal of Plant Physiology*. 167: 805-811;
- Lang G.A., 1987. Dormancy: a new universal terminology. *Horticultural Science*. 22: 817-820;
- Latvijas Sarkanā grāmata. 2003. 3. daļa. Vaskulārie augi;
- Leopold A.C. 1983. Volumetric components of seed imbibition. *Plant Physiology*. 73: 677-680;
- Leubner-Metzger G. 2005. β -1,3-Glucanase gene expression in low-hydrated seeds as a mechanism for dormancy release during tobacco after-ripening. *Plant Journal*. 41: 133-145;
- Li W., Liu X., Khan M.A. 2005a. The effect of plant growth regulators, nitric oxide, nitrate, nitrite and light on the germination of dimorphic seeds of *Suaeda salsa* under saline conditions. *Journal of Plant Research*. 118: 207-214;
- Li W., Liu X., Khan M.A., Kamiya Y., Yamaguchi S. 2005b. Hormonal and environmental regulation of seed germination in flaxweed (*Descurainia sophia*). *Plant Growth Regulation*. 45: 199-207;
- Martin A.C. 1946. The comparative internal morphology of seeds. *American Midland Naturalist*. 36: 513-660;
- Masuda M., Maki M., Yahara T. 1999. Effects of salinity and temperature on seed germination in a Japanese endangered halophyte *Triglochin maritimum* (Juncaginaceae). *Journal of Plant Research*. 112: 457 - 461;
- Matilla A.J. 2000. Ethylene in seed formation and germination. *Seed Science Research*. 10: 11-126;
- Matilla A., Gallardo M., Puga-Hermida M.I. 2005. Structural, physiological and molecular aspects of heterogeneity in seeds: a review. *Seed Science Research*. 15: 63-76;
- Maun A. 2009. *The biology of coastal sand dunes*. Oxford University Press, USA. 288 p.;
- Mo B., Bewley J.D. 2003. The relationship between beta-mannosidase and endo-beta-mannanase activities in tomato seeds during and following germination: a comparison of seed populations and individual seeds. *Journal of Experimental Botany*. 54: 2503-2510;
- Moterle L.M., Lopes P.C., Braccini A.L., Scapim C.A. 2006. Germinacao de sementes e crescimento de plantulas de cultivares de milho-pipoca submetidas ao estresse hidrico e salino. *Revista Brasileira de Sementes, Pelotas*. 28: 169-176;
- Naidoo G., Naicker K. 1992. Seed germination in the coastal halophytes *Triglochin bulbosa* and *Triglochin striata*. *Aquatic Botany*. 42: 217-229;
- Necajeva J., Ievinsh G. 2008. Seed germination of six coastal plant species of the Baltic region: effect of salinity and dormancy-breaking treatments. *Seed Science Research*. 18: 173-177;
- Nezamdoost T., Tamaskani F., Abdolzadeh A., Sadeghipour H.R. 2009. Lipid mobilization, gluconeogenesis and ageing-related processes in dormant walnut kernels during moist chilling and warm incubation. *Seed Science Research*. 19: 91-101;

- Nikolaeva M.G., Ļaščuk S.F. 1981. Temperatūras un aerācijas nozīme sēklu primārā miera perioda regulācijā. Grāmatā: Temperatūras un fitohormonu loma sēklu miera perioda pārtraukšanā, 6 - 32; L. Nauka (krievu valodā);
- Nikolaeva M.G., Rasumova M.V., Gladkova V.N. 1985. Reference book on dormant seed germination. L. Nauka. 347 lpp. (krievu valodā);
- Nikolaeva M.G. 2001. An update of Nikolaeva's seed dormancy classification system and its relevance to the ecology, physiology, biogeography and phylogenetic relationships of seed dormancy and germination. *Botanicheskii Zhurnal*. 86: 1–14;
- Obroucheva N.V. 1999. Seed germination, a guide to the early stages. Leiden, 158 lpp.;
- Ooi M.K.J., Auld T.D., Whelan R.J. 2004. Delayed post-fire seedling emergence linked to season: a case study with *Leucopogon* species (Epacridaceae). *Plant Ecology*. 174: 183-196;
- Oracz K., El-Maarouf-Bouteau H., Kranner I., Bogatek R., Corbineau F., Bailly C. 2009. The mechanisms involved in seed dormancy alleviation by hydrogen cyanide unravel the role of reactive oxygen species as key factors of cellular signaling during germination. *Plant Physiology*. 150: 494 - 505;
- Pauchard A., Alaback P.B., Edlund E.G. 2003. Plant invasions in protected areas at multiple scales: *Linaria vulgaris* (Scrophulariaceae) in the west yellowstone area. *Western North American Naturalist*. 63: 416-428;
- Penfield S, Li Y., Gilday A.D., Graham S., Graham I.A. 2006. Arabidopsis ABA INSENSITIVE4 regulates lipid mobilization in the embryo and reveals repression of seed germination by the endosperm. *Plant Cell*. 18: 1887-1899;
- Poļakova E.N. 1981 Fermentu aktivitāte sēklu miera perioda pārtraukšanās un sēklu dīgšanā. Grāmatā: Temperatūras un fitohormonu loma sēklu miera perioda pārtraukšanā, 137-148; L. Nauka (krievu valodā);
- Pons T.L. 1989. Breaking of seed dormancy by nitrate as a gap detection mechanism. *Annals of Botany*. 63: 139-143;
- Pons T.L. 1991. Induction of dark dormancy in seeds: its importance for the seed bank in the soil. *Functional Ecology*. 5: 669-675;
- Pozdova L.M., Kapranova G.I. 1981. Citokinīnu un abscīzskābes aktivitātes izmaiņas miera periodā esošajās sēklās. Grāmatā: Temperatūras un fitohormonu loma sēklu miera perioda pārtraukšanā, 100 - 112; L. Nauka (krievu valodā);
- Pritchard H.W., Steadman K.J., Nash J.V., Jones C. 1999. Kinetics of dormancy release and the high temperature germination response in *Aesculus hippocastanum* seeds. *Journal of Experimental Botany*. 50: 1507–1514;
- Probert R.J., Smith R.D., Birch P. 1986. Germination responses to light and alternating temperatures in European populations of *Dactylis glomerata* L. V. The principle components of the alternating temperature requirement. *New Phytologist*. 102: 133-142;

- Probert R.J., Gajjar K.H., Haslam I.K. 1987. The interactive effects of phytochrome, nitrate and thiourea on the germination response to alternating temperatures in seeds of *Ranunculus sceleratus* L.: a quantal approach. *Journal of Experimental Botany*. 38: 1012-1025;
- Probert R.J., Dickie J.B., Hart M.R. 1989. Analysis of the effect of cold stratification on the germination response to light and alternating temperatures using selected seed populations of *Ranunculus sceleratus* L. *Journal of Experimental Botany*. 40: 293-301;
- Probert R.J. 2000. The role of temperature in the regulation of seed dormancy and germination. *Seeds: the ecology of regeneration*, edited by M. Fenner (Chapter 11), 2nd edition. CAB International;
- Probert R.J. 2003. Seed viability under ambient conditions, and the importance of drying. *Seed Conservation; turning science into practice* (Chapter 19). RBG, Kew. 1023 p;
- Probert R.J. 2010. Does slow germination have to mean presence of dormancy? *Proceedings of the Seed Ecology Conference III*. June 2010, Salt Lake City, Utah USA (abstract);
- Promila K., Kumar S. 2000. *Vigna radiata* seed germination under salinity. *Biologia Plantarum*. 43: 423-426;
- Pysek P., Cock M.J.W., Nentwig W., Ravn H.P. 2007. Master of all traits: can we successfully fight giant hogweed? *Ecology and Management of Giant Hogweed (Heracleum mantegazzianum)*. CAB International, 352 lpp.;
- Qian Y.L., Suplick M.R. 2001. Interactive effects of salinity and temperature on Kentucky bluegrass and tall fescue seed germination. *International Turfgrass Society Research Journal*. 9: 334 - 339;
- Rajjou L., Belghazi M., Huguet R., Robin C., Moreau A., Job C., Job D. 2006. Proteomic investigation of the effect of salicylic acid on *Arabidopsis* seed germination and establishment of early defense mechanisms. *Plant Cell*. 18: 1887-1899;
- Rehman S., Harris P.J.C., Bourne W.F., Wilkin J. 2000. The relationship between ions, vigour and salinity tolerance of *Acacia* seeds. *Plant and Soil*. 220: 229-233;
- Rinne P.L., Kaikuranta P.M., Schoot Ch. van der. 2001. The shoot apical meristem restores its symplasmic organization during chilling-induced release from dormancy. *Plant Journal*. 26: 249-264;
- Roberts H.A. 1986. Seed persistence in soil and seasonal emergence in plant species from different habitats. *Journal of Applied Ecology*. 23: 639-656;
- Royal Botanic Gardens Kew. 2008. Seed Information Database (SID). Version 7.1. Available from: <http://data.kew.org/sid/> (May 2008);
- Rowse H.R., Finch-Savage W.E. 2003. Hydrothermal threshold models can describe the germination response of carrot (*Daucus carota*) and onion (*Allium cepa*) seed populations across both sub- and supra-optimal temperatures. *New Phytologist*. 158: 101-108;
- Schmitz N., Abrams S.R., Kermodé A.R. 2002. Changes in ABA turnover and sensitivity that accompany dormancy termination of yellow-cedar (*Chamaecyparis nootkatensis*) seeds. *Journal of Experimental Botany*. 53: 89-101;

- Sharma P.C., Kumar P. 1999. Alleviation of salinity stress during germination in *Brassica juncea* by pre-sowing chilling treatments to seeds. *Biologia Plantarum*. 42: 451-455;
- Shinomura T. 1997. Phytochrome regulation of seed germination. *Journal of Plant Research*. 110: 151-161;
- Steuter A.A., Mozafar A., Goodin J.R. 1981. Water potential of aqueous polyethylene glycol. *Plant Physiology*. 67: 64-67;
- Stirk W.A., Gold J.D., Novak A., Strand M., van Staden J. 2005. Changes in endogenous cytokinins during germination and seedling establishment of *Tagetes minuta* L. *Plant Growth Regulation*. 47: 1-7;
- Terskikh V.V., Feurtado J.A., Ren C., Abrams S.R., Kermode A.R. 2005. Water uptake and oil distribution during imbibition of seeds of western white pine (*Pinus monticola* Dougl. ex D. Don) monitored in vivo using magnetic resonance imaging. *Planta*. 221: 17-27;
- Thanos C.A., Georghiou K., Douma D.J., Marangaki C.J. 1991. Photoinhibition of seed germination in Mediterranean maritime plants. *Annals of Botany*. 68: 469-475;
- Thompson P.A. 1970. A comparison of the germination character of species of Caryophyllaceae collected in central Germany. *Journal of Ecology*. 58: 699-711;
- Todorovic S., Giba Z., Zivkovic S., Grubisic D., Konjevic R. 2005. Stimulation of empress tree seed germination by liquid smoke. *Plant Growth Regulation*. 47: 141-148;
- Toorop P.E., Barroco R.M., Engler G., Groot S.P.C., Hilhorst H.W.M. 2005. Differentially expressed genes associated with dormancy or germination of *Arabidopsis thaliana* seeds. *Planta*. 221: 637-647;
- Trudgill D.L., Squire G.R., Thompson K. 2000. A thermal time basis for comparing the germination requirements of some British herbaceous plants. *New Phytologist*. 145: 107-144;
- Trudgill D.L., Honek A., Li D., Van Straalen N.M. 2005. Thermal time - concepts and utility. *Annals of Applied Biology*. 146: 1-14;
- Turnbull L.A., Crawley M.J., Rees M. 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos*. 88: 225-238;
- Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A., Moore D.M., Valentine D.H., Walters S.M., Webb D.A. 1972. *Flora Europaea* vol. 3, Cambridge University Press 370 lpp.;
- Ungar I.A. 2001. Seed banks and seed population dynamics of halophytes. *Wetlands Ecology and Management*. 9: 499-510;
- Uniyal R.C., Nautiyal A.R. 1998. Seed germination and seedling extension growth in *Ougeinia dalbergioides* Benth. under water and salinity stress. *New Forests*. 16: 265-272;
- Vandelook F., Van de Moer D., Van Assche J. A. 2008. Environmental signals for seed germination reflect habitat adaptations in four temperate *Caryophyllaceae*. *Functional Ecology*. 22: 470-478;
- Vandelook F., Bolle N., Van Assche J.A. 2009. Morphological and physiological dormancy in seeds of

- Aegopodium podagraria* (Apiaceae) broken successively during cold stratification. *Seed Science Research*. 19: 115-123;
- Vleeshouwers L.M., Bouwmeester H. J., Karssen C. M. 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology*. 83: 1031-1037;
- Vegis A. 1964. Dormancy in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*. 15: 185-224;
- Vert G., Nemhauser J.L., Geldner L., Hong F., Chory J. 2005. Molecular mechanisms of steroid hormone signaling in plants. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*. 21: 177-201;
- Villela F.A. 1998. Water relations in seed biology. *Scientia Agricola, Piracicaba*. 55 (Special Issue): 98-101;
- Walmsley C.A., Davy A.J. 1997. Germination characteristics of shingle beach species, effects of seed ageing and their implications for vegetation restoration. *Journal of Applied Ecology*. 34: 131-142;
- Walters C., Landre P., Hill L., Corbineau F., Bailly C. 2005. Organization of lipid reserves in cotyledons of primed and aged sunflower seeds. *Planta*. 222: 397-407;
- Williams P.M., Bradbeer J.W., Gaskin P., MacMillan J. 1974. Studies in seed dormancy VIII. The identification and determination of gibberellins A1 and A9 in seeds of *Corylus avillana* L. *Planta*. 117: 101 - 108;
- Woodell S.R.J. 1985. Salinity and seed germination patterns in coastal plants. *Vegetatio*. 61: 223-229;
- Wuest S. 2007. Vapour is the principal source of water imbibed by seeds in unsaturated soils. *Seed Science Research*. 17: 3-9;
- Xu J., Yin H., Wang W., Mi Q., Liu X. 2009. Effects of sodium nitroprusside on callus induction and shoot regeneration in micropropagated *Dioscorea opposita*. *Plant Growth Regulation*. 59: 279-285;
- Yamaguchi S., Kamiya Y. 2002. Gibberellins and light-stimulated seed germination. *Journal of Plant Growth Regulation*. 20: 369-376;
- Young J.A., Evans R.A. 1978. Barbwire russian thistle germination. *Journal of Range Management*. 32: 390-394;
- Zhang H., Shen W-B., Zhang W., Xu L-L. 2005. A rapid response of b-amylase to nitric oxide but not gibberellin in wheat seeds during the early stage of germination. *Planta*. 220: 708-716;
- Zhang H., Irving L.J., McGill C., Matthew C., Zhou D., Kemp P. 2010. The effects of salinity and osmotic stress on barley germination rate: sodium as an osmotic regulator. *Annals of Botany*. 106: 1027-1035;
- Zhong X., Nishino E., Okagami N. 2002. Temperature dependence of seedling establishment of a perennial, *Dioscorea tokoro*. *Journal of Plant Research*. 115: 55-57;
- Zia S., Khan M.A. 2002. Comparative effect of NaCl and seawater on seed germination of *Limonium stocksii*. *Pakistan Journal of Botany*. 34: 345-350.