ТРУДЫ САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО
ИНСТИТУТА ЛЕСНОГО ХОЗЯЙСТВА

www.journal.spb-niilh.ru
ISSN 2079-6080

DOI 10.21178/2079-6080.2017.2.47
УДК 630*232.315.2

Результаты экспериментов по хранению желудей *Quercus robur* L. при естественных отрицательных температурах

© А.С. Бондаренко, О.Ю. Бутенко

The results of experiments on the storage of *Quercus robur* L. acorns at natural low temperatures

A.S. Bondarenko, O.Y. Butenko (Saint Petersburg Forestry Research Institute)

Development of methods of storage of acorns of English oak (*Quercus robur* L.) under natural freezing temperatures will reduce the dependence of reforestation on the periodicity of fruiting oak and provide the conditions for storage of valuable genotypes of this tree species for a long time.

The aim of research is development storage methods oak acorns of pedunculate (*Quercus robur* L.) in the conditions of natural freezing temperatures.

It is shown that reducing the size of acorn cotyledons by reduction and reduced moisture content no influence on viability on storage under conditions of negative temperatures not natural sponge. Storage of acorns at –20 °C from day 1 up to 9 mo led to the death of seeds. Storage of acorns at –11 °C for 3-6 mo with a different of variants thawing dependence of the germination of the thawing process was not educed. Storage of acorns in refrigerate (2 °C) for 2 years, then for 3 mo at a temperature of –11 °C showed 20% germination, increasing storage life of seeds of up to 6 mo were died. Storage of acorns in refrigerate (2 °C) for 1 year, then within 6 mo at -11 °C demonstrated germination ranging from 14 to 40%. Storage of acorns for 21 mo in refrigerate (2 °C) are observed a gradual decrease in seed germination and increase of vigor of seeds.

Key words: English oak, acorns, cotyledons, seedlings, low temperature storage

Результаты экспериментов по хранению желудей *Quercus robur* L. при естественных отрицательных температурах

А.С. Бондаренко, О.Ю. Бутенко

Разработка методики хранения желудей дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) при естественных отрицательных температурах позволит снизить зависимость лесовосстановительных работ от периодичности плодоношения дуба и обеспечить условия для хранения ценных генотипов этой древесной породы в течение длительного времени.

Целью исследований являлась разработка методики хранения желудей дуба черешчатого в условиях естественных отрицательных температур.

Показано, что уменьшение размера желудей за счет редукции семядолей и снижение их влажности влияния на жизнеспособность при хранении в условиях естественных отрицательных температур не оказали. Хранение желудей при температуре –20 °С от 1 сут. до 9 мес. привело к гибели семян независимо от варианта размораживания. Хранение желудей при температуре –11 °С в течение 3-6 мес. с различными вариантами размораживания не выявило зависимости показателя всхожести от способа размораживания. Хранение желудей в кондиционируемых условиях (2 °С) в течение 2 лет, затем в течение 3 мес. при температуре –11 °С выявило 20% всхожесть, при увеличении срока хранения до 6 мес. наблюдалась полная гибель семян. Хранение желудей в кондиционируемых условиях (2 °С) в течение 1 года, затем в течение 6 мес. при температуре –11 °С продемонстрировало всхожесть в диапазоне от 14 до 40%. У желудей, хранившихся в течение 21 мес. в кондиционируемых условиях (2 °С), наблюдалось плавное снижение всхожести семян и повышение энергии прорастания.

Ключевые слова: дуб черешчатый, желуди, семядоли, сеянцы, низкотемпературное хранение

Бондаренко Александр Сергеевич – ведущий научный сотрудник НИО селекции, воспроизводства и химического ухода за лесом, канд. с.-х. наук
E-mail: asbond@mail.ru

Бутенко Олеся Юрьевна – старший научный сотрудник НИО селекции, воспроизводства и химического ухода за лесом, канд. с.-х. наук
E-mail: din_don@bk.ru

ФБУ «Санкт-Петербургский научно-исследовательский институт лесного хозяйства», 194021, Санкт-Петербург, Институтский пр., 21
тел.: (812) 552-80-26
E-mail: mail@spb-niilh.ru

Введение

Длительное хранение семян служит целям повышения продуктивности и биологической устойчивости лесных насаждений, поскольку позволяет использовать семенной материал урожайных лет. Это обеспечивает при лесовосстановлении наиболее полную реализацию генетического потенциала конкретных насаждений и получение потомства с улучшенными как фенотипическими, так и генетическими характеристиками [5, 8]. Дуб относится к видам с поздно созревающими семенами и нерегулярным периодом плодоношения [10]. Желуди характеризуются высоким содержанием крахмала и для сохранения жизнеспособности требуют высокой естественной влажности (80-90% к сухой массе), что приводит к их быстрому прорастанию уже при температуре 3-5 °С [5, 8],

Высокий уровень метаболической активности в сочетании с низкой внутриклеточной дифференциацией или отсутствием таковой приводит к тому, что потеря воды желудями немедленно ведет к снижению энергии прорастания, жизнеспособности и вызывает их гибель даже при относительно высокой влажности. Изменчивость в физиологии рекальцитрантных (чувствительных к высыханию) семян часто является внутривидовой. Содержание воды в желудях, их эмбрионах или эмбриональных осях, от года к году может существенно различаться в коллекциях одной местности и в семенном материале одного и того же происхождения в течение сезона, что подтверждает необходимость для каждого из образцов оценивать базовые параметры, такие как содержание воды, реакция на высушивание и др. [9]. Происхождение популяции, из которой берутся семена, также является важным фактором, определяющим их свойства и реакцию, то есть разница по географической широте места заготовки желудей может обусловливать существенные различия в их характеристиках [11].

Известно, что чувствительные к высыханию семена не должны быть обезвожены при хранении до степени утраты всхожести (так называемое полувпитывающее сохранение). Небольшая потеря влажности фактически стимулирует начало и прогрессирование прорастания. Для поддержания данного процесса требуется сокращение времени до момента внешнего поступления воды [12, 13].

В том случае, когда высев рекальцитрантных семян происходит не сразу после их сбора, они постепенно теряют воду со скоростью, зависящей от вида растения и морфологии. В условиях медленной потери влажности (от нескольких дней до недели или более) накапливаются повреждения от обезвоживания, и семена большинства видов теряют жизнеспособность при содержании влаги в эмбрионах и эмбриональной оси в пределах 0,8 г воды/г сухого веса [14]. Таким образом, при обработке или сохранении таких семян следует поддерживать влажность на уровне, характерном для периода их естественного созревания и опадения [13].

Во избежание пересушивания семян при долговременном хранении оно должно осуществляться в условиях повышенной относительной влажности, достигаемой на основе поддержания соответствующих условий в контейнерах. В идеале это закрытые полиэтиленовые пакеты с расположенным внутри бумажным мешком («мешок в мешке») или герметичные пластиковые емкости, соответствующие размеру образца семян [15]. Контейнеры для хранения, такие как вёдра с крышкой и внутренней сеткой должны быть простерилизованы до того, как в них будут помещены семена. Независимо от выбранного типа емкости внутрь нее необходимо поместить средства для поглощения конденсата, которые заменяют по мере увлажнения.

Температуру в хранилище необходимо поддерживать на одном уровне, чтобы минимизировать образование водяного конденсата на внутренних поверхностях контейнеров. Она должна быть предельно низкой, на грани той, которую семена могут выдержать без вредного воздействия на их жизнеспособность и энергию прорастания. Такая температура будет препятствовать выходу семян из состояния покоя и распространению грибной инфекции. Для умеренно рекальцитрантных семян это (6±2) °С [16].

Различия в способности семян переносить высушивание явились непосредственной причиной поиска возможности хранения их в условиях замораживания. При этом установлено, что не все из них выдерживают температуры ниже –10 °С [10]. Тем не менее, рекальцитрантные семена растений из умеренных

зон, как правило, довольно устойчивы к температуре ниже точки замерзания воды [6].

Имеются данные о том, что желуди при замораживании в течение одних суток до –10...–15 °С погибают [4], а при охлаждении до –5...–7 °С в течение 3-4 месяцев – сохраняют свою жизнеспособность. По исследованиям одних авторов, такая температура является предельной допустимой [2], согласно другим – наиболее устойчивы к низкой температуре непроросшие желуди, их пребывание в диапазоне температур от –0,5 до –2,0 °С в течение 2 лет не приводило к снижению всхожести [3, 4, 7].

На основании изучения литературных источников были определены основные направления поиска вариантов подготовки и режимов низкотемпературного хранения образцов семян дуба черешчатого.

Целью исследований являлась разработка методики хранения желудей дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в условиях естественных отрицательных температур. При этом решались следующие задачи:

– анализ посевных качеств семенного материала дуба черешчатого, подготовленного для проведения экспериментальных работ;

– разработка методики проведения лабораторных работ по хранению желудей при естественных отрицательных температурах;

– постановка экспериментов по воздействию естественных отрицательных температур на всхожесть семян желудей с последующим анализом полученных данных.

Объекты и методы исследования

Объектами исследования являлись желуди дуба черешчатого, заготовленные в парковых посадках г. Санкт-Петербург в 2014 и 2015 гг.

Собранные желуди подвергались флотации для отбора пересушенных и поврежденных насекомыми, затем была выполнена отбраковка проросших и имеющих механические повреждения. Для просушивания семенной материал был высыпан в один слой на 2 дня, далее, до проведения экспериментов, он помещался в кондиционируемые условия (холодильник Liebherr Medline) при температуре 2 °С в пластиковых пакетах толщиной 11 мкм. Желуди одной из партий (№ 8) для дезинфекции были обработаны NaClO (гипохлорит натрия) в течение 40 мин. В течение первых двух недель семенной материал осматривался ежедневно. При обнаружении отпотевания желудей они выкладывались на повторное просушивание и считались готовыми к хранению при окончании этого процесса. Затем в течение двух месяцев каждые 2-3 недели выполнялся осмотр заложенного на хранение посевного материала с целью удаления проросших и пораженных грибами желудей. В дальнейшем такая проверка проводилась один раз в месяц.

При выполнении экспериментов использовались желуди 11 различных партий сбора 2014-2015 гг., которые до постановки опытов находились в холодильнике (2 °С). Энергию прорастания и влажность семян перед закладкой на хранение определяли в соответствии с ГОСТ 13056.3-86, всхожесть – по ГОСТ 13056.6-97, результаты приведены в таблице 1.

Показатели влажности и всхожести у разных партий желудей разнятся всего на 10-11%, в то время как по энергии прорастания различия существенны – от 2 до 90%.

Эксперименты по замораживанию были поставлены в двух вариантах естественных отрицательных температур: –11 °С и –20 °С (табл. 2). Наши предыдущие опыты по хранению желудей при сверхнизких температурах показали, что на их сохранность в большей степени, чем замораживание, влияет процесс размораживания [1]. В связи с этим в 2016 году при тестировании различных режимов хранения желудей основное внимание уделяли различным вариантам размораживания, в том числе в водной и воздушной среде. Кроме того, для минимизации повреждающего влияния отрицательных температур использовался прием уменьшения размера семядолей.

Для снижения влажности посевного материала перед закладкой на хранение при естественных отрицательных температурах желуди помещали в эксикатор с активированным силикагелем на 1,5 часа.

Для контроля качества желудей после окончания периода хранения применялось проращивание. При этом использовался стол Якобсена, температура ложа которого 24 °С. Жизнеспособные желуди были высажены в контейнеры и при выращивании содержались в разных условиях: в теплице (вариант 7) и под светоуста-

Таблица 1

Основные характеристики семян дуба черешчатого перед закладкой на хранение

Год заготовки	Номер партии	Влажность, %	Энергия прорастания, %	Всхожесть, %
2014	1	41	2	98
	2	43	63	100
	3	44	5	100
	4	42	89	89
	5	46	90	100
	6	43	90	100
2015	7	51	78	89
	8	45	45	100
	9	41	43	90
	10	48	48	100
	11	42	42	100

Таблица 2

Описание вариантов выполняемых исследований

Вариант опыта	Описание	Номер партии желудей
	Хранение – 3 мес., $t = -20$ °С; желуди неочищенные:	2
1	– размораживание в холодильнике ($t = 2$ °С) в течение 2 ч	
2	– размораживание при комнатной температуре	
3	– размораживание в воде комнатной температуры	
4	– размораживание в сушильном шкафу ($t = 40$ °С)	
5	Хранение – 6 мес., $t = -20$ °С. Желуди очищенные, разделенные на семядоли, одна из которых обрезалась примерно до 3 мм со стороны, противоположной корешку зародыша; помещались в эксикатор с активированным силикагелем на 1,5 ч	11
6	Хранение – 3 мес., $t = -11$ °С. Желуди очищенные, разделенные на семядоли, одна из которых обрезалась примерно до 3 мм со стороны, противоположной корешку зародыша, помещались в эксикатор с активированным силикагелем на 1,5 ч	11
7	Хранение – 3 мес., $t = -11$ °С. Желуди неочищенные. Размораживание при комнатной температуре	2
8	Хранение – 6 мес., $t = -11$ °С. Желуди неочищенные. Размораживание при комнатной температуре	2, 5, 8
9	Хранение – 6 мес., $t = -11$ °С. Желуди неочищенные. Размораживание в холодильнике ($t = 2$ °С) в течение 4 ч	11, 2, 5, 8
10	Хранение – 8 мес., $t = -20$ °С. Желуди неочищенные. Размораживание при комнатной температуре	2
11	Хранение – 9 мес., $t = -20$ °С. Желуди неочищенные. Размораживание при комнатной температуре	11, 8
12	Хранение – 8 мес., $t = -20$ °С. Желуди неочищенные. Размораживание в холодильнике ($t = 2$ °С) в течение 5 ч	2, 5

13	Хранение – 9 мес., $t = -20$ °С. Желуди неочищенные. Размораживание в холодильнике ($t = 2$ °С) в течение 5 ч	11, 8
14	Хранение – 1 сут., $t = -20$ °С. Желуди неочищенные. Размораживание при комнатной температуре	8

Примечания. 1) Во всех вариантах опыта использовались: для хранения при $t = -20$ °С – бытовая морозильная камера Avex типа «Ларь», при $t = -11$ °С – однокамерный холодильник «Апшерон»; при $t = 2$ °С – холодильник Medline Liebherr.

2) Комнатная температура равнялась 25 °С.

новкой с круглосуточным освещением 1300 лк (варианты 8 и 9) Контейнеры имели объем 0,5 л, почвогрунт представлял собой смесь верхового слаборазложившегося торфа (степень разложения не более 15%), с минеральными добавками и микроудобрениями. В качестве контроля были использованы желуди одноименных партий, не подвергавшиеся воздействию низкотемпературных режимов.

Статистический анализ полученных данных производился с применением стандартного пакета программ компьютерного обеспечения MS Excel 2013.

Результаты и их обсуждение

В ходе проведенных исследований выявлено, что после хранения при температуре –20 °С в течение от 1 суток до 9 месяцев (варианты 1-5, 10-14), независимо от способа размораживания, все опытные образцы погибли (рис. 1).

Уменьшение размеров семядолей (варианты 5 и 6) при закладке желудей на хранение, также не дало желаемых результатов (рис. 2).

Результаты воздействия на желуди естественной отрицательной температуры –11 °С оказались не столь однозначными. В варианте 7 с содержанием семенного материала до постановки опытов при температуре 2 °С в течение 2 лет семена из партии 2, находившиеся в эксперименте в течение 3 месяцев, продемонстрировали всхожесть, равную 20%, с последующим нормальным развитием растений (рис. 3). Однако при увеличении срока проведения опыта в том же режиме и с теми же семенами до полугода (вариант 8) выживших экземпляров уже не наблюдалось (рис. 4а). В том же варианте, но при использовании семян, хранившихся до постановки опытов в течение 1 года (партия 8), всхожесть равнялась 40% (рис. 4б), с последующим нормальным развитием растений (рис. 5). Вариант опыта 9 повторяет вариант 8 в части режима содержания при отрицательной температуре, но отличается методом размораживания, которое выполняется не при комнатной температуре, а в условиях холодильника. В результате этого эксперимента всхожесть составила всего 14%, но сеянцы также

Рис. 1. Желуди, погибшие в результате хранения при температуре –20 °С в течение 3 мес. (вариант 1)

Рис. 2. Желуди с разделенными и частично уменьшенными семядолями, погибшие в результате хранения при температуре –20 °С в течение 6 мес. (вариант 5)

а) погибшие и жизнеспособные, с развитыми корешками

б) сеянцы, полученные из проросших желудей

Рис. 3. Желуди сбора 2014 г.послехраненияв течение 3 мес. при t = –11 °С (вариант 7)

а) погибшие (партия 2, сбор 2014 г.)

б) жизнеспособные, с развитыми корешками (партия 8, сбор 2015 г.)

Рис. 4. Желуди после хранения в течение 6 мес. при *t* = –11 °С (вариант 8)

развивались нормально. Возможно, в данном случае имеет место влияние индивидуальных особенностей семенного материала.

Для оценки влияния на состояние желудей дуба сроков хранения в кондиционируемых условиях при температуре 2 °С в течение 21 месяца периодически определяли показатели их всхожести и энергии прорастания (рис. 6).

Как видим, при длительном хранении семян их всхожесть стабильно снижалась и через полтора года наблюдений этот показатель уменьшился на 15% от первоначального значения, в то время как энергия прорастания за первые полгода возросла в 3,0-3,5 раза и сохранялась на этом уровне в течение всего периода хранения.

Следует отметить, что полученные в результате проведенных экспериментов по режимам хранения желудей дуба черешчатого при естественных отрицательных температурах показатели всхожести – в диапазоне от 0 до 40% – не отвечают требованиям ГОСТ 13854-78, в соответствии с которым у семян 3 класса качества данный параметр должен составлять не менее 50%.

Рис. 5. Общий вид сеянцев дуба черешчатого при выращивании в светоустановке после выполнения вариантов 8 и 9

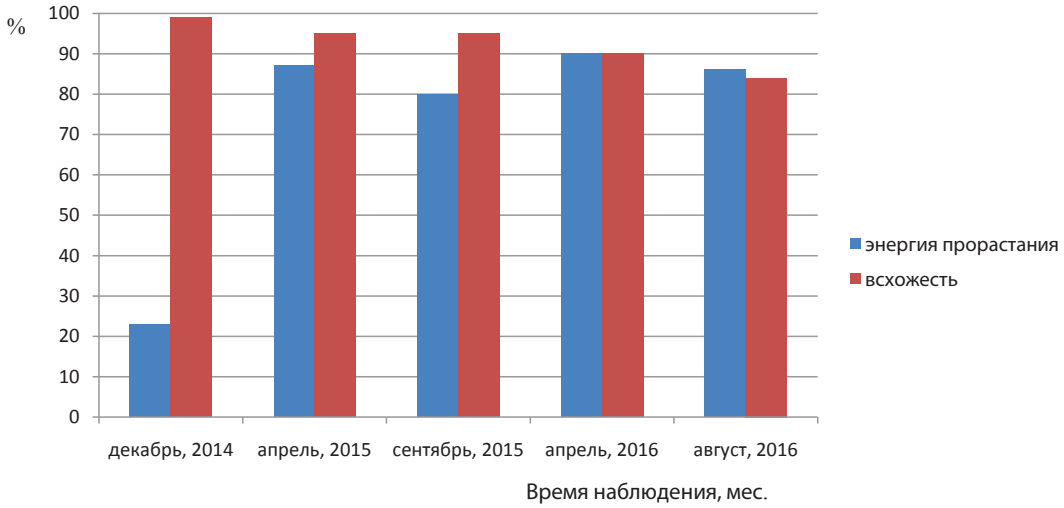

Рис. 6. Динамика энергии прорастания и всхожести желудей дуба черешчатого при длительном хранении в кондиционируемых условиях

Выводы

На основе проведенных исследований по определению возможности и условий хранения желудей дуба черешчатого при естественных отрицательных температурах можно сделать следующие выводы:

– уменьшение размера желудей за счет редукции семядолей и снижение их влажности перед закладкой на хранение положительного влияния на их жизнеспособность не оказало;

– хранение желудей при температуре –20 °С от 1 сут. до 9 мес. приводит к их гибели, независимо от варианта размораживания;

– хранение желудей в течение 3-6 мес. при температуре –11 °С не выявило зависимости показателя всхожести от способа размораживания;

– при хранении желудей в течение 2 лет в кондиционируемых условиях (2 °С), затем в течение 3 мес. при температуре –11 °С

всхожесть составила 20%;

– хранение желудей в течение 2 лет в кондиционируемых условиях (2 °С), затем в течение 6 мес. при температуре –11 °С привело к их гибели;

– при хранении желудей в течение 1 года в кондиционируемых условиях (2 °С), затем в течение 6 мес. при температуре –11 °С всхожесть сохранялась на уровне 14-40%;

– при хранении желудей в течение 21 мес. в кондиционируемых условиях (2 °С) наблюдается плавное снижение всхожести семян при одновременном повышении энергии прорастания.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Бондаренко, А.С. Результаты опытов по криосохранению желудей *Quercus robur* L. / А.С. Бондаренко, О.Ю. Бутенко // Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства / ФБУ «СПбНИИЛХ». – СПб: СПбНИИЛХ, 2015. – № 4. – С. 35-47.
2. Жиганов, Ю.А. Влияние температур на прорастание желудей во время их хранения / Ю.А. Жиганов // Лесоинженерное дело. – 1958. – № 4. – С. 8-10.
3. Заборовский, Е.П. Плоды и семена древесных и кустарниковых пород / Е.П. Заборовский / ред. С.Я. Соколов. – М.: Гослесбумиздат, 1962. – 302 с.
4. Зайцева, А.А. Зимнее хранение семенных желудей / А.А. Зайцева / Лесное хозяйство. – 1950. – № 10. – С. 63-72.
5. Мамонов, Н.И. Разработка технических условий по способам длительного хранения семян кедра сибирского и желудей дуба черешчатого / Н.И. Мамонов // Научно-исследовательские работы за 1981-1985 гг. / Минлесхоз РСФСР. – М.: Лесн. пром-сть, 1986. – С. 212-216.
6. Проект стандартов банков генов генетических ресурсов растений для производства продовольствия и ведения сельского хозяйства / ФАО; Комиссия по генетическим ресурсам для производства продовольствия и ведения сельского хозяйства. – Рим, 2013. – 129 с.
7. Супрун, П.С. Морозоустойчивость желудей в зависимости от их физиологического состояния / П.С. Супрун // Лесное хозяйство. – 1954. – № 1. – С. 65-68.
8. Якимов, Н.И. Продление срока хранения желудей дуба черешчатого в желудехранилищах / Н.И. Якимов, А.А. Домасевич, Д.И. Филон // Лесное и охотничье хозяйство. – 2012. – № 4. – С. 17-21.
9. Berjak, P. Recalcitrant Seeds / P. Berjak, N.W. Pammenter // Handbook of seed physiology: applications to agriculture / R.L. Benech-Arnold, R.A. Sánchez (eds). – New York-London-Oxford: The Haworth Press, 2004. – P. 305-345.
10. Chmielarz, P. Cryopreservation of genetic resources of forest tree species / P. Chmielarz, M. Michalak // Наука о лесе XXI века: материалы междунар. научно-практ. конф., посвящ. 80-летию Института леса НАН Беларуси. – Гомель: Институт леса НАН Беларуси, 2010. – С. 109-112.
11. Daws, M.I. Variable desiccation tolerance in *Acer pseudoplatanus* seeds in relation to developmental conditions: a case of phenotypic recalcitrance? / M.I. Daws [et al.] // Functional Plant Biology. – 2006. – Vol. 33 (1). – P. 59-66.
12. Drew, P.J. Sub-imbibed storage is not an option for extending longevity of recalcitrant seeds of the tropical species, *Trichilia dregeana* Sond. / P.J. Drew, N.W. Pammenter, P. Berjak // Seed Science Research / Cambridge University Press. – 2000. – Vol. 10, I. 3. – P. 355-363.
13. Eggers, S. Storage and germination responses of recalcitrant seeds subjected to mild dehydration. Seeds: biology, development and ecology: Proceedings of the Eighth International Workshop on Seeds, Brisbane, Australia, May 2005 / S. Eggers [et al.] // Cambridge, MA: CABI, 2007, pp. 85-92.
14. Pammenter N.W. Responses to dehydration in relation to non-freezable water in desiccation-sensitive and -tolerant seeds / N.W. Pammenter, C. Vertucci, P. Berjak // Basic and Applied Aspects of Seed Biology: Proceedings of the Fourth International Workshop on Seeds, Angers, France, 20-24 July 1992. – Paris: ASFIS, 1993. – Vol. 3. – P. 867-872.

15. Pasquini S. Effect of different storage conditions in recalcitrant seeds of holm oak (*Quercus ilex* L.) during germination. / S. Pasquini [et al.] // Seed Science and Technology / International Seed Testing Association. – 2011. – Vol. 39, 1. – P 165-177.
16. Pritchard, H.W. 100-seed test for desiccation tolerance and germination: a case study on eight tropical palm species / H.W. Pritchard [et al.] // Seed Science and Technology / International Seed Testing Association. – 2004. – Vol. 32, № 2. – P. 393-403.

REFERENCES

1. Bondarenko A.S., Butenko O.Y. Rezul'taty opytov po kriosokhraneniyu zheludej Quercus robur L. *Trudy Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyajstva*, Saint Petersburg, 2015, no. 4, pp. 35-47. (In Russian)
2. Zhiganov Y.A. Vliyanie temperatur na prorastanie zheludej vo vremya ikh khraneniya. *Lesoinzhenernoe delo*, 1958, no. 4, pp. 8-10. (In Russian)
3. Zaborovskij E.P. Plody i semena drevesnykh i kustarnikovykh porod, red. S.Y. Sokolov, Moskow, Goslesbumizdat, 1962, 302 p. (In Russian)
4. Zajtseva A.A. Zimnee khranenie semennykh zheludej. *Lesnoe khozyajstvo*, 1950, no. 10, pp. 63-72. (In Russian)
5. 5. Mamonov N.I. Razrabotka tekhnicheskikh uslovij po sposobam dlitel'nogo khraneniya semyan kedra sibirskogo i zheludej duba chereshchatogo. *Nauchno-issledovatel'skie raboty za 1981-1985 gg.*, Minleskhoz RSFSR., Moskow, Lesn. prom-st', 1986, pp. 212-216. (In Russian)
6. Proekt standartov bankov genov geneticheskikh resursov rastenij dlya proizvodstva prodovol'stviya i vedeniya sel'skogo khozyajstva, FAO; Komissiya po geneticheskim resursam dlya proizvodstva prodovol'stviya i vedeniya sel'skogo khozyajstva. Rim, 2013, 129 p. (In Russian)
7. Suprun P.S. Morozoustojchivost' zheludej v zavisimosti ot ikh fiziologicheskogo sostoyaniya. *Lesnoe khozyajstvo*, 1954, no. 1, pp. 65-68. (In Russian)
8. Yakimov N.I., Domasevich A.A., Filon D.I. Prodlenie sroka khraneniya zheludej duba chereshchatogo v zheludekhranilishhakh. *Lesnoe i okhotnich'e khozyajstvo*, 2012, no. 4, pp. 17-21. (In Russian)
9. Berjak P., Pammenter N.W. Recalcitrant Seeds. Handbook of seed physiology: applications to agriculture, R.L. Benech-Arnold, R.A. Sánchez (eds), New York-London-Oxford, The Haworth Press, 2004, pp. 305-345. (Biologia Plantarum / Editor-in-Chief J. Pospisilova; Vol. 49, I. 2, 174 p.).
10. Chmielarz P., Michalak M. Cryopreservation of genetic resources of forest tree species. *Nauka o lese XXI veka: materialy mezhdunar. nauchno-prakt. konf., posvyashh. 80-letiyu Instituta lesa NAN Belarusi*, Gomel', Institut lesa NAN Belarusi, 2010, pp. 109-112.
11. Daws M.I., Cleland H., Chmielarz P., Gorian C.F., Leprince O., Mullins C.E., Thanos C.A., Vandvik V., Pritchard H.W. Variable desiccation tolerance in Acer pseudoplatanus seeds in relation to developmental conditions: a case of phenotypic recalcitrance? *Functional Plant Biology,* 2006, vol. 33 (1), pp. 59-66.
12. Drew P.J., Pammenter N.W., Berjak P. Sub-imbibed storage is not an option for extending longevity of recalcitrant seeds of the tropical species, *Trichilia dregeana* Sond. *Seed Science Research*, Cambridge University Press, 2000, vol. 10, I. 3, pp. 355-363.
13. Eggers, S., Erdey D., Pammente, N.W., Berja P. Storage and germination responses of recalcitrant seeds subjected to mild dehydration. *Seeds: biology, development and ecology*: *Proceedings of the Eighth International Workshop on Seeds,* Brisbane, Australia, May 2005, Cambridge, MA: CABI, 2007, pp. 85-92.
14. Pammenter N.W., Vertucci C., Berjak P. Responses to dehydration in relation to non-freezable water in desiccation-sensitive and -tolerant seeds. *Basic and Applied Aspects of Seed Biology: Proceedings of the Fourth International Workshop on Seeds*, Angers, France, 20-24 July 1992, D. Come, F. Corbineau (eds), Paris: ASFIS, 1993, vol. 3, pp. 867-872.
15. Pasquini S., Braidot E., Petrussa E., Vianello A. Effect of different storage conditions in recalcitrant seeds of holm oak (*Quercus ilex* L.) during germination. *Seed Science and Technology,* International Seed Testing Association, 2011, vol. 39, 1, pp. 165-177.
16. 16. Pritchard H.W., Wood C.B., Hodges S., Vautier H.J. 100-seed test for desiccation tolerance and germination: a case study on eight tropical palm species. *Seed Science and Technology*, International Seed Testing Association, 2004, vol. 32, no. 2, pp. 393-403.

Статья поступила в редакцию 17.01.2017