

DORMANTNOST SJEMENA VOĆAKA

Zlatko Čmelik¹⁾, Slavko Perica²⁾

¹⁾Agronomski fakultet Sveučilišta u Zagrebu
Faculty of Agronomy, University of Zagreb

²⁾Institut za jadranske kulture i melioraciju krša Split
Institute for Adriatic Crops and Kras Melioration

SAŽETAK

Dormantnost je prirodna osobina sjemena koja omogućuje mnogim biljnim vrstama mirovanje dok se ne steknu povoljni uvjeti za klijanje sjemena. Dormantno sjeme neće proklijati niti u uvjetima koji osiguravaju normalno klijanje sve dok se ne ostvari prekid mirovanja. Dormantnost (mirovanje) predstavlja adaptivni mehanizam koji utječe na klijanje i nakandni razvoj klijanaca. Ovaj fenomen ima veliko značenje za mnoge biljke, a posebice kontinentalne voćke, jer omogućava preživljavanje sjemena tijekom hladnog zimskog razdoblja. U ovom kratkom pregledu pozornost smo usmjerili na prikaz novijih literaturnih podataka o mirovanju sjemena, s posebnim osvrtom na sjeme voćaka.

Ključne riječi: Dormantnost sjemena, klasifikacija dormantnosti, mehanizmi dormantnosti, klijanje sjemena, sjeme voćaka

UVOD

Općenito gledano dormantnost sjemena predstavlja oblik biološkog prilagođavanja koje onemogućuje prijevremeno klijanje već na samoj biljci (viviparija), te klijanje sjemena u nepogodno doba godine (Bewley, 1997). U tom razdoblju (dormancije ili mirovanja) sjeme ne može klijati, pa i ukoliko se izloži povoljnim uvjetima temperature, vlage, kisika i dr. čimbenika (Hilhorst, 1995; Bewley, 1997; Li i Foley, 1997; Baskin i Baskin, 2004). Precizno definiranje pojma dormantnosti je problematično jer se ono „praktično mjeri“ trajanjem blokade klijanja, inače normalno razvijenog sjemena (Baskin i Baskin, 2004; Finch-Savage i Leubner-Metzger, 2006). Uzroci dormantnosti mogu biti vrlo različiti, a dormantnost se očituje kao primarna ili sekundarna. Netom ubrano sjeme odlikuje se primarnom dormantnošću. Sekundarna dormantnost može se pojaviti zbog nepovoljnog djelovanja nekog vanjskog čimbenika na sjeme koje je „prevladalo“ blokade primarne dormancije. Za neke biljne vrste detaljno su istraženi fizikalni, fiziološki i biokemijski aspekti dormancije (Simpson, 1990; Bewley i Black,

1994). Postavljene su brojne hipoteze o prirodi dormantnosti, ali mehanizmi iniciranja, održavanja i prekida dormancije još uvijek su nedostavno razjašnjeni (Dennis, 1994; Bewley, 1997).

Razdoblje mirovanja sjemena uglavnom je determinirano nasljednim svojstvima vrste i ekološkim uvjetima tijekom razvoja sjemena. Općenito se smatra da temperatura regulira dormantnost i klijanje, a svjetlost samo klijanje sjemena. Međutim, novija istraživanja ukazuju na značajan utjecaj svjetlosti i na mirovanje sjemena (Baskin i Baskin, 2004; Fenner i Thompson, 2005; Kucera et al., 2005). Prema tome, na prekid mirovanja sjemena bitno utječu ekološki čimbenici uključujući temperaturu, vlagu, kisik i svjetlost, a uvjeti za prekid dormantnosti značajno se razlikuju među pojedinim biljnim vrstama. U voćarstvu je za prekidanje dormantnosti sjemena poznata mjera stratifikacije koja se provodi uz niže temperature (0-5° C) i prikladnu vlažnost. Pri tom se razdoblje stratifikacije obično kreće od 50 do 150 dana, ovisno o vrsti voćke (Abbot, 1955; Hartmann i Kester, 1975; Seeley et al., 1998; Frisby i Seeley, 1993; Garcia-Gusano et al., 2004).

OBLICI DORMANTNOSTI SJEMENA

Značajne korake u sistematiziranju problematike dormantnosti sjemena učinila je Nikolaeva (1967), podjelom na endogenu (fiziološka, morfološka i morfofiziološka dormantnost) i egzogenu (fizikalna, kemijska i mehanička dormantnost). Kasnije su tu podjelu proširili Baskin i Baskin (2004) podjelom dormantnosti sjemena na pet razreda: fiziološka, morfološka, morfofiziološka, fizikalna i kombinirana dormantnost (fiziološka + fizikalna), te daljom podjelom razreda na razine i tipove.

1. Fiziološka dormantnost

Fiziološka dormantnost sjemena je najzastupljeniji oblik, koji Baskin i Baskin (2004) dijele na tri razine: dugotrajna (duboka), prijelazna i kratkotrajna dormantnost.

Duboku fiziološku dormantnost odlikuje nemogućnost klijanja ili razvoj abnormalnih klijanaca (nanizam) ukoliko sjeme nije bilo izloženo određeno vrijeme hladnoj (tip a) ili toploj (tip b) stratifikaciji. Duboku fiziološku dormantnost nije moguće prekinuti egzogenim tretmanom s giberelinskom kiselinom. Sjeme većine voćnih vrsta odlikuje se dubokom fiziološkom dormantnošću. Nasuprot dubokoj, kratkotrajna dormantnost može se prekinuti tretmanom s giberelinima, hladnom ili toplom stratifikacijom, te skarifikacijom (oštećivanje sjemene ovojnice i/ili endokarpa). Unutar fiziološke dormantnosti Baskin i Baskin (2004) razlikuju pet tipova ovisno o fiziološkoj reakciji sjemena na temperaturu.

2. Morfološka dormantnost

Morfološku dormantnost nalazimo u sjemena čiji je embrij nedostavno razvijen, ali normalno diferenciran. Takav embrij nije fiziološki dormantan već zahtijeva određeno vrijeme za rast i klijanje.

3. Morfofiziološka dormantnost

Morfofiziološka dormantnost također se javlja u sjemena čiji embrij nije dostatno razvijen, ali koje pored toga sadrži i fiziološke komponente dormancije (Baskin i Baskin, 2004). Sjeme s tim oblikom dormantnosti zahtijeva tretmane za prekid mirovanja, kao npr. stratifikaciju (hladnu ili toplu u definiranom razdoblju) ili se mirovanje može prekinuti tretmanom s giberelinskom kiselinom.

4. Fizikalna dormantnost

Fizikalna dormantnost posljedica je čvrste sjemene ljuske koja je za plinove i vodu slabo propusna, pa sjemenka može proklijati tek nakon omekšavanja ili propadanja sjemene ljuske. Mehaničko ili kemijsko oštećivanje sjemene ljuske (skarifikacija) prekida ovaj oblik dormantnosti sjemena.

5. Kombinirana dormantnost (fiziološka + fizikalna)

Kombinirana dormantnost javlja se u sjemena, koje pored fiziološki dormantnog embrija, ima i ljusku slabo propusnu za vodu i plinove.

INICIRANJE, TRAJANJE I PREKID DORMANCIJE SJEMENA

Rezultati brojnih istraživanja ukazuju da se dormantnost sjemena inicira već tijekom dozrijevanja sjemena na samoj biljci i da je uzrokovana tvarima koje inhibiraju klijanje. Te tvari mogu biti akumulirane u sjemenoj ljusci (testi), endospermu ili embriju. Kemijski sastav tvari koje izazivaju dormantnost vrlo je različit, a njihovo akumuliranje uz istovremeno smanjivanje aktivatora rasta pridonosi dormantnosti.

U literaturi nalazimo brojne podatke o ulozi apscizinske kiseline (ABA) u indukciji dormantnosti, te u održavanju mirovanja nakon odvajanja sjemena od matične biljke (Hilhorst, 1995; Bewley, 1997; Li i Foley, 1997; Koornneef et al., 2002; Kucera et al., 2005; Finch-Savage i Leubner-Metzger, 2006). Deficit apscizinske kiseline tijekom razvoja sjemena ima za posljedicu izostanak primarne dormancije i obrnuto, prejaka ekspresija gena koji kontroliraju biosintezu apscizinske kiseline pojačava dormantnost i odlaže mogućnost klijanja (Finkelstein et al., 2002; Nambara i Marion-Poll, 2003; Kushiro et al., 2004). Pri tom je važna činjenica da egzogeno aplicirana ABA ne utječe na dormantnost sjemena (Kucera et al., 2005).

Prema hipotezi koju su postavili Karssen i Lacka (1986) stanje dormancije karakterizira se povećanom biosintezom ABA i smanjenjem sadržaja giberelinske kiseline (GA). Aktivna uloga ova dva hormona odvija se u različito doba „života“ sjemena, ABA uzrokuje mirovanje, dok GA ima ključnu ulogu u klijanju sjemena. Održavanje dormantnosti sjemena uvjetovano je visokim omjerom ABA:GA. Nasuprot tomu, prekid dormancije uvjetovan je niskim omjerom ABA:GA (Ali-Rachedi et al., 2004; Cadman et al., 2006). Prema tome, ABA je primarni biljni hormon uključen u proces iniciranja, održavanja i prekida dormancije (La Page-Degivry et al., 1996).

Smatra se da je blokiranje mobilizacije pričuvnih tvari jedan od mehanizama kontrole dormancije sjemena (Villiers et al., 1972; Lewak, 1981; Dreves i Van Staden,

1991; Foley et al., 1993). Blokada metabolizma pričuvnih lipida (Zarska-Maciejewska et al., 1980), pričuvnih proteina (Ranjan i Lewak, 1995), te pričuvnih šećera (Bogatek et al., 1999, 2002) utvrđena je u dormantnom sjemenu jabuke. Ipak i unatoč ovim spoznajama, mehanizmi iniciranja, održavanja i prekida dormancije još uvijek su nedostavno razjašnjeni, posebice na molekularnoj razini, odnosno na razini ekspresije gena.

DORMANTNOST I PREKID MIROVANJA SJEMENA VOĆAKA

Sjeme većine voćnih vrsta, a pogotovo voćaka koje pripadaju porodici *Rosace* očituje fiziološki oblik dormantnosti. Pri tom su uočene dvije nezavisne komponente fiziološke dormantnosti: dormantnost koju izaziva omotač sjemenke (testa = sjemenjača + endosperm = eksterna dormantnost) i dormantnost embrija (interna) koja je genetičke prirode i manifestira se kasnije tijekom klijanja.

Eksterna dormantnost je hormonalne prirode i inhibira klijanje (Hartmann i Kester, 1975), a dokumentirana je za *Pomoideae* (Webster, 2005, i citati koje on navodi) i *Prunoideae* (Seeley et al., 1998; Martinez-Gómez i Dicenta, 2001; Garcia-Gusano et al., 2004). Pored toga, kod koštičavih voćaka odrvenjeli endokarp ima inhibitorski učinak jer otežava primanje vode i gubitak inhibitora iz omotača sjemenke (Taylorson i Hendricks, 1977; du Toit et al., 1979; Martinez-Gómez i Dicenta, 2001). Inhibitorski učinci eksterne dormantnosti uspješno se eliminiraju odstranjivanjem sjemenne ljuske kod jezgričavih (Smolenska i Lewak, 1971), te sjemenne ljuske i endokarpa kod koštičavih voćaka (Zigas i Coombe, 1977; du Toit et al., 1979; Rouskas et al., 1980; Mehanna i Martin, 1985; Martinez-Gómez i Dicenta, 2001). U prilog tvrdnji da je eksterna dormantnost hormonalne prirode možemo navesti pozitivne učinke egzogene primjene benzilaminopurina, te giberelinske kiseline na prekid dormancije izazvane omotačem sjemenke breskve (Rouskasa et al., 1980; Martinez-Gómez i Dicenta, 1999).

Dormantnost embrija manifestira se kroz poremećaje metaboličke prirode i dovodi do abnormalnog rasta klijanaca, a posebice inhibicije hipokotila, izduživanja internodija (Hartmann i Kester, 1975; Bewley i Black, 1982, 1994), te asimetričnog rasta i „ozelenjavanja“ kotiledona (Come, 1970; Wyzinska i Lewak, 1978). Dormantnost embrija potpuno se eliminira hladnom stratifikacijom (Abbot, 1955; Come, 1970; Zigas i Coombe, 1977; Frisby i Seeley, 1993; Garcia-Gusano et al., 2004. i dr.).

Stratifikacija sjemena voćaka kao praktični postupak eliminacije dormantnosti odavno je poznata, a za pojedine vrste voćaka u literaturi se navode uvjeti stratifikacije (npr. Westwood i Bjornstad, 1968; Seeley i Damavandy, 1985; Jensen i Eriksen, 2000; Webster, 2005; i dr.). Razdoblje stratifikacije obično se kreće od 50 do 150 dana, a ovisni o vrsti (sorti) voćke. Tijekom stratifikacije dolazi do biokemijskih i fizioloških promjena u embriju, povećava se aktivnost hidrolitičkih enzima, intezivira se disanje i pojačava sinteza nukleinskih kiselina. Paralelno s ovim procesima, smanjuje se sadržaj inhibitora, a povećava sadržaj aktivatora (prvenstveno giberelina) u sjemenu.

FRUIT TREE SEED DORMANCY

SUMMARY

Seed dormancy is an innate seed property that enables the seeds of many species to remain quiescent until conditions become favorable for germination. A dormant seed does not have the capacity to germinate in a specified period of time under any combination of normal physical environmental factors that are otherwise favorable for its germination, i.e. after the seed becomes non-dormant. Dormancy is an adaptative mechanism which affects both seed germination and subsequent seedling growth. It is very important for many temperate fruit trees because dormancy protects fruit tree seeds from freeze damage during the winter. In this short review we present a view across recent literature data of the seed dormancy with additional attention to the fruit tree seed dormancy.

Keywords: Seed dormancy, classification of dormancy, mechanisms of seed dormancy, seed germination, fruit tree seed

LITERATURA - REFERENCES

1. Abbot, D. L., 1955. Temperature and dormancy of apple seeds, 14th Int. Hortic. Congr. Rep. (La Haye-Scheveningen) str. 746–753.
2. 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: 479–488.
3. Baskin, J. M., Baskin, C. C., 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research* 14: 1–16.
4. Bewley, J. D., 1997. Seed germination and dormancy. *Plant Cell* 9:1055–1066.
5. Bewley, J. D., Black, M., 1982. *Physiology and Biochemistry of Seeds in Relation to Germination. 2. Viability, Dormancy and Environmental Control*. Springer, Berlin.
6. Bewley, J. D., Black, M., 1994. *Seeds: Physiology of Development and Germination*, Plenum Press.
7. Cadman, C. S. C., Toorop, P. E., Hilhorst, H. W. M., Finch-Savage, W. E., 2006. Gene expression profiles of *Arabidopsis Cvi* seed during cycling through dormant and non-dormant states indicate a common underlying dormancy control mechanism. *Plant Journal*. 46: 805–822.
8. Come, D., 1970. *Les obstacles à la germination*, Masson et Cie, Paris, 1970.
9. Dennis, F., 1994. Dormancy – what we know (and don't know). *HortScience* 29: 1249–1255.
10. Dreves, F. E., Van Staden, J., 1991. Reserve mobilization during germination of *Tagetes minuta* L. *Ann. Bot.* 68: 79–83.
11. Du Toit, H. G., Jacobs, G., Strydom, D. K., 1979. Role of various seed parts in peach seed dormancy and initial seedling growth. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 104: 490–492.
12. Fenner, M., Thompson, K., 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
13. Finkelstein, R. R., Gampala, S. S. L., Rock, C. D., 2002. Abscisic acid signaling in seeds and seedlings. *Plant Cell* 14: S15–S45.
14. Finch-Savage, W. E., Leubner-Metzger, G., 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist* 171: 501–523

15. Foley, M. E., Nichols, M. B., Myers, S. P., 1993. Carbohydrate concentrations and interactions in after ripening-responsive dormant *Avena fatua* caryopses induced to germinate by gibberellic acid, *Seed Sci. Res.* 3: 271–279.
16. Frisby, J. W., Seeley, S. D., 1993. Chilling of endodormant peach propagules: seed germination and emergence. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 118, 248–252.
17. Garcia-Gusano, M., Martinez-Gomez, P., Dicenta, F., 2004. Breaking seed dormancy in almond (*Prunus dulcis* (Mill.) D.A. Webb). *Scientia Horticulturae* 99: 363–370.
18. Hartmann, H., Kester, D. E., 1975. *Plant Propagation. Principles and Practices.* Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.
19. Hilhorst, H. W. M., 1995. A critical update on seed dormancy. I. Primary dormancy. *Seed Science Research* 5: 61–73.
20. Jensen, M., Eriksen, E. N., 2000. Development of primary dormancy in seeds of *Prunus avium* during maturation. *Seed Science Technol.* 29: 307–320.
21. Karszen, C. M., Lačka, E., 1986. A revision of the hormone balance theory of seed dormancy: Studies on gibberellin and/or abscisic acid-deficient mutants of *Arabidopsis thaliana*. U: (Bopp M, ed) *Plant growth substances 1985.* Berlin, Germany: Springer-Verlag, 315–323.
22. Koornneef, M., Bentsink, L., Hilhorst, H., 2002. Seed dormancy and germination. *Current Opinion in Plant Biology* 5: 33–36.
23. Kucera, B., Cohn, M. A., Leubner-Metzger, G., 2005. Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination. *Seed Science Research* 15: 281–307.
24. Kushiro, T., Okamoto, M., Nakabayashi, K., Yamagishi, K., Kitamura, S., Asami, T., Hirai, N., Koshiba, T., Kamiya, Y., Nambara, E., 2004. The *Arabidopsis* cytochrome P450 CYP707A encodes ABA 8'-hydroxylases: key enzymes in ABA catabolism. *EMBO Journal* 23: 1647–1656.
25. Le Page-Degivry, M. T., Bianco, J., Barthe, P., Garello, G., 1996. Change in hormone sensitivity in relation to the onset and breaking of sunflower embryo dormancy. U: (Lang GA, ed.) *Plant dormancy: physiology, biochemistry and molecular biology.* Wallingford, UK: CAB International, 221–231.
26. Lewak, S., 1981. Regulatory pathways in removal of apple seed dormancy, *Acta Hort.* 120: 149–159.
27. Li, B. L., Foley, M. E., 1997. Genetic and molecular control of seed dormancy. *Trends in Plant Science* 2: 384–389.
28. Martinez-Gomez, P., Dicenta, F., 1999. Evaluation of resistance to sharka in the apricot breeding program in CEBAS-CSIC in Murcia (Spain). *Acta Hort.*: 484, 731–737.
29. Martinez-Gomez, P., Dicenta, F., 2001. Mechanisms of dormancy in seeds of peach (*Prunus persica* (L.) Batsch) cv. GF305. *Sci. Hort.*: 91, 51–58.
30. Mehanna, H. T., Martin, G. C., 1985. Effect of seed coat on peach seed germination. *Sci. Hort.* 25: 247–254.
31. Nambara, E., Marion-Poll, A., 2003. ABA action and interactions in seeds. *Trends in Plant Science* 8: 213–217.
32. Nikolaeva, M. G., 1967. [Physiology of deep dormancy in seeds.] Leningrad, Russia: Izdatel'stvo 'Nauka'. [Prijevod s ruskog: Z. Shapiro (1969), National Science Foundation, Washington, DC, USA: 219.]
33. Ranjan, R., Lewak, S., 1995. Interaction of jasmonic and abscisic acid in the control of lipases and proteases in germinating apple embryos, *Physiol. Plant.* 83: 421–426.
34. Rouskas, D., Hugard, J., Jonard, R., Villemu, P., 1980. Contribution a l'etude de la germination des graines de pechee (*Prunus persica* Batsch) cultivar INRA-GF305. *CR. Acad. Sci. Paris* 297: 861–864.
35. Seeley, S. D., Damavandy, H., 1985. Response of seed of seven deciduous fruits to stratification temperatures and implications for modeling. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 110: 726–729.
36. Seeley, S. D., Ayanoglu, H., Frisby, J. W., 1998. Peach seedling emergence and growth in response to isothermal and cycled stratification treatments reveal two dormancy components. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 123, 776–780.
37. Simpson, G. M., 1990. *Seed Dormancy in Grasses,* Cambridge University Press
38. Smolenska, G., Lewak, S., 1971. Gibberellins and the photosensitivity of isolated embryos from non-stratified apple seeds, *Planta* 99: 144–153.

39. Taylorson, R. B., Hendricks, S. B., 1977. Dormancy in seeds. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28: 331-354.
40. Villiers, T., 1972. Seed dormancy. U: (T.T. Kozlowski ed.), *Seed Biology*, vol. 2, Academic Press, New York, str. 220–276.
41. Webster, A. D., 2005. Seed (generative/sexual) propagation of fruit trees and juvenility. U: *Fundamentals of Temperate Zone Tree Fruit Production* (J. Tromp, A.D. Webster i S.J. Wertheim eds), Backhuys Publishers, Leiden: 84-92.
42. Westwood, M. N., Bjornstad, H. O., 1968. Chilling requirements of dormant seeds of fourteen pear species as related to their climatic adaption. *Pro. Amer. Soc. Hort. Sci.* 92: 141-149.
43. Wyzinska, D., Lewak, S., 1978. Morphological aspects of apple seedlings early development in relation to embryonal dormancy, *Biol. Plant.* 20: 53–60.
44. Zigas, R. P., Coombe, B. G., 1977. Seedling development in peach, *Prunus persica* (L.) Batsch. I. Effects of testa and temperature. *Aust. J. Plant Physiol.* 4: 349–358.
45. Žarska-Maciejewska, B., Sinska, I., Witkowska, E., Lewak, S., 1980. Low temperature, gibberellin and acid lipase activity in removal of apple seed dormancy, *Physiol. Plant.* 48: 532–535.

Adresa autora – Author's address:

Prof. dr. sc. Zlatko Čmelik
Agronomski fakultet Sveučilišta u Zagrebu
Zavod za voćarstvo
Svetošimunska 25
10000 Zagreb, Hrvatska
E-mail: zcmelik@agr.hr

Primljeno – Received: 16. 04. 2007.

Dr. sc. Slavko Perica
Institut za jadranske kulture i melioraciju krša
Put Duilova 11
21000 Split

