

**ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ФОТОПЕРИОДИЧЕСКУЮ РЕАКЦИЮ
ГОРЧИЦЫ САРЕПТСКОЙ BRASSICA JUNCEA (L.) COSS.**

И. Г. ТАРАКАНОВ

(Кафедра физиологии растений)

Фотопериодической реакции принадлежит важная роль в системе адаптивных реакций, связанных с экологическим контролем развития растений. Вместе с тем она проявляется в тесном взаимодействии с реакцией на другие внешние факторы, среди которых большое значение имеет температура. Поэтому в некоторых публикациях последних лет обращается внимание на довольно относительный характер классификации растений по их фотопериодической реакции, основанной на учете чувствительности только к одному фактору внешней среды — длине дня (цит. по [12]).

В первых больших работах, посвященных изучению влияния температуры на фотопериодическую реакцию длиннодневных и короткодневных растений, показана вполне определенная зависимость ее от температуры, особенно ночной [14, 15]. Затем был получен ряд данных, подтвердивших сложный характер взаимодействия фотопериодического и температурного факторов в развитии растений.

У некоторых видов установлено уменьшение критической длины дня по мере снижения температуры; одно из первых исследований было выполнено с беленой, которая является длиннодневным растением [9]. Весьма важным является и тот факт, что у ряда растений в зависимости от температуры может меняться степень проявления фотопериодической реакции. Так, *Jasminum grandifolium* L. при температуре 22° обладает ярко выраженной качественной длиннодневной реакцией, а при 17 и 12° — количественной [11]. Интересно, что подобное влияние на степень проявления фотопериодической реакции могут оказывать и другие факторы, например интенсивность облучения [5].

Как правило, при длинном дне низкие дневные температуры задерживают развитие длиннодневных видов и ускоряют развитие короткодневных; при коротком дне низкие ночные температуры задерживают развитие короткодневных растений и ускоряют развитие длиннодневных. Эффект длинной ночи уменьшается при неблагоприятных температурах, как низких, так и высоких [3, 10]. Действительно, у большинства длиннодневных растений снижение ночной температуры ускоряет эвокацию цветения [7, 10, 13 и др.]. С другой стороны, некоторые длиннодневные растения зацветают при неблагоприятном фотопериоде в условиях как пониженной, так и повышенной ночных температур [13, 17]. Все эти сведения говорят о весьма сложном характере влияния температуры на общую систему физиологических регуляций.

Следует заметить, что взаимодействие температурного и фотопериодического факторов обычно сложнее, чем аддитивизм. Например, были проведены опыты, где длиннодневные растения *Blitum capitatum* L. сначала выращивали в условиях неблагоприятного короткого дня при низкой температуре, а затем при нормальной в условиях длинного дня (или в обратной последовательности). При этом продолжительность обоих воздействий в отдельности не была достаточной для индукции цветения. Последняя наблюдалась лишь в случае, когда низкая температура предшествовала длинному дню [8]. Наоборот, кратковременное воздействие высокой температурой (30°) индуцировало цветение длиннодневного растения *Calamintha officinalis* ssp. *pepetoides* Jordan лишь тогда, когда оно осуществлялось после первоначального воздействия длинным днем [4]. При длительном воздействии высокой температурой у этого растения цветение наступало и в условиях короткого (9 ч) дня.

На некоторых представителях семейства Brassicaceae, в частности *Sinapis alba* L. и *Brassica pekinensis* (Lour) Rupr., уже показано, что предшествующая пониженная температура уменьшает фотопериод, при котором начинает проявляться задержка генеративного развития, и ускоряет последнее в условиях неблагоприятной длины дня [1, 6, 15]. У представителей рода *Brassica* для группы видов с $n=18$ (сюда относятся и горчица сарептская) не отмечено потребности в яровизации, т. е. в низких температурах в начальном периоде развития, но потребность в индуктивных условиях длинного дня оказалась наивысшей [16]. Следовательно, сортовые различия в скорости развития у данного рода преимущественно определяются фотопериодической реакцией. В связи с этим горчица сарептская является удобным объектом для изучения влияния температуры на фотопериодическую реакцию.

Целью настоящей работы является исследование соотносительной роли реакций на температурный и фотопериодический режимы, а также их взаимодействия в детерминации развития горчицы сарептской у разных экотипов, довольно сильно различающихся по фотопериодической реакции.

Объекты и методика исследований

В опытах использовалась горчица сарептская *Brassica juncea* (L.) Coss. двух сортов, фотопериодическая реакция которых на фоне постоянной температуры изучена нами в предварительных опытах. Сорт Краснолистая отечественной селекции характеризуется качественной фотопериодической реакцией цветения, критическая длина дня между 12 и 13 ч, растение розеточное; Винь фу — местная сортовая популяция из Вьетнама — обладает количественной реакцией (на 8-часовом фотопериоде растения зацветали через 3 мес от появления всходов).

Опыты проводились в фотопериодических камерах лаборатории искусственного климата Тимирязевской академии в условиях, близких к факторостатным. Растения облучали смешанным светом люминесцентных ламп ЛДЦ-30 и ламп накаливания (соотно-

шение мощностей 7:1), облученность на уровне верхушек растений составляла 24—26 Вт/м². Температура воздуха около растений в световой период 22—23°, в темновой — 20 или 10°. Продолжительность воздействия пониженной ночной температурой варьировала в зависимости от задач конкретных экспериментов. Растения выращивали в песчаной культуре на смеси Кюпа. При набивке сосудов вносили 0,5 нормы элементов питания, в последующие подкормки — по 0,25 нормы. Влажность субстрата поддерживали на уровне 70 % от полной влагоемкости. В опытах использовали полиэтиленовые сосуды емкостью 0,6 л.

Фотопериодическую реакцию горчицы определяли по срокам бутонизации и цветения, а также по числу листьев до соцветия на главном побеге.

Результаты

В опыте 1 изучалось влияние пониженных ночных температур на скорость развития горчицы сарептской (сорт Винь фу) в зависимости от продолжительности периода их воздействия. Со времени появления всходов все растения выращивались на 12-часовом фотопериоде, который относительно неблагоприятен для этого сорта (бутонизация начинается на месяц позже, чем у растений на 16-часовом фотопериоде). Контрольные растения выращивались при ночной температуре 20°, а опытные — при 10° в течение 10; 20; 30 и 40 сут или постоянно начиная с появления всходов. После воздействия низкой температурой растения первых четырех опытных вариантов помещали в условия, где ночная температура была 20° до конца опыта.

Выращивание растений при пониженной ночной температуре сильно ускоряло их развитие: начало бутонизации и цветение у них наступило значительно раньше, чем в контроле (табл. 1). Дифференциация конуса нарастания у подвергавшейся воздействию горчицы начиналась через 25—30 дней от всходов, а у контрольных — на 7—10 дней позже. Число дней до бутонизации и цветения уменьшалось в зависимости от продолжительности воздействия. При экспозиции 20—30 дней наблюда-

Т а б л и ц а 1

Скорость развития горчицы сарептской Винь фу при фотопериоде 12 ч в зависимости от продолжительности воздействия пониженной ночной температурой (10°)

Время воздействия, дни	Число дней		Число листьев на главном побеге
	до бутонизации	до цветения	
0 (контроль)	52,3±3,9 (7,1)	59,3±5,4 (7,7)	18,0±1,2 (6,1)
10	47,8±9,6 (16,2)	56,2±11,0 (15,8)	17,4±2,3 (10,5)
20	43,7±1,7 (3,7)	52,0±2,9 (5,3)	16,8±1,5 (8,8)
30	40,8±1,9 (4,5)	48,3±2,0 (3,4)	15,7±1,1 (6,6)
40	41,0±1,0 (2,2)	49,7±1,4 (2,4)	15,7±0,5 (3,3)
Постоянно	41,3±2,9 (6,6)	51,7±3,0 (5,6)	17,0±2,6 (14,4)

Пр и м е ч а н и я. 1. Здесь и в последующих таблицах стандартная ошибка указана на 5 % уровне значимости.

2. В скобках приведены коэффициенты вариации.

Скорость развития горчицы сарептской Винь фу в зависимости от продолжительности воздействия низкой ночной температуры на 12-часовом фотопериоде с последующим переносом растений на 16-часовой фотопериод (% к контролю)

Время воздействия, дней	Число дней				Число листьев до цветения	
	до бутонизации		до цветения		20°	10°
	20°	10°	20°	10°		
10	64	56	67	61	80	72
20	69	66	72	70	85	87
30	84	71	83	75	100	86
40	89	79	87	82	95	87
Постоянно	100	79	100	87	100	94

лось «насыщение», а при 40 днях и более дальнейшее ускорение перехода в генеративную фазу не вызывалось. Сокращение времени до начала бутонизации и цветения растений в варианте с 10-дневной экспозицией не было существенным, кроме того, дисперсия этих признаков здесь достигала максимума.

По мере увеличения продолжительности периода воздействия пониженных ночных температур отмечалось уменьшение числа листьев до соцветия на главном побеге. Оно было существенным в вариантах с экспозициями 30 и 40 дней.

Таким образом, результаты опыта 1 показали, что низкая ночная температура (10°) ускоряет развитие горчицы на 12-часовом дне, задерживающем этот процесс при средней ночной температуре 20°. Чтобы определить, сохраняется ли такой эффект в условиях длинного фотопериода, был проведен опыт 2. В этом опыте растения сначала выращивали при фотопериоде 12 ч и ночных температурах 10 и 20°. Через 10; 20; 30 и 40 дней опытные растения обеих групп переводили на 16-часовой день и температуру ночью 20°. Контрольные растения находились на 12-часовом дне, ночная температура в течение всего опыта 20°. Кроме того, был введен вариант с 12-часовым днем и ночной температурой 10°.

Как и в опыте 1, при постоянном фотопериоде 12 ч растения скорее развивались в варианте с низкой ночной температурой. Эффект последней сохранялся и при переведении растений в условия 16-часового дня и ночной температуры 20° (табл. 2).

Естественно, что бутонизация и цветение опытных растений, выращиваемых при обеих ночных температурах, наступали тем скорее, чем

Т а б л и ц а 3

Фотопериодическая реакция горчицы сарептской при разных длине дня и температурах ночью 20° (в числителе) и 10° (в знаменателе)

Длина дня, ч	Винь фу			Краснолистная		
	дни до бутонизации	дни до цветения	число листьев на главном побеге	дни до бутонизации	дни до цветения	число листьев на главном побеге
16	22,7±1,4	28,8±1,8	12,7±2,2	38,8±1,8	44,5±2,1	17,4±0,7
	26,3±1,6	32,3±2,1	13,4±3,8	40,5±1,3	47,9±1,3	17,8±0,5
14	31,4±3,6	38,3±1,4	15,0±0,6	67,1±4,0	75,8±4,0	21,9±1,2
	32,3±1,3	39,3±1,7	14,7±1,1	67,3±7,1	76,7±7,9	22,2±1,7
12	56,0±8,0	62,7±7,8	18,7±2,0	Нет бутон.	—	—
	40,2±3,2	48,3±3,7	17,3±0,9	>5 мес. у ед. растений	—	—

Сроки бутонизации, цветения и число листьев до соцветия у горчицы сорта Краснолиственная при разных температурах ночью и разных фотопериодах после температурного воздействия

Ночная температура в течение 20 сут от всходов, °С	Длина дня после температурного воздействия, ч	Число дней до бутонизации	Число дней до цветения	Число листьев на главном побеге
20	16	46,8a	54,2a	18,3a
10	16	45,0a	52,0a	17,4a
20	14	70,2b	79,6b	22,8b
10	14	64,1b	73,1b	21,9b
20	12	Нет бутонов.	—	—
10	12	>5 мес у ед. растений	—	—

Пр и м е ч а н и е. Одинаковые буквы означают отсутствие различий на 5 % уровне значимости.

меньше они находились в условиях 12-часового дня. Но при одинаковых сроках переведения на 16-часовой день быстрее развивались те растения, которые при 12-часовом дне подвергались воздействию низкой ночной температуры (табл. 2). Эффект последней увеличивался при удлинении экспозиции с 10 до 30 дней.

В опыте 3 изучалось влияние температуры на фотопериодическую реакцию двух сортов горчицы — Краснолиственной и Винь фу при постоянном выращивании на неблагоприятных и благоприятных фотопериодах (12; 14 и 16 ч). Часть растений при этом подвергалась в ночной период воздействию температурой 10° в течение 20 сут от всходов. В опыте 1 было показано, что такая продолжительность воздействия низкой ночной температурой достаточна для ускорения развития горчицы сорта Винь фу (табл. 1).

Эффект пониженной ночной температуры в условиях разных фотопериодов не был однозначным (табл. 3). На 12-часовом дне растения сорта Винь фу, подвергшиеся воздействию, развивались быстрее. На 16-часовом фотопериоде фазы бутонизации и цветения быстрее наступали у растений, постоянно выращивавшихся при температуре 20°.

Сорт Краснолиственная в варианте с 12-часовым днем и нормальной ночной температурой так и не перешел к генеративному развитию, а при пониженной температуре отмечалась бутонизация отдельных растений. В условиях 16-часового дня пониженная ночная температура несколько задерживала развитие растений этого сорта, как и у сорта Винь фу.

Число листьев на главном побеге у сорта Краснолиственная зависело от температуры в меньшей степени, чем сроки бутонизации и цветения.

С целью изучения последствий ночной температуры при переводе растений с неблагоприятной длины дня на благоприятную был проведен опыт с сортом Краснолиственная, обладающим качественной фотопериодической реакцией. В течение первых 20 дней растения находились на 12-часовом фотопериоде при ночных температурах 10 и 20°, а затем выращивались при длине дня 12, 14 и 16 ч и ночной температуре 20°.

Сроки бутонизации и цветения горчицы в основном определялись длиной фотопериода после температурного воздействия. Эффект последнего был существенным при выращивании растений на субкритической длине дня (14 ч) и не проявлялся на благоприятном 16-часовом дне (табл. 4). Очевидно, в опыте продолжительность температурного воздействия (20 сут) была недостаточной, что не позволило получить существенный эффект на фоне фотопериода, способствующего ускоренному развитию растений.

Таким образом, у сорта с качественной фотопериодической реакцией последствие низкой ночной температуры проявляется сильнее при субкритической длине дня.

Обсуждение

В наших исследованиях подтвердились основные положения о влиянии температуры на фотопериодическую реакцию длиннодневных растений [1, 6, 14, 15].

Пониженная ночная температура у горчицы сарептской сорта Винь фу с количественной фотопериодической реакцией ускоряла развитие при неблагоприятной длине дня, а у сорта Краснолистая с качественной реакцией уменьшала критический фотопериод, о чем свидетельствует переход к генеративному развитию некоторых опытных растений при 12-часовом фотопериоде. Наоборот, при благоприятной длине дня низкая ночная температура задерживала развитие растений обоих сортов. Вероятно, это связано с проявлением принципа эффективных температур, тогда как при неблагоприятной длине дня действие последнего сильно модифицируется включением новых триггерных систем, контролирующих развитие.

У сорта с количественной фотопериодической реакцией в условиях неблагоприятного 12-часового фотопериода положительное влияние низкой ночной температуры усиливалось при увеличении продолжительности воздействия до 30 сут, а затем уже не изменялось. Это было связано с тем, что через 25—30 дней у опытных растений уже завершилась индукция и апикальные меристемы были дифференцированы. Указанный эффект низкой ночной температуры сохранялся, когда растения этого сорта переводили в благоприятные фотопериодические условия.

У сорта с качественной фотопериодической реакцией последствие пониженной ночной температуры проявилось сильнее всего при субкритической длине дня. В естественных условиях эта реакция на пониженную температуру может способствовать ускорению развития горчицы при субкритической длине дня в весенний и осенний сезоны года.

Пониженная ночная температура ускоряла наступление бутонизации, но не изменяла или даже увеличивала продолжительность периода между бутонизацией и цветением. Это говорит о том, что низкая температура, уменьшая задержку индукции цветения при неблагоприятных фотопериодических условиях, не изменяет или даже снижает скорость процессов, связанных с формированием цветков. Такое же явление отмечается и при низкотемпературном воздействии на растения в условиях благоприятных фотопериодов.

Специфические температурные условия изменяют диапазон толерантности [2] к фотопериодическим условиям. Особенно это характерно для сортов с качественной фотопериодической реакцией, у которых возможность перехода в генеративную фазу строго ограничена длиной дня.

Как известно, при выращивании зеленых культур в защищенном грунте с целью уменьшения энергетических затрат часто стремятся к снижению ночной температуры. Изложенный выше материал свидетельствует о необходимости дифференцированного подхода к определению температурного режима, так как способствующая ускоренному зацветанию пониженная температура может вызвать резкое снижение качества продукции. В связи с этим при выращивании салатной горчицы возрастает необходимость в разработке и дальнейшей оптимизации температурных режимов выращивания конкретных сортов с учетом естественной длины дня.

Выводы

1. Пониженная ночная температура (10°) ускоряет развитие горчицы сарептской сортов Винь фу и Краснолиственная при неблагоприятной длине дня (12 ч), но задерживает его при благоприятной длине дня (16 ч).

2. Под влиянием пониженной ночной температуры уменьшается критический фотопериод у сорта с качественной реакцией (Краснолиственная).

3. Пониженная ночная температура во время неблагоприятных фотопериодических условий оказывает положительное последствие, если затем растения переводятся в благоприятные фотопериодические условия с нормальной температурой (20°). У сорта Краснолиственная такое последствие проявляется наиболее сильно при субкритическом фотопериоде.

4. Отмеченная реакция горчицы сарептской на пониженную температуру в естественных условиях способствует ускоренному развитию растений в сезоны с относительно неблагоприятной длиной дня и расширению ареала вида.

ЛИТЕРАТУРА

1. Крастина Е. Е. Влияние температуры на фотопериодическую реакцию горчицы, яровой пшеницы и овса. — Изв. ТСХА, 1963, вып. 5, с. 37—46. — 2. Планка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. — 3. Разумов В. И. Среда и развитие растений. Л.—М.: Госсельхозиздат, 1961. — 4. Ahmed G. E. D., Jacques M. C. — C. r. Acad. Sci., Paris, 1975, N 280, p. 617—620. — 5. Bernier G. — In: Induction of flowering, MacMillan of Australia, 1969, p. 305—327. — 6. Denffer von D. — Jahrbucher. wiss. Bot., 1939, Bd 88, H. 5, S. 759—815. — 7. Jacques M. C. — C. r. Acad. Sci., Paris, 1968, N 267, p. 1592—1595. — 8. Jacques M. — Physiol. veget., 1971, vol. 9, N 3, p. 461—474. — 9. Lang A., Melchers G. — Planta, 1943, Bd 33, H. 5, S. 653—703. — 10. Lang A. In: Encyclopedia of plant physiology, Springer Verlag, 1965, vol. 15—1, p. 1380—1536. — 11. Lavigne G., Cosson L., Jacques R., Miginiac E. — Physiol. veget., 1979, vol. 17, N 2, p. 363—373. — 12. Miginiac E. — In: Controlling factors in plant development. Bot. Mag. Tokyo, Spec. issue, 1978, N 1, p. 159—173. — 13. Murneek A. E. — Bot. Gaz., 1940, vol. 102, N 2, p. 269—279. — 14. Roberts R. H., Struckmeyer B. E. — J. Agr. Res., 1938, vol. 56, N 9, p. 633—678. — 15. Roberts R. H., Struckmeyer B. E. — J. Agr. Res., 1939, vol. 59, N 9, p. 699—709. — 16. Shinohara S. — Technical Bull., Shizuoka Pref. Agr. Exp. Station, 1959, N 6. — 17. Wellensick S. J. — Naturwiss. 1966, Bd 53, N 16, S. 411.

Статья поступила 28 сентября 1981 г.

SUMMARY

The effect of low night temperature (10°C) upon the photoperiodic response in leaf mustard *Brassica juncea* (L.) Coss., a long-day plant, was estimated in the controlled environment. Two varieties from the USSR and Vietnam with different photoperiodic requirements were used in the experiments.

Low night temperature accelerated the development of both varieties in the short photoperiod (12 h), and delayed it in the long photoperiod. It also decreased critical daylength in the variety "Krasnolistnaja" having absolute photoperiodic requirement.

During unfavorable photoperiodic conditions the low night temperature enhanced the development of plants which were grown afterwards under favorable daylength and normal night temperature (20°). In the variety "Krasnolistnaja" the most significant after-effect was observed under subcritical daylength.