

УДК 581.1.036

ЕВГЕНИЯ АНАТОЛЬЕВНА СПИРИДОНОВА

аспирант Института биологии, Карельский научный центр РАН

*s-ev-a@yandex.ru***МАРИНА ИВАНОВНА СЫСОЕВА**

доктор биологических наук, доцент, главный научный сотрудник лаборатории экологической физиологии растений Института биологии, Карельский научный центр РАН

*sysoeva@krc.karelia.ru***ЕЛЕНА ГЕОРГИЕВНА ШЕРУДИЛО**

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологической физиологии растений Института биологии, Карельский научный центр РАН

*sherudilo@krc.karelia.ru***ВЛИЯНИЕ ЕЖЕСУТОЧНЫХ КРАТКОВРЕМЕННЫХ СНИЖЕНИЙ ТЕМПЕРАТУРЫ И ФОТОПЕРИОДА НА РАЗВИТИЕ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ**

Исследовано влияние 2- и 6-часовых ежесуточных снижений температуры в условиях фотопериодов 8, 12, 16 и 24 ч на бутонизацию и цветение петунии и бархатцев. Показано, что ежесуточные кратковременные снижения температуры значительно ускоряют развитие декоративных растений (петуния, бархатцы) в условиях короткого фотопериода. С увеличением продолжительности фотопериода эффект ускорения снижается, а при круглосуточном освещении отсутствует.

Ключевые слова: *Tagetes erecta*, *Petunia x hybrida*, бутонизация, цветение, фотопериод, кратковременное снижение температуры

Свет и температура входят в число важнейших факторов, регулирующих развитие растений на протяжении всего жизненного цикла. Наиболее распространенными приспособительными онтогенетическими реакциями растений к этим факторам являются термопериодизм и фотопериодизм [5], [8], [27]. Влияние длины дня на индукцию цветения достаточно хорошо изучено [1], [6], [16], [18]. Однако исследования в области влияния температуры на фотопериодическую реакцию показали, что растения способны реагировать на изменение длины дня только в определенных пределах температур и многие типичные длиннодневные и короткодневные виды при изменении температуры могут зацвести в условиях неблагоприятной для цветения длины дня [4], [18], [23], [24]. Кроме того, изменения в суточной температуре могут оказывать влияние на скорость перехода к цветению. Так, показано, что у арабидопсиса высокие ночные температуры более эффективны для цветения, чем дневные [25], у орхидных высокие дневные температуры способствуют зацветанию растений [10].

Как в природе, так и в условиях защищенного грунта достаточно часто встречаются кратковременные (часовые) ежесуточно повторяющиеся действия низких положительных закалывающих температур (ДРОП), которые вызывают у растений морфогенетический эффект, приводя к их компактности [20], а также способствуют повышению холодоустойчивости [3]. Влияние ежесуточных снижений температуры на скорость развития растений изучено недостаточно, и полученные в литературе данные противоречивы. Имеются данные об отсутствии влияния 2-часового ДРОП на количество листьев у растения огурца при фотопериоде 18 ч [13], [14] и на время наступления цветения бегонии и поинсеттии в условиях короткого фотопериода [20]. При коротком фотопериоде снижение температуры в суточном цикле на 2–10 ч также не оказало влияния на количество листьев у хризантемы [17], а 2-, 4- и 8-часовые низкотемпературные воздействия не влияли на количество листьев у поинсеттии [26]. В то же время отмечено ускорение начала цвете-

ния при ДРОП-воздействиях (1,5–3 ч) в условиях длинного фотопериода у бегонии, пеларгонии, петунии, сальвии, каланхоэ и розы [22]. Рождественская бегония на 2 дня быстрее зацвела при кратковременном снижении температуры в ночной период по сравнению с воздействием в начале светового дня [9]. Противоречивость полученных данных объясняется тем, что эффективность ДРОП-воздействия напрямую зависит от величины, продолжительности, времени воздействия и биологических особенностей вида [2], [12]. Кроме того, установлено, что показатели репродуктивного развития ориентированы на определенное время суток [2], а также выявлена разнокачественная реакция на ДРОП короткодневных и длиннодневных видов [21].

Целью настоящей работы было изучить влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры на развитие декоративных растений в условиях разных фотопериодов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на декоративных видах – длиннодневных растениях (ДДР) петунии (*Petunia x hybrida*, сорт Стелярис) и нейтральнодневных растениях (НДР) бархатцев (*Tagetes erecta*, сорт Купидон).

Семена высевали в почвенно-песчаный грунт (2:1) и выращивали в камерах искусственного климата ВКШ-73 с выдерживанием одинакового суточного светового интеграла 5,27 моль/сут при фотопериодах 8, 12, 16 и 24 ч и интенсивностях света 150, 100, 75 и 50 Вт/м² соответственно. Относительная влажность воздуха составляла 60–70 %, температура почвы соответствовала температуре воздуха, спектральный состав света – облучению лампами ДРЛ-400. Полив растений осуществляли ежедневно питательным раствором Кнопа с добавлением микроэлементов, рН – 6,2–6,4.

Пикировку рассады проводили на стадии первой пары настоящих листьев (бархатцы) и третьей пары листьев (петуния). Далее в течение месяца все растения выращивали при оптимальной температуре 22 °С. По достижении фазы 3–4 листьев (бархатцы) и 9–10 листьев (петуния) растения контрольного варианта оставляли при 22 °С, а опытные растения в течение 6 суток подвергали ежесуточным снижениям температуры до 12 °С на 2 или 6 ч (опытные варианты ДРОП_2 и ДРОП_6) в конце ночного периода или до завершения 24-часового цикла при круглосуточном освещении.

Для изучения последствий экспериментальных температурных обработок контрольные и опытные растения были высажены в середине июня в открытый грунт, где они произрастали до начала сентября. Проводили регулярные наблюдения за генеративным развитием по следующим фазам: 1) фаза бутонизации – фиксировали момент начала бутонизации, который оценивали

по количеству окрашенных бутонов у петунии и бутонов диаметром более 5 мм у бархатцев; 2) фаза цветения – фиксировали момент начала цветения, когда зацвело 10 % от общего числа растений в каждом варианте опыта, и наступление 100-процентного цветения. Повторность опыта в пределах варианта 35–40-кратная.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Петуния. По сравнению с контролем воздействию 2-часовых кратковременных снижений температуры на стадии рассады в условиях короткого (8 ч) фотопериода на 2 недели ускорило начало бутонизации и наступление цветения у растений петунии (табл. 1). Сходное влияние кратковременных снижений температуры наблюдалось в условиях нейтрального (12 ч) и длинного (16 ч) фотопериодов, но в этом случае образование бутонов произошло раньше на 1 неделю, а цветение ускорило на 3 суток (табл. 1, 2). С удлинением фотопериода эффект ускорения цветения отмечался при более длительном низкотемпературном воздействии (6 ч). В условиях круглосуточного освещения влияние кратковременных снижений температуры на наступление бутонизации и начало цветения не выявлено (табл. 1, 2). В условиях короткого фотопериода растения петунии во всех вариантах не достигли 100-процентного цветения даже к концу опыта (табл. 3). Однако при 12-часовом фотопериоде и при постоянном освещении 100-процентное цветение быстрее достигли растения, обработанные ДРОП, но при 16-часовом влиянии ДРОП-воздействия не выявлено (табл. 3).

Таблица 1

Влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры на начало бутонизации петунии и бархатцев (сутки от посадки)

Варианты	Петуния (ДДР)				Бархатцы (НДР)			
	8 ч	12 ч	16 ч	24 ч	8 ч	12 ч	16 ч	24 ч
Контроль	98	65	65	53	64	52	54	62
ДРОП_2	82	59	65	55	62	50	59	62
ДРОП_6	98	59	57	55	62	54	55	62

Таблица 2

Влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры на начало цветения петунии и бархатцев (сутки от посадки)

Варианты	Петуния (ДДР)				Бархатцы (НДР)			
	8 ч	12 ч	16 ч	24 ч	8 ч	12 ч	16 ч	24 ч
Контроль	99	74	68	58	98	74	80	76
ДРОП_2	92	65	72	56	94	70	84	81
ДРОП_6	99	65	65	63	94	74	80	85

Таблица 3

Влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры на 100-процентное цветение петунии и бархатцев (сутки от посадки)

Варианты	Петуния (ДДР)				Бархатцы (НДР)			
	8 ч	12 ч	16 ч	24 ч	8 ч	12 ч	16 ч	24 ч
Контроль	–	102	119	83	–	95	99	110
ДРОП_2	–	92	120	73	–	101	103	110
ДРОП_6	–	102	121	76	–	101	99	110

Примечание. Прочерк означает, что 100-процентное цветение не наступило.

Бархатцы. Обработка растений ежесуточными кратковременными низкотемпературными воздействиями на 2 суток ускорила образование бутонов и наступление цветения по сравнению с контролем в условиях короткого и нейтрального фотопериодов, но при более продолжительном (16 и 24 ч) освещении этот эффект отсутствовал (табл. 1, 2). Как и растения петунии, бархатцы во всех вариантах не достигли 100-процентного цветения при коротком фотопериоде (табл. 3). В условиях всех остальных фотопериодов ДРОП-обработки не оказали влияния на наступление 100-процентного цветения (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что ДРОП-воздействие может приводить к ускорению развития растений, однако этот эффект зависит от биологических особенностей вида и длительности фотопериода. Выращивание рассады ДДР петунии и НДР бархатцев в условиях неблагоприятного для них короткого фотопериода привело к значительному замедлению в развитии: цветение наступило только через 2 месяца после высадки в открытый грунт, не наступило 100-процентное цветение. При этом ежесуточные кратковременные низкотемпературные обработки способствовали значительному ускорению начала бутонизации и цветения исследуемых видов. Полученные данные согласуются с результатами Чайлахяна и Ждановой [7], согласно которым охлаждение длиннодневных растений, находящихся в условиях короткого дня, во вторую половину темного периода стимулировало переход к генеративному развитию. С удлинением фотопериода (12 и 16 ч) эффект ускорения сохранялся, но требовалось более продолжительное низкотемпературное воздействие.

Впервые нами показано, что с увеличением светового периода влияние ДРОП-воздействия на цветение и бутонизацию петунии и бархатцев снижалось и отсутствовало при круглосуточном освещении. Эти данные свидетельствуют о тесной связи температурного и фотопериодического путей регуляции, что отмечается в литературе [1]. Однако полученные нами результаты позво-

ляют говорить и об участии переменных температур в этих процессах.

Известно, что существует 4 основных пути перехода к цветению: иницируемые благоприятной длиной дня (фотопериодический контроль цветения), температурой (температурный путь), автономными механизмами (возрастной контроль цветения) или воздействием гиббереллинов (гормональный путь) [1]. Все они напрямую или косвенно связаны с уровнем экспрессии гена *FT* (*FLOWERING LOCUS T*) [1], [11], [15], который, по мнению Аксеновой с соавторами, может представлять собой молекулярную форму флоригена [1]. Его экспрессия или блокировка посредством различных сигналов (свет, температура) могут приводить к инициации или ингибированию цветения [1], [11], [15].

При этом одним из важнейших для однолетних и двулетних растений является температурный путь – продолжительное воздействие низкой температурой (яровизация) в условиях определенного фотопериода. Генетический механизм температурного пути достаточно хорошо изучен и связан с генами *VRN* (*VERNALIZATION* – гены яровизации). Их активация вызывает блокировку гена репрессии цветения *FLC* (*FLOWERING LOCUS C*), что, в свою очередь, ингибирует ген *FT*, ускоряя таким образом наступление цветения [1], [19], [28].

В нашем эксперименте растения подвергались действию кратковременных снижений температуры, которые ускорили развитие (начало бутонизации и цветения) ДДР и НДР не только в условиях благоприятных – длинного и нейтрального фотопериодов, но и неблагоприятного для развития короткого фотопериода. Полученные данные не позволяют соотнести механизм таких воздействий с общепринятым температурным путем, связанным с генами яровизации *VRN*, когда генеративное развитие иницируется длительными низкотемпературными обработками. Однако исследования последних лет показали, что существует иной путь, связанный с геном *SVP* (*SHORT VEGETATIVE PHASE* – ген, связанный с изменениями температуры), который напрямую (без участия *FLC*) контролирует экспрессию гена *FT* [19]. Именно этот механизм, по мнению Ли с соавторами [19], используется растением для контроля начала цветения при флуктуирующих температурах независимо от фотопериода. Таким образом, переход к цветению может параллельно контролироваться и фотопериодом, и температурой. Причем при неблагоприятном для перехода к цветению ДДР и НДР коротком фотопериоде в качестве альтернативного пути может выступать температурный путь регуляции, связанный с экспрессией гена *SVP*, которая вызывается перепадами суточной температуры.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 10-04-00097.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аксенова Н. П., Миляева Э. Л., Романов Г. А. Флориген обретает молекулярный облик. К 70-летию теории гормональной регуляции цветения // Физиология растений. 2006. Т. 53. № 3. С. 449–454.
2. Марковская Е. Ф., Сысоева М. И. Роль суточного температурного градиента в онтогенезе растений. М.: Наука, 2004. 119 с.
3. Марковская Е. Ф., Сысоева М. И., Шерудило Е. Г. Феномен ежесуточного кратковременного влияния низких закалывающих температур на жизнедеятельность растения // Онтогенез. 2008. Т. 39. № 5. С. 323–332.
4. Мошков Б. С. Актиноритмизм растений. М.: ВО «Агропромиздат», 1987. 272 с.
5. Радченко С. И. Температурные градиенты среды и растение. М.; Л.: Наука, 1966. 390 с.
6. Чайлахян М. Х. Регуляция цветения высших растений. М.: Наука, 1988. 559 с.
7. Чайлахян М. Х., Жданова Л. П. Влияние температуры на фотопериодизм растений // ДАН СССР. 1948. Т. 62. № 4. С. 549–552.
8. Adams S. R., Langton F. A. Photoperiod and plant growth: a review // J. Hort. Sci. & Biotechnol. 2005. Vol. 80. № 1. P. 2–10.
9. Bakken A. K., Moe R. Height and quality control in Christmas begonia by growth-retarding temperature regimes // Acta Agric. Scand. Sect. B, Soil and Plant Sci. 1995. Vol. 45. P. 283–292.
10. Blanchard M. G., Runkle E. S. Temperature during the day, but not during the night, controls flowering of *Phalaenopsis* orchids // Journal of Experimental Botany. 2006. Vol. 57. P. 4043–4049.
11. Blazquez M. A., Ahn J. H., Weigel D. A thermosensory pathway controlling flowering time in *Arabidopsis thaliana* // Nature Genetics. 2003. Vol. 33. P. 168–171.
12. Carvalho S. M. P., Noort van F., Rostma R., Heuvelink E. Possibilities for producing compact floricultural crop. Report 173. Wageningen UR Greenhouse Horticulture. Wageningen. March 2008. P. 68.
13. Grimstad S. O. The effect of a daily low temperature pulse on growth and development of greenhouse cucumber and tomato plants during propagation // Scientia Hortic. 1993. Vol. 53. P. 53–62.
14. Grimstad S. O. Low-temperature pulse affects growth and development of young cucumber and tomato plants // J. Hort. Sci. 1995. Vol. 70. № 1. P. 75–80.
15. Halliday K. J., Salter M. G., Thingnaes E., Whitlam G. C. Phytochrome control of flowering is temperature sensitive and correlates with expression of the floral integrator FT // Plant Journal. 2003. Vol. 33. P. 875–885.
16. Handro W. On the flower initiation in *Streptocarpus nobilis* C. B. Clarke (Gesneriaceae) // Bol. Botânica Univ. S. Paulo. 1976. Vol. 4. P. 31–40.
17. Jensen H. E. K. Influence of degree and duration of DIF temperature periods on growth and flowering of *Dendranthema grandiflora* Tzvelev // Gartenbauwissenschaft. 1994. Vol. 59. № 6. P. 280–284.
18. Lang A. Physiology of flower initiation. // Encyclopedia of Plant Physiology. 1965. Vol. 15. № 1. P. 1380–1536.
19. Lee J. H., Yoo S. J., Park S. H., Hwang I., Lee J. C., Ahn J. H. Role of SVP in the control of flowering time by ambient temperature in *Arabidopsis* // Genes Dev. 2008. Vol. 21. P. 397–402.
20. Moe R., Heins R. D. Thermo- and photomorphogenesis in plants // Advances in Floriculture research. Agric. Univ. of Norway. Report № 6. 2000. P. 52–64.
21. Moe R., Willumsen K., Ihlebek I. H., Stupa A. I., Gromsrud N. M., Mortensen L. M. DIF and temperature drop responses in SDP and LDP, a comparison // Acta Hort. 1995. Vol. 378. P. 27–33.
22. Mortensen L. M., Moe R. Effects of various day and night temperature treatments on the morphogenesis and growth of some greenhouse and bedding plant species // Acta Hort. 1992. Vol. 327. P. 77–86.
23. Roberts R. H., Struckmeyer B. E. The effects of temperature and other environmental factors upon the photoperiodic responses of some of the higher plants // J. Agric. Res. 1938. Vol. 56. P. 633–646.
24. Roberts R. H., Struckmeyer B. E. Further studies of the effects of temperature and other environmental factors upon the photoperiodic responses of plants // J. Agric. Res. 1939. Vol. 59. P. 699–709.
25. Thingnaes E., Torre S., Ernstsén A., Moe R. Day and night temperature responses in *Arabidopsis*: effect on gibberellin and auxin content, cell size, morphology and flowering time // Annals of Botany. 2003. Vol. 92. P. 601–612.
26. Ueber E., Hendriks L. Effects of intensity, duration and the time of a temperature drop on growth and flowering of *Euphorbia pulcherrima* Willd. ex. Klotzsch // Acta Hort. 1992. Vol. 327. P. 33–37.
27. Went F. W. Plant growth under controlled conditions. 2. Thermoperiodicity in growth and a fruiting of the tomato // Am. J. Bot. 1944. Vol. 31. P. 135–150.
28. Zeevaart J. A. D. Leaf-produced floral signals // Current Opinion in Plant Biology. 2008. Vol. 11. P. 541–547.