

УДК 635.52: 581.1

ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ И ТЕМПЕРАТУРНАЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ФАСОЛИ (*PHASEOLUS VULGARIS* L.) В УСЛОВИЯХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РФ

**М. А. Вишнякова, В. А. Кошкин, Г. П. Егорова, Л. Ю. Новикова,
И. И. Матвиенко**

*Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии*

Проведен скрининг 98 образцов фасоли из коллекции ВИР по фотопериодической чувствительности (ФПЧ) в условиях Ленинградской области. Большая часть образцов задерживали цветение на длинном дне по сравнению с коротким в среднем за пять лет на 4,5 сут. Определен коэффициент ФПЧ, рассчитываемый по отношению продолжительности периода «всходы – цветение» на длинном и коротком дне. По значению $K_{ФПЧ}$ (0,97–2,11) среди исследованных образцов преобладали сорта с почти нейтральной реакцией на фотопериод. Показано, что фаза цветения на длинном дне наступает после накопления определенных сумм эффективных температур ($T_{эф15}$). Значительная задержка цветения (на 10,5 сут) в годы с меньшими суммами эффективных температур по сравнению с более теплыми годами свидетельствует о значительном влиянии температурного фактора на индукцию цветения фасоли на Северо-Западе РФ.

К л ю ч е в ы е с л о в а: фасоль, фотопериод, температура воздуха, фотопериодическая чувствительность, период «всходы – цветение».

**M. A. Vishnyakova, V. A. Koshkin, G. P. Egorova, L. Yu. Novikova,
I. I. Matvienko. THE PHOTOPERIOD AND TEMPERATURE SENSITIVITY
OF COMMON BEAN (*PHASEOLUS VULGARIS* L.) IN THE NORTH-WEST
OF RUSSIA**

98 samples of common beans from the Vavilov Institute collection have been screened for photoperiod sensitivity in the Leningrad region. Most of the samples delayed flowering in a long-day, compared to a short-day mode, by an average of 4.5 days in five years. The coefficient of photoperiod sensitivity (CPS) was determined. It was calculated as the long-day/short-day ratio for the “sprouting to flowering” period. According to the CPS value (0.97–2.11), the varieties with almost neutral reaction to photoperiod dominated among the chosen samples. It was shown that the phase of flowering began after the accumulation of certain sums of effective temperatures (T_{ef15}). A significant delay in flowering (10.5 days) on long days in cooler years, compared to warmer ones, was detected. It suggests that the temperature factor is of critical importance for the induction of flowering of common beans in the North-West of Russia.

Key words: common beans, photoperiod, air temperature, photoperiodic sensitivity, “days of sprouting to days of flowering” period.

Введение

Фасоль – растение теплого климата и короткого дня. В горных ущельях мезо- и южно-американского центров происхождения культуры до сих пор растут многолетние лианы вида *P. vulgaris* – предки современных культурных представителей фасоли [Veebe et al., 1997; Gept, 1998, 2004]. За многие века народной селекции фасоль претерпела целый ряд изменений, составивших ее синдром доместикации. Признаками, приобретенными в процессе доместикации, у фасоли стали: изменение характера роста стебля, увеличение размеров бобов и семян, уменьшение периода покоя семян, укороченный период вегетации, изменение чувствительности к фотопериоду, увеличение уборочного индекса и др. [Koinange et al., 1996].

Поистине революционные события в селекции фасоли произошли за последнее столетие, когда она получила широкое распространение за пределами центров происхождения. Ее агрономический ареал продвинулся в высокие северные широты (до 60–65° с. ш.), и культура адаптировалась не только к сравнительно ограниченными тепловым ресурсам, но и к неблагоприятной для нее длине дня. Появились новые экотипы фасоли, обладающие детерминантным типом роста стебля и кустовым габитусом растения. У этих экотипов значительно сократились вегетационный период и его составляющие, синхронизировались цветение и созревание бобов. Значительное сокращение периода «всходы – цветение» означает более ранний переход растения от вегетативной к генеративной стадии – процесс, определяемый фотопериодической чувствительностью (ФПЧ) растения.

Изучение характера наследования чувствительности к длине дня у фасоли выявило в ее генофонде, как и у большинства изученных в этом отношении растений, три группы генотипов: чувствительные, с почти нейтральной реакцией (слабочувствительные) и с промежуточным типом реагирования [Kornegay et al., 1993].

Для продвижения в более северные широты теплолюбивых и короткодневных культур необходимо создавать слабочувствительные к фотопериоду сорта, а также знать воздействие на культуру температурного фактора вообще и по отношению к фотопериоду в частности.

Работы по изучению ФПЧ фасоли впервые в мире были осуществлены в ВИР в первой трети, а затем продолжены в середине XX века. В исследование были включены разные виды

фасоли. Показано влияние длины дня на период «всходы – цветение» у короткодневных и длиннодневных растений [Дорошенко, Разумов, 1926]. Выявлена дифференциация генофонда по отношению к фотопериоду, его чрезвычайное разнообразие по реакции на длину дня и показаны возможные изменения фенотипа растений фасоли в неблагоприятных для них условиях фотопериода [Иванов, 1961]. Долгое время подобные исследования не проводились. Между тем выявление слабочувствительных к фотопериоду образцов становится все более актуальным. Потребности культуры к теплу в условиях Северо-Запада РФ также не изучались, если не считать работ по холодостойкости проростков фасоли [Алексеева, Буданова, 1985; Алексеева, Петрова, 1995]. Практически ничего не известно и о совместном воздействии на фасоль фотопериода и температурного фактора. Поэтому целью данной работы явилась оценка фотопериодической и температурной чувствительности сортов фасоли из коллекции ВИР, являющейся репрезентативной выборкой мирового разнообразия культуры и служащей исходным материалом для селекции.

Материал и методы

Материалом служили 98 образцов фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris* L.) из коллекции ВИР. Исследование проводили в 2008–2012 гг. Ежегодно анализировали по 19–20 образцов.

В изучаемую выборку вошли селекционные сорта из 28 стран мира, производящих фасоль в промышленных масштабах и расположенных в интервале 50° ю. ш. – 60° с. ш. и 130° з. д. – 135° в. д. Происхождение отечественных образцов фасоли отражало ее агрономический ареал в Российской Федерации и включало сорта селекции Дальнего Востока, Сибири, регионов европейской части (табл. 1). Большинство образцов обладали детерминантным типом роста стебля (кустовой морфотип), 19 образцов – индетерминантным (вьющийся и полувьющийся морфотипы). Были представлены разные направления использования культуры: зерновое, овощное и универсальное с преобладанием первого как наиболее распространенного. Разнообразие по указанным параметрам соблюдали в каждом наборе образцов, подбираемых для ежегодных исследований.

Опыты проводили в вегетационных и фотопериодических павильонах отдела физиологии Пушкинских лабораторий ВИР. Сроки посева варьировали в пределах одного-двух дней: 27–29 мая.

Растения выращивали на дерново-подзолистой почве в пластиковых 5-литровых сосудах – по пять нормально развитых растений на сосуд. Удобрение и полив проводили в оптимальном для фасоли режиме. У каждого растения отмечали дату начала цветения после появления первого цветка, маркировали стебель бумажными этикетками и вычисляли продолжительность периода «всходы – цветение».

Опыт проводили в условиях естественного длинного (17 ч 30 мин – 18 ч 52 мин) и короткого (12 ч) фотопериода. Короткий день (КД) создавали, закатывая вагонетки с сосудами в светонепроницаемый фотопериодический павильон, в котором они находились с 21.00 до 9.00. Длинный день (ДД) обеспечивали, закатывая вагонетки на этот же период времени в стеклянный вегетационный павильон.

Температура воздуха в период вегетации растений за годы исследования приведена на рис. 1.

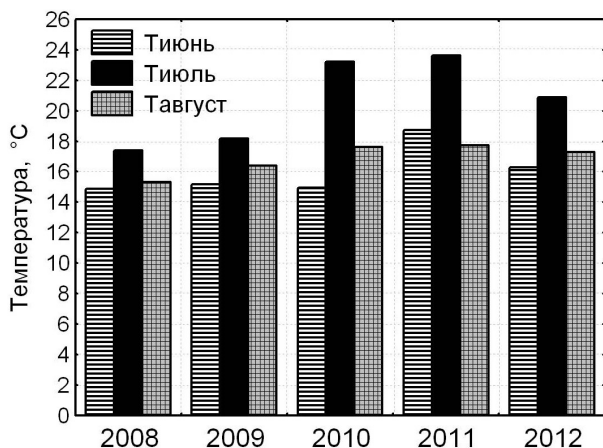


Рис. 1. Средняя суточная температура воздуха периода «всходы – цветение» образцов фасоли в годы исследования

В расчет взяли средние за месяц средне-суточные температуры воздуха, характеристику периодов устойчивого перехода температуры через 10 и 15 °С. Для всех образцов были рассчитаны суммы температур за период «всходы – цветение».

ФПЧ устанавливали по величине задержки цветения на ДД по сравнению с КД ($T_1 - T_2$) и предложенного нами коэффициента ФПЧ ($K_{фпч}$), вычисляемого по формуле ($K_{фпч} = T_1 / T_2$), где T_1 и T_2 – продолжительность периода «всходы – цветение» (сутки) у растений фасоли, выращенных соответственно в условиях длинного естественного и короткого 12-часового дня [Кошкин и др., 1994]. Образцы фасоли, имеющие $K_{фпч} = 1,00-1,10$, классифицировали как слабочувствительные к фотопериоду.

Этим значениям соответствовали образцы, задерживающие цветение на ДД по сравнению с КД в пределах 1–4 сут.

Статистическую обработку данных осуществляли в пакете StatSoft Statistica 6.0. Поскольку распределение исследованных образцов по продолжительности периода «всходы – цветение» на ДД и КД, $K_{фпч}$ и $T_1 - T_2$ имело отличный от нормального вид распределения, исследовались структурные характеристики вариационных рядов: медиана, квартили, минимальное и максимальное значение. Для определения связи между признаками использовался коэффициент ранговой корреляции Спирмена. Связь с температурами была описана уравнением регрессии. В исследовании принят уровень значимости 5 %.

Результаты и обсуждение

Во все годы исследования всходы фасоли появлялись у всех образцов одновременно на КД и ДД в интервале 3–13 июня. Однако первые бутоны в условиях КД появлялись у большей части образцов раньше, чем на ДД. Лишь несколько образцов российской селекции и один образец из Германии на ДД зацвели раньше, чем на КД.

По продолжительности периода «всходы – цветение» образцы распределились неравномерно в условиях как КД, так и ДД: 75 % образцов на КД зацвели в интервале 29–41 сут, на ДД – 31–45 сут от всходов. При этом на КД цветение образцов начиналось более синхронизированно: в среднем по опыту период «всходы – цветение» длился 22 сут с размахом признака 29–48 сут, на ДД в два раза дольше – 44 дня – в интервале 31–66 сут. Задержка цветения на ДД по сравнению с КД в среднем по опыту составила 4,5 сут (рис. 2).

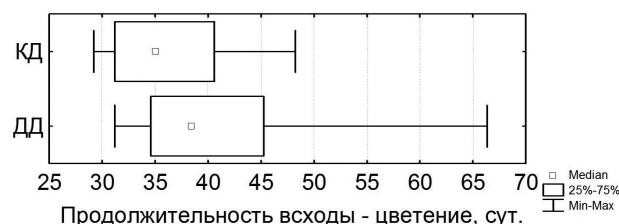


Рис. 2. Продолжительность периода «всходы – цветение» в среднем за 5 лет изучения

Коэффициент ФПЧ варьировал в диапазоне 0,97–2,11. По его значению образцы также распределились с правосторонней асимметрией, что свидетельствует о преобладании в изученном наборе образцов с почти нейтральной реакцией на фотопериод. Значение

коэффициента 0,98–1,10 было отмечено у 57 образцов; 1,11–1,50 – у 38 образцов и выше 1,51 – у трех образцов из изученного набора (рис. 3).

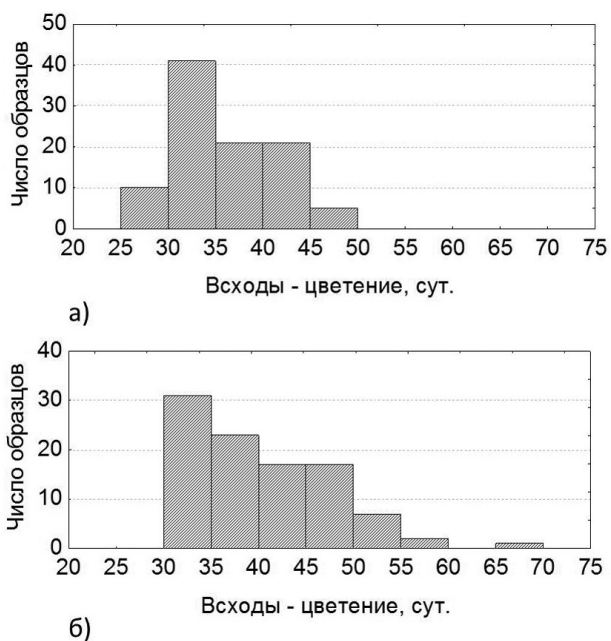


Рис. 3. Распределение изученных образцов фасоли по продолжительности периода «всходы – цветение» (а – в условиях КД, б – в условиях ДД)

Расчет ранговой корреляции признаков T_1 , T_2 и T_1 / T_2 (по Спирмену) показал среднюю силу связи ФПЧ с продолжительностью периода «всходы – цветение» на ДД ($\rho = 0,45$, значим).

Таблица 1. Матрица коэффициентов ранговой корреляции Спирмена

	T_1	T_2	T_1 / T_2
T_1	1,000	0,777	0,454
T_2	0,777	1,000	-0,110
T_1 / T_2	0,454	-0,110	1,000

Значимая связь наблюдалась у образцов между T_1 и T_2 , что отражает природу образца по отношению ко времени наступления цветения (рано/поздно) как на ДД, так и на КД.

В таблице 2 представлено распределение образцов по значению коэффициента ФПЧ в соответствии с географической принадлежностью. Образцы из высоких северных и южных широт имели преимущественно почти нейтральную реакцию на фотопериод.

В нашем опыте оценка сортов проходила в разные годы, и погодные условия опыта были различны. Поскольку полив сосудов осуществляли вручную в соответствии с биологическим оптимумом для культуры, мы взяли в расчет только температурный фактор.

Наиболее влияющим на продолжительность периода «всходы – цветение» фактором оказалась средняя эффективная температура за период устойчивого перехода температур через $15 \text{ }^\circ\text{C}$ ($T_{эф15}$), показывающая, насколько температуры превышали $15 \text{ }^\circ\text{C}$, и отражающая напряженность температурного фактора года.

Зависимость продолжительности периода «всходы – цветение» на КД можно представить уравнением:

$$T_2 = 48,7 - 3,0T_{эф15} \quad r = 0,92 \quad (p = 0,027),$$

где r – коэффициент корреляции, p – уровень его значимости.

Несколько меньше, но также положительна корреляция с температурой июля – месяца, когда началось цветение у всех образцов в интервале 3–29 июля на КД и 6 июля – 4 августа на ДД.

$$T_2 = 63,9 - 11,4T_{июль} \quad r = 0,87 \quad (p = 0,057)$$

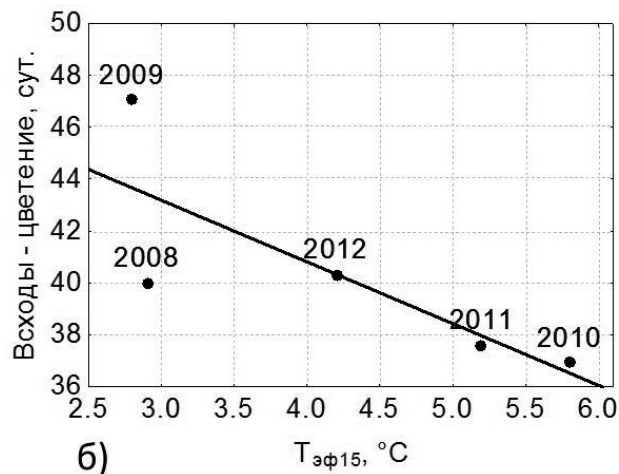
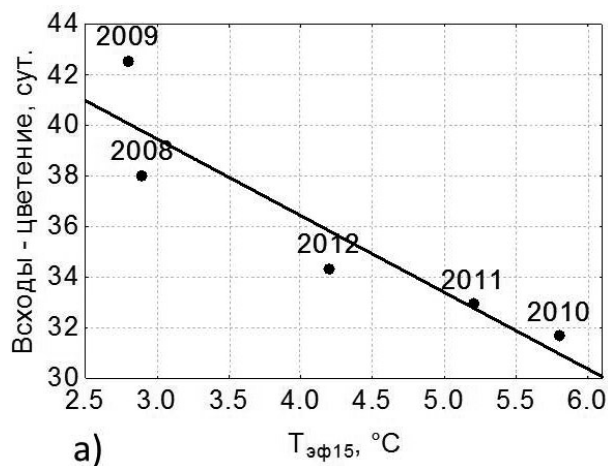


Рис. 4. Зависимость продолжительности периода «всходы – цветение» от средней $T_{эф15}$ (а – на КД; б – на ДД)

То есть период «всходы – цветение» на КД укорачивался при наиболее высоких значениях эффективных температур. Наиболее высоким

Таблица 2. Значение коэффициента ФПЧ у образцов фасоли разного географического происхождения

№	Происхождение	Число образцов	Среднее	Медиана	Минимум	Максимум
1	Ленинградская обл.	1	1,00	1	1,00	1,00
2	Монголия	1	1,01	1,01	1,01	1,01
3	Венгрия	1	1,01	1,01	1,01	1,01
4	Краснодарский край	4	1,06	1,03	0,97	1,23
5	Болгария	1	1,03	1,03	1,03	1,03
6	Ставропольский край	1	1,04	1,04	1,04	1,04
7	Англия	4	1,05	1,04	1,03	1,10
8	Астраханская обл.	1	1,05	1,05	1,05	1,05
9	Мексика	4	1,06	1,05	1,02	1,12
10	Орловская обл.	3	1,07	1,05	0,99	1,17
11	Венесуэла	1	1,05	1,05	1,05	1,05
12	Италия	1	1,05	1,05	1,05	1,05
13	Германия	3	1,08	1,05	0,98	1,20
14	Австралия	3	1,11	1,06	0,99	1,29
15	Швеция	2	1,07	1,07	1,05	1,08
16	Иркутская обл.	1	1,07	1,07	1,07	1,07
17	Бразилия	5	1,11	1,07	1,04	1,27
18	Китай	3	1,07	1,08	1,06	1,09
19	Турция	1	1,08	1,08	1,08	1,08
20	Московская обл.	6	1,16	1,08	0,98	1,67
21	Польша	2	1,08	1,08	1,03	1,13
22	Украина	1	1,08	1,08	1,08	1,08
23	Омская область	1	1,08	1,08	1,08	1,08
24	Дальний Восток	1	1,08	1,08	1,08	1,08
25	Саратовская область	1	1,11	1,11	1,11	1,11
26	Нидерланды	3	1,09	1,12	1,03	1,13
27	Алтай	1	1,12	1,12	1,12	1,12
28	Норвегия	3	1,22	1,12	1,02	1,52
29	Бутан	2	1,13	1,13	1,07	1,20
30	Франция	7	1,29	1,14	1,07	2,11
31	США	10	1,12	1,14	1,01	1,22
32	Литва	1	1,15	1,15	1,15	1,15
33	Азербайджан	1	1,17	1,17	1,17	1,17
34	Канада	5	1,17	1,19	1,06	1,27
35	Чили	4	1,22	1,19	1,05	1,43
36	Непал	1	1,20	1,20	1,20	1,20
37	Япония	1	1,20	1,20	1,20	1,20
38	Танзания	5	1,19	1,26	1,00	1,40
39	Грузия	1	1,49	1,49	1,49	1,49

этот показатель был в 2010 г., и все изученные образцы на КД показали минимальное число дней от всходов до цветения – 31,6 (рис. 4, а; 5, а). В сравнительно прохладном 2009 г. средняя продолжительность периода «всходы – цветение» на КД составила 42 сут, то есть на 10,4 сут больше (рис. 4, а; 5, а). Аналогичная закономерность с меньшим уровнем значимости ($T_1 = 50,33 - 2,38T_{эф15}$ $r = 0,80$ ($p = 0,105$)) выявилась на ДД: в сравнительно теплом 2010 г. период «всходы – цветение» составил 36,9 сут., в прохладном 2009 г. – 47,4 сут; почти с такой же разницей, что и на КД, – на 10,5 сут больше (рис. 4, б; 5, б). При этом варьирование продолжительности этого периода было гораздо больше на ДД, чем на КД.

Следует отметить также, что в прохладные годы как на КД, так и на ДД наступление фазы «цветение» было более синхронизировано у всех изученных образцов.

Выявилась связь $K_{ФПЧ}$ с температурами: $T_{эф15}$ $r = 0,76$ ($p = 0,134$), $T_{июль}$ $r = 0,79$ ($p = 0,109$). Это значит, что чем выше была температура, тем при более раннем по сравнению с прохладными годами наступлении периода «всходы – цветение» он дольше затягивался на ДД, то есть задержка $T_1 - T_2$ в теплые годы была больше. Соответственно, это приводило к увеличению $K_{ФПЧ}$.

Для наступления фазы «цветение» растениям на КД потребовалось 627 °С, в то время как на ДД – 723 °С, то есть в среднем на 96 °С больше. Для образцов, не чувствительных к фотопериоду ($K_{ФПЧ} = 0,9 - 1,1$), эта сумма была значительно ниже – 652 °С, с диапазоном варьирования 544–893 °С.

Реакция на фотопериод – одно из основных биологических качеств растений, определяющих разные аспекты его жизни, и прежде всего, переход из вегетативной к генеративной стадии развития. Этот переход определяется

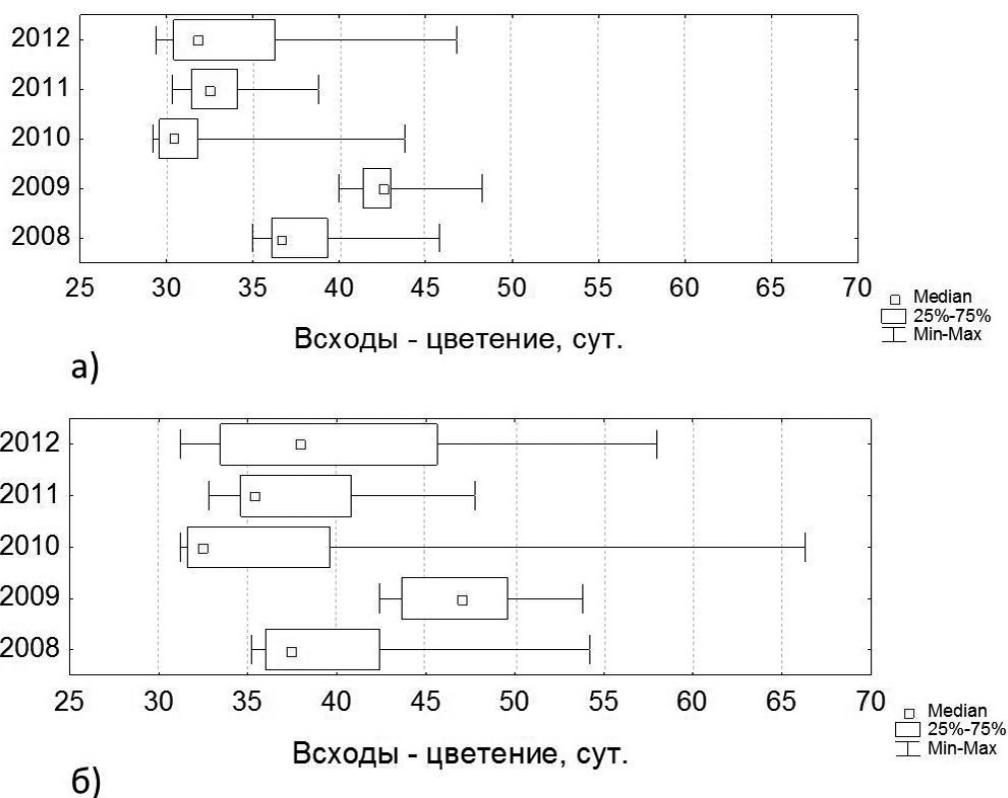


Рис. 5. Продолжительность периода «всходы – цветение» по годам изучения (а – на КД, б – на ДД)

началом фенофазы «цветение». Реакция фасоли на фотопериод имеет сложную генетическую природу, определяющую комплекс физиологических и биохимических процессов, лежащих в основе этого явления. Генетический контроль фотопериодической чувствительности у фасоли контролируется двумя генами: *PPD* и *Hr*. D. H. Wallace с коллегами [1993] нашли, что рецессивный ген *ppd* определяет нечувствительность растения к длине дня, предположив, что это тот же ранее найденный ген *neu* [Rudorf, 1958]. Ген *Hr* усиливает эффект гена фотопериода [Kornegay et al., 1993], поэтому его символ предлагали заменить на *Enh* (enhancer) [White, Kornegay, 1994]. Выявлены множественный аллелизм и эпистатические эффекты этих генов [Kornegay et al., 1993].

Изучив реакцию 98 образцов фасоли на фотопериод в условиях Северо-Запада РФ, мы выявили, что на коротком дне цветение образцов наступает раньше и период «всходы – цветение» менее растянут по времени, чем на ДД. Выявленная слабая связь между ФПЧ образцов и продолжительностью этого периода на ДД (0,454) свидетельствует о наличии реакции генотипов на длину дня – задержке экспрессии генов, определяющих индукцию цветения.

Выявлено, что большая часть образцов изученной выборки обладали слабой ФПЧ и всего три образца имели сильную степень проявления данного признака. Этот факт отражает адаптацию фасоли к длинному дню. В литературе не однажды встречались утверждения о том, что фасоль можно считать растением со средней ФПЧ. В частности, одни из первых исследователей фотопериода у фасоли Н. Allard и W. Zaumeier [1944] пришли к заключению, что «виды *P. vulgaris* и *P. lunatus* обладают нейтральной реакцией на длину дня, однако в генофонде имеются образцы, не зацветающие на длинном дне».

В одном из исследований нескольких тысяч сортов фасоли показано, что образцы из высоких широт, как северных, так и южных, обладают меньшей ФПЧ [Massaya, White, 1991]. В нашем исследовании ранжирование $K_{ФПЧ}$ в зависимости от происхождения образцов практически соответствовало этому положению. Все образцы, обладавшие минимальной ФПЧ ($K_{ФПЧ} = 1,00-1,058$), происходили из регионов, расположенных выше 45° с. ш. (см. табл. 1). Это, по-видимому, следствие селекции данных образцов в условиях длинного дня. Однако в ранг слабочувствительных попали и сорта из Мексики и Венесуэлы – стран, расположенных в тропической

зоне. Все образцы из США попали в группу среднечувствительных, обладающих $K_{фпч}$ близким к значению, характерному для образцов со слабой ФПЧ.

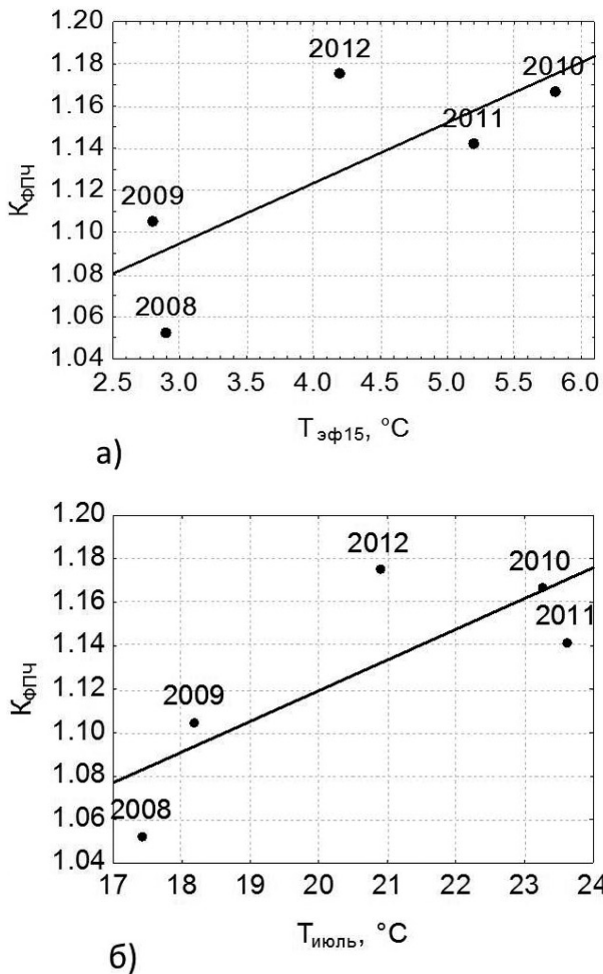


Рис. 6. Зависимость $K_{фпч}$ от температуры воздуха (а – от суммы $T_{эф15}$; б – от суммы активных температур июля)

Обсуждая зависимость ФПЧ от географического происхождения образца, необходимо учитывать несколько обстоятельств. Во-первых, в нашем опыте нужно учесть статистическую погрешность, поскольку представленность образцов из разных стран и с разных географических широт была различной. Во-вторых, одна из тенденций современной селекции фасоли – создание скороспелых сортов даже в странах с теплым климатом и коротким днем. Скороспелость позволяет сортам созреть до засухи, которая типична для южных стран в период налива семян и созревания и пагубно отражается на продуктивности. Поэтому интрогрессия в современные сорта аллелей слабой чувствительности к фотопериоду актуальна и в странах, расположенных в низких южных и северных широтах. И, в-третьих,

наряду с географическим происхождением сорта необходимо учитывать его экологическую приуроченность. Так, горные условия, которые характерны для упомянутых нами Мексики и Венесуэлы, характеризуются пониженными температурами. Известно, что при пониженных температурах длиннодневные растения могут успешно произрастать в условиях более короткого дня. Этим объясняется преобладание длиннодневных видов в горных областях близ экватора. Есть предположение, что горные системы меридионального направления могут служить своеобразными «мостами», по которым возможна миграция длиннодневных форм из северных районов в более южные [Горышина, 1979].

Для фасоли, как и для многих других видов растений, известна зависимость фотопериодической чувствительности от температуры воздуха [Coyne, 1966, 1970, 1978; Murfet, 1977; Wallace, Enriquez, 1980]. Показано, что при различных сочетаниях длины фотопериода и температуры воздуха ФПЧ растений меняется. Были попытки понять характер наследования признака ФПЧ в сочетании с температурой, и найдены гены-модификаторы [Massaya, 1978. Цит. по Bassett, 1996]. Позднее идентифицировали ген *Tip* (temperature insensivity of photoperiod response) [White et al., 1996]. Однако все исследователи признают сложность этого многофакторного феномена – начала цветения растений, зависящего от генотипа и его реакции на длину дня и сопутствующую ей температуру, которая может быть выше или ниже оптимума. В частности, показано, что с повышением температуры воздуха от 15 до 23–24 °C период «всходы – цветение» на ДД у фасоли укорачивался как у слабочувствительных, так и у чувствительных генотипов. С превышением температурой оптимума для начала цветения этот период затягивался у сильночувствительных генотипов [Wallace, Enriquez, 1980; Wallace et al., 1991].

Наиболее важной для нас закономерностью следует считать тот факт, что в экваториальных широтах в условиях КД и пониженных температур разные генотипы зацветали в обычные для них сроки, в то время как на ДД и высоких температурах они сильно (до 100 дней) задерживали цветение [White et al., 1996]. Аналогичные данные получены в работе P. N. Massaya и J. W. White [1991], показавших, что с повышением температур на ДД сильночувствительные генотипы задерживают цветение в прямой зависимости от длины дня и температуры. Это свидетельствует о том, что переход растений в репродуктивную фазу в данных условиях опыта модулируется субоптимальной температурой, но больше зависит от фотопериода.

В нашем опыте мы наблюдали обратную зависимость. В годы с большей суммой активных температур индукция цветения происходила раньше как на КД, так и на ДД. Так, в самые теплые 2010 и 2011 годы цветение на ДД начиналось в среднем через 36–37 сут после всходов, в самый холодный 2009 г. – через 47 сут. Теплообеспечение – один из важнейших факторов роста и развития растений. Из агроклиматологии известно, что с продвижением к северу растения короткого дня требуют большей суммы температур для развития [Мищенко, 2009]. В более теплые годы на неблагоприятном для культуры ДД начало цветения осуществлялось при определенном фотопериоде и определенной накопленной сумме эффективных температур. В более холодные годы на том же фотопериоде растения не зацветали, поскольку не была накоплена необходимая им сумма эффективных температур. Следовательно, задержка инициации цветения в нашем опыте почти на 11 сут в сравнительно холодный год свидетельствует о том, что температурный фактор играет в данном случае более важную роль для слабочувствительных форм, чем фотопериод. Аналогичное заключение было сделано ранее и для продолжительности всего вегетационного периода фасоли. При выращивании скороспелого сорта Щедрая в градиенте широт от Санкт-Петербурга (Ленинграда) до Майкопа обнаружили прямую зависимость продолжительности его вегетации от температуры воздуха, несмотря на различную длину дня [Иванов, 1961].

Мы выявили, что в годы с более высокими температурами разность между периодом «всходы – цветение» на ДД и КД ($T_1 - T_2$) была большей, чем в прохладные годы. Это определяет изменение ФПЧ. В сравнительно теплые 2010–2012 годы $K_{ФПЧ}$ у изученных образцов был выше – 1,16–1,18, чем в годы с меньшими суммами активных температур: 2008 и 2009 – 1,05 и 1,11.

Образцы со слабой ФПЧ в нашем опыте требовали и меньшей суммы температур для индукции цветения – в среднем на 71 °С. Аналогичные данные получены в работе J. W. White и J. Kornegay [1994], показавших, что с увеличением температуры ФПЧ фасоли увеличивается, а с понижением температуры уменьшается. Этот феномен объясняют физиолого-биохимическими механизмами, индуцирующими цветение у фасоли. Показано, что в бутонах на ДД накапливается большое количество абсцизовой кислоты, оказывающей ингибирующее действие на инициацию цветения. Этот процесс подвержен влиянию как фотопериода, так и температуры воздуха [Bentley et al., 1975; Morgan, 1977].

Можно предположить, что в сравнительно теплые 2010–2012 годы среднесуточные температуры июля 20,9–23,2 °С и, соответственно, сумма накопленных эффективных температур воздуха оптимальны для индукции цветения фасоли. И именно в оптимальном для нее температурном режиме, являющемся нормой реакции, культуре необходим благоприятный для нее фотопериод, каковому более соответствует КД. Поэтому в теплые годы растения фасоли более требовательны к длине дня, чем в годы с более низкими температурами воздуха.

Следует заметить, что наши выводы о влиянии погодных условий на продолжительность периода «всходы – цветение», полученные за пять лет исследований, мы считаем предварительными и требующими более длительного срока изучения.

В настоящем исследовании не выявлено непосредственной связи слабой ФПЧ с ранним цветением, которое очень часто является индикатором скороспелости образцов. Для фасоли, в частности, показано, что этот период объясняет 80 % варьирования продуктивности биомассы растений, в то время как весь период «всходы – созревание» – только 25 % [Scully, Wallace, 1990]. Кроме того, большую часть материала в нашем исследовании составили кустовые формы, у которых период «цветение – созревание» почти равен периоду «всходы – цветение» [Иванов, 1961], и поэтому по его продолжительности можно судить о продолжительности всего вегетационного периода.

Выводы

1. Изученная выборка из коллекции фасоли ВИР выявила дифференциацию генофонда по отношению к фотопериоду на слабо-, средне- и сильночувствительные образцы с преобладанием первых.

2. На длинном, неблагоприятном для фасоли дне только единичные образцы переходят к цветению в те же сроки, что на коротком. Это преимущественно образцы, созданные в регионах с ДД. Большинство образцов затягивает цветение на ДД по сравнению с КД.

3. Переход растений фасоли в репродуктивную фазу в условиях Северо-Запада РФ зависит и от фотопериода, и от температуры воздуха. Температурный фактор, наиболее влияющий на продолжительность периода «всходы – созревание», – средняя эффективная температура воздуха за период устойчивого перехода температур через 15 °С ($T_{эф15}$). Для начала цве-

тения на КД потребовалось 627 °С, в то время как на ДД – 723 °С, то есть на 96 °С больше, чем на КД. Для образцов, не чувствительных к фотопериоду ($K_{фпч} = 0,9-1,1$), эта сумма была значительно ниже – 652 °С.

4. Значительная задержка цветения в годы с меньшими суммами эффективных температур по сравнению с более теплыми годами свидетельствует о решающем значении для индукции цветения температурного фактора.

Литература

- Алексеева Е. Н., Буданова В. И. Определение холодоустойчивости фасоли способом проращивания семян при пониженной температуре // Метод. указания. Л.: ВИР, 1985. 14 с.
- Алексеева Е. Н., Петрова М. В. Холодостойкость фасоли на ранних этапах развития // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1997. Т. 152. С. 108–111.
- Горышина Т. К. Экология растений. М.: Высш. школа, 1979. 368 с.
- Дорошенко А. В., Разумов В. И. Фотопериодизм некоторых культурных форм в связи с их географическим происхождением // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1929. Т. 22, вып. 1. С. 219–276.
- Иванов Н. Р. Фасоль. Л.; М.: Гос. изд-во с.-х. лит-ры. 1961. 280 с.
- Кошкин В. А., Кошкина А. А., Матвиенко И. И., Прядехина А. К. Использование исходных форм яровой пшеницы со слабой фотопериодической чувствительностью для создания скороспелых продуктивных линий // Доклады РАСХН. 1994. № 2. С. 8–10.
- Мищенко З. А. Агрометеорология: учебник. Киев: КНТ. 2009. 512 с.
- Allard H. A., Zaunmeyer W. J. Responses of beans (*Phaseolus*) and other legumes to length of day // U. S. Dep. Agric. Tech. Bull. 1944. Vol. 867. P. 1–14.
- Bassett M. J. List of genes – *Phaseolus vulgaris* L. // Annual Report of the Bean Improvement Cooperative. 1996. Vol. 39. P. 1–19.
- Beebe S., Toro O., Gonzalez A., Chacyn M., Debouck D. Wild-weed-crop complexes of common bean (*Phaseolus vulgaris* L., Fabaceae) in the Andes of Peru and Colombia, and their implications for conservation and breeding // Genet. Res. Crop E. Vol. 1997. Vol. 44. P. 73–91
- Bentley B., Morgan C. B., Morgan D. G., Saad F. A. Plant growth substances and effects of photoperiod on flower bud development in *Phaseolus vulgaris* // Nature Lond. 1975. M. 256. P. 121–122.
- Coyne D. P. The genetics of photoperiodism and the effect of temperature on the photoperiodic response for time of flowering in beans // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1966. Vol. 89. P. 350–360.
- Coyne D. P. Genetic control of a photoperiod-temperature response for time of flowering in beans (*Phaseolus vulgaris* L.) // Crop Sci. 1970. Vol. 10, N 3. P. 246–248.
- Coyne D. P. Genetics of flowering in dry beans (*Phaseolus vulgaris* L.). J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1978. Vol. 103, N 5. P. 606–608.
- Gepts P. Origin and evolution of common bean: Past events and recent trends. Hort. Science. 1998. Vol. 33. P. 1124–1130.
- Gepts P. Crop Domestication as a Long-term Selection Experiment // Plant Breeding Reviews. 2004. Vol. 24. Part 2. P. 1–44.
- Koinange E. M. K., Singh S. P., Gepts P. Genetic control of the domestication syndrome in common bean // Crop Science. 1996. Vol. 36. P. 1037–1045.
- Kornegay J., White J. W., Dominguez J. R., Tejado G., Cajiao C. Inheritance of photoperiod response in Andean and Mesoamerican common bean. Crop Science. 1993. Vol. 33. P. 977–984.
- Massaya P. Genetic and environmental control of flowering in *Phaseolus vulgaris* L. // Ph. D. Thesis. Cornell Uni. Vol. 1978.
- Massaya P. N., White J. W. Adaptation to photoperiod and temperature // Common Bean: research for crop improvement. / Eds. A. van Schoonhoven, O. Voysest. Wallingford: UK. 1991. P. 445–500.
- Morgan D. G. Plant growth substances and flower development. Pesticide Science. 1977. Vol. 8. P. 230–235.
- Murfet I. C. Environmental interaction and the genetics of flowering // Annu. Revol. Plant Physiol. 1977. Vol. 28. P. 253–278.
- Norton J. B. Inheritance of habit in the common bean // Am. Nat. 1915. Vol. 49. P. 547–561.
- Rudolf W. Genetics of *Phaseolus aborigineus* Burkart // Proc. X Intern. Cong. Genet. 1958. Vol. 2. P. 243.
- Scully B. T., Wallace D. H. Variation in and Relationship of Biomass, Growth Rate, Harvest Index and Phenology to Yield of Common Bean // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1990. Vol. 115, N 2. P. 218–225.
- Wallace D. H., Enriquez G. A. Daylength and temperature effects on days to flowering of early and late maturing beans (*Phaseolus vulgaris* L.) // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1980. Vol. 105. P. 583–591.
- Wallace D. H., Gniffke P. A., Masaya P. N., Zobel R. W. Photoperiod, temperature, and genotype interaction effects on days and nodes required for flowering of bean // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1991. Vol. 116, N 3. P. 534–543.
- Wallace D. H., Yourstone K. S., Masaya P. N., Ubel R. W. Photoperiod control over partitioning between reproductive and vegetative growth // Theor. Appl. Genet. 1993. Vol. 86. P. 6–16.
- White J. W., Kornegay J. Response of common bean to photoperiod and temperature – a micro review // Annual Report of the Bean Improvement Cooperative. Bean Improvement Cooperative. 1994. Vol. 37. P. 44–45.
- White J. W., Kornegay J., Cajiao C. Inheritance of temperature sensitivity of the photoperiod response in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) // Euphytica. 1996. Vol. 91. Issue 1. P. 5–8.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Вишнякова Маргарита Афанасьевна

зав. отделом, д. б. н.
Всероссийский научно-исследовательский институт
растениеводства им. Н. И. Вавилова РАСХН
ул. Большая Морская, 42, Санкт-Петербург,
Россия, 190000
эл. почта: m.vishnyakova@vir.nw.ru
тел.: (812) 3144732

Кошкин Владимир Александрович

ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Всероссийский научно-исследовательский институт
растениеводства им. Н. И. Вавилова РАСХН
Московское шоссе, 11, Пушкин,
Россия, 196601
эл. почта: koshkin-va@mail.ru
тел.: (812) 4518256

Егорова Галина Павловна

научный сотрудник
Всероссийский научно-исследовательский институт
растениеводства им. Н. И. Вавилова РАСХН
ул. Большая Морская, 42, Санкт-Петербург,
Россия, 190000
эл. почта: g.egorova@vir.nw.ru
тел.: (812) 3144732

Новикова Любовь Юрьевна

зав. отделом, к. т. н.
Всероссийский научно-исследовательский институт
растениеводства им. Н. И. Вавилова РАСХН
ул. Большая Морская, 42, Санкт-Петербург,
Россия, 190000
эл. почта: l.novikova@vir.nw.ru
тел.: (812) 3144727

Матвиенко Инна Ивановна

научный сотрудник
Всероссийский научно-исследовательский институт
растениеводства им. Н. И. Вавилова РАСХН
Московское шоссе, 11, Пушкин,
Россия, 196601
тел.: (812) 4518256

Vishnyakova, Margarita

N. I. Vavilov Research Institute of Plant Industry,
42 Bolshaya Morskaya St., 190000 St. Petersburg,
Russia
e-mail: m.vishnyakova@vir.nw.ru
tel.: (812) 3144732

Koshkin, Vladimir

N. I. Vavilov Research Institute of Plant Industry,
11 Moskovskoe highway, 196601 Puskin,
Russia
e-mail: koshkin-va@mail.ru
tel.: (812) 4518256

Egorova, Galina

N. I. Vavilov Research Institute of Plant Industry,
42 Bolshaya Morskaya St., 190000 St. Petersburg,
Russia
e-mail: g.egorova@vir.nw.ru
tel.: (812) 3144732

Novikova, Lyubov

N. I. Vavilov Research Institute of Plant Industry,
42 Bolshaya Morskaya St., 190000 St. Petersburg,
Russia
e-mail: l.novikova@vir.nw.ru
tel.: (812) 3144727

Matvienko, Inna

N. I. Vavilov Research Institute of Plant Industry,
11 Moskovskoe highway, 196601 Puskin, Russia
tel.: (812) 4518256