

Влияние теплового стресса на прорастание семян салата-латука (*Lactuca sativa* L.): генотипическая изменчивость и оценка термотолерантности

Effect of heat stress on seed germination of lettuce (*Lactuca sativa* L.): genotypic variability and assessment of thermotolerance

Ильин И.Э., Циунель М.М., Миронов А.А.

Ilin I.E., Tsiunel M.M., Mironov A.A.

Аннотация

Цель настоящей работы – оценка влияния разных температурных режимов (10, 15, 20, 25 и 30 °С) на посевные качества семян шести сортов салата-латука селекционно-семеноводческой фирмы «Гавриш» (Фрезер, Цезарь, Каскад, Кассиопея, Селадон, Патриций) и выделение среди них наиболее устойчивых к температурному стрессу. Проращивание проводили в лабораторных условиях в чашках Петри согласно ГОСТ 12038-84 в трехкратной повторности по 50 семян с ежедневным учетом, проросших в течение 10 суток. По результатам учетов рассчитывали лабораторную всхожесть (LG), среднее время прорастания (Mean Germination Time, MGT) и коэффициент термоингибирования (КТ), как отношение всхожести при 30 °С к всхожести при 25 °С. Статистическую обработку данных проводили методом двухфакторного дисперсионного анализа с post-hoc тестом Тьюки и иерархическим кластерным анализом по методу Уорда. Установлено, что в диапазоне 10–25 °С все сорта характеризовались высокой всхожестью (82–100 %) и различались преимущественно по времени прорастания (MGT от 1,00 до 4,34 сут). При температуре 30 °С наблюдалась резкая генотипическая дифференциация: сорта Фрезер и Каскад сохраняли высокую всхожесть (78 и 72 %, КТ 0,78 и 0,77 соответственно) и минимальное время прорастания (MGT 1,68 и 2,04 сут), тогда как сорта Кассиопея и Патриций демонстрировали резкое падение всхожести (30,7 и 0,7 %, КТ 0,31 и 0,01). Сорта Цезарь и Селадон заняли промежуточное положение. Также по признаку КТ сорта разделены на три группы термотолерантности: термотолерантные (Фрезер, Каскад), среднетолерантные (Цезарь, Селадон) и термочувствительные (Кассиопея, Патриций). Из полученных данных можно сделать вывод, что температурный порог запуска процесса термоингибирования у изученных сортов находится между 25 °С и 30 °С.

Ключевые слова: салат-латук, *Lactuca sativa*, термоингибирование, термотолерантность, всхожесть, среднее время прорастания (MGT), температурный стресс, коэффициент термоингибирования.

Для цитирования: Ильин И.Э., Циунель М.М., Миронов А.А. Влияние теплового стресса на прорастание семян салата-латука (*Lactuca sativa* L.): генотипическая изменчивость и оценка термотолерантности // Картофель и овощи. 2026. №4. С. 57–60. <https://doi.org/10.25630/PAV.2026.21.14.008>

Abstract

The aim of this work was to assess the effect of different temperature regimes (10, 15, 20, 25, and 30 °C) on the seed quality of six lettuce cultivars from «NIISOK» LLC (Frezer, Tsezar, Kaskad, Kassiopeya, Seladon, Patritysii) and to identify the most resistant to temperature stress among them. Germination was carried out under laboratory conditions in Petri dishes according to GOST 12038-84 in triplicate with 50 seeds per replicate, with daily counting of germinated seeds for 10 days. Based on the results, laboratory germination (LG), mean germination time (MGT), and thermal inhibition coefficient (TC) were calculated as the ratio of germination at 30 °C to germination at 25 °C. Statistical processing was performed using two-way ANOVA with Tukey's HSD post-hoc test and hierarchical cluster analysis by Ward's method. It was found that in the range of 10–25 °C, all cultivars were characterized by high germination (82–100 %) and differed mainly in germination time (MGT from 1.00 to 4.34 days). At 30 °C, a sharp genotypic differentiation was observed: cultivars Frezer and Kaskad maintained high germination (78 and 72 %, TC 0.78 and 0.77, respectively) and minimal germination time (MGT 1.68 and 2.04 days), whereas cultivars Kassiopeya and Patritysii showed a sharp drop in germination (30.7 and 0.7 %, TC 0.31 and 0.01). Cultivars Tsezar and Seladon occupied an intermediate position. Also, based on TC, the cultivars were divided into three thermotolerance groups: thermotolerant (Frezer, Kaskad), moderately tolerant (Tsezar, Seladon), and thermosensitive (Kassiopeya, Patritysii). From the data obtained, it can be concluded that the temperature threshold for triggering the thermoinhibition process in the studied cultivars lies between 25 and 30 °C.

Key words: lettuce, *Lactuca sativa*, thermal inhibition, thermotolerance, germination, mean germination time (MGT), heat stress, thermoinhibition rate.

For citing: Ilin I.E., Tsiunel M.M., Mironov A.A. Effect of heat stress on seed germination of lettuce (*Lactuca sativa* L.): genotypic variability and assessment of thermotolerance. Potato and vegetables. 2026. No4. Pp. 57–60. <https://doi.org/10.25630/PAV.2026.21.14.008> (In Russ.).

Глобальные климатические изменения последних десятилетий привели к устойчивому росту среднесезонных температур и повышению частоты и интенсивности периодов экстремально высоких температур в весенне-летний период [1].

Это создает дополнительные риски на этапе получения всходов – наиболее уязвимой стадии онтогенеза. Температурный стресс в период прорастания способен вызвать не только снижение полевой всхожести, но и неравномерность появления всхо-

дов, что напрямую сказывается на урожайности и качестве продукции [1].

Салат-латук (*Lactuca sativa* L.) – одна из важнейших зеленых культур, ценная по своим пищевым и диетическим качествам. Культура считается холодостойкой, тем не менее ее семена обладают выраженной чувствительностью к повышенной температуре на стадии прорастания. Физиологическая причина этой чувствительности – термоингибирование (thermo-inhibition): временное подавление прорастания при температурах, превышающих пороговый уровень, которое снимается при возвращении оптимальных условий [2, 3]. В отличие от истинного покоя, термоингибирование является адаптивным механизмом, позволяющим избежать прорастания в неблагоприятный жаркий период. Однако в условиях современного сельского хозяйства, особенно в условиях юга России и защищенного грунта, оно становится фактором, препятствующему получению гарантированных и дружных всходов [4].

Молекулярно-физиологические механизмы термоингибирования салата активно изучаются. В научных работах рассматривается ключевая роль баланса фитогормонов – абсцизовой кислоты (АБК), гиббереллинов и этилена – в регуляции прорастания при повышенных температурах [3, 5]. Идентифицированы гены, контролирующие термотолерантность на стадии прорастания, в частности *LsERF1*, регулирующий этиленовый ответ, и *LsNCE4*, отвечающий за синтез АБК [5, 6]. Установлено, что температурный порог термоингибирования у большинства культурных сортов лежит в диапазоне 27–29 °С, однако степень его выраженности существенно варьирует в зависимости от генотипа. Дикие формы салата (*L. serriola*) проявляют значительно более высокую термотолерантность при прорастании, что может указывать на генетическую природу этого признака [7].

Несмотря на значительный объем накопленных знаний, основная часть исследований выполнена на зарубежном генотипе с использованием ограниченного числа генотипов. Российские сорта салата-латука, в том числе коммерческие сорта отечественной селекции, по признаку термотолерантности на стадии прорастания изучены фрагментарно, а данные о динамике прорастания в широком диапазоне температур для них практически отсутствуют. Это ограничивает возможности обоснованного подбора сортов для летних посевов и целенаправленной селекции на устойчивость к тепловому стрессу.

Цель работы – оценка влияния температурных режимов (10, 15, 20, 25 и 30 °С) на посевные качества семян шести сортов салата-латука. Задачи: определить лабораторную всхожесть образцов, порог термоингибирования, рассчитать среднее время прорастания (MGT) и коэффициент термоингибирования, а также выделить наиболее устойчивые к тепловому стрессу сорта.

Условия, материалы и методы исследований

Материалом для исследований служили семена шести сортов салата-латука (*Lactuca sativa* L.) селекционно-семеноводческой фирмы «Гавриш»: Фрезер, Цезарь, Каскад, Кассиопея, Селадон и Патриций. Место проведения исследований: испытательная лаборатория ООО «НИИСОК».

Проращивание семян проводили в лабораторных условиях в термостатах ТСО-1/80 СПУ при пяти температурных режимах: 10, 15, 20, 25 и 30 °С. Выбор температур обусловлен биологическими особенностями культуры: диапазон 18–25 °С считается оптимальным для прорастания салата-латука [3, 4]; 10 и 15 °С – субоптимальные температуры, позволяющие оценить скорость прорастания в условиях недостатка тепла; 30 °С – стрессовая температура, находящаяся за порогом индукции термоингибирования (27–29 °С) [3, 7]. Проращивание осуществляли в чашках Петри на увлажненной фильтровальной бумаге согласно ГОСТ 12038–84 [8] в трехкратной повторности. В каждую чашку Петри закладывали по 50 семян. В ходе эксперимента ежедневно в течение 10 суток фиксировали количество проросших семян. Критерием прорастания считали появление видимого корешка длиной не менее 2 мм. По результатам ежедневных учетов для каждой повторности рассчитывали лабораторную всхожесть (LG, %) как долю проросших семян на 10-е сутки от общего числа заложенных. Среднее время прорастания (MGT, сут) вычисляли по формуле,

$$MGT = \frac{\sum (Ni * Di)}{\sum Ni}$$

где N_i – число семян, проросших в i -й день, D_i – день учета [9, 10]. Коэффициент термоингибирования (КТ) рассчитывали как отношение всхожести при 30 °С к всхожести при 25 °С [7]. Статистическую обработку проводили при помощи двухфакторного дисперсионного анализа с тестом Тьюки. Кластеризацию сортов по термотолерантности выполняли методом иерархического кластерного анализа (метод Уорда) по показателю КТ [11].

Результаты исследований

Результаты оценки лабораторной всхожести семян шести сортов салата-латука селекционно-семеноводческой фирмы «Гавриш» при пяти температурных режимах представлены в таблице 1.

В диапазоне субоптимальных и оптимальных температур (10–25 °С) все изученные сорта характеризовались высокой лабораторной всхожестью – от 82,0 до 100%. Межсортовые различия в этом диапазоне были минимальны, а средняя всхожесть по сортам составляла 93,3–95,4%. При повышении температуры до 30 °С наблюдалось резкое снижение всхожести у всех сортов (среднее по сортам – 47,0%), однако степень этого сниже-

Таблица 1. Лабораторная всхожесть семян салата-латука при различных температурах в термостате, % (Москва, 2026 год)

Сорт	Температура, °С				
	10	15	20	25	30
Фрезер	100,0±0,0	100,0±0,0	100,0±0,0	100,0±0,0	78,0±4,2 ^a
Цезарь	94,7±1,8	92,0±5,0	96,0±1,2	91,3±2,9	58,7±2,4 ^b
Каскад	96,0±0,0	96,7±0,7	96,7±1,3	94,0±2,0	72,0±5,0 ^{ab}
Кассиопея	100,0±0,0	100,0±0,0	100,0±0,0	100,0±0,0	30,7±12,3 ^c
Селадон	87,3±2,7	85,3±0,7	88,0±4,2	82,0±3,1	42,0±8,1 ^c
Патриций	94,7±2,4	92,7±2,4	92,0±1,2	92,7±0,7	0,7±0,7 ^d
Среднее	95,4	94,4	95,4	93,3	47,0

Буквы (a, b, c, d) – гомогенные группы по тесту Тьюки (HSD_{05}) при 30 °С. Для сорта Каскад (ab) различие незначимо как с группой a, так и с группой b

Таблица 2. Среднее время прорастания (MGT) семян салата-латука при различных температурах в термостате, сутки (Москва, 2026 г.)

Сорт	Температура, °C				
	10	15	20	25	30
Фрезер	3,05±0,02	2,03±0,02	1,08±0,01	1,00±0,00	1,68±0,06 ^a
Цезарь	3,86±0,04	2,39±0,01	1,88±0,03	1,84±0,05	3,14±0,22 ^b
Каскад	3,49±0,02	2,01±0,01	1,17±0,04	1,08±0,03	2,04±0,05 ^a
Кассиопея	3,97±0,01	2,86±0,02	1,97±0,01	2,00±0,02	3,70±0,65
Селадон	4,34±0,03	3,08±0,02	2,44±0,07	2,40±0,04	3,38±0,13 ^b
Патриций	3,56±0,04	2,57±0,02	2,01±0,07	2,02±0,01	3,00 ^b
Среднее	3,71	2,49	1,76	1,72	2,82

Буквы (a, b) – гомогенные группы по тесту Тьюки (HSD₀₅) при 30 °C

ния существенно варьировала. Наибольшую всхожесть при 30 °C сохранили сорта Фрезер (78,0%, группа «a») и Каскад (72,0%, группа «ab»). Сорта Цезарь и Кассиопея заняли промежуточное положение (58,7%, группа «b» и 30,7%, группа «c» соответственно). Сорта Селадон и Патриций показали наименьшую всхожесть при стрессе (42,0%, группа «c» и 0,7%, группа «d» соответственно), причем сорт Патриций продемонстрировал практически полное подавление прорастания. Динамика прорастания, оцененная через показатель MGT, представлена в **таблице 2**.

В диапазоне 10–25 °C значения MGT закономерно снижались с повышением температуры, достигая минимума при 20–25 °C (1,00–2,44 сут.). Наиболее высокая скорость прорастания отмечена у сорта Фрезер (MGT = 1,00 сут. при 25 °C). При 30 °C у всех сортов наблюдалось увеличение MGT, свидетельствующее о замедлении прорастания. Наименьшее увеличение MGT отмечено у Фрезера (с 1,00 до 1,68 сут.) и Каскада (с 1,08 до 2,04 сут.), которые образовали группу «a», статистически значимо отличаясь от остальных сортов. Сорта Цезарь, Кассиопея, Селадон и Патриций образовали группу «b» (MGT от 3,00 до 3,70 сут.).

Также для оценки термотолерантности был рассчитан коэффициент термоингибирования (КТ) и проведен кластерный анализ (**табл. 3**).

КТ = LG₃₀ / LG₂₅. Группы выделены методом иерархического кластерного анализа (метод Уорда) по показателю КТ. По результатам иерархического кластерного анализа (метод Уорда), проведенного по показателю КТ, выделены три контрастные группы термотолерантности.

Кластер I (термотолерантные): сорта Фрезер и Каскад (КТ 0,77–0,78). Характеризуются сохранением высокой всхожести (>70%) при 30 °C и минимальным временем прорастания (MGT < 2,2 сут) в условиях стресса.

Таблица 3. Распределение сортов салата-латука по группам термотолерантности на основе коэффициента термоингибирования (КТ)

Сорт	КТ	Группа термотолерантности
Фрезер	0,78	I – термотолерантные
Каскад	0,77	I – термотолерантные
Цезарь	0,64	II – среднетермотолерантные
Селадон	0,51	II – среднетермотолерантные
Кассиопея	0,31	III – термочувствительные
Патриций	0,01	III – термочувствительные

Таблица 4. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA) влияния генотипа и температуры на показатели прорастания семян салата-латука

Показатель	Источник вариации	F-критерий	P-значение
Всхожесть	Генотип (A)	27,38	<0,001
	Температура (B)	228,44	<0,001
	Взаимодействие A×B	13,07	<0,001
MGT	Генотип (A)	38,56	<0,001
	Температура (B)	104,34	<0,001
	Взаимодействие A×B	4,61	<0,001

Кластер II (среднетолерантные): сорта Цезарь и Селадон (КТ 0,51–0,64). При 30 °C сохраняют всхожесть на уровне 40–60% при существенном замедлении прорастания (MGT ~3,1–3,4 сут).

Кластер III (термочувствительные): сорта Кассиопея и Патриций (КТ 0,01–0,31). Отличаются резким падением всхожести при 30 °C (<31%) и критическим замедлением либо полным блоком прорастания.

Двухфакторный дисперсионный анализ подтвердил статистическую значимость всех источников вариации (**табл. 4**).

Двухфакторный дисперсионный анализ подтвердил статистическую значимость всех источников вариации. Для всхожести наиболее существенным оказалось влияние температуры (F = 228,44; p < 0,001) и взаимодействия «генотип × температура» (F = 13,07; p < 0,001). Для MGT также доминировал фактор температуры (F = 104,34; p < 0,001), а взаимодействие факторов было значимым на уровне F = 4,61 (p < 0,001). Статистически значимое взаимодействие по обоим показателям подтверждает, что реакция на повышение температуры у изученных сортов салата-латука генетически детерминирована и существенно различается, что делает обоснованным их разделение на группы по термотолерантности.

Выводы

Проведенные исследования позволили установить, что температурный порог термоингибирования у изученных сортов салата-латука находится между 25 и 30 °C. В диапазоне субоптимальных и оптимальных температур (10–25 °C) все сорта формируют высокую итоговую всхожесть (82–100%) и различаются преимущественно по скорости прорастания (MGT). При температуре 30 °C наблюдается резкая генотипическая дифференциация: от слабого ингибирования у сортов Фрезер и Каскад (КТ 0,77–0,78) до практически полного блока прорастания у сорта Патриций (КТ 0,01). Статистически значимое взаимодействие «генотип × температура» (p < 0,001) подтверждает генетическую обусловленность термотолерантности на стадии прорастания. По комплексу показателей выделены три группы термотолерантности, что может служить основой для отбора исходного материала при селекции салата-латука на устойчивость к высоким температурам в период прорастания. Для летних посевов в регионах с риском перегрева почвы из числа изученных рекомендуются сорта Фрезер и Каскад, сохраняющие всхожесть выше 70% и КТ выше 0,75 при 30 °C.

Библиографический список

1. Bita C.E., Gerats T. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. *Frontiers in Plant Science*. 2013. Vol. 4. P. 273.
2. Huo H., Bradford K.J. Molecular and hormonal regulation of thermoinhibition of seed germination. *Advances in Plant Dormancy*. Ed. J. V. Anderson. Cham: Springer, 2015. Pp. 3–33.
3. Wei J., Zhang Q., Zhang Y. Advance in the Thermoinhibition of Lettuce (*Lactuca sativa* L.) Seed Germination. *Plants*. 2024. Vol. 13. No15. Pp. 2051.
4. D.J. Cantliffe, Y. Sung, W.M. Nascimento. Lettuce seed germination. *Horticultural Reviews*. 2000. Vol. 24. Pp. 229–275.
5. F.-Y. Yoong, O'Brien L.K., Truco M.J. [et al.]. Genetic variation for thermotolerance in lettuce seed germination is associated with temperature-sensitive regulation of ETHYLENE RESPONSE FACTOR1 (ERF1). *Plant Physiology*. 2015. Vol. 167. No4. Pp. 1267–1280.
6. Argyris J., Truco M.J., Ochoa O. [et al.]. A gene encoding an abscisic acid biosynthetic enzyme (LsNCED4) collocalates with the high temperature germination locus Htg6.1 in lettuce (*Lactuca* sp.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2011. Vol. 122. Pp. 95–108.
7. Oh S. Ahn E., Shi A., Mou B. Genome-wide association studies in lettuce reveal the interplay of seed age, color, and germination under high temperatures. *Scientific Reports*. 2025. Vol. 15. Pp. 733.
8. ГОСТ 12038-84. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести. М.: Стандартиформ, 2011. 30 с.
9. Бухаров, А.Ф., Балеев Д.Н., Бухарова А.Р. Кинетика прорастания семян. Методы исследования и параметры // *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*. 2017. Вып. 2. С. 5–19.
10. Ranal, M. A., de Santana D.G. How and why to measure the germination process? *Brazilian Journal of Botany*. 2006. Vol. 29. No1. Pp. 1–11.
11. Ward J. H. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association*. 1963. Vol. 58. No301. Pp. 236–244.

References

1. Bita C.E., Gerats T. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. *Frontiers in Plant Science*. 2013. Vol. 4. P. 273.
2. Huo H., Bradford K.J. Molecular and hormonal regulation of thermoinhibition of seed germination. *Advances in Plant Dormancy*. Ed. J. V. Anderson. Cham: Springer, 2015. Pp. 3–33.
3. Wei J., Zhang Q., Zhang Y. Advance in the Thermoinhibition of Lettuce (*Lactuca sativa* L.) Seed Germination. *Plants*. 2024. Vol. 13. No15. Pp. 2051.
4. Cantliffe D.J. Y. Sung, W.M. Nascimento. Lettuce seed germination. *Horticultural Reviews*. 2000. Vol. 24. Pp. 229–275.
5. Yoong F.-Y. O'Brien L.K., Truco M.J. [et al.]. Genetic variation for thermotolerance in lettuce seed germination is associated with temperature-sensitive regulation of ETHYLENE RESPONSE FACTOR1 (ERF1). *Plant Physiology*. 2015. Vol. 167. No4. Pp. 1267–1280.
6. Argyris J., Truco M.J., Ochoa O. [et al.]. A gene encoding an abscisic acid biosynthetic enzyme (LsNCED4) collocalates with the high temperature germination locus Htg6.1 in lettuce (*Lactuca* sp.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2011. Vol. 122. Pp. 95–108.
7. Oh S. Ahn E., Shi A., Mou B. Genome-wide association studies in lettuce reveal the interplay of seed age, color, and germination under high temperatures. *Scientific Reports*. 2025. Vol. 15. Pp. 733.
8. GOST 12038-84. Seeds of agricultural crops. Methods for determination of germination. Moscow: Standartinform, 2011. 30 p. (In Russ.).
9. Bukharov A.F., Baleev D.N., Bukharova A.R. Kinetics of seed germination. Research methods and parameters. *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 2017. Iss. 2. Pp. 5–19 (In Russ.).
10. Ranal, M. A., de Santana D.G. How and why to measure the germination process? *Brazilian Journal of Botany*. 2006. Vol. 29. No1. Pp. 1–11.
11. Ward, J. H. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association*. 1963. Vol. 58. No301. Pp. 236–244.

Об авторах

Ильин Иван Эдуардович, аспирант кафедры молекулярной селекции, клеточных технологий и семеноводства ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева. E-mail: ivan13ilin@gmail.com

Циунель Михаил Мечиславович, к.с.-х.н., заведующий отделом селекции зеленных культур и корнеплодов ООО «НИИСОК». E-mail: mciunel@yandex.ru

Миронов Алексей Александрович, к.с.-х.н., доцент кафедры молекулярной селекции, клеточных технологий и семеноводства ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева. E-mail: a.mironov@rgau-msha.ru

Authors details

ilin I.E., postgraduate student, Department of Molecular Breeding, Cell Technologies and Seed Production, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy. E-mail: ivan13ilin@gmail.com

Tsiunel M.M., Cand. Sci. (Agr.), Head of the Department of Green Crops and Root Vegetables Breeding, «NIISOK» LLC. E-mail: mciunel@yandex.ru

Mironov A.A., Candidate of Agricultural Sciences, Associate Professor, Department of Molecular Breeding, Cell Technologies and Seed Production, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy. E-mail: a.mironov@rgau-msha.ru



Подписано к печати 19.06.26. Формат А4. Бумага глянцевая мелованная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 7,4. Заказ №1173. Отпечатано в ГБУ РО «Рязанская областная типография» 390023, г.Рязань, ул.Новая, д 69/12. Сайт: www.ryazanskaya-tipografiya.ru. E-mail: ryazan_tip@bk.ru. Телефон: +7 (4912) 44-19-36