

УДК 633:11:581.1.1.035.2:581.19

**ПОСЛЕДЕЙСТВИЕ КОРОТКОГО ДНЯ  
НА ДИНАМИКУ СОДЕРЖАНИЯ УГЛЕВОДОВ В ЛИСТЬЯХ  
ИЗОГЕННЫХ ПО ГЕНАМ *Ppd* ЛИНИЙ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ  
(*TRITICUM AESTIVUM* L.)**

© 2008 г. А. И. Зубрич, О. А. Авксентьева, В. В. Жмурко

*Харьковский национальный университет им. В.Н. Каразина*

*(Харьков, Украина)*

Изучали последствие короткого фотопериода на дневную динамику содержания олигосахаридов и крахмала в листьях изогенных по генам *Ppd* линий озимой пшеницы (сорт Мироновская 808). У растений, подвергавшихся воздействию короткого дня (9 часов), в весенний период вегетации выявлены изменения в дневной динамике углеводов по сравнению с растениями, выращенными на длинном дне. Эти изменения в большей мере проявляются у наименее чувствительной к фотопериоду линии, несущей ген *Ppd 3*. Предполагается, что влияние фотопериодической индукции на динамику углеводов в листьях изогенных линий может быть связано с их генотипом по генам *Ppd*.

**Ключевые слова:** *Triticum aestivum* L., фотопериод, гены *Ppd*, олигосахариды, крахмал

Фотопериодическая чувствительность у озимой пшеницы строго детерминирована генами *Ppd*: *Ppd-A1*, *Ppd-B1* и *Ppd-D1* [12] (далее в тексте *Ppd 1*, *Ppd 2*, *Ppd 3*). Наиболее чувствительны к сокращению длины дня линии, несущие все эти гены в рецессивном состоянии, доминантные гены в разной степени снижают эту чувствительность *ppd123* – *Ppd 2* > *Ppd 1* > *Ppd 3* [4, 11].

Влияние этих генов на темпы развития и хозяйственно-ценные признаки пшеницы достаточно хорошо исследовано [4, 8, 11, 12]. Однако физиолого-биохимические механизмы регулирования генами *Ppd* темпов развития пшеницы в условиях разной длины дня до настоящего времени не изучены. В частности, не проводилось изучения их возможной роли в регуляции углеводного обмена у этой культуры.

В настоящее время накапливаются экспериментальные данные о том, что углеводы являются не только пластическим материалом для обеспечения процессов жизнедеятельности растений. Они выполняют регуляторную функцию, изменяя экспрессию некоторых генов [7,

9]. Их важная роль в переходе к генеративному развитию была показана на ряде объектов, в частности, на *Arabidopsis thaliana* и *Sinapis alba* в условиях разной длины дня [6, 10].

Показано, что после прекращения воздействия коротким фотопериодом накопление углеводов в листьях длиннодневных и короткодневных растений было большим, чем у растений, которые не подвергались его влиянию. Предполагается, что фотопериодическая индукция приводит к изменению накопления углеводов в листьях и оттока их к меристемам, что проявляется в изменении сроков перехода растений к цветению [5].

Изложенное позволяет предположить, что у изогенных по генам *Ppd* линий пшеницы с разной фотопериодической чувствительностью характер дневной динамики накопления углеводов может быть связан с темпами их развития.

Целью данного исследования являлось изучение влияния последствие короткого дня на динамику содержания транспортных и запасных форм углеводов в листьях изогенных по генам *Ppd* линий озимой пшеницы.

---

*Адрес для корреспонденции:* Зубрич Александр Игоревич, биологический факультет, Харьковский национальный университет имени В. Н. Каразина, пл. Свободы, 4, Харьков, 61077, Украина

**МЕТОДИКА**

Материалом для исследований послужили моногенно-доминантные почти-изогенные (near-isogenic) по генам *Ppd* линии, созданные в генофоне сорта озимой мягкой пшеницы Мироновская 808 (*Triticum aestivum* L.). Использовали линии с генотипами *Ppd 11*, *Ppd 22*, *Ppd 33*, несущие по два доминантных аллеля каждого из генов *Ppd*, а также сорт Мироновская 808 (полный рецессив по всем генам *Ppd*), созданные в Селекционно-генетическом институте УААН [4].

Растения выращивали на опытном участке кафедры физиологии и биохимии растений, расположенном на территории Ботанического сада ХНУ им. В. Н. Каразина. Посев проводили осенью 2006 г. (19.09) на участках площадью 1 м<sup>2</sup>. Растения проходили яровизацию в течение осенне-зимнего периода в естественных условиях. Весной 2007 г., после возобновления вегетации (в фазе кущения), половину растений каждой линии подвергли воздействию сокращенного 9 часового фотопериода, который создавали путём затемнения растений светонепроницаемыми кабинами с 18<sup>00</sup> до 9<sup>00</sup> ч. Вторую часть растений продолжали выращивать в условиях естественного длинного дня, которая в течении опыта увеличивалась с 12 ч 30 мин до 14 ч 40 мин. Фотопериодическое воздействие продолжалось в течение 30 сут, с 26 марта по 25 апреля.

После окончания фотопериодического воздействия, 26 апреля, 18 и 25 мая отбирали полностью сформировавшиеся листья второго сверху яруса от 25-30 растений (в 8<sup>00</sup>, 13<sup>00</sup> и 18<sup>00</sup> ч). Их фиксировали горячим паром, высушивали и в сухом материале определяли содержание углеводов – олигосахаридов и крахмала.

Сахара извлекали 80%-ным этанолом при 30<sup>0</sup>С в течение 30 мин, обрабатывая навеску трижды. Моносахариды определяли непосредственно в спиртовом экстракте, а сумму сахаров – после слабого кислотного гидролиза экстракта 1 н HCl при 70<sup>0</sup>С в течение 5 мин на водяной бане. Для определения моносахаридов и суммы сахаров использовали микрометод Швецова и Лукьяненко [3]. Содержание олигосахаридов рассчитывали, вычитая содержание моносахаридов из общего содержания сахаров.

Крахмал извлекали из навески 0,25%-ным раствором салициловой кислоты на кипящей водяной бане в течение 45 мин. Его содер-

жание определяли по Ястрембовичу и Калинину [3].

Анализы выполнены в трехкратной повторности. Проведена статистическая обработка результатов с оценкой существенности разности выборочных средних по критерию Стьюдента [1]. На рисунках приведены средние значения и их стандартные отклонения.

**РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ**

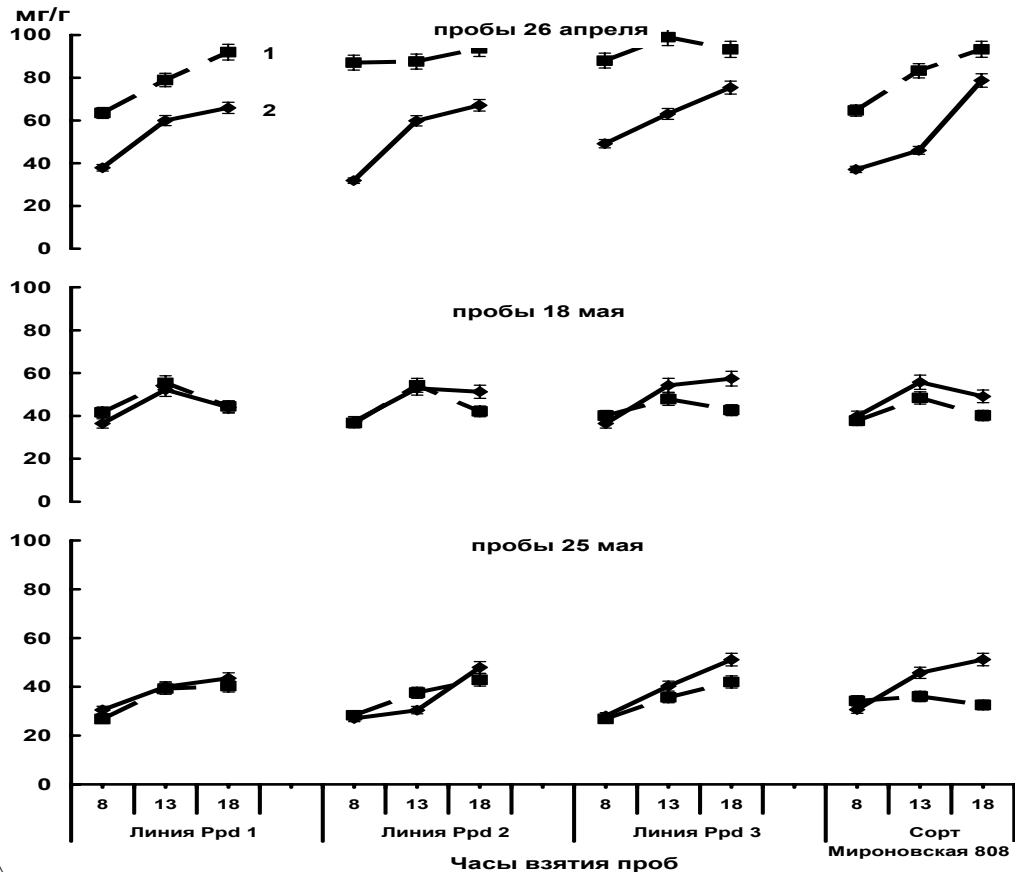
Определение дневной динамики содержания олигосахаридов выявило общие её закономерности у всех исследованных линий независимо от их генотипа, продолжительности фотопериода и даты фиксации материала для анализов. Они состояли в том, что в течение светового периода (в наших опытах с 8<sup>00</sup> до 18<sup>00</sup> ч) происходило накопление олигосахаридов в листьях исследуемых линий (рис. 1). При этом в первой половине светового периода (с 8<sup>00</sup> до 13<sup>00</sup> ч) интенсивность накопления была высокой, но, как правило, несколько снижалась во второй его половине (с 13<sup>00</sup> до 18<sup>00</sup> ч).

Известно, что в составе олигосахаридов листьев пшеницы преобладает сахароза – основная транспортная форма углеводов растений. Вероятно, что уменьшение накопления олигосахаридов с 13<sup>00</sup> до 18<sup>00</sup> ч может быть связано с усилением в этот период дневного оттока сахарозы из листьев к меристемам.

Анализ полученных данных показал, что дневная динамика содержания олигосахаридов зависит от последствия на растения короткого фотопериода. Так, на следующий день после прекращения воздействия коротким днём (26.04) содержание олигосахаридов у всех линий, находившихся в условиях короткого фотопериода, во все часы определения было существенно ниже, чем у растений, выращенных в условиях длинного дня (рис. 1).

Через три недели после прекращения воздействия коротким фотопериодом накопление олигосахаридов в первой половине светового периода (с 8<sup>00</sup> до 13<sup>00</sup> ч) у всех линий, выращенных на коротком дне, было таким же, как и у тех, которые выращивали на длинном дне. Во второй половине этого периода (с 13<sup>00</sup> до 18<sup>00</sup> ч) в условиях последствия короткого дня у линии, несущей ген *Ppd 1*, накопление было таким же, а у остальных линий – более высоким, чем у растений, росших в течение опыта на длинном дне (рис. 1). У растений линии с геном *Ppd 3*, подвергавшихся воздействию короткого дня, содержание олигосахаридов в листьях в

## ПОСЛЕДЕЙСТВИЕ КОРОТКОГО ДНЯ



**Рис. 1.** Последействие короткого дня на дневную динамику содержания олигосахаридов в листьях изогенных по генам *Ppd* линий пшеницы, мг/г сухого вещества. Здесь и на рис. 2: 1 – длинный день (12-14 ч), 2 – короткий день (9 ч).

18<sup>00</sup> было более высоким, чем в это время в листьях растений, которые были выращены в условиях естественного длинного дня, а также несколько более высоким, чем в листьях остальных исследуемых линий.

Через 4 недели после прекращения воздействия коротким фотопериодом (25.05) общий характер накопления олигосахаридов в листьях индуцированных растений был подобен выявленному в предыдущий срок определения (через 3 недели). При этом существенно большее их содержание в вечерние часы (18<sup>00</sup> ч) было в листьях растений линии, несущей ген *Ppd 3* и сорта (рецессив по генам *Ppd*), подвергавшихся воздействию короткого дня, чем у растений, произрастающих на длинном дне (рис. 1).

Таким образом, индукция изогенных по генам *Ppd* линий пшеницы коротким фотопериодом вызывает изменения в динамике накопления олигосахаридов в листьях. Они в большей мере проявлялись у линии, несущей ген *Ppd 3*, чем у остальных исследованных линий.

Изучение динамики накопления крахмала показало, что у всех линий в течение светового периода (с 8<sup>00</sup> до 18<sup>00</sup> ч) во все сроки проведения анализов происходит его накопление, независимо от фотопериодических условий, в которых были выращены растения (рис. 2). По нашему мнению, это может быть связано с тем, что крахмал является одной из важных запасных форм углеводов в листьях. В течение фотосинтеза он преимущественно накапливается в хлоропластах, а в ночные часы, гидролизуясь до простых форм углеводов, интенсивно используется в метаболических процессах, а также в оттоке к меристемам [2].

Фотопериодическая индукция оказала существенное влияние на дневную динамику крахмала в листьях исследованных линий. Через день после прекращения воздействия коротким фотопериодом накопление крахмала в листьях индуцированных растений было несколько более низким, чем в листьях не индуцированных. Вместе с тем, у линии с геном *Ppd 3*, подвергавшихся воздействию короткого фо-

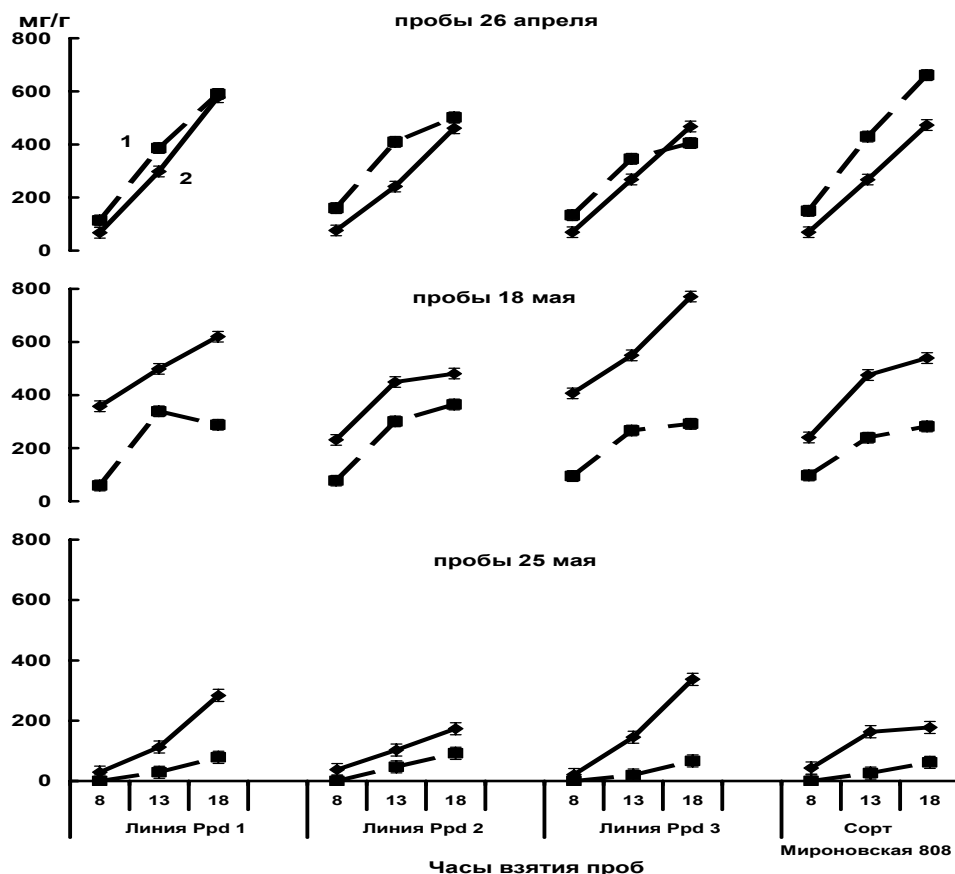


Рис. 2. Последствие короткого дня на дневную динамику содержания крахмала в листьях изогенных по генам *Ppd* линий пшеницы, мкг/г сухого вещества. Обозначения как на рис. 1.

топериода, его содержание в 18<sup>00</sup> ч было большим, чем у растений, которые в течение опыта были выращены на естественном длинном дне (рис. 2).

Через 3 и 4 недели после прекращения фотопериодического воздействия у индуцированных растений всех линий накопление крахмала с 8<sup>00</sup> до 18<sup>00</sup> ч было существенно более высоким, чем в листьях не индуцированных растений. Эти различия особенно сильно проявлялись у линии, несущей ген *Ppd 3* (рис. 2).

Таким образом, полученные результаты показывают, что индукция коротким фотопериодом приводит к изменению дневной динамики содержания углеводов в листьях исследованных линий пшеницы. Выявленные тенденции к различиям по этой динамике между изогенными линиями, несущими разные гены *Ppd* в доминантном состоянии, позволяют предположить, что гены фотопериодической чувствительности пшеницы могут реализовать влияние

на темпы развития посредством изменения интенсивности накопления углеводов в листьях.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Доспехов Б.А. Планирование полевого опыта и статистическая обработка его данных. – М.: «Колос», 1972. – 207 с.
2. Курсанов А.Л. Хлоропласт как датчик ассимилятов // Фотосинтез и продукционный процесс. / Отв. ред. А.А. Ничипорович. – М.: Наука, 1988. – С. 54-68.
3. Методы биохимического исследования растений / Под ред. А. И. Ермакова. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 430 с.
4. Стельмах А.Ф. Генетика темпів розвитку пшениць (внесок селекційно-генетичного інституту за 30 років) // Труды по фундаментальной и прикладной генетике (к 100-летию юбилею генетики). – Харьков: Штрих, 2001. – С. 89-108.
5. Цыбулько В.С. Метаболические закономерности фотопериодической реакции растений. – Киев: Аграрна наука, 1998. – 182 с.

## ПОСЛЕДЕЙСТВИЕ КОРОТКОГО ДНЯ

6. Bernier G., Périlleux C.A. Physiological overview of the genetics of flowering time control // Plant Biotechnol. J. – 2005. – V. 3. – P. 3-16.
7. Chen J.-G. Sweet Sensor, Surprising Partners // Sci. STKE. – 2007. – P. 7.
8. Cockram J., Huw J., Leigh F.J. et al. Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication and sustainable productivity // J. Exp. Bot. – 2007. – V. 58. – P. 1231-1244.
9. Pego J.V., Korstee A.J., Huijser C., Smeekens S.C.M. Photosynthesis, sugars and the regulation of gene expression // J. Exp. Bot. – 2000. – V. 51. – P. 407-416.
10. Rolland F., Moore B., Sheen J. Sugar sensing and signaling in plants // Plant Cell. – 2002. – V. 14. – P. 185-205.
11. Stelmakh A.F. Genetic systems regulating flowering response in wheat // Wheat: prospects for global improvement. – Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1998. – P. 491-501.
1. Worland A.J., Snape J.W. Genetic basis of worldwide wheat varietal improvement // The world wheat book . – Paris: Lavoisier, 2001. – P. 3-56.

Поступила в редакцію  
30.09.2008 з.

## THE SHORT DAY AFTEREFFECT ON THE DAY DYNAMICS OF CARBOHYDRATES CONTENT IN THE LEAVES OF *Ppd* NEAR-ISOGENIC LINES OF WINTER WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

O. I. Zubrych, O. O. Avksentyeva, V. V. Zhmurko

*V. N. Karazin National university of Kharkiv  
(Kharkiv, Ukraine)*

The influence of the after-effects of short photoperiod on the day dynamics of oligosaccharides and starch content in leaves of *Ppd* near-isogenic lines of winter wheat (cv. Mironovskaya 808) was studied. Changes in the day dynamics of the carbohydrates were discovered in the plants which were exposed to short days (9h) during spring vegetation by comparison with the day dynamics of the carbohydrates from the plants exposed to long days. These changes were apparent to a greater extent at the least photoperiod sensitive line *Ppd 3*. We surmise that the influence of photoperiodic induction on the dynamics of the carbohydrates in leaves of the near-isogenic lines might be connected with their genotypes on *Ppd* genes.

**Key words:** *Triticum aestivum* L., photoperiod, *Ppd* genes, oligosaccharides, starch

## ПІСЛЯДІЯ КОРОТКОГО ДНЯ НА ДИНАМІКУ ВМІСТУ ВУГЛЕВОДІВ В ЛИСТКАХ ІЗОГЕННИХ ЗА ГЕНАМИ *Ppd* ЛІНІЙ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

О. І. Зубрич, О. О. Авксентьєва, В. В. Жмурко

*Харківський національний університет ім. В.Н. Каразіна  
(Харків, Україна)*

Вивчали післядію короткого фотоперіоду на денну динаміку вмісту олігосахаридів і крохмалю в листках ізогенних за генами *Ppd* ліній озимої пшениці (сорт Миронівська 808). У весняний період вегетації виявлені зміни в денній динаміці вуглеводів у рослин, які зазнавали дії короткого дня (9 годин), порівняно з вирощеними на довгому дні. Ці зміни значною мірою виявляються у найменш чутливої до фотоперіоду лінії, котра несе ген *Ppd 3*. Припускається, що вплив фотоперіодичної індукції на динаміку вуглеводів в листках ізогенних ліній може бути пов'язане з їх генотипом за генами *Ppd*.

**Ключові слова:** *Triticum aestivum* L., фотоперіод, гени *Ppd*, олігосахариди, крохмаль