

••• ФІЗИОЛОГІЯ РОСЛИН ••• PLANT PHYSIOLOGY •••

УДК: 581.132:577.14:577.15:633.111.1

Добова динаміка олігоцукрів, амілазна та інвертазна активність у ізогенних за генами *PPD* лінії пшениці в умовах різного фотоперіоду О.О.Авксентьева, О.І.Зубрич

В роботі представлені результати дослідження залежності накопичення і відтікання розчинних вуглеводів та активності амілаз і інвертази від стану генів *PPD* в листках ізоліній пшениці озимої м'якої *Triticum aestivum* L. при дії різної тривалості фотоперіоду. Як рослинний матеріал використовували моногеннодомінантні майже ізогенні по генах *PPD* (photoperiod) лінії озимої м'якої пшениці, створені в генфоні сорту Миронівська 808: *PPD-D1a*, *PPD-B1a*, *PPD-A1a*, та сорт, що є носієм тільки рецесивних алелів за трьома генами *ppd*. Експерименти проводили у польових та вегетаційних умовах, культивуючи дослідні рослини за контрастних фотоперіодичних умов: 16 годин – довгий день та 9 годин – короткий день. Визначали вміст, накопичення, відтікання олігоцукрів та швидкість цих процесів в листках рослин, проводячи фіксацію матеріалу протягом фотоперіодичного циклу – «ранок», «вечір» та «ранок наступного фотоперіодичного циклу». Активність основних ферментів вуглеводного обміну олігоцукрів – кислої інвертази та амілолітичного комплексу визначали в середині світлового періоду. За результатами проведених експериментів встановлено, що в умовах короткого фотоперіоду на початку і в кінці світлого періоду, а також в кінці темного періоду (у наступний фотоперіодичний цикл) вміст олігоцукрів у всіх досліджуваних ліній, незалежно від їх генотипу по генах *PPD*, був нижчим, ніж в ці періоди добового циклу в умовах довгого фотоперіоду. У всіх ізоліній і сорту короткий фотоперіод зумовлював зниження як сумарного накопичення вуглеводів за світловий період, так і їх відтікання протягом нічного періоду, порівняно до них в умовах довгого фотоперіоду. Швидкість відтікання у всіх ліній і сорту в умовах короткого фотоперіоду також була меншою, ніж в умовах довгого і не залежала від їх генотипу за генами *PPD*. Показано, що лінія *PPD-B1a*, яка найповільніше переходить до колосіння, характеризується максимальною швидкістю накопичення олігоцукрів, але мінімальною швидкістю їх відтікання. Водночас, у ліній *PPD-D1a* і *PPD-A1a*, які значно швидше переходять до колосіння, ніж лінія *PPD-B1a*, встановлені протилежні закономірності. Виявлено, що під впливом короткого фотоперіоду у всіх досліджуваних ліній і сорту, незалежно від генотипу за генами *PPD*, активність амілаз підвищувалася, порівняно до активності в умовах довгого фотоперіоду, активність кислої інвертази змінювалася по-різному. Найбільш високий рівень активності інвертази в умовах короткого фотоперіоду у ліній *PPD-B1a* та сорту співпадає з найбільш високою у них активністю амілаз та з більш інтенсивним нічним відтіканням олігоцукрів. Обговорюється положення, що гени *PPD* або певне поєднання їх стану (домінантний/рецесивний) можуть детермінувати темпи розвитку досліджених ліній опосередковано, зокрема, через участь у регуляції обміну олігоцукрів.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L.; фотоперіод; ізогенні лінії; гени *PPD*; розчинні вуглеводи; накопичення та відтікання олігоцукрів; інвертаза; амілаза.

Daily dynamics of oligosaccharides, amylase and invertase activity in wheat lines isogenic for *PPD* genes under conditions of different photoperiod O.O.Avksentieva, O.I.Zubrych

The paper presents the results of the study of the accumulation dependence and outflow of soluble carbohydrates and amylases and invertase activity on the state of *PPD* genes in leaves of isolines of winter wheat soft *Triticum aestivum* L. under the influence of different photoperiod durations. As plant material used monogenic dominant nearly isogenic by genes *PPD* (photoperiod) lines of winter wheat created in the genotype of Mironovskaya 808 variety: *PPD-D1a*, *PPD-B1a*, *PPD-A1a* and the variety, which is the carrier of exclusively recessive alleles of three genes *ppd*. Experiments were carried out in field and greenhouse conditions, the test plants were cultivating in contrasting photoperiodic conditions: 16 hours – a long day and 9:00 – a short day. The content, accumulation, outflow of oligosaccharides and the speed of these processes in plant leaves were determined by fixing the material during the photoperiodic cycle – “morning”, “evening”, and “morning of the next photoperiodic cycle”. The activity of the main enzymes of the carbohydrate metabolism of oligosaccharides – acid invertase and amylolytic complex was determined in the middle of the light period. According to the results of the experiments, it was found that under the conditions of a short photoperiod at the beginning and at the end of the light period, as well as at the end of the dark period (in the next photoperiodic cycle), the content of oligosaccharides in all the studied lines, regardless of their genotype in *PPD* genes, was lower than during these periods of the diurnal cycle under conditions of a long

photoperiod. A short photoperiod caused a decrease in both the total accumulation of carbohydrates during the light period and their outflow during the night period for all the isolines and the variety, in comparison to the conditions of a long photoperiod. The outflow rate for all lines and the variety under the conditions of a short photoperiod was also lower than under the conditions of a long photoperiod and did not depend on their genotype for the *PPD* genes. It was shown that the *PPD*-B1a line, which proceeds to heading more slowly, is characterized by the maximum rate of oligosaccharide accumulation, but the minimum outflow rate. At the same time, the *PPD*-D1a and *PPD*-A1a lines, which switch to heading much faster than the *PPD*-B1a line, show the opposite regularities. It was revealed that under the influence of a short photoperiod in all studied lines and cultivar, regardless to the genotype for the *PPD* genes, the activity of amylases increased, compared with activity under the conditions of a long photoperiod, the activity of acid invertase changed differently. The highest level of invertase activity under conditions of a short photoperiod in the *PPD*-B1a line and cultivar coincides with the highest amylase activity and a more intense night outflow of oligosaccharides. The position is discussed that *PPD* genes or a certain combination of their state (dominant/recessive) may determine the development rate of the studied lines indirectly, in particular, through participation in the regulation of oligosaccharides metabolism.

Key words: *Triticum aestivum* L.; photoperiod; isogenic lines; *PPD* genes; soluble carbohydrates; accumulation and outflow of oligosaccharides; invertase; amylase.

Суточная динамика олигосахаридов, амилазная и инвертазная активность у изогенных по генам *PPD* линий пшеницы в условиях разного фотопериода **О.А.Авксентьева, О.И.Зубрич**

В работе представлены результаты исследования зависимости накопления и оттока растворимых углеводов и активности амилаз и инвертазы от состояния генов *PPD* в листьях изолиний пшеницы озимой мягкой *Triticum aestivum* L. при воздействии разной продолжительности фотопериода. В качестве растительного материала использовали моногеннодоминантные почти изогенные по генам *PPD* (photoperiod) линии озимой мягкой пшеницы, созданные в генофоне сорта Мироновская 808: *PPD*-D1a, *PPD*-B1a, *PPD*-A1a, и сорт, который является носителем только рецессивных аллелей по трем генам *ppd*. Эксперименты проводили в полевых и вегетационных условиях, культивируя опытные растения в контрастных фотопериодических условиях: 16 часов – длинный день и 9 часов – короткий день. Определяли содержание, накопление, отток олигосахаридов и скорость этих процессов в листьях растений, проводя фиксацию материала в течение фотопериодического цикла – «утро», «вечер» и «утро следующего фотопериодического цикла». Активность основных ферментов углеводного обмена олигосахаридов – кислой инвертазы и амилазы определяли в середине светового периода. По результатам проведенных экспериментов установлено, что в условиях короткого фотопериода в начале и в конце светлого периода, а также в конце темного периода (в следующий фотопериодический цикл) содержание олигосахаридов у всех исследуемых линий, независимо от их генотипа по генам *PPD*, было ниже, чем в эти периоды суточного цикла в условиях длинного фотопериода. У всех изолиний и сорта короткий фотопериод обуславливал снижение как суммарного накопления углеводов за световой период, так и их оттока в течение ночного периода, по сравнению с ними в условиях длинного фотопериода. Скорость оттока у всех линий и сорта в условиях короткого фотопериода также была меньше, чем в условиях длинного, и не зависела от их генотипа по генам *PPD*. Показано, что линия *PPD*-B1a, которая медленнее переходит к колошению, характеризуется максимальной скоростью накопления олигосахаридов, но минимальной скоростью их оттока. В то же время, у линий *PPD*-D1a и *PPD*-A1a, которые значительно быстрее переходят к колошению, чем линия *PPD*-B1a, установлены противоположные закономерности. Выявлено, что под влиянием короткого фотопериода у всех исследуемых линий и сорта, независимо от генотипа по генам *PPD*, активность амилаз повышалась, по сравнению с активностью в условиях длинного фотопериода, активность кислой инвертазы изменялась по-разному. Наиболее высокий уровень активности инвертазы в условиях короткого фотопериода у линии *PPD*-B1a и сорта совпадает с наиболее высокой активностью амилазы и с более интенсивным ночным оттоком олигосахаридов. Обсуждается положение, что гены *PPD* или определенное сочетание их состояния (доминантный/рецессивный) могут детерминировать темпы развития исследованных линий опосредованно, в частности, через участие в регуляции обмена олигосахаридов.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L.; фотопериод; изогенные линии; гены *PPD*; растворимые углеводы; накопление и отток олигосахаридов; инвертаза; амилаза.

Вступ

Фотоперіод є одним з головних факторів зовнішнього середовища, який визначає тривалість вегетаційного періоду рослин і пов'язану з нею поширеність по зонах вирощування, продуктивність та якість врожаю (Жмурко, 2009). Тому дослідження фізіолого-біохімічних процесів, які змінюються під впливом різної тривалості дня, визначають темпи розвитку рослин має важливе прикладне значення.

Пшениця м'яка *Triticum aestivum* L. належить до однієї з найважливіших продовольчих культур у світі, в тому числі і в Україні. Вивчення закономірностей її розвитку необхідно для обґрунтування шляхів подальшого зростання продуктивності і стійкості до факторів середовища з метою достатнього забезпечення населення хлібом (Моргун и др., 2010; Стельмах, Файт, 2016; Gol et al., 2017). В даний час у пшениці ідентифіковані гени *PPD*, які детермінують її фотоперіодичну чутливість, тобто зміну термінів переходу до колосіння в умовах різної тривалості фотоперіоду (Сократ et al., 2007). Відомі три локуси цих генів – *PPD D1*, *PPD B1* і *PPD A1*, які в залежності від стану домінують/рецесивний визначають терміни переходу пшениці до колосіння (Стельмах и др., 2000; Kiss et al., 2017). Створено ізогенні за цими генами лінії, які розрізняються за ступенем чутливості до фотоперіоду (Kiseleva et al., 2017), проводиться вивчення механізмів експресії цих генів (Kitagava et al., 2012; Peter-Gianmarco et al., 2018), досліджуються їх ефекти на господарсько цінні ознаки пшениці (Жмурко та ін., 2017; Файт, Федорова, 2007).

Вуглеводи відіграють центральну роль у метаболізмі рослинного організму на рівні клітини та цілого організму. Ці сполуки є продуктами фотосинтезу та, насамперед, виконують енергетичну та пластичну (метаболічну) функції у рослині (Хелд, 2011). Взаємоперетворення фотосинтетичного крохмалю, сахарози та гексоз в листках є найважливішим метаболічним циклом, який регулює розподіл асимілятів в рослині на процеси росту, розвитку та формування продуктивності (Eveland, Jackson, 2011). Відомо, що розчинні вуглеводи (цукри) беруть участь у реакціях на ряд стресорів (Rosa et al., 2009) та діють як сигнальні молекули, що активізують специфічні шляхи трансдукції сигналу, в результаті чого відбуваються важливі модифікації експресії генів (Baier et al., 2004; Cho et al., 2006). Цукровий сигналінг може також перетинатися з іншими сигнальними шляхами (Rolland et al., 2002). Сахароза – один із головних транспортних метаболітів рослинного організму, який виконує енергетичну, пластичну, сигнальну та інші функції (Koch, 2004). Саме сахароза є переважною транспортною формою цукрів у флоємі, проте вона не може безпосередньо бути використана для процесів обміну (Хелд, 2011).

Серед ферментів вуглеводного обміну вагома роль у взаємоперетвореннях цукрів та крохмалю належить інвертазі (основний фермент розщеплення сахарози) та амілазам – каталізаторам розщеплення крохмалю. Інвертаза (КФ 3.2.1.26) – це гідролаза, яка розщеплює молекулу сахарози на дві гексози – глюкозу і фруктозу (Sturm, 1999). У рослині виявлено три форми інвертази, що відрізняються за своїми біохімічними властивостями і місцем локалізації – вакуолярна, цитоплазматична і апопластна. Показано, що інвертази беруть участь в створенні концентраційного градієнту сахарози в місці розвантаження флоєми, основна роль належить апопластній (кислій) інвертазі (Галибина и др., 2015), саме співвідношення активностей різних форм інвертази визначає переважне включення сахарози в ті чи інші метаболічні шляхи. За сучасними даними амілази також локалізовані у різних компартментах рослинної клітини – пластидах, цитозолі та апопласті (Stanley et al., 2005; Orzechowski, 2008) та різняться за активністю протягом світового дня, що пов'язано з циркадною ритмікою (Graf, Smith, 2011).

Відомо, що розчинні вуглеводи грають істотну роль у зміні темпів розвитку довгоденних і короткоденних рослин в умовах різної тривалості фотоперіоду (Жмурко та ін., 2017). Посилене накопичення олігоцукрів в листках і їх відтік до меристеми у різних фотоперіодичних груп рослин в умовах сприятливого для розвитку фотоперіоду визначає прискорений перехід рослин до цвітіння. Це дало підставу припустити, що і у ізогенних по генах *PPD* ліній пшениці накопичення і відтік вуглеводів також може визначати швидкість переходу їх до колосіння в різних фотоперіодичних умовах. Але вивчення зв'язку обміну вуглеводів з темпами розвитку цих ліній при різній тривалості дня не проводилося. Оскільки ізогенні лінії розрізняються за станом локусів генів *PPD* (домінують/рецесивний), що визначає ступінь їх чутливості до тривалості дня, то, вірогідно, вони можуть відрізнятися і за характером фізіолого-біохімічних процесів. Ймовірно, що різний стан локусів в різній мірі може впливати на ці процеси, що проявляється, в кінцевому рахунку, в різній швидкості зміни темпів розвитку рослин. Однак ці питання до теперішнього часу не вивчені. Викладене зумовило доцільність проведення наших досліджень.

Метою роботи було з'ясування можливої залежності накопичення і відтікання розчинних вуглеводів та активності амілаз і інвертази від стану генів *PPD* у ізоліній пшениці озимої м'якої при дії різної тривалості фотоперіоду.

Матеріали та методи

Рослинний матеріал. Дослідження проводили на моделі ізогенних моногеннодомінантних ліній (NILs) за генами фотоперіодичної чутливості (*PPD*) пшениці м'якої – *Triticum aestivum* L., створених у генофоні озимого сорту Миронівська 808. Ізолінії у генотипі мають домінуючі алелі – *PPD-D1a*, *PPD-B1a*, *PPD-A1a*, а сорт є носієм тільки рецесивних алелів за трьома генами *ppd*.

Дизайн дослідження. Оскільки за літературними даними ефекти генів *PPD* повною мірою проявляються тільки після проходження рослинами пшениці озимої м'якої періоду яровизації (верналізації) (Стальмах и др., 2000), ми проводили яровизацію дослідних рослин за природних умов. Насіння ізоліній висівали восени (вересень) в польових умовах на експериментальній ділянці кафедри фізіології і біохімії рослин та мікроорганізмів ХНУ імені В.Н.Каразіна. Після сходів рослини зростали і розвивалися до фенофази кущіння та проходили яровизацію в природних умовах до настання зимового періоду. Потім дослідні рослини були перенесені в факторостатну камеру кафедри, адаптовану до умов вегетаційного дослідження протягом двох тижнів, та культивувалися за умов 20–22/14–16°C (день/ніч), інтенсивність освітленості – 20 клк, фотоперіод: контрольні рослини – 16 годин, дослідні рослини – 9 годин. Фотоперіодичну індукцію проводили протягом 20 діб. В досліді вивчали денне накопичення та нічне відтікання олігоцукрів в листках NILs та в динаміці активності ферментів вуглеводного обміну – кислої інвертази (β -D-фруктофуранозид-фруктогідролаза, К.Ф. 3.2.1.) та сумарну активність амілолітичного комплексу – α -амілаза (1,4- α -D-глюкан-4-глюканогідролаза К.Ф. 3.2.1.1.), β -амілаза (1,4- α -D-глюкан-4-мальтогідролаза К.Ф. 3.2.1.2), глюкоамілаза (1,4- α -D-глюкан-4-глюканглюкогідролаза. К.Ф. 3.2.1.3).

Фіксація матеріалу. Для визначення добової динаміки вмісту олігоцукрів використовували другі від верхівки пагону повністю розвинені листки, відібрані від 15–20 рослин кожного варіанту дослідження. Листя фіксували водяною парою та висушували у термостаті до повітряно-сухого стану.

Схема відбору проб була наступною: 16-годинний фотоперіод – 6⁰⁰ «ранок», 22⁰⁰ «вечір», 6⁰⁰ «ранок наступного фотоперіодичного циклу»; 9-годинний фотоперіод – 9⁰⁰ «ранок», 18⁰⁰ «вечір», 9⁰⁰ «ранок наступного фотоперіодичного циклу». За вмістом олігоцукрів протягом фотоперіодичного циклу розраховували: денне накопичення цукрів = «вечір»–«ранок»; нічне відтікання = «ранок наступного циклу»–«вечір», крім того, розраховували швидкість накопичення і відтікання олігоцукрів (мг/год). Сумарну активність амілаз та кислої інвертази визначали також у других від верхівки пагону листках, які відбирали від 15–20 рослин протягом фотоперіодичної індукції через кожні 5 діб. Проби листя для аналізів активності ферментів відбирали в денні години (12–13 годин) одночасно на короткому і довгому фотоперіоді.

Вміст водорозчинних вуглеводів визначали за методом Швецова і Лук'яненко (Ермаков и др., 1987). Метод заснований на відновленні ферриціаніду калію редуруючими цукрами в лужному середовищі до фероціаніду. Останній утворює з $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$ в присутності желатину стійке синє забарвлення. Його інтенсивність вимірювали на фотоелектроколориметрі КФК-2МП при довжині хвилі 610 нм. Цукри екстрагували водою при 80°C протягом 30 хвилин. В екстракті визначали моноцукри. Потім аліквотну частину екстракту піддавали слабкому гідролізу в розчині 1 н HCl при 70°C протягом 5 хвилин. При цьому всі невідновні цукри розщеплювалися і переходили в редуруючу форму. У гідролізованому екстракті визначали суму водорозчинних цукрів (моноцукри + олігоцукри). За різницею у вмісті суми та моноцукрів розраховували вміст олігоцукрів, що переважно представлені сахарозою. Вміст цукрів розраховували за калібрувальним графіком, побудованим з використанням глюкози, та виражали в мг/г сухої маси листя.

Визначення амілазної активності. Метод полягає у визначенні кількості розчинного крохмалю, що залишився в інкубаційному середовищі після гідролізу його амілазами. Ферментну витяжку отримували шляхом гомогенізації 1 г листя в порцеляновій ступці з 10 мл 0,5 н CaCl_2 . Гомогенат центрифугували 10 хв при 2000 г. Супернатант використовували як ферментний препарат. Інкубаційна суміш включала: 3 мл 0,1 М ацетатного буфера (рН 5,0), 1 мл 0,5 М CaCl_2 , 1 мл ферментного препарату, 1 мл 3%-ного свіжоприготовленого розчинного крохмалю. Інкубацію проводили протягом 30 хвилин при 37°C. По її завершенні фермент інактивували, додаючи в інкубаційну суміш 0,5 мл 1 н HCl. Для визначення вмісту не гідролізованого амілазами протягом

інкубації крохмалю 1 мл інкубаційної суміші в мірних колбах на 50 мл змішували з 0,5 мл 1 N HCl, додавали 0,1 мл йодного розчину (0,3% розчин I₂ в 3%-ому розчині KI), доводили дистильованою водою до мітки. Розчин набував синього забарвлення, оптична щільність якого пропорційна вмісту крохмалю. Її визначали на фотоелектроколориметрі КФК-2МП при довжині хвилі 610 нм (Ермаков і др., 1987). Активність ферменту розраховували за кількістю гідролізованого крохмалю протягом інкубації і виражали в мг гідролізованого крохмалю на 1 г сирової маси за годину. Вміст крохмалю розраховували за калібрувальним графіком.

Визначення активності інвертази. Метод заснований на визначенні кількості моноцукрів, які утворюються в результаті гідролізу інвертазою сахарози. За різницею у вмісті моноцукрів в контрольній пробі, в якій фермент інактивований шляхом кип'ятіння, і в пробі після інкубації визначали активність інвертази. Ферментну витяжку кислої інвертази отримували шляхом гомогенізацій 1 г сирого листя в 10 мл 100 мМ ацетатного буферу, рН 4,7 в порцеляновій ступці. Гомогенат центрифугували при 2000 г протягом 10 хв, супернатант використовували як ферментний препарат. Інкубаційна суміш включала 1,5 мл ферментного препарату і 0,2 мл 20 мМ розчину сахарози в 100 мМ ацетатному буфері, рН 4,7. Суміш інкубували протягом 30 хв при 30°C. Реакцію зупиняли шляхом занурення пробірок з інкубаційною сумішшю в киплячу водяну баню на 3 хв. Контрольна проба містила прокип'ячений ферментний препарат і 0,2 мл 20 мМ розчину сахарози в 100 мМ ацетатному буфері, рН 4,7. Активність ферменту виражали в мг гідролізованої сахарози на 1 г сирих листків на годину. В інкубаційному середовищі і контрольній пробі визначали вміст моноцукрів за методом Швецова і Лук'яненко, як описано вище (Ермаков і др., 1987).

Всі біохімічні аналізи виконані в триразовій аналітичній повторності, проведено статистичний аналіз. У таблицях і на рисунках наведені середні значення і помилка середнього. Для встановлення суттєвості відмінностей між варіантами дослідів використовували метод парного порівняння варіант (критерій Стьюдента t при $p \leq 0,5$) (Атраментова, Утевская, 2008).

Результати та обговорення

Ми визначали вміст олігоцукрів, виходячи з того положення, що ця група вуглеводів в листках злаків представлена переважно сахарозою, яка є основним неструктурним вуглеводом, що утворюється в процесі фотосинтезу, а також основною транспортною формою, за рахунок якої здійснюється відтік (Koch, 2004).

Результати визначення вмісту олігоцукрів в листі досліджених ізогенних ліній в різні години фотоперіодичного циклу показали, що в умовах короткого фотоперіоду на початку і в кінці світлого періоду, а також в кінці темного періоду (у наступний фотоперіодичний цикл) вміст олігоцукрів у всіх досліджуваних ліній, незалежно від їх генотипу по генах *PPD*, був нижчим, ніж в ці періоди добового циклу в умовах довгого фотоперіоду (табл. 1).

Отримані нами результати збігаються з літературними даними, одержаними у дослідях з іншими видами довгоденних рослин (ріпак, горох, гірчиця біла), які не були ізогенними лініями по генах фотоперіодичної чутливості (Жмурко, 2009). Отже, ізогенні по генах фотоперіодичної чутливості лінії пшениці за характером зміни вмісту олігоцукрів в листі під впливом короткого фотоперіоду є довгоденними рослинами. Оскільки досліджені лінії розрізняються по генах *PPD*, в результаті чого вони в різному ступені реагують на скорочення дня, то для з'ясування можливої детермінації цими генами інтенсивності утворення олігоцукрів ми проаналізували відмінності між лініями за цією ознакою. Результати аналізу показали, що в умовах довгого фотоперіоду за вмістом олігоцукрів на початку і в кінці світлого періоду та в кінці темного періоду («ранок» наступного фотоперіодичного циклу) досліджені лінії практично не відрізнялись. Винятком була ізолінія *PPD-A1a*, в листках якої вміст олігоцукрів на довгому фотоперіоді ранком був нижчим, ніж у інших ліній та сорту. Зазначимо також, що у листках сорту, у якого всі гени *ppd* рецесивні, вміст олігоцукрів у всі години визначення був, хоч і незначно, але вищим, ніж у ліній, та в кінці світлого періоду таким же, як у лінії *PPD-D1a* (табл. 1).

В умовах короткого фотоперіоду вміст олігоцукрів у листках лінії *PPD-D1a* і сорту на початку світлого періоду був однаковим і вищим, ніж у ліній *PPD-B1a* і *PPD-A1a*. В кінці світлого періоду досліджені лінії і сорт не відрізнялись за вмістом олігоцукрів у листках. На початку нового фотоперіодичного циклу вміст цих вуглеводів у ліній *PPD-B1a*, *PPD-A1a* і сорту був однаковим та істотно нижчим, ніж у лінії *PPD-D1a* (табл. 1). Отже, чіткого зв'язку між вмістом олігоцукрів у листках і станом генів *PPD* у досліджених ліній та сорту у різні періоди як довгоденного, так і

короткоденного фотоперіодичного циклу виявити не вдалося. Можна відзначити лише незначний прояв різниці за вмістом цих вуглеводів між сортом і лініями в умовах довгого фотоперіоду у всі години визначення.

Таблиця 1.

Добова динаміка вмісту олігоцукрів в листках ізогенних по генах *PPD* ліній пшениці сорту Миронівська 808 за контрастних фотоперіодичних умов

Генотип ізоляції	Вміст олігоцукрів, мг/г сухої маси		
	16-год. фотоперіод		
Час відбору проб	6 ⁰⁰	22 ⁰⁰	6 ⁰⁰
PPD D1a	33,3 ± 0,9	80,7 ± 1,1	30,4 ± 0,8
PPD B1a	33,4 ± 1,3	75,3 ± 1,3	29,4 ± 1,0
PPD A1a	22,6 ± 0,9	78,8 ± 2,1	29,6 ± 1,1
сорт*	34,8 ± 1,1	80,7 ± 1,9	32,6 ± 0,8
	9-год. фотоперіод**		
Час відбору проб	9 ⁰⁰	18 ⁰⁰	9 ⁰⁰
PPD D1a	24,1 ± 1,3	49,8 ± 1,6	24,1 ± 1,1
PPD B1a	18,4 ± 1,1	49,2 ± 1,4	17,8 ± 0,9
PPD A1a	18,6 ± 0,9	45,3 ± 1,0	18,9 ± 1,0
сорт*	24,4 ± 0,7	50,2 ± 1,1	17,7 ± 0,8

Примітки: * всі гени *ppd* у рецесивному стані; ** різниця за вмістом на короткому фотоперіоді і на довгому фотоперіоді істотна при $p \leq 0,05$.

Вміст вуглеводів чи інших метаболітів, визначений у певні години фотоперіодичного циклу, хоча б і у добовій динаміці, не дозволяє судити про накопичення їх у листку та відтікання з нього до атрагуючих центрів, зокрема апікальних меристем, а саме ці процеси, як показано раніше (Жмурко та ін., 2017), є провідними у зміні темпів розвитку рослин за різної тривалості фотоперіоду. Відповідно до цього положення ми розраховували денне накопичення і нічне відтікання олігоцукрів та швидкість цих процесів у досліджених ізоляціях і сорту. Одержані результати показали (табл. 2), що у всіх ізоляціях, незалежно від їх генотипу за генами *PPD*, і сорту короткий фотоперіод зумовлював зниження як сумарного накопичення вуглеводів за світловий період, так і їх відтікання протягом нічного періоду, порівняно до них в умовах довгого фотоперіоду. Швидкість відтікання у всіх ліній і сорту в умовах короткого фотоперіоду також була меншою, ніж в умовах довгого і не залежала від їх генотипу за генами *PPD* (табл. 2). Хоча характер накопичення і відтікання олігоцукрів під впливом короткого фотоперіоду у всіх ліній змінювався однаково, вони відрізнялися за інтенсивністю цих процесів як в умовах довгого, так і в умовах короткого фотоперіоду, залежно від генотипу по генах *PPD*. Так, в умовах довгого фотоперіоду олігоцукрів найбільше накопичувалось у лінії PPD-B1a, дещо менше їх накопичувалось у лінії PPD-A1a та значно менше у лінії PPD-D1a і сорту. Відповідно цьому була і швидкість накопичення вуглеводів в умовах довгого фотоперіоду (табл. 2). Нічне відтікання вуглеводів на довгому дні найнижчим було у лінії PPD-B1a, незначно більшим у лінії PPD-A1a і сорту, а найбільшим у лінії PPD-D1a.

Зіставлення характеру накопичення і відтікання вуглеводів у досліджених ліній в умовах довгого дня з темпами їх розвитку за цих фотоперіодичних умов показало, що у лінії PPD-B1a, яка найповільніше переходить до колосіння, це відбувається за найшвидшого накопичення олігоцукрів, але за найнижчого їх відтікання. Водночас, у лінії PPD-D1a і PPD-A1a, які значно швидше переходять до колосіння, ніж лінія PPD-B1a, швидкість накопичення олігоцукрів нижча при вищій швидкості їх відтікання. Це дає підставу вважати, по-перше, що саме швидкість відтікання олігоцукрів з листка до меристем є вагомим чинником у регуляції темпів розвитку досліджених ліній. По-друге, вірогідно, що гени *PPD*, залежно від поєднання їх стану у генотипі (домінантний/рецесивний), можуть бути задіяними у регуляції темпів розвитку, зокрема через їх участь у процесах накопичення і відтікання вуглеводів. В умовах короткого фотоперіоду, як і в умовах довгого, найбільше накопичується вуглеводів у лінії PPD-B1a, і цей процес у неї відбувається найшвидше, порівняно з ним у інших ліній і сорту (табл. 2). Щодо відтікання, то воно,

як і накопичення, у лінії PPD-B1a відбувається значно інтенсивніше, ніж у лінії PPD-D1a і PPD-A1a (табл. 2). У сорту, як і у лінії PPD-B1a, нічне відтікання олігоцукрів інтенсивніше, ніж у всіх досліджених ліній (табл. 2).

Таблиця 2.
Добова динаміка накопичення/відтікання олігоцукрів в листках ізогенних по генах PPD ліній пшениці сорту Миронівська 808 за контрастних фотоперіодичних умов

Генотип ізоляції	Денне накопичення		Нічне відтікання	
	вміст	швидкість, мг/год	вміст	швидкість, мг/год
16-год. фотоперіод				
PPD D1a	47,3	2,96	50,3	6,29
PPD B1a	61,4**	3,83**	45,9**	5,74**
PPD A1a	56,2	3,51**	49,2	6,14
сорт*	46,0	2,88	48,2	6,03
9-год фотоперіод				
PPD D1a	25,7	2,85	25,7	1,71
PPD B1a	30,9**	3,43**	31,4**	2,09**
PPD A1a	26,7	2,97	26,4	1,76
сорт*	25,8	2,86	32,5**	2,16**

Примітки: * всі гени *ppd* у рецесивному стані; ** різниця у порівнянні з іншими генотипами істотна при $p \leq 0,05$.

Таким чином, в умовах короткого фотоперіоду, як і в умовах довгого фотоперіоду, у досліджених ліній з різною інтенсивністю відбуваються процеси накопичення і відтікання вуглеводів. Це дає підставу припустити, що ці процеси детерміновані генами *PPD*.

Це припущення базується на наступних міркуваннях.

По-перше, лінії різняться за генотипом по генах *PPD* при однаковому генофоні сорту, у якому вони створені. По-друге, всі лінії в однаковій мірі піддавались дії короткого фотоперіоду. По-третє, при цьому проявлялась чітка різниця за накопиченням і відтіканням вуглеводів між лініями. Отже, саме гени *PPD* (їх стан домінантний/рецесивний) є тими внутрішніми факторами, які визначають цю різницю. Зіставлення одержаних даних про накопичення і відтікання вуглеводів у досліджуваних ліній з темпами їх розвитку в умовах короткого фотоперіоду (Avksentieva, Zubrych, 2019) показало, що у лінії PPD-B1a, яка розвивається найповільніше, накопичення і відтікання вуглеводів у листках відбувається значно інтенсивніше, ніж у ліній PPD-D1a і PPD-A1a, які розвиваються швидше. Тобто просте зіставлення цих процесів вказує на те, що між темпами розвитку ліній та накопиченням і відтіканням вуглеводів зв'язок відсутній.

Так, у раніше проведених дослідках нами показано, що лінія PPD-B1a, яка розвивається повільніше за лінії PPD-D1a і PPD-A1a, накопичує більшу вегетативну масу і утворює більшу кількість пагонів кушніння (Avksentieva, Zubrych, 2019) в онтогенезі, хоча вона розвивається повільніше. Подібні дані одержані у дослідках з ізоляціями по генах *VRN*, які показали, що ростові процеси у лінії з найбільш повільними темпами розвитку *VRN-B1a*, накопичення біомаси протягом онтогенезу відбуваються значно інтенсивніше, ніж у ліній *VRN-A1a* і *VRN-D1a*, які розвиваються прискорено (Zhmurko et al., 2013). Виходячи з викладеного, ми припускаємо, що більше накопичення і відтікання олігоцукрів ізоляції PPD-B1a пов'язане з тим, що вони використовуються переважно для ростових процесів, у той час як у ліній PPD-D1a і PPD-A1a, навпаки, на забезпечення протікання морфогенетичних процесів. Це дає підставу вважати, що гени *PPD* задіяні у регуляції темпів розвитку пшениці озимої м'якої опосередковано, через детермінацію накопичення і відтікання вуглеводів та, можливо, регуляцію їх використання на вегетативний ріст та/або морфогенез.

Активність амілаз і інвертази. Відомо, що в числі основних ферментів взаємоперетворення крохмалю і сахарози важлива роль належить амілазі та інвертазі. Під впливом амілолітичного комплексу асиміляційний крохмаль гідролізується до мономерів, що є необхідною умовою залучення в обмін цього запасного неструктурного полісахариду. Цей процес у рослин протікає переважно в нічний період добового циклу, а також в денні години (Graf, Smith, 2011). Інвертаза,

розщеплюючи сахарозу до глюкози і фруктози, грає важливу роль в її залученні в обмін (метаболічні процеси), оскільки нерозщеплена молекула не здатна брати участь у вуглеводному обміні, а може виконувати тільки транспортну функцію (Хелд, 2011). Тому вивчення активності амілази і інвертази має важливе значення для розуміння закономірностей зв'язку вуглеводного обміну з темпами розвитку рослин.

Не виключено, що активність цих ферментів може знаходитися під генетичним контролем генів *PPD*, які, як показали наші результати, проявляють ефекти на вміст олігоцукрів в листі ізогенних по ним ліній пшениці. У зв'язку з викладеним нами проведено визначення активності амілаз та інвертази в листі ізогенних по генах *PPD* ліній пшениці в умовах різної тривалості фотоперіоду.

Результати визначення активності амілаз показали, що в умовах довгого фотоперіоду протягом проведення досліду активність амілаз у досліджуваних ліній і сорту змінювалася порізно (рис. 1). Так, на початку досліду вона у лінії *PPD-D1a*, *PPD-B1a* і сорту була однаковою, а у лінії *PPD-A1a* істотно нижчою. Через 10 діб у лінії *PPD-D1a* знижувалась, у лінії *PPD-B1a* і сорту зростала, а у лінії *PPD-A1a* не змінювалась. На 15-ту добу досліду у лінії *PPD-D1a*, *PPD-B1a* і сорту знижувалась, в той час як у лінії *PPD-A1a*, навпаки, зростала. Через 20 діб досліду амілазна активність у лінії *PPD-D1a* і *PPD-B1a* незначно підвищувалась, у лінії *PPD-A1a* не змінювалась, а у сорту незначно знижувалась. На нашу думку, такі виявлені зміни у активності амілаз досліджуваних ліній можуть бути пов'язані з онтогенетичними особливостями перебігу ензиматичних процесів.

Закономірних відмінностей за активністю амілаз між лініями в умовах довгого фотоперіоду виявити не вдалось. Відзначимо лише, що найнижчою активністю амілаз протягом досліджуваного періоду характеризувалась лінія *PPD-A1a*, а найвищою – лінія *PPD-D1a* і сорт. Це дає підставу для припущення можливої участі генів *PPD* у регуляції амілазної активності.

В умовах короткого фотоперіоду (рис. 1) протягом 20-добової фотоперіодичної індукції відбувалися зміни активності амілаз у досліджуваних ліній. Вони проявлялися у зростанні чи/або зниженні активності порівняно до активності на початку досліду. Вірогідно, що це могло бути пов'язано з онтогенетичними змінами ензиматичних процесів і, зокрема, амілазної активності.

Разом з тим, під впливом короткого фотоперіоду у всіх досліджуваних ліній і сорту, незалежно від генотипу за генами *PPD*, активність амілаз значно підвищувалася, порівняно до активності в умовах довгого фотоперіоду (рис. 1). Тільки у лінії *PPD-D1a* на 10-й та 20-й день дії коротким фотоперіодом – активність амілаз була такою ж, як і на довгому фотоперіоді.

Аналіз різниці за активністю ферментів між досліджуваними лініями в умовах короткого фотоперіоду показав, що у лінії *PPD-B1a* на 10, 15, 20 день дії коротким фотоперіодом вона була більш високою, ніж у лінії *PPD-D1a* і *PPD-A1a*. Тільки на 10-ту добу впливу коротким фотоперіодом активність амілаз у лінії *PPD-B1a* була практично такою ж, як і у лінії *PPD-A1a* (рис. 1). Амілазна активність у сорту в умовах короткого фотоперіоду на 5, 10 і 20-й день його дії була вищою, ніж у всіх ліній. Тільки на 15-й день вона ставала практично такою ж, як у лінії *PPD-A1a*, і незначно нижчою, ніж у лінії *PPD-B1a* (рис. 1).

Одержані результати з активності амілаз у ліній та сорту в умовах короткого фотоперіоду дають підставу припустити, що вона може бути пов'язана з генотипом їх за генами *PPD*, оскільки вони різнилися за цим показником. Це припущення до певної міри підтверджується тим, що у лінії *PPD-B1a* і сорту в умовах короткого фотоперіоду інтенсивніше відбувається нічне відтікання цукрів з листків, ніж у лінії *PPD-D1a* і *PPD-A1a* (див. табл. 2). Вірогідно, що підвищена амілазна активність у лінії *PPD-B1a* і сорту є одним з вагомих чинників інтенсивного відтоку олігоцукрів.

Результати вивчення активності інвертази показали, що в умовах довгого фотоперіоду на початку досліду активність ферменту була найвищою у лінії *PPD-B1a* і сорту. У наступний термін визначення вона у всіх ліній зростала, а у сорту практично не змінювалася. Надалі активність ферменту знижувалась у лінії *PPD-D1a*, зростала у лінії *PPD-B1a* і майже не змінювалася у лінії *PPD-A1a* та сорту. У останній термін визначення у всіх ліній і сорту активність інвертази знижувалася порівняно до активності у попередній термін (рис. 2). Вірогідно, що змінення активності інвертази, як і активності амілаз, протягом проведення досліду може бути пов'язане з онтогенетичними змінами у ензиматичних процесах.

Отже, чіткої різниці між лініями за активністю інвертази в умовах довгого фотоперіоду протягом досліду не проявлялося. Тим не менше, була виявлена тенденція до підвищення активності ферменту у лінії *PPD-B1a* та сорту порівняно до його активності у лінії *PPD-D1a* і *PPD-*

A1a. Це дає підставу для припущення, що активність інвертази може бути пов'язана з генотипом ліній і сорту за генами *PPD*.

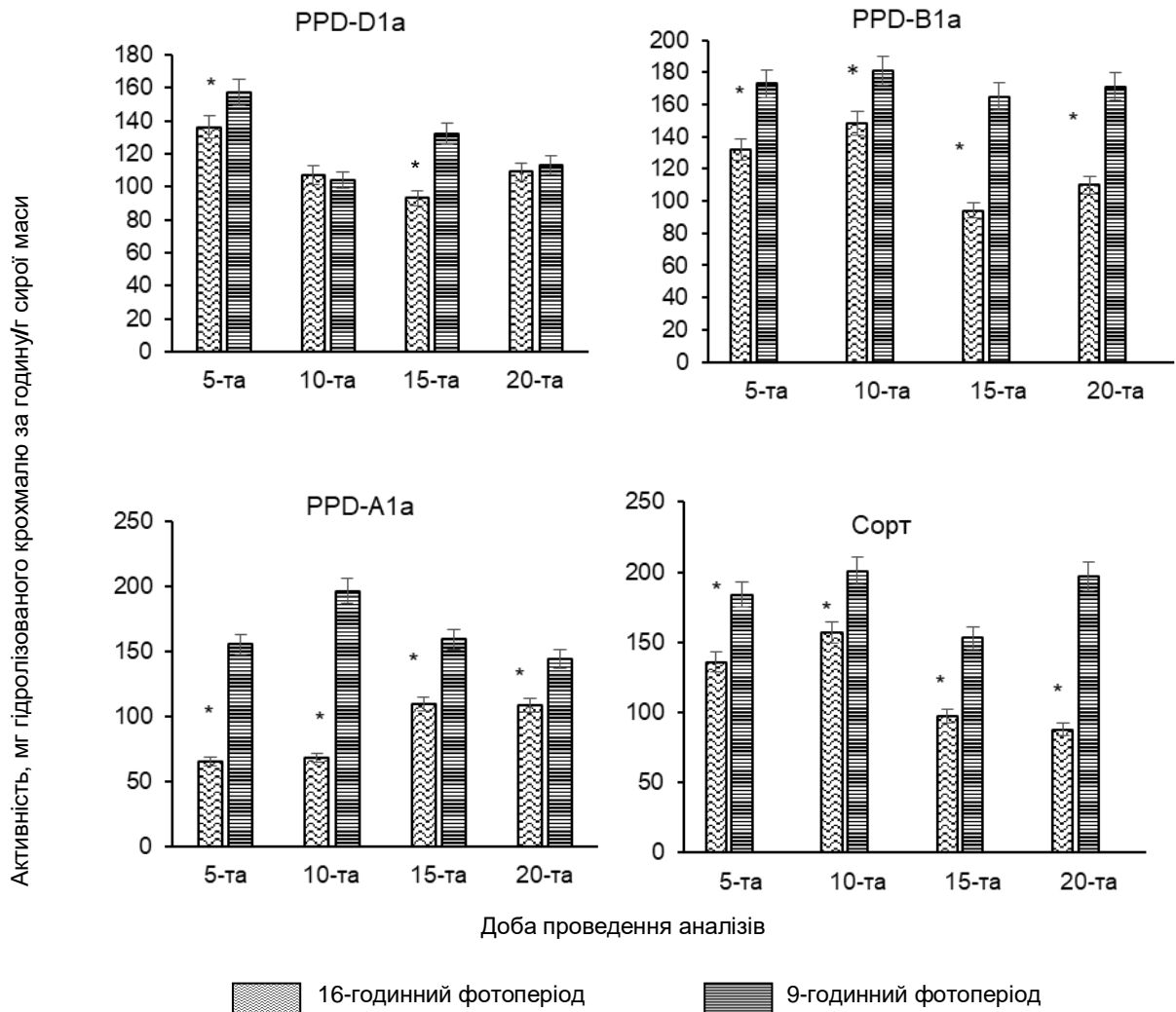


Рис. 1. Активність амілаз в листках ізогенних по генах *PPD* ліній пшениці сорту Миронівська 808 за контрастних фотоперіодичних умов

Примітка: * різниця істотна при $p \leq 0,05$.

В умовах короткого фотоперіоду у досліджених ліній і сорту протягом його дії на рослини відбувалися зміни у активності ферменту, що проявлялося у її зростанні або зниженні відносно рівня на початку дослідження. Вірогідно, що це, як і в умовах довгого фотоперіоду, може бути пов'язано з онтогенетичними змінами в ензиматичних процесах. Під впливом короткого фотоперіоду активність інвертази у перший термін визначення – через 5 днів його дії – у ліній PPD-D1a, PPD-B1a і сорту знижувалася, а у ліній PPD-A1a, навпаки, зростала порівняно до активності в умовах довгого фотоперіоду (рис. 2). Через десять діб впливу коротким фотоперіодом активність інвертази не зростала тільки у ліній PPD-D1a порівняно до активності на довгому фотоперіоді. У наступний термін визначення активність ферменту на короткому фотоперіоді ставала вищою, ніж на довгому у ліній PPD-D1a і PPD-B1a. В той же час у ліній PPD-A1a вона не змінювалася, а у сорту дещо знижувалася порівняно до активності на довгому фотоперіоді (рис. 2). У останній термін визначення – 20 діб дії коротким фотоперіодом – активність інвертази у ліній PPD-D1a була такою ж, як і на довгому фотоперіоді, а у інших ліній та сорту вона була вищою, ніж в умовах довгого фотоперіоду (рис. 2). Аналіз відмінностей за активністю ферменту між лініями та сортом в умовах короткого фотоперіоду показав наступне. По-перше, його дія спричинювала зростання активності

інвертази у лінії PPD-B1a, PPD-A1a і сорту у більшості термінів визначення. По-друге, найнижчою активністю ферменту серед ліній вирізнялася лінія PPD-D1a, за виключенням активності в одному випадку через 15 коротких днів. По-третє, найвищою активністю інвертази серед усіх ліній вирізнялася лінія PPD-B1a. Як і у цієї лінії, у сорту активність ферменту, за одним виключенням – через 15 коротких днів, – була вищою, ніж у всіх ліній.

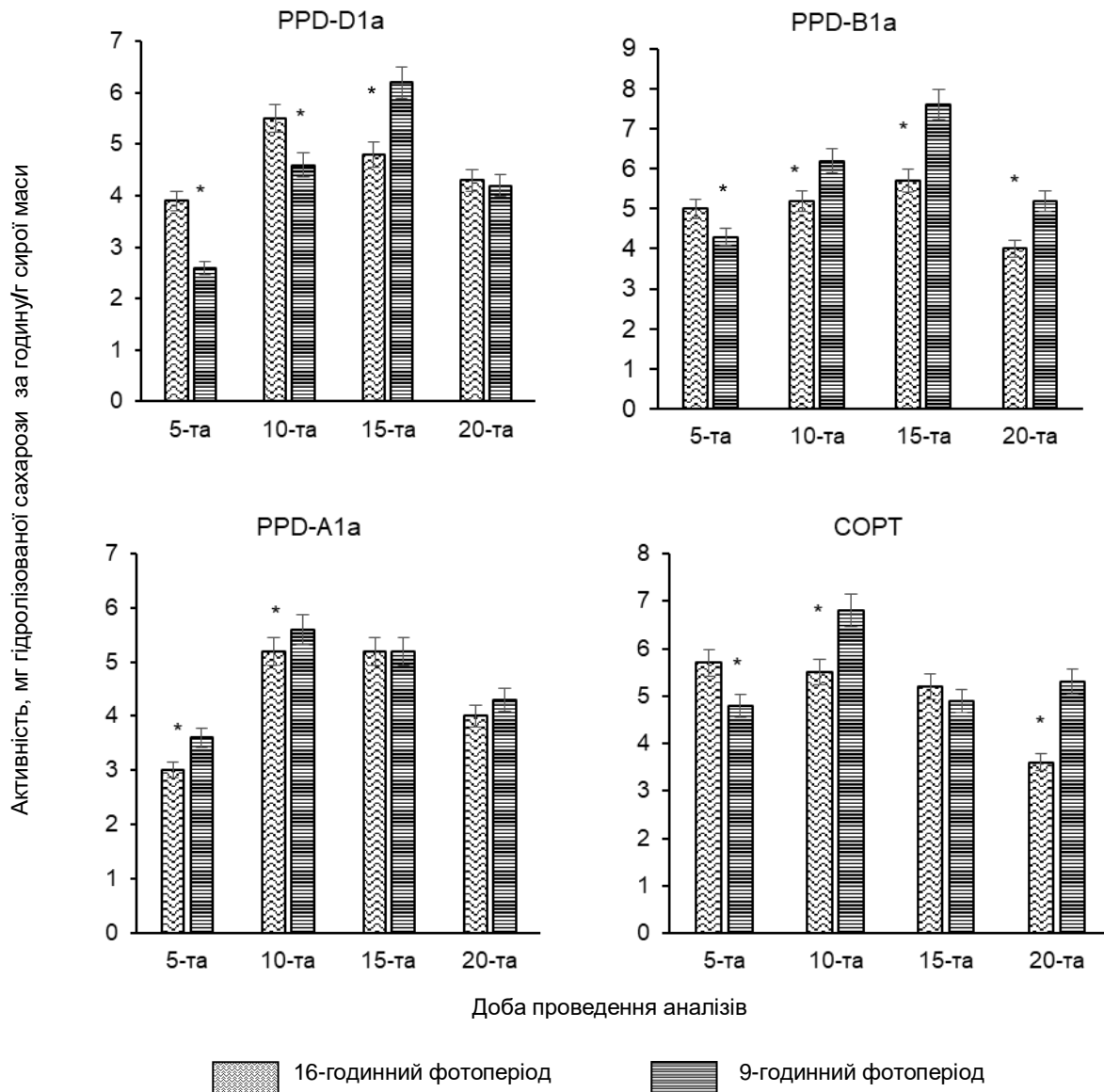


Рис. 2. Активність інвертази в листках ізогенних по генах *PPD* ліній пшениці сорту Миронівська 808 за контрастних фотоперіодичних умов

Примітка: * різниця істотна при $p \leq 0,05$.

Отже, різниця між лініями за активністю інвертази в умовах короткого фотоперіоду може бути пов'язана з їх генотипом за генами *PPD*. Зазначимо також, що найбільш високий рівень активності інвертази в умовах короткого фотоперіоду у лінії PPD-B1a та сорту співпадає з найбільш високою у них активністю амілази за цих умов (рис. 1). Крім того, підвищена активність інвертази у лінії PPD-B1a та сорту співпадає з більш інтенсивним нічним відтіканням цукрів (табл. 2). Це може також свідчити про участь інвертази у регуляції процесу відтікання цукрів у досліджених ліній та сорту.

Узагальнення

Встановлені в наших досліджах закономірності накопичення і відтікання олігоцукрів, як основного пластичного та енергетичного матеріалу для забезпечення протікання процесів росту і розвитку рослин, а також активності амілаз та інвертази, як вагомих факторів регуляції цих процесів у досліджуваних ізогенних за генами *PPD* ліній і сорту, у генофоні якого вони створені, дають підставу для наступних припущень. У ліній, які піддавалися дії одного і того ж зовнішнього фактору – довгого та короткого фотоперіоду – з різною інтенсивністю відбувалися процеси накопичення і відтікання олігоцукрів, а також по-різному проявлялася амілазна та інвертазна активність. Всі лінії створені у генофоні сорту Миронівська 808, який у них однаковий, але різняться вони тільки за станом генів *PPD* (домінантний/рецесивний), що зумовлює різні темпи їх розвитку. Отже, гени *PPD* чи/або певне поєднання їх стану (домінантний/рецесивний) можуть детермінувати темпи розвитку досліджених ліній опосередковано, зокрема, через участь у регуляції обміну вуглеводів.

Робота виконана в рамках науково-дослідної теми «Дослідження молекулярно-генетичних та фізіолого-біохімічних механізмів яровизаційного та фотоперіодичного контролю онтогенезу рослин in vivo та in vitro», № держреєстрації 0118U 002104.

Список літератури / References

- Атраментова Л.А., Утевская О.М. Статистические методы в биологии. – Горловка: Ліхтар, 2008. – 248с. /Atramentova L.A., Utevskaia O.M. Statistical methods in biology. – Horlovka: Likhtar, 2008. – 248p./
- Галибина Н.А., Новицкая Л.Л., Красавина М.С., Мощенская Ю.Л. Активность инвертазы в тканях ствола карельской березы // Физиология растений. – 2015. – Т.62, №6. – С. 804–813. /Galibina N.A., Novitskaya L.L., Krasavina M.S., Moshchenskaya Yu.L. Invertase activity in the tissues of the trunk of the Karelian birch // Russian Journal of Plant Physiology. – 2015. – Vol.62, no.6. – P. 804–813./
- Ермаков А.И., Арасимович В.В., Ярош Н.П. и др. Методы биохимического исследования растений. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 430с. /Yermakov A.I., Arasimovich V.V., Yarosh N.P. et al. Methods of biochemical study of plants. – Leningrad: Agropromizdat, 1987. – 430p./
- Жмурко В.В. Фотопериодизм растений: физиолого-биохимичні та генетичні аспекти // Физиология растений: проблемы та перспективи. – К.: Логос, 2009. – С. 537–564. /Zhmurko V.V. Photoperiodism of plants: physiological, biochemical and genetic aspects // Plant physiology: problems and perspectives. – K.: Logos, 2009. – P. 537–564./
- Жмурко В.В., Авксентьева О.О., Южно Ю.Ю. та ін. Эффекты генів фотоперіодичної чутливості і потреби в яровизації на фізіолого-біохімічні процеси у рослин пшениці м'якої та сої культурної // Физиология растений: достижения та нові напрями розвитку. – К.: Логос, 2017. – С. 187–197. /Zhmurko V.V., Avksentieva O.O., Yukhno Yu.Yu. et al. The effects of photoperiodic sensitivity genes and the need for vernalization in soft and soybean cultivated wheat plants // Plant physiology: achievements and new directions of development. – Kyiv: Logos, 2017. – P. 187–197./
- Моргун В.В., Киризий Д.А., Шадчина Т.К. Экофизиологические и генетические аспекты адаптации культурных растений к глобальным изменениям климата // Физиология и биохимия культ. растений. – 2010. – Т.42, №1. – С. 3–23. /Morgun V.V., Kiriziy D.A. Shadchina T.K. Ecophysiological and genetic aspects of the adaptation of cultivated plants to global climate change // Physiology and Biochemistry of Cultivated Plants. – 2010. – Vol.42, no.1. – P. 3–23./
- Стельяма А.Ф., Файт В.И., Мартынюк В.Р. Генетические системы типа и контроля скорости развития мягкой пшеницы // Цитология и генетика. – 2000. – Т.34, №2. – С. 39–45. /Stelmakh A.F., Fait V.I., Martynuk V.R. Genetic systems of type and control of the rate of development of soft wheat // Cytology and Genetics. – 2000. – Vol.34, no.2. – P. 39–45./
- Стельяма А.Ф., Файт В.И. Возможность улучшения адаптивности озимой пшеницы путем усиления фотопериодизма и потребности в яровизации // Збірник наукових праць СГІ-НЦНС. – 2016. – Вип.27 (67). – С. 103–108. /Stelmakh A.F., Fait V.I. The possibility of improving the adaptability of winter wheat by enhancing photoperiodism and the need for vernalization // Proceedings of Plant Breeding and Genetics Institute – National Center of Seed and Cultivar Investigation. – 2016. – Issue 27 (67). – P. 103–108./
- Файт В.И., Федорова В.Р. Влияние различий генов Ppd на агрономические признаки озимой мягкой пшеницы // Цитология и генетика. – 2007. – Т.41, №6. – С. 26–33. /Fait V.I., Fedorova V.R. The effect of differences in Ppd genes on agronomic traits of winter wheat // Cytology and Genetics. – 2007. – Vol.41, no.6. – P. 26–33./
- Хелд Г.-В. Биохимия растений. – М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2011. – 471с. /Held G.-V. Biochemistry of plants. – Moscow: BINOM. Laboratory of Knowledge, 2011. – 471p./
- Avksentieva O.O., Zubrych O.I. Growth and morphogenetic reactions in near-isogenic lines of *PPD* genes of winter wheat *Triticum aestivum* L. under in vivo and in vitro conditions // Science and Education a New Dimension. Natural and Technical Sciences. – 2019. – VII (23). – Issue 193. – P. 16–20.

- Baier M., Hemman G., Holman R. et al. Characterization of mutants in *Arabidopsis* showing increased sugar-specific gene expression, growth, and developmental responses // *Plant Physiology*. – 2004. – Vol.134, no.1. – P. 81–91.
- Cho Y.H., Yoo S.D., Sheen J. Regulatory functions of nuclear hexokinase 1 complex in glucose signaling // *Cell*. – 2006. – Vol.127, no.3. – P. 579–589.
- Cockram J., Jones H., Leigh F. et al. Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication and sustainable productivity // *J. Exp. Botany*. – 2007. – Vol.58, no.6. – P. 1231–1244.
- Eveland A., Jackson D. Sugars, signaling, and plant development // *Journal of Experimental Botany*. – 2011. – Vol.63, no.3. – P. 1–11.
- Graf A., Smith A.M. Starch and the clock: the dark side of plant productivity // *Trends Plant Sci*. – 2011. – Vol.16 (3). – P. 169–175.
- Gol L., Tomé T., Korff M. Floral transitions in wheat and barley: interactions between photoperiod, abiotic stresses, and nutrient status // *Journal of Experimental Botany*. – 2017. – Vol.68, no.7. – P. 1–12.
- Kiseleva A.A., Potokina E.K., Salina E.A. Features of Ppd-B1 expression regulation and their impact on the flowering time of wheat near-isogenic lines // *BMC Plant Biol*. – 2017. – Vol.17 (Suppl.1). – P. 172.
- Kiss T., Dixon L.E., Soltész A. et al. Effects of ambient temperature in association with photoperiod on phenology and on the expressions of major plant developmental genes in wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Plant Cell Environ*. – 2017. – Vol.40 (8). – P. 1629–1642.
- Kitagawa S., Shimada S., Murai K. Effect of Ppd-1 on the expression of flowering-time genes in vegetative and reproductive growth stages of wheat // *Genes Genet. Syst*. – 2012. – Vol.87. – P. 161–168.
- Koch K. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development // *J. Current Opinion in Plant Biology*. – 2004. – No.7. – P. 235–246.
- Orzechowski S. Starch metabolism in leaves // *Acta Biochimica Polonica*. – 2008. – Vol.55, no.3. – P. 435–445.
- Pérez-Gianmarco T.I., Slafer G.A., González F.G. Photoperiod-sensitivity genes (Ppd-1) shape floret development in wheat // *J. Exp. Bot*. – 2018. – Vol.70 (4). – P.1339–1348.
- Rolland F., Moore B., Sheen J. Sugar sensing and signaling in plants // *J. Plant Cell*. – 2002. – Vol.14. – P. 185–205.
- Rosa M., Prado C., Podazza G. et al. Soluble sugars – Metabolism, sensing and abiotic stress // *Plant Signaling & Behavior*. – 2009. – Vol.4, no.5. – P. 388–393.
- Sturm A. Invertases. Primary structures, functions, and roles in plant development and sucrose partitioning // *Plant Physiol*. – 1999. – Vol.121. – P. 1–8.
- Stanley D., Farnden K.J.F., Macrae E.A. Plant α -amylases: functions and roles in carbohydrate metabolism // *Biologia*. – 2005. – Vol.60, no.16. – P. 65–71.
- Zhmurko V., Avksentyeva O., Bing H. Influence of photoperiodic conditions on the development and content of nitrogenous compounds in the VRN NILs wheat *Triticum aestivum* L. // *Biologija*. – 2013. – Vol.59, no.2. – P. 231–240.

Представлено: О.Ю.Леонов / Presented by: O.Yu.Leonov

Рецензент: Є.Е.Перський / Reviewer: Ye.E.Persky

Подано до редакції / Received: 13.08.2019

Про авторів: О.О.Авксентьева – Харківський національний університет імені В.Н.Каразіна, пл. Свободи, 4, Харків, Україна, 61022, avksentyeva@karazin.ua, <http://orcid.org/0000-0002-3274-3410>
О.І.Зубрич – Харківський національний університет імені В.Н.Каразіна, пл. Свободи, 4, Харків, Україна, 61022, zubrych.a.i@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-9822-6221>

About the authors: O.A.Avksentieva – V.N.Karazin Kharkiv National University, Svobody Sq., 4, Kharkiv, Ukraine, 61022, avksentyeva@karazin.ua, <http://orcid.org/0000-0002-3274-3410>
O.I.Zubrych – V.N.Karazin Kharkiv National University, Svobody Sq., 4, Kharkiv, Ukraine, 61022, zubrych.a.i@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-9822-6221>

Об авторах: О.А.Авксентьева – Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина, пл. Свободы, 4, Харьков, Украина, 61022, avksentyeva@karazin.ua, <http://orcid.org/0000-0002-3274-3410>
А.И.Зубрич – Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина, пл. Свободы, 4, Харьков, Украина, 61022, zubrych.a.i@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-9822-6221>