

... ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН ...

УДК: 581.1.1.035.2

Особенности углеводно-белкового обмена растений различных фотопериодических групп в связи с реакцией на фотопериод О.А.Авксентьева

Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)

Исследовали влияние короткого фотопериода на рост, темпы развития и некоторые параметры углеводно-белкового обмена в листьях длиннодневных (ДДР), короткодневных (КДР) и фотопериодически нейтральных (НДР) растений. Установлено, что независимо от фотопериодической реакции в условиях короткого дня происходит торможение развития вегетативной массы растений, причем в наибольшей мере у короткодневных растений. В листьях ДДР под действием короткого фотопериода (8 ч) изменения в углеводно-белковом обмене связаны с интенсификацией белкового обмена и снижением фотосинтеза. В листьях КДР при сокращении светового дня изменения направлены на максимальное снабжение точек роста ассимилятами – растворимыми углеводами и свободными аминокислотами. В листьях НДР в этих условиях изменения исследуемых процессов носят характер, отличный от изменений у ДДР и КДР, обусловленный пластичностью метаболизма НДР. Обсуждается связь углеводно-белкового обмена в листьях с темпами развития растений различных фотопериодических групп.

Ключевые слова: *Avena sativa L., Panicum miliaceum L., фотопериод, длиннодневные (ДДР), короткодневные (КДР), фотопериодически нейтральные растения (НДР), темпы развития, общий, белковый, аминный азот, протеазы, аминоксил-т-РНК синтетазы, сахара, крахмал.*

Введение

Регуляция темпов развития растительного организма является одной из важнейших теоретических проблем физиологии растений. Скорость индивидуального развития растения обусловлена взаимодействием комплекса внутренних и внешних факторов. В исследовании регуляции скорости перехода растений к цветению сложилось множество направлений: гормональное (Чайлахян, 1988), трофическое (Цыбулько, 1997), фитохромное (Феденко и др., 1999), математического моделирования (Торнли, 1982), многофакторного контроля (Бернье и др., 1985), молекулярно-генетическое (Миляева, Романов, 2002; Аксенова и др., 2006; Adams et al., 2001) и другие. В последние годы большинство работ по изучению скорости перехода к цветению связаны с расшифровкой генов цветения, дифференциальная активация которых, осуществляемая в апексах растений, запускает необратимые процессы флорального морфогенеза (Muradov et al., 2002). Последовательность данных реакций практически установлена для *Arabidopsis* (Levy, Dean, 1998; Hung et al., 2005), но вопросы восприятия и трансдукции внешних сигналов, идентификация природы «флоригена» – вещества, передающего флоральный стимул из листьев к точкам роста, до сих пор остаются не выясненными (Крекуле, 1997; Бернье и др., 2002; Махачкова, Крекуле, 2002).

Одним из наиболее важных внешних факторов изменения темпов индивидуального развития растений является продолжительность дневного освещения (фотопериод) (Lin, 2000; Swanson et al., 2000). Свет для растения является не только источником энергии, необходимой для создания и накопления общей биологической массы, но и одновременно регулятором роста и развития (Федоров, 1999). Органом растения, воспринимающим световой сигнал, является лист (Данилова, Кашина, 1999). В исследовании трофических факторов фотопериодической реакции, оказывающих влияние на скорость перехода растений к цветению, большинство работ было направлено на изучение роли углеводов и азотистых соединений. К настоящему времени известно, что переход растений к цветению у длиннодневных видов (ДДР) осуществляется при высоком содержании углеводов и низком содержании белка, а у короткодневных видов (КДР) – при относительно малом содержании углеводов и высоком содержании белка в листьях (Чайлахян, 1988; Цыбулько, 1998). Установлением этой закономерности ограничено изучение углеводно-белкового обмена в листьях растений этих фотопериодических групп. Практически не исследованы в этом плане фотопериодически нейтральные растения, у которых переход к цветению происходит в одни и те же сроки независимо от длины дня.

В задачу нашей работы входило дальнейшее исследование углеводно-белкового обмена в листьях растений различных фотопериодических групп в связи с реакцией на короткий фотопериод, а также сопоставление этих изменений с темпами развития опытных растений.

Методика

Объектами исследования служили полевые культуры с различной фотопериодической реакцией: длиннодневное растение (ДДР) – овёс, сорт Мирный (*Avena sativa* L.), короткодневное растение (КДР) – просо, сорт Харьковское кормовое (*Panicum miliaceum* L.), нейтральнодневное растение (НДР) – просо К3218 (*Panicum miliaceum* L.) Опыты проводили в факторостатной камере кафедры физиологии и биохимии растений Харьковского национального университета. Растения выращивали в почвенной культуре в вегетационных сосудах, с периодической подкормкой комплексным минеральным удобрением (5–6 раз в течение эксперимента), при 16-часовом фотопериоде с интенсивностью освещения 15–20 Клк, при температурном режиме: 23°C/18°C (день/ночь). После наступления фенофазы 3-го настоящего листа опытные растения помещали в условия короткого 8-часового фотопериода, контрольные – продолжали расти при 16-часовом фотопериоде. Пробы листьев для анализов отбирали в вегетативную фазу развития, после 7-дневной индукции коротким днём. Проводили фенологические, морфометрические и биохимические анализы. В листьях определяли содержание общего азота по Кьельдалю (Методы ..., 1987). Определение белкового азота проводили путём осаждения белка 5%-ным раствором трихлоруксусной кислоты и последующим определением азота в образовавшемся осадке также по методу Кьельдаля; свободные аминокислоты определяли методом Ястрембовича и Калинина; активность протеолитических ферментов – по нарастанию аминного азота в процессе протеолиза (Методы ..., 1987); аминоксил-тРНК синтетаз – гидроксаматным методом (Методы ..., 1978); содержание суммы, олиго- и моносахаров – с феррицианидом калия; крахмала – фотоколориметрическим методом (Методы ..., 1987). Повторность опытов 4–5-кратная, все данные, представленные в таблицах и на диаграммах, обработаны статистически.

Результаты и обсуждение

В ходе проведенных экспериментов было установлено, что темпы прохождения фенофаз у исследуемых растений различных фотопериодических групп неодинаковы (табл. 1). У длиннодневного растения (ДДР) – овса Мирный стадия кущения в условиях естественно длинного фотопериода (16 ч) начинается раньше, чем у растущих в условиях короткого фотопериода (8 ч). У короткодневного растения (КДР) – проса, сорт Харьковское кормовое, благоприятная длина дня ускоряет переход к стадии выхода в трубку.

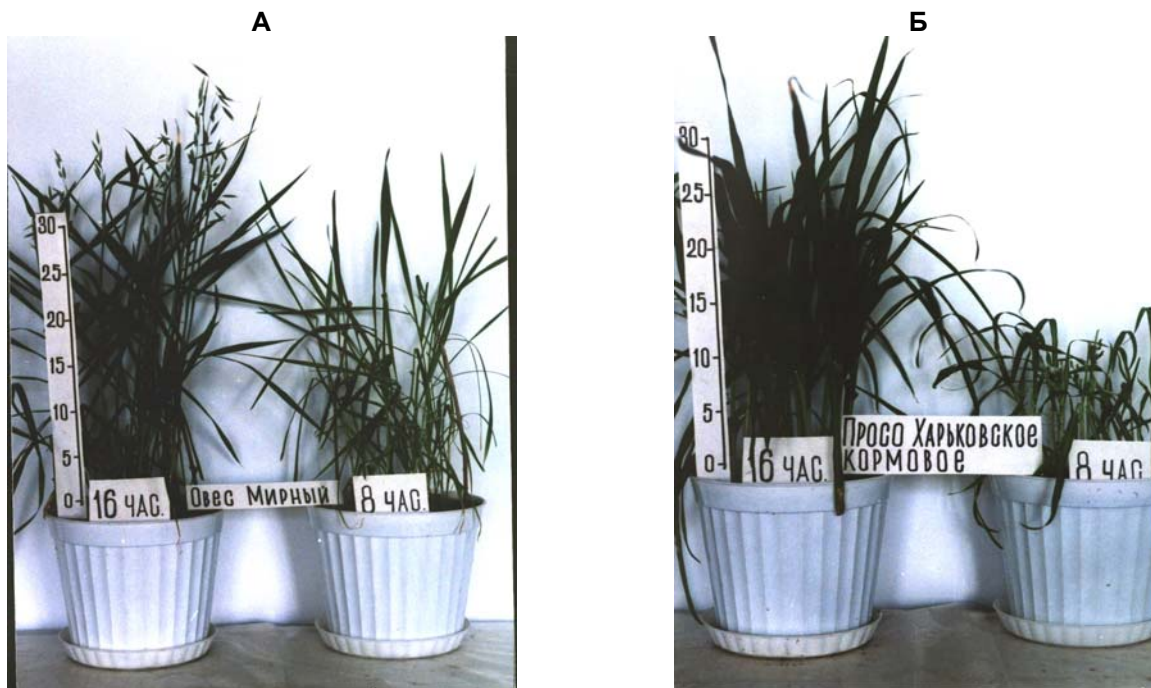


Рис 1. Влияние короткого фотопериода на вымётывание длиннодневных (А) и короткодневных (Б) растений



Рис. 2. Влияние короткого фотопериода на переход к выметыванию НДР – проса К3218

Переход к выметыванию у ДДР и КДР наблюдался только в условиях благоприятного фотопериода (рис. 1), что принципиально отличает эти группы растений от нейтральнодневного растения (НДР) – проса К3218, у которого переход к генеративному развитию происходит практически в одни и те же сроки независимо от длины дня (фотопериода) (рис. 2).

Таблица 1.
Влияние короткого дня на прохождение фенофаз у растений с различной фотопериодической реакцией

Фотопериод, часы	Фенофазы			
	3-й лист	кущение	выход в трубку	выметывание
Длиннодневное растение овёс Мирный				
16	19 ± 2	26 ± 1	42 ± 1	70 ± 2
8	20 ± 1	30 ± 2	48 ± 2	- *
Короткодневное растение просо Харьковское кормовое				
16	20 ± 1	35 ± 1	64 ± 2	- *
8	21 ± 2	32 ± 2	59 ± 2	76 ± 3
Фотопериодически нейтральное растение просо К 3218				
16	17 ± 1	23 ± 1	43 ± 2	59 ± 2
8	18 ± 1	24 ± 1	45 ± 1	62 ± 2

* – не наступало до завершения опыта (90 суток).

Поскольку главным органом в растении, где протекают фотосинтетические процессы, является лист, а также в нем происходит восприятие и трансдукция фотопериодического сигнала (Цыбулько, 1997; Феденко и др., 1999), нами проанализировано влияние короткого фотопериода на развитие ассимиляционного аппарата (табл. 2). Результаты исследований показали, что сокращение дня тормозит рост вегетативной массы в целом и развитие ассимиляционного аппарата, независимо от фотопериодической реакции растений. Максимальное снижение высоты опытных растений наблюдается у КДР (57%), у ДДР и НДР уменьшение высоты происходит приблизительно в одинаковой степени – 78% и 76% соответственно. Количество листьев в меньшей мере изменяется в зависимости от фотопериода, в сравнении с другими исследуемыми показателями. Максимальное снижение их числа отмечено у ДДР, минимальное – у КДР. На коротком дне площадь листовой пластинки в максимальной степени снижается у КДР, составляя всего 36% от контроля, у НДР и ДДР – 63% соответственно.

Таким образом, изменения ассимиляционного аппарата в условиях короткого дня у ДДР выражаются в снижении числа листьев на растении и уменьшении площади листовой пластинки; у КДР практически не изменяется число листьев, но почти в три раза уменьшается площадь ассимиляционной поверхности; у НДР реакция в большей степени сходна с ДДР – уменьшается число листьев на растении и площадь одного листа.

Таблица 2.

Влияние короткого фотопериода на высоту и ассимиляционный аппарат у растений различных фотопериодических групп*

Фотопериод, часы	Высота растений, см	Число листьев на растении	Площадь листа, см ²
Длиннодневное растение овёс Мирный			
16	48,8 ± 3,6	6,0 ± 0,2	18,2 ± 2,5
8	38,2 ± 3,0	5,1 ± 0,1	11,4 ± 1,0
Короткодневное растение просо Харьковское кормовое			
16	34,7 ± 6,4	6,0 ± 0,1**	17,6 ± 5,0
8	19,7 ± 3,3	5,8 ± 0,1	6,4 ± 1,1
Фотопериодически нейтральное растение просо К 3218			
16	32,8 ± 3,8	6,8 ± 0,4	14,1 ± 2,4
8	25,0 ± 3,0	6,4 ± 0,2	9,0 ± 1,8

* – различия достоверны при $P < 0,05$;

** – различия между вариантами недостоверны.

Белковый обмен. Экспериментальные данные о связи фотопериодической реакции с белковым обменом в литературе немногочисленны и противоречивы. В большинстве опытов установлено, что в условиях короткого дня в листьях ДДР и КДР усиливается накопление белков, свободных аминокислот и других азотсодержащих соединений (Чайлахян, 1988; Цыбулько, 1997). В наших экспериментах показано, что под влиянием короткого фотопериода содержание общего азота в листьях ДДР увеличивалось, у КДР практически не изменялось и снижалось у НДР (табл. 3). Наибольшее содержание белкового азота в условиях 16-часового фотопериода обнаружено в листьях КДР и НДР, значительно меньше выявлено белка у ДДР, что, возможно, связано с видоспецифичностью белкового обмена у данных культур. Сокращение дня приводит к увеличению белкового азота в листьях ДДР и КДР и снижению у НДР. Содержание аминного азота, представленного, в основном, свободными аминокислотами, под влиянием сокращения фотопериода возрастает у ДДР и снижается у КДР и НДР. Изменения в составе азотистых соединений не дают полного представления о характере синтеза белка в листьях исследуемых растений под влиянием короткого фотопериода, поэтому мы изучали активность ферментов белкового синтеза. Аминоацил-тРНК синтетазы (АРС) – ферменты, катализирующие присоединение остатков аминокислот к тРНК, играют важную роль в процессе биосинтеза белка. Поэтому их активность может служить одним из показателей интенсивности этого процесса (Ленинджер, 1995). Протеолитические ферменты катализируют гидролитическое расщепление белковых макромолекул до аминокислотных остатков. Общепринятой является точка зрения, что протеазы активируются в стрессовых условиях (Хочачко, Сомеро, 1988). Однако в нормальных условиях вегетации активность ферментов также довольно высока, поскольку в ходе онтогенеза постоянно идёт процесс новообразования белковых структур, который включает распад старых и синтез новых белковых макромолекул. Кроме того, протеолитические ферменты выполняют регуляторную функцию, оказывая влияние на весь ход метаболизма растения.

Таблица 3.

Влияние короткого дня на содержание общего, белкового и аминного азота в листьях растений различных фотопериодических групп*

Фотопериод, часы	Общий азот мг/г	Белковый азот, мг/г	Аминный азот, мг/г
Длиннодневное растение овёс Мирный			
16	4,08 ± 0,14	1,02 ± 0,02	0,115 ± 0,001
8	6,37 ± 0,26	1,31 ± 0,01	0,154 ± 0,002
Короткодневное растение просо Харьковское кормовое			
16	5,56 ± 0,21	2,57 ± 0,01	0,156 ± 0,002
8	5,65 ± 0,19	2,78 ± 0,03	0,113 ± 0,001
Фотопериодически нейтральное растение просо К 3218			
16	5,17 ± 0,11	2,03 ± 0,02	0,192 ± 0,002
8	4,78 ± 0,10	1,77 ± 0,01	0,107 ± 0,001

* – различия достоверны при $P < 0,05$.

Результаты проведенных экспериментов показали, что в условиях длинного дня (16 ч) наибольшей активностью обладают протеазы в листьях ДДР, что коррелирует с минимальным количеством в них белкового азота (рис. 3). Уровень активности протеаз у КДР и НДР отличается незначительно, но он существенно ниже, чем у ДДР. Выращивание растений в условиях короткого фотопериода (8 ч) приводит к возрастанию активности протеаз у ДДР и КДР, но у НДР их активность снижается. Активность АРС в листьях ДДР на коротком дне растет, а у КДР и НДР – снижается. Сопоставив данные о содержании фракций азота с результатами изучения активности ферментов белкового синтеза, мы обнаружили следующее: в листьях ДДР происходит активация процессов синтеза белка на коротком дне – увеличивается его содержание, и активируются ферменты белкового обмена: АРС и протеазы. У КДР незначительно возрастают фракции общего и белкового азота, что при резком падении активности АРС может свидетельствовать о замедлении новообразования белковых молекул. Повышение активности протеаз при уменьшении содержания свободных аминокислот, возможно, связано с их оттоком из листьев в места активного белкового биосинтеза, которыми могут быть точки роста – формирующиеся органы генеративного развития, что наблюдается у КДР на коротком дне. У НДР снижается активность и АРС, и протеаз и уменьшается содержание всех исследуемых фракций азота, что может быть связано вообще со снижением азотного обмена – замедлением поступления азота в растение и торможением процессов синтеза белка в условиях 8-часового фотопериода.

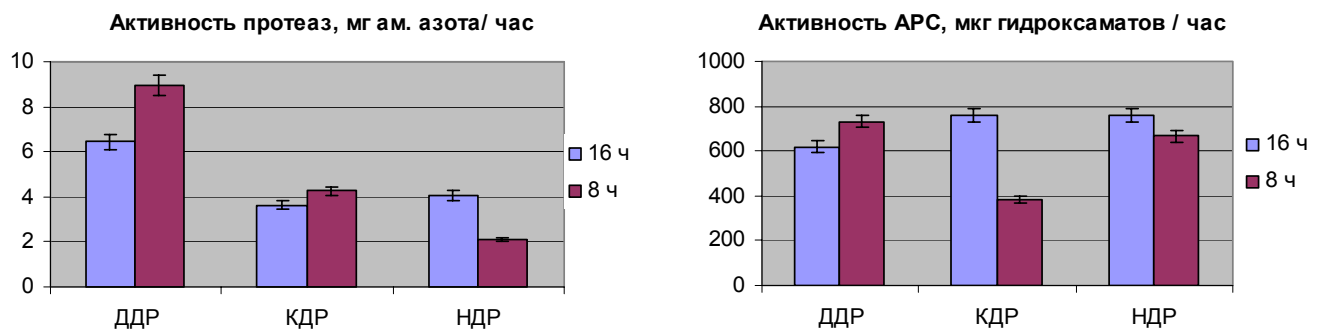


Рис. 3. Влияние короткого фотопериода на активность протеаз (мг аминокислот/час) и аминокислот-тРНК синтетаз (мкг гидроксаматов/час) в листьях растений различных фотопериодических групп

Содержание углеводов. Роль углеводов в жизнедеятельности растительного организма многофункциональна. Они выполняют энергетическую, пластическую, структурную, защитную, рецепторную, осмотическую, сигнальную и другие функции. Впервые предположение о роли углеводов в регуляции перехода растений к цветению было высказано ещё Клебсом в 1918 году. По современным представлениям, углеводы участвуют в экспрессии ряда генов контроля роста и развития растений, хотя механизмы их участия в этом процессе изучены ещё недостаточно (Бернье и др., 2002; Сакало, 2006). Результаты изучения фракционного состава углеводов в листьях растений с различной фотопериодической реакцией показали максимальное содержание сахаров на длинном дне (16 ч) в листьях ДДР, в то время как у КДР и НДР их примерно в 2 раза меньше, что может быть не связано с фотопериодической реакцией, а является видовым признаком (табл. 4).

При сокращении фотопериода до 8 ч происходит снижение содержания суммы, олиго- и моносахаров в листьях всех исследуемых фотопериодических групп растений. Однако оно происходит в разной степени: у ДДР и КДР очень значительно – примерно на 70%, а у НДР только на 20–30%. Уменьшение содержания углеводов в листьях может быть связано со снижением продолжительности фотосинтеза при сокращении светового периода либо с активизацией транспорта углеводов из листьев в другие органы растений. Необходимо отметить, что сокращение фотопериода в большей степени сказывается на изменении содержания олигосахаров, чем на изменении содержания моносахаров у всех фотопериодических групп растений. Олигосахара представлены преимущественно сахарозой – основной транспортной формой углеводов у растений. Поэтому такие кардинальные изменения в их содержании могут свидетельствовать об изменении характера донорно-акцепторных взаимоотношений в растительном организме, происходящих при изменении длины дня (Полевой, 2001; Киризий, 2004).

Таблиця 4.

Влияние короткого фотопериода на содержание олиго- и моносахаров в листьях растений с различной фотопериодической реакцией*, мг/г сухой массы

Фотопериод, часы	Олигосахара	Моносахара
Длиннодневное растение овёс Мирный		
16	264,64 ± 0,14	38,5 ± 0,3
8	66,31 ± 0,26	23,6 ± 0,2
Короткодневное растение просо Харьковское кормовое		
16	124,81 ± 0,21	28,2 ± 0,2
8	36,24 ± 0,19	13,7 ± 0,1
Фотопериодически нейтральное растение просо К 3218		
16	118,69 ± 0,11	28,8 ± 0,1
8	82,16 ± 0,10	23,3 ± 0,1

* – различия достоверны при $P < 0,05$.

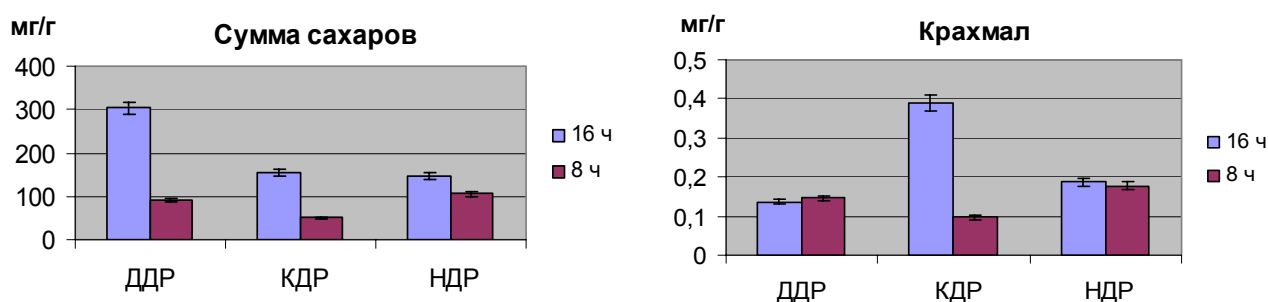


Рис. 4. Влияние короткого фотопериода на содержание растворимых углеводов и крахмала в листьях растений с разной фотопериодической реакцией

Результаты изучения влияния короткого фотопериода на содержание крахмала в листьях показали противоположные изменения у растений с контрастной фотопериодической реакцией: у ДДР на коротком дне его содержание незначительно, но достоверно растет, а у КДР – резко падает – до 29% от контроля. У НДР крахмал снижается, но незначительно – 95% от контроля (рис. 4). Таким образом, в листьях ДДР под действием короткого фотопериода происходит уменьшение всех фракций растворимых углеводов, но незначительно возрастает содержание первичного фотосинтетического крахмала. Снижение растворимых углеводов связано с уменьшением продолжительности фотосинтеза при сокращении дня. Возрастание крахмала, возможно, связано с усилением его накопления в листьях при снижении оттока углеводов у ДДР на коротком дне. У КДР при сокращении дня, наоборот, интенсифицируются темпы развития, вероятно, поэтому уменьшение содержания всех исследуемых фракций углеводов связано с их усиленным оттоком из листьев к точкам роста – местам их активного потребления. У НДР незначительное, по сравнению с другими фотопериодическими группами растений, снижение всех исследуемых фракций углеводов, возможно, связано с их способностью не изменять направленности синтеза и распределения углеводов в целом растении в условиях короткого дня.

Анализ обобщенных результатов исследований (табл. 5) позволяет констатировать различия в процессах роста и развития растений разных фотопериодических групп при сокращении дня. Длиннодневное растение – овёс, сорт Мирный, в условиях короткого фотопериода замедляет переход к генеративному развитию, при этом уменьшается высота растений, сокращается ассимиляционный аппарат. В углеводно-белковом обмене происходят изменения, которые могут свидетельствовать о нарушении баланса между синтезом углеводов и белков, а также оттоком ассимилятов к меристемам. Это приводит к недостаточному их снабжению ассимилятами, замедлению морфогенетических процессов и, как следствие, к торможению перехода этой фотопериодической группы растений в генеративное состояние на коротком дне. Короткодневное растение – просо Харьковское кормовое ускоряет темпы развития на коротком дне, хотя при этом замедляется рост вегетативной массы – максимально среди изученных групп растений снижается их высота и площадь листовой пластинки.

Таблица 5.
Степень изменения исследуемых процессов у растений различных фотопериодических групп под влиянием короткого дня*, %

Показатели	Овёс Мирный (ДДР)	Просо Харьковское кормовое (КДР)	Просо К 3218 (НДР)
Темпы развития	Тормозятся	Ускоряются	Не изменяются
Высота растений, см	78	57	76
Число листьев, шт./раст.	85	97	94
Площадь листа, см ²	63	36	64
Общий азот, мг/г	156	102	92
Белковый азот, мг/г	128	108	87
Аминный азот, мг/г	134	72	56
Активность протеаз	139	117	52
Активность АРС	118	51	88
Сумма сахаров, мг/г	30	33	71
Олиго-, мг/г	25	29	69
Моно-, мг/г	61	49	81
Крахмал, мг/г	107	29	95

* – за 100% приняты соответствующие показатели метаболических процессов в условиях 16-часового фотопериода.

Изменения в белково-углеводном обмене листьев направлены на максимальное снабжение точек роста ассимилятами – растворимыми углеводами и свободными аминокислотами для развития формирующихся генеративных органов. Фотопериодически нейтральные растения – просо К 3218 под влиянием короткого дня не изменяют темпы развития. При этом высота растений и площадь листовой пластинки уменьшается так же, как у ДДР, но число листьев почти не изменяется – так же, как и у КДР. Изменения в белковом обмене у этой фотопериодической группы растений на коротком дне отличны от изменений у других фотопериодических групп растений. Снижение количества синтезируемых углеводов в листьях при сокращении дня минимально по сравнению с ДДР и КДР. Поскольку НДР при этом не замедляют темпы развития, то это даёт основание предположить, что у них изменения в исследуемых процессах способны обеспечить достаточно высокий уровень снабжения меристем ассимилятами и, следовательно, оптимальный темп морфогенетических процессов. По нашему мнению, это свидетельствует о метаболической пластичности данной фотопериодической группы растений, которая обеспечивает им способность не замедлять темпы развития в условиях короткого дня. Отличия в углеводно-белковом обмене между исследуемыми фотопериодическими группами растений в условиях разной длины дня состоят в следующем. Оптимальное соотношение между интенсивностью синтеза углеводов и азотсодержащих соединений в листьях и их оттоком к меристемам длиннодневные растения способны поддерживать в условиях длинного дня, а короткодневные, наоборот, в условиях короткого дня. Фотопериодически нейтральные растения способны поддерживать оптимальное соотношение этих процессов как в условиях длинного, так и в условиях короткого дня.

Список литературы

- Аксенова Н.П., Миляева Э.Л., Романов Г.А. Флориген обретает молекулярный облик. К 70-летию теории гормональной регуляции цветения // Физиология растений. – 2006. – Т.53, №3. – С. 449–454.
- Бернье Ж., Кине Ж.-М., Сакс Р. Физиология цветения. В 3-х томах. – М: Агропромиздат, 1985. – Т.1.– 193с.
- Бернье Ж., Корбэзь Л., Перийё К. Процесс цветения: поиск регуляторных факторов у *Sinapis alba* // Физиология растений. – 2002. – Т.49, №4. – С. 500–506.
- Данилова М.Ф., Кашина Т.К. Структурные основы актиноритмической регуляции цветения. – СПб: Наука, 1999. – 220с.
- Киризий Д.А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. – К.: Логос, 2004. – 192с.
- Крекуле Я. Фотопериодическая регуляция цветения: типы сигналов и их роль // Физиология растений. – 1997. – Т.44, №1. – С. 146–155.
- Ленинджер А. Основы биохимии. – М: Мир, 1995. – Т.2. – С. 571–574.

- Махачкова И., Крекуле Я. Шестьдесят пять лет исследования сигналов, приводящих к цветению // Физиология растений. – 2002. – Т.49, №4. – С. 507–515.
- Методы биохимического анализа растений / Под ред. В.В.Полевого. – Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1978. – С. 71–73.
- Методы биохимического исследования растений / Под ред. А.И.Ермакова. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 430с.
- Миляева Э.Л., Романов Г.А. Молекулярная генетика возвращается к основным положениям теории флоригена // Физиология растений. – 2002. – Т.49, №4. – С. 492–499.
- Полевой В.В. Физиология целостности растительного организма // Физиология растений. – 2001. – Т.48, №4. – С. 631–643.
- Сакало В.Д. Регуляция метаболизма сахарозы у свеклы и других культур. – К.: Логос, 2006. – 248с.
- Торнли Дж. Математические модели в физиологии растений. – К.: Наукова думка, 1982. – 312с.
- Феденко Е.П., Агамалова С.Р., Кокшарова Т.А. Передача фотопериодического сигнала и фотопериодизм // Успехи современной биологии. – 1999. – Т.119, №1. – С. 56–69.
- Федоров А.К. Потребность растений в световой энергии для перехода в генеративную фазу и длина вегетационного периода // Известия АН. Серия биологическая. – 1999. – №1. – С. 109–113.
- Хочачко П., Сомеро Д. Биохимическая адаптация. – М.: Мир, 1988. – 568с.
- Цыбулько В.С. Анализ экспериментальной обоснованности основных теорий и гипотез биологической природы фотопериодизма // Физиология и биохимия культ. растений. – 1997. – Т.29, №4. – С. 258–264.
- Цыбулько В.С. Метаболические закономерности фотопериодической реакции растений. – Киев: Аграрная наука, 1998. – 182с.
- Чайлахян М.Х. Регуляция цветения высших растений. – М.: Наука, 1988. – 560с.
- Adams S., Pearson S., Hadley H. Improving quantitative flowering models through a better understanding of the phases of photoperiod sensitivity // Journal of experimental botany. – 2001. – Vol.52. – P. 655–662.
- Hung T., Bohlenius H., Eriksson S., Nilsson O. The m-RHK of the *Arabidopsis* gene FT moves from leaf to shoot apex and induces flowering // Science. – 2005. – Vol.309. – P. 1694–1696.
- Levy Y., Dean C. The Transition to flowering // Plant cell. – 1998. – Vol.10. – P. 1973–1990.
- Lin C. Photoreceptors and regulation of flowering time // Plant Physiology. – 2000. – Vol.123. – P. 39–50.
- Muradov A., Cremer F., Coupland G. Control of flowering time: interacting pathways as a basis for diversity // Plant Cell. – 2002. – Vol.14 – P. 111–130.
- Swanson J.C., Huang J.Z., Shrestha A. et al. Effects of temperature and photoperiod on the phenological development of barnyardgrass // Agronomy Journal. – 2000. – Vol.92. – P. 1125–1134.

Особливості вуглеводно-білкового обміну рослин різних фотоперіодичних груп у зв'язку з реакцією на фотоперіод
О.О.Авксентьєва

Вивчали вплив короткого фотоперіоду на ріст, темпи розвитку та деякі параметри вуглеводно-білкового обміну в листках довгоденних (ДДР), короткоденних (КДР) та фотоперіодично нейтральних (НДР) рослин. Встановлено, що незалежно від фотоперіодичної реакції за умов короткого дня відбувається гальмування розвитку вегетативної маси рослин, причому в найбільшій мірі у короткоденних рослин. В листках ДДР за дії короткого фотоперіоду (8 год) зміни в вуглеводно-білковому обміні пов'язані з інтенсифікацією білкового обміну та зниженням фотосинтезу. В листках КДР за зменшення світлового дня зміни спрямовані на максимальне забезпечення точок росту асимілятами – розчинними цукрами та вільними амінокислотами. В листках НДР за цих умов зміни досліджуваних процесів носять характер, відмінний від змін у ДДР і КДР, обумовлений пластичністю метаболізму НДР. Обговорюється зв'язок вуглеводно-білкового обміну у листках з темпами розвитку рослин різних фотоперіодичних груп.

Ключові слова: *Avena sativa* L., *Panicum miliaceum* L., фотоперіод, довгоденні (ДДР), короткоденні (КДР), фотоперіодично нейтральні рослини (НДР), темпи розвитку, загальний, білковий, аміний азот, протеази, аміноацил-тРНК синтетази, цукри, крохмаль.

Peculiarities of carbon-protein exchange in plants of different photoperiodic groups in connection with reaction on photoperiod
O.O.Avksentyeva

Influence of short photoperiod on temps of development and some parameters of carbons-proteins exchange in leaves of longday (LDP), shortday (SDP) and neutralday (NDP) plants was studied. It was shown that independent of photoperiodic reaction in conditions of short day development of vegetative mass was inhibited, shortday plants were the most sensitive to short photoperiod. In leaves of LDP plants in conditions of short photoperiod (8 h) changes of carbons-proteins exchange were connected with intensification of protein exchange and decrease of photosynthesis – content of soluble carbons. In leaves of SDP plants at decrease of light day changes were directed to maximal supply of shoot apex by assimilates – soluble sugars and free amino acids. In leaves of NDP plants changes of studied processes were differed as compared with LDP and SDP that is caused by mobile metabolism of NDP. Correlations of carbons-proteins exchange in leaves and temps of development of studied plants were discussed.

Key words: *Avena sativa L.*, *Panicum miliaceum L.*, photoperiod, longday (LDP), shortday (SDP), neutralday (NDP) plants, temps of development, total, protein, amine nitrogen, proteolytics and aminoacil-tRNA synthases, sugars, starch.

Представлено М.М.Гридіним
Рекомендовано до друку П.А.Каліманом