

Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна

Міністерство освіти і науки України

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

Юхно Юлія Юріївна

УДК 582.736.3:575.113:577.175.1

ДИСЕРТАЦІЯ

**«РІСТ, РОЗВИТОК ТА ФІТОГОРМОНАЛЬНИЙ СТАТУС
ІЗОГЕННИХ ЗА *E*-ГЕНАМИ ЛІНІЙ СОЇ ЗА РІЗНОГО ФОТПЕРІОДУ»**

Спеціальність 03.00.12 – «Фізіологія рослин»

(Біологічні науки)

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

_____ Ю.Ю. Юхно

Науковий керівник: Жмурко Василь Васильович, доктор біологічних наук,
професор

Харків – 2021

АНОТАЦІЯ

Юхно Ю.Ю. Ріст, розвиток та фітогормональний статус ізогенних за *E*-генами ліній сої за різного фотоперіоду. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.12 – фізіологія рослин. – Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна Міністерства освіти і науки України, Харків, 2021.

Дисертаційна робота присвячена з'ясуванню закономірностей перебігу ростових і асиміляційних процесів, фітогормонального статусу ізогенних за генами *E* ліній сої культурної (*Glycine max* (L.) Merr) сорту Clark за різного фотоперіоду. Досліджені ефекти окремих генів *E* (*E1/e1*, *E2/e2*, *E3/e3*) на темпи розвитку, інтенсивність ростових і асиміляційних процесів, вміст, активність і співвідношення фітогормонів (ІОК, ГК і АБК) у листках і апікальних меристемах стебла (АМС) ізогенних ліній сої за умов різної тривалості фотоперіоду.

Соя культурна (*Glycine max* (L.) Merr) є однією з економічно найцінніших культур, зерно якої містить комплекс поживних і біологічно активних речовин, що визначає її різноманітне використання. Серед факторів середовища, які визначають поширеність рослин по зонах вирощування, їх адаптивність, продуктивність і якість врожаю найважливішим є тривалість фотоперіоду. Цей фактор найбільш критичний щодо інтенсивності ростових процесів, проходження фаз розвитку, а також продуктивності короткоденних рослин, до яких відноситься і соя культурна. З іншої сторони, реалізація генетично закладеної програми росту і розвитку рослин знаходиться під контролем гормональної системи, яка інтегрує зовнішні і внутрішні сигнали і визначає найбільш оптимальні строки переходу до цвітіння і формування врожаю. Тому для створення нових адаптивних до тривалості дня сортів сої велими важливими є знання про закономірності перебігу ростових і асиміляційних процесів, можливого їх генетичного і гормонального контролю за умов різної тривалості фотоперіоду, оскільки вони, в кінцевому рахунку, визначають продуктивність рослин. Генетичний контроль фотоперіодичної чутливості рослин є вагомим фактором регуляції їх розвитку, який у сої

здійснюється системою генів *E*, алельний стан яких детермінує темпи розвитку сої в різних фотоперіодичних умовах і визначає її фотоперіодичну чутливість. Використання ізоліній з різним алельним станом цих генів в якості моделей дозволяє виявити можливі ефекти генів фотоперіодичної чутливості на ростові і асиміляційні процеси, фітогормональний баланс в умовах різної тривалості фотоперіоду.

Метою роботи було з'ясувати вплив тривалості фотоперіоду на ріст, розвиток, процеси морфогенезу, активність, вміст та баланс фітогормонів в листках і апікальних меристемах стебла у ізогенних за генами *E* ліній сої. Для досягнення цієї мети були поставлені такі задачі: встановити вплив різної тривалості фотоперіоду на швидкість переходу ізогенних ліній до цвітіння, динаміку морфофізіологічних процесів у ізоліній, вміст, активність та баланс фітогормонів у листках і апікальних меристемах стебла ізоліній; з'ясувати зв'язок між фітогормональним балансом та станом *E* генів у ізогенних ліній сої за різного фотоперіоду.

У всіх досліджах використані ізогенні за генами *E* лінії сої культурної (*Glycine max* (L.) Merr), створені у генофоні сорту Clark – короткоденні (генотипи *E1E2E3*, *E1e2e3*) і фотоперіодично нейтральні (генотипи *e1E2e3*, *e1e2E3*, *e1e2e3*).

Дослідження проводили у польових умовах протягом 7-ми років. При вивченні впливу тривалості фотоперіоду на ріст, розвиток, вміст та активність різних фітогормонів ізолінії вирощували за умов природного довгого дня (від 15 до 16 годин впродовж періоду вегетації рослин) від сходів (*Ve*) до фази 3-го справжнього листка (*V3*). Починаючи з цієї фази частину рослин кожної лінії залишали для вирощування на довгому дні, а другу частину піддавали впливу штучно скороченого короткого (9 годин) дня протягом 14 днів.

Проводили фенологічні спостереження, за якими визначали темпи розвитку рослин. Вимірювання висоти головного пагону, формування сухої маси рослин, кількості та площі листків, а також відбір проб для визначення вмісту і активності фітогормонів (листки та апікальні меристеми стебла) проводили у динаміці – в день початку дії короткого фотоперіоду, через 7 і 14 днів після початку його дії. На основі морфометричних показників

розраховували асиміляційні індекси – відносну швидкість росту (relative growth rate – RGR), швидкість нет-асиміляції (net assimilation rate – NAR), продуктивність площі листка (leaf area ratio –LAR), питому листову поверхню (specific leaf area – SLA) і масову долю листків (leaf weight ratio – LWR) за (Hunt et al., 2002). У фіксованому сухому матеріалі листків і апікальних меристем стебла (АМС) визначали вміст індоліл-3-оцтової кислоти (ІОК) і абсцизової кислоти (АБК) за (Савинский и др., 1991). Визначення активності гормонів проводили методом біотестів після їх переекстракції з хроматографічних пластинок. Вміст і активність ГК визначали у первинному екстракті методом біологічної проби.

Фенологічні спостереження показали залежність темпів розвитку від алельного стану генів *E* (*E1/e1*, *E2/e2*, *E3/e3*) у генотипі ізогенних за цими генами ліній сої за різного фотоперіоду. Так, за довгого фотоперіоду проявлялася різниця між ізогенними лініями за тривалістю вегетативної фази. За цих умов лінії з домінантними алелями *E*-генів у генотипі (один або усі три) зацвітали пізніше, ніж лінії з рецесивними алелями цих генів. Найпізніше цвітіння наступало у ліній *E1e2e3* і *E1E2E3*, що мають у генотипі *E1* ген. Тобто, на довгому дні фенотипово проявлялися ефекти генів *E* на темпи розвитку сої. За короткого фотоперіоду усі лінії переходили до цвітіння майже одночасно, але лінії, з домінантним *E1* або зі всіма *E* генами, пізніше за всіх інших. Короткий фотоперіод зумовив значне прискоренні цвітіння тільки у ліній, які несуть у генотипі домінантний тільки *E1* та всі домінантні *E* гени. За цих умов у ліній з домінантним геном *E2* і *E3* та з усіма рецесивними генами цвітіння наступало практично в ті ж терміни, що і на довгому дні. Найменш чутливою до зміни фотоперіоду виявилася лінія з усіма рецесивними алелями *E*-генів.

Морфофізіологічні дослідження інтенсивності ростових процесів, формування біомаси і динаміки асиміляційних показників показали залежність інтенсивності цих процесів від тривалості фотоперіоду та стану *E*-генів у генотипі ізоліній. Перед скороченням фотоперіоду у фазу V3 висота головного пагону і кількість листків на рослині були майже однаковими у всіх ізоліній, але дещо більші вони були ФПН ліній *e1e2E3* і *e1e2e3*. Протягом дослідів ці показники зростали у всіх ліній незалежно від тривалості

фотоперіоду та генотипу їх за генами *E*. На нашу думку, це відображує онтогенетичні зміни ростових процесів. Протягом дослідів на довгому дні найбільшим приростом сухої маси характеризувалися лінії тільки з *E1*, *E3* та з трьома домінантними генами *E* у генотипі. Однак за короткого фотоперіоду приріст у висоту головного пагону і кількості листків, а також нагромадження сухої маси було значно меншим ніж в умовах довгого фотоперіоду. При цьому, у ФПН ліній зниження цих показників під впливом короткого дня виражено менше, ніж у КД ліній, особливо у лінії *e1E2e3*. Отже, короткий фотоперіод пригнічував ростові процеси, але різною мірою у КД і ФПН ліній. За рівнем цього зниження в умовах короткого фотоперіоду ізоляції за *E*-генами сої можна розташувати наступним чином: $E1E2E3 > E1e2e3 > e1e2E3 > e1e2e3 > e1E2e3$. Різний рівень перебігу ростових і біосинтетичних процесів у ізоляціях, які різняться за станом генів *E* може свідчити про залежність цих процесів від генетичного контролю.

У роботі показані ефекти генів *E* на перебіг асиміляційних процесів у ізогенних за цими генами ліній сої залежно від тривалості фотоперіоду. Під впливом як довгого, так і короткого фотоперіоду відбувалося збільшення відносної швидкості росту (RGR), яка характеризує відносну швидкість акумуляції органічної речовини за одиницю часу, до кінця дослідів у всіх ліній. Однак, за довгого дня найбільш значуще підвищення було у ліній *E1E2E3* і *e1E2e3*, а за короткого дня – *E1E2E3*, *e1E2e3* і, особливо, *e1e2E3*. Величина нетто-асиміляції (NAR) є важливим елементом продукційного процесу і у перший тиждень дослідів вона була у КД ліній на довгому дні вище, ніж на короткому. Але у ФПН ліній NAR була майже однаковою на довгому і на короткому дні. За другий тиждень дослідів NAR значно зростала, особливо на довгому дні. Скорочення фотоперіоду призводило до зниження рівня NAR у порівнянні з рівнем на довгому дні, особливо у КД ліній. На нашу думку, високі значення NAR можуть бути обумовлені збільшенням швидкості фотосинтезу, що вірогідно пов'язане з перерозподілом асимілятів на користь фотосинтетичного апарату.

Встановлено, що за довгого дня спостерігається більш ефективна робота фотосинтетичного апарату у всіх ліній. Це підтверджується більш низькими значеннями LAR в умовах довгого дня, як за перший, так і за другий тиждень дослідів, що може бути результатом більш інтенсивного збільшення кількості

листіків і їх площі у досліджуваних ліній на довгому дні, ніж на короткому.

Виявлено, що у досліджуваних ізоляції сої, залежно від їх фотоперіодичної реакції, вірогідно, наявна різна стратегія формування і функціонування асиміляційного апарату в умовах скороченого фотоперіоду. Можливо, у КД ліній стратегія формування, вірогідно, проявляється в утворенні більш тонкої листкової пластинки, або зниженні щільності тканин мезофілу, або у їх поєднанні, що відображається у збільшенні показника SLA за умов короткого дня. Це, швидше за все, залежить від того, що листки утворюють менше біомаси на одиницю їх площі, що відображається у зменшенні показника LWR за цих фотоперіодичних умов. У ФПН ліній значення показників SLA і LWR на довгому та короткому дні приблизно однакові, що, швидше за все, свідчить про перебудову мезоструктури листка вже за перший тиждень скорочення фотоперіоду. Такі зміни можуть призводити до збільшення кількості клітин мезофілу на одиницю площі листка у цих ліній і сприяти підтримці швидкості фотосинтезу на приблизно такому ж рівні, як і за умов довгого дня.

Відносно вмісту, активності і балансу фітогормонів у листках досліджуваних ліній, показано, що скорочення фотоперіоду призводить до накопичення ГК і зниження вмісту ІОК й АБК у листках ліній, що мають *E1* і / або *E3* гени у генотипі (*E1E2E3*, *E1e2e3*, *e1e2E3*). У двох ФПН лінії, що мають *e1* і *e3* гени у генотипі (*e1E2e3*, *e1e2e3*) відбувалося накопичення ГК і АБК, а вміст ІОК, навпаки, знижувався в листках приблизно однаково, як на довгому, так і на короткому дні. Зниження співвідношення ІОК / АБК призводить, швидше за все, до уповільнення ростових процесів і зняття апікального домінування, а підвищення співвідношення ГК / АБК, може свідчити про включення фотоперіодично залежного механізму ГК-опосередкованої регуляції ініціації цвітіння.

Встановлено, що за умов короткого фотоперіоду, що прискорює перехід до цвітіння ліній, що мають *E1* у генотипі (*E1E2E3*, *E1e2e3*), в АМС цих ліній відбувається практично вирівнювання вмісту ІОК і АБК при значному підвищенні вмісту ГК. За довгого фотоперіоду, що гальмує темпи переходу цих ліній до цвітіння, відбувалося біль значне накопичення ІОК, ніж за короткого фотоперіоду, а АБК і ГК, навпаки накопичувалось менше, ніж на короткому дні. У ліній, що мають *e1* в генотипі (*e1E2e3*, *e1e2E3*, *e1e2e3*) гормональний

баланс в АМС зсувається у бік більшого накопичення ГК і ІОК (приблизно в однаковій мірі), причому незалежно від фотоперіодичних умов. Можливо, такі зміни у гормональному балансі пов'язані з тим, що високий рівень ГК в АМС необхідний для зниження меристематичної активності і перетворення вегетативної меристеми у флоральну. Разом з цим, у всіх ФПН ліній критичним для переходу до цвітіння є накопичення ІОК в АМС, що можливо пов'язано з тим, що саме цей гормон визначає репродуктивну компетентність у цих ліній.

Отримані результати підтверджують наше припущення, що тривалість фотоперіоду впливає на баланс гормонів в листках і апексах ізогенних за генами *E* ліній сої, приводячи до зміни співвідношення ІОК, ГК і АБК, що, у підсумку, пов'язано з характером динаміки ростових процесів і швидкістю переходу до цвітіння.

Наукова новизна результатів полягає в тому, що вперше показана залежність інтенсивності ростових процесів, формування біомаси і динаміки асиміляційних показників від стану генів *E* (*E1/e1*, *E2/e2*, *E3/e3*) у генотипі ізогенних ліній сої сорту Clark за різного фотоперіоду. Вперше виявлено відмінності характеру впливу довгого (16-годн) і короткого (9 годин) фотоперіоду на вміст, активність і співвідношення фітогормонів (ІОК, ГК і АБК) у листках і апікальних меристемах стебла (АМС) ізоліній сої, що дозволило з'ясувати зміни балансу між накопиченням, відтоком та /або гідролізом їх під впливом різної тривалості фотоперіоду. Показано, що ефекти як довгого, так і короткого фотоперіодів залежали від стану *E* генів (*E1/e1*, *E2/e2*, *E3/e3*) у генотипі, що свідчить про взаємозв'язок генетичного та фітогормонального контролю розвитку сої. Встановлена модифікуюча дія короткого фотоперіоду на прояв ефектів *E* генів відносно вмісту ІОК, ГК і АБК, а також їх балансу в листках та АМС досліджуваних ізоліній. Сформульоване нове положення щодо можливої реалізації ефектів *E* генів на ріст та розвиток сої через взаємодію з гормональною системою, зокрема, через вплив на фітогормональний статус рослин. Результати дослідження можуть стати підґрунтям для розробки нових методів та агроприйомів регуляції темпів розвитку рослин сої.

Ключові слова: сої культурної (*Glycine max* (L.) Merr), короткий і довгий фотоперіод, *E* гени, ріст, темпи розвитку, фітогормональний баланс, АБК, ІОК, ГК.

ABSTRACT

Yuliya Yu. Yukhno. Growth, development and phytohormonal status of soybean isogenic by *E*-genes lines under different photoperiod. Qualification scientific work is as a manuscript.

Thesis for a Candidate Degree in Biology: Speciality 03.00.12 – Plant Physiology. – V. N. Karazin Kharkiv National University, Ministry of Education and Science of Ukraine, Kharkiv, 2021.

The dissertation work is devoted to find out the patterns of growth and assimilation processes, the phytohormonal status of soybean isogenic by *E*-genes lines (*Glycine max* (L.) Merr) cv. Clark under different photoperiod influence. The effects of individual *E*-genes (*E1/e1*, *E2/e2*, *E3/e3*) on the development rate, the intensity of growth and assimilation processes, the content, activity and ratio of phytohormones (IAA, GA and ABA) in the leaves and the stems apical meristems (SAM) of soybean isolines have been studied under different photoperiodic conditions.

Soybean (*Glycine max* (L.) Merr) is one of the most economically valuable crops whose grain contains a complex of nutrients and biologically active substances that determines its varied use. Among the environmental factors that determine the adaptation of plants to specific cropping locations, their productivity and yield quality, the most important is the duration of the photoperiod. This factor is most critical to the intensity of growth processes, the stages of development, as well as the productivity of short-day plants, which include soybeans. On the other hand, the implementation of a genetically embedded program of plant growth and development is under the control of the hormonal system, which integrates external and internal signals and determines the most optimal timing of the transition to flowering and crop formation. Therefore, to create new soybean varieties adaptive to the day-length is very important to know about the patterns of growth and assimilation processes, their possible genetic and hormonal control under different duration of the photoperiod, because they ultimately determine plant productivity. Genetic control of photoperiodic sensitivity of plants is an important factor in the regulation of their development, which in soybeans is carried out by the system of *E*-genes (early maturity genes). The allelic variation of these genes determines the rate of soybean development in different photoperiodic conditions and determines its photoperiodic

sensitivity. The use of isolines with different allelic state of these genes as models allows to identify the possible effects of photoperiodic sensitivity genes on growth and assimilation processes, phytohormonal balance in conditions of different photoperiod duration.

The aim of the study was to find out the effect of the photoperiod duration on the growth, development, morphogenesis, activity, content and balance of phytohormones in the leaves and stems apical meristems in isogenic by *E*-genes soybean lines. The following tasks were to establish the effect of different photoperiod duration on the rate of transition to flowering of isogenic lines, the dynamics of morphophysiological processes in isolines, the content, activity and balance of phytohormones in leaves and stems apical meristems of isolines; to find out the connection between phytohormonal balance and the allelic state of *E* genes of isogenic soybean lines at different photoperiods.

All experiments used isogenic by *E* genes lines of soybean (*Glycine max* (L.) Merr), created in the genotype of cv. Clark – short-day (genotypes *E1E2E3*, *E1e2e3*) and day-neutral (genotypes *e1E2e3*, *e1e2E3*, *e1e2E3*).

The research was conducted in the field for 7 years. When studying the effect of photoperiod duration on growth, the development, content and activity of various phytohormones, soybean isolines were grown under the conditions of a natural long day (from 15 to 16 hours during the growing season of plants) from emergence (Ve) to the phase of the 3rd true leaf (V3). Starting from this phase, part of the plants of each isolate was left to grow on a long day, and the second part was exposed to a short (9 hours) day for 14 days.

The rates of plant development depending on the photoperiod duration have been studied. Measurements of the height of the main shoot, the formation of dry weight of plants, the number and area of leaves, as well as sampling to determine the content and activity of phytohormones (the leaves and the stems apical meristems) were carried out in dynamics - on the day of the beginning of action of the short photoperiod, on the 7th and 14th day after the start of its action. Based on morphometric indicators, assimilation indices were calculated - relative growth rate (RGR), net assimilation rate (NAR), leaf area ratio (LAR), specific leaf area (SLA)

and leaf weight ratio (LWR) according to (Hunt et al., 2002).

In the fixed dry material of the leaves and the stems apical meristems (SAM) determined the content of indole-3-acetic acid (IAA) and abscisic acid (ABA) according to (Savinsky et al., 1991). Determination of hormone activity was carried out by methods of biotesting after their re-extraction from chromatographic plates. The content and activity of GA were determined in the primary extract by the method of biotesting.

Phenological observations have shown the dependence of the development rate on the allelic state of the *E* genes (*E1* / *e1*, *E2* / *e2*, *E3* / *e3*) in the genotype of soybean isolines at different photoperiodic conditions. Thus, in a long photoperiod, the difference in the duration of the vegetative phase (*Ve* - *R2*) between isogenic lines was manifested.

Under these conditions, lines with dominant alleles of *E*-genes in the genotype (one or all three) have been flowering later than lines with recessive alleles of these genes. The latest flowering occurred in the lines *E1e2e3* and *E1E2E3*, which have *E1* gene in the genotype. That is, the effects of *E* genes on the rate of soybean development were phenotypically manifested in a long day. In a short photoperiod, all lines have been transitioning to flowering almost simultaneously. The short photoperiod caused a significant acceleration of transition to flowering only in lines that carry only *E1* gene and all dominant *E* genes in the genotype. Under these conditions, in lines with the dominant gene *E2* or *E3* and with all recessive genes, flowering occurred at almost the same time as under the long day conditions. The least sensitive to the change of photoperiod was the line with all recessive alleles of *E*-genes – *e1e2e3*.

Morphophysiological studies of the intensity of growth processes, the formation of biomass and the dynamics of assimilation indices have shown the dependence of the intensity of these processes on the photoperiod duration and the allelic state of *E* genes in the genotype of isolines. Before the reduction of the photoperiod in stage V3, the main stem height and the number of leaves on the plant were almost the same in all isolines, but they were slightly larger in ND lines *e1e2E3*

and *e1e2e3*. During the experiment, these indicators increased in all lines, regardless of the photoperiod duration and their genotype by *E* genes. In our opinion, this reflects the ontogenetic changes in growth processes. During experiment in long-day, the lines with only *E1*, *E3* genes and three dominant *E* genes in the genotype were characterized by the highest increase in dry mass.

However, in the short photoperiod, the increase in the main stem height and the number of leaves, as well as the accumulation of dry mass was much smaller than in the long photoperiod. At the same time, in ND lines, especially in the line *e1E2e3*, the decrease of these parameters under the short-day influence is less pronounced than in SD lines. Consequently, the short photoperiod inhibited growth processes, but to varying degrees in SD and ND lines. According to the level of this decrease in the conditions of a short photoperiod soybean isolines by *E*-genes can be arranged as follows: *E1E2E3* > *E1e2e3* > *e1e2E3* > *e1e2e3* > *e1E2e3*. Different levels of growth and biosynthetic processes in isolines, which differ in the state of *E* genes may indicate the dependence of these processes on genetic control.

The effects of *E* genes on the course of assimilation processes in soybean isolines by these genes depending on the duration of the photoperiod have been established. Relative growth rate (RGR), which characterizes the relative rate of accumulation of organic matter per unit time, has been increasing during the experiment in all lines under the influence of both long and short photoperiod. However, in the long day the most significant increase was in the lines *E1E2E3* and *e1E2e3*, and in the short day – *E1E2E3*, *e1E2e3* and, especially, *e1e2E3*. Net assimilation (NAR) is an important element of the production process and in the first week of the experiment in SD lines it has been higher in the long day than the short day. But in ND lines NAR has been almost the same in the long and short days. During the second week of the experiment, NAR increased significantly, especially in the long days. The shortening of the photoperiod has led to a decrease in the level of NAR compared to the level in the long day, especially in SD lines. In our opinion, a high NAR may be achieved to a high rate of photosynthesis, which is probably associated with the redistribution of assimilates in favor of the photosynthetic apparatus.

It was established that in the long day there was a more efficient work of the photosynthetic apparatus in all lines. This is confirmed by lower LAR in the long day, both in the first and in the second week of the experiment, which may be the

result of a more significant increase in the number of leaves and their area in the studied lines in the long day than the short day.

It was found that the studied soybean isolines, depending on their photoperiodic reaction, probably have a different strategy of formation and functioning of the assimilation apparatus under short photoperiod. It is possible that in SD lines this strategy is probably manifested in the formation of a thinner lamina, or lower mesophyll density, or in their combination, which is reflected in an increase in SLA in the short day. This is likely depending on the fact that the leaves create less biomass per unit area, which is reflected in a decrease in LWR under these photoperiodic conditions. In ND lines, the values of SLA and LWR in the long and the short days are approximately the same, which most likely indicates a restructuring of the mesostructure of the leaf in the first week of the photoperiod reduction. Such changes could lead to an increase in the number of mesophilic cells per unit leaf area in these lines and contribute to maintain the photosynthetic rate at about the same level as under long-day conditions.

Regarding the content, activity and balance of phytohormones in the leaves of the studied isolines, it has been shown that the reduction of the photoperiod has led to the accumulation of GA and the decrease in the content of IAA and ABA in the leaves of lines having *E1* and / or *E3* genes in the genotype (*E1E2E3*, *E1e2e3*, *e1e2E3*). In two ND lines with *e1* and *e3* genes in the genotype (*e1E2e3*, *e1e2e3*) there has been an accumulation of GA and ABA, and the content of IAA, on the contrary, decreased in the leaves approximately equally, both in the long and the short day. A decrease of the IAA / ABA ratio most likely can leads to a slowdown in growth processes and removal of apical dominance, and an increase of the GA / ABA ratio may indicate the inclusion of a photoperiodic dependent mechanism of GA-mediated regulation of flowering initiation.

It has been established that under the short photoperiod condition, which accelerates the transition to flowering of soybean isolines that have *E1* in the genotype (*E1E2E3*, *E1e2e3*), in the SAM of these lines there was practically an alignment of the content of IAA and ABA with a significant increase in the GA content. Under the long photoperiod, which slows down the rate of transition to flowering of these lines, there have been a significant accumulation of IAA than in the short photoperiod, and ABA and GA, on the contrary, have accumulated less than in the short day. In lines with *e1* in the genotype (*e1E2e3*, *e1e2E3*, *e1e2e3*), the

hormonal balance in the SAM has shifted toward greater accumulation of GA and IAA (approximately to the same extent), regardless of photoperiodic conditions. It is possible that such changes in hormonal balance are due to the fact that a high level of GA in the SAM reducing meristematic activity and triggering conversion of SAM to inflorescence meristem. However, in all ND lines critical for the transition to flowering was the accumulation of IAA in the SAM, which may be due to the fact that this hormone determines the reproductive competence of these soybean isolines.

The obtained results confirm our assumption that the duration of the photoperiod affects the balance of hormones in the leaves and SAM of soybean isogenic by *E* genes lines, leading to changes in the ratio of IAA, GA and ABA, which is ultimately due to the dynamics of growth processes and the rate of transition to flowering.

The scientific novelty of the results is that the dependence of growth rates, intensity of growth processes, biomass formation and dynamics of assimilation indices of the allelic state of *E* genes (*E1/e1*, *E2/e2*, *E3/e3*) in the genotype of soybean isolines (*Glycine max* (L.) Merr) cv. Clark under different photoperiod have been firstly shown. The differences in the effect of long (16-hour) and short (9 hours) photoperiod on the content, activity and ratio of phytohormones (IAA, GA and ABA) in the leaves and the SAM of soybean isolines have been detected. This helped to clarify the changes in the balance between phytohormone accumulation, outflow and / or hydrolysis under the influence of different photoperiod durations. It was shown that the effects of both long and short photoperiods depended on the state of *E* genes (*E1/e1*, *E2/e2*, *E3/e3*) in the genotype, which indicates the relationship between genetic and phytohormonal control of soybean development. The modifying effect of the short photoperiod on the *E* genes effects on the content of IAA, GA and ABA, as well as their balance in the leaves and SAM of soybean isolines has been established. A new thesis has been formulated about the possible realization of the *E* genes effects on the soybean growth and development through interaction with the hormonal system through influence on the phytohormonal status of plants. The results of the study can be the basis for the development of new methods and agricultural techniques for regulating the rate of soybean development.

Key words: soybean (*Glycine max* (L.) Merr), long and short photoperiod, *E* genes, growth, the development rate, phytohormonal status, IAA, ABA, GA.

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Публікації у фахових виданнях України:

1. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Темпи розвитку та ростові процеси у ізогенних за генами *EE* ліній сої (*Glycine max* (L.) Merr.) за умов різного фотоперіоду. *Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія «Біологія»*. 2010. Вип. 11, № 905. С. 217–223. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).
2. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Динамика активности и содержания ИУК в листьях и апикальных меристемах стебля изогенных по генам *E* линий сои в процессе фотопериодической индукции. *Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія «Біологія»*. 2014. Вип. 23, № 1129. С. 36–43. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).
3. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Динамика абсцизовой кислоты в листьях и апикальных меристемах стебля изогенных по генам *E* линий сои в условиях разной продолжительности фотопериода. *Физиология растений и генетика*. 2016. Т. 48, № 2. С. 167–177. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).
4. Жмурко В. В., Авксентьева О. О., Юхно Ю. Ю., Попова Ю. В., Самойлов А. М., Тимошенко В. Ф., Васильченко М. С., Шулік В. В., Зубрич О. І. Ефекти генів фотоперіодичної чутливості і потреби в яровизації на фізіолого-біохімічні процеси у рослин пшениці м'якої та сої культурної. *Фізіологія рослин: досягнення та нові напрями розвитку : зб. наук. праць*. Київ, 2017. С. 187–196. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи та статистичній обробці результатів досліджень).
- 5.

**Наукові праці, в яких опубліковані основні наукові результати
дисертації у зарубіжних спеціалізованих виданнях:**

6. Жмурко В. В., Авксентьева О. А., Зубрич А. И., Юхно Ю. Ю., Самойлов А. М. Эффекты генов фотопериодической чувствительности (*PPD* и *EE*) и потребности в яровизации (*VRN*) на физиолого-биохимические процессы у растений. *Buletinul Academiei de Științe a Moldovei. Științele vieții*. 2011. No. 3 (315). P. 72–79. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).
7. Yukhno Yu. Yu., Zhmurko V. V. Effects of photoperiod and maturity genes on plant hormone balance in the leaves and shoot apical meristems in soybean isogenic lines. *The Actual Problems of the World Today : col. monograph. London*, 2019. Vol. 1. P. 61–76. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).
- 8.
9. Наукова праця, яка додатково відображає наукові результати дисертації:
10. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Активність ауксинів та абсцизинів у листках ізогенних за генами *EE* ліній сої (*Glycine max* (L.) Merr.) за різних фотоперіодичних умов. *Фізіологія рослин: досягнення та нові напрямки розвитку*. 2009. С. 649–654. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).
- 11.

Наукові праці апробаційного характеру за темою дисертації:

12. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В., Пасєка А. В. Вплив фотоперіоду на темпи розвитку і ростові процеси ізогенних ліній сої (*Glycine max*) // Наукові основи збереження біотичної різноманітності : матеріали VIII Наукової конференції молодих учених, 5–6 листопада 2007 р., Львів, 2007. С. 154–155. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).

13. Юхно Ю. Ю., Пасєка А. В. Влияние фотопериода на активность фитогормонов в листьях изогенных по генам *EE* линий сои (*Glycine Max* L.) // Біологія: від молекули до біосфери : матеріали II Міжнародної конференції молодих учених, 19–21 листопада 2007 р., Харків, 2007. С. 236–237. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).
14. Zhmurko V. V., Avksentyeva O. A., Zubrich A. I., Yuhno Y. Y., Samoylov A. M. Effects of genes *VRN* and *PPD* of wheat (*Triticum aestivum* L.) and *EE* soybean (*Glycine max* /L./ Merr) on carbohydrates, phytohormones and N₂-fixation. *Physiologia Plantarum*. 2008. Vol. 133, No 3. P.169. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи та статистичній обробці результатів досліджень).
15. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Активность гиббереллинов и ауксинов в листьях изогенных по генам *EE* линий сои (*Glycine max* L.) в условиях разного фотопериода // Регуляція росту і розвитку рослин: фізіолого-біохімічні і генетичні аспекти : матеріали Міжнародної наукової конференції, 13–15 жовтня 2008 р., Харків, 2008. С. 62–63. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).
16. Юхно Ю. Ю., Полурезова М. А. Влияние фотопериода на рост изогенных по генам *EE* линий сои (*Glycine max* L.) // Біологія: від молекули до біосфери : матеріали III Міжнародної конференції молодих учених, 18–21 листопада 2008 р., Харків, 2008. С. 265–266. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).
17. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Гормональный баланс изогенных по генам *EE* линий сои (*Glycine max* (L.) Merr.) в условиях разной продолжительности фотопериода // Фундаментальні та прикладні дослідження в біології : матеріали I Міжнародної наукової конференції студентів, аспірантів та молодих учених, 23–26 лютого 2009 р., Донецьк, 2009. С. 335–337. (Здобувач брала

участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).

18. Юхно Ю. Ю., Жорняк Ю. В. Влияние фотопериода на фотосинтетическую деятельность и продуктивность изогенных по генам *EE* линий сои // Наукові прикладні та освітні аспекти фізіології, генетики, біотехнології рослин і мікроорганізмів : матеріали XI Конференції молодих вчених, 22–24 червня 2010 р., Київ, 2010. С. 206–210. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).*
19. Жмурко В. В., Авксентьева О. О., Зубрич О. І., Щоголев А. С., Юхно Ю. Ю. Особливості фізіолого-генетичних механізмів трофічної, фотохромної та фітогормональної регуляції темпів розвитку рослин. *Укр. біохім. журн.* 2010. Т. 82, № 4 (додаток 1). С. 130–131. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).*
20. Юхно Ю. Ю., Малышко А. С. Формирование и продуктивность ассимиляционного аппарата изогенных по *E*-генам линий сои в процессе фотопериодической индукции // Биология растений и біотехнологія : материалы Первой конференции молодых ученых с международным участием, 5–7 октября 2011 г., Белая церковь, 2011. С. 50. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).*
21. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Изменение активности фитогормонов в листьях изогенных по *E*-генам линий сои (*Glycine max* (L.) Merr.) в процессе фотопериодической индукции // Физиология растений – фундаментальная основа экологии и инновационных биотехнологий : материалы докладов VII Съезда Общества физиологов растений России, 4–10 июля 2011 г., Нижний Новгород, 2011. С. 786–787. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).*

22. Юхно Ю. Ю., Линецкая И. В. Эффекты *E*-генов на активность фитогормонов в листьях сои в процессе фотопериодической индукции // Біологія: від молекули до біосфери : матеріали VII Міжнародної конференції молодих вчених, 20–23 листопада 2012 р., Харків, 2012. С. 215–216. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі результатів досліджень).*
23. Юхно Ю. Ю., Авксентьева О. А. Самостоятельная работа студентов в рамках курса «Физиология и биохимия растений» в Харьковском национальном университете имени В. Н. Каразина // Фізіологія рослин у системі сучасних біологічних знань та наук : матеріали науково-методичного семінару, 20 березня 2013 р., Харків, 2013. С. 65–68. *(Здобувач брала участь в аналізі та обговоренні результатів досліджень).*
24. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В., Линецкая И. В. Содержание и активность ИУК в листьях и апикальных меристемах у изогенных по генам *E* линий сои в разных фотопериодических условиях // Регуляція росту та розвитку рослин: фізіолого-біохімічні і генетичні аспекти : матеріали III Міжнародної наукової конференції, 11–12 листопада 2014 р., Харків, 2014. С. 44–45. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).*
25. Юхно Ю. Ю. Ассимиляционные индексы изогенных по генам *E* линий сои в разных фотопериодических условиях // Сучасна біологія рослин: теоретичні та прикладні аспекти : V Міжнародна наукова конференція, 12–13 лютого 2020 р. : тези доп. Харків, 2020. С. 22–24. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).*

ЗМІСТ

ВСТУП.....	21
РОЗДІЛ 1. ФІЗІОЛОГО-ГЕНЕТИЧНА РЕГУЛЯЦІЯ РОСТУ Й РОЗВИТКУ РОСЛИН ЗА РІЗНИХ ФОТОПЕРІОДИЧНИХ УМОВ (ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ).....	27
1.1. Біологічна природа фотоперіодизму.....	29
1.2. Теорія флоригена і її сучасний стан.....	40
1.3. Фітогормони – роль у регуляції росту і розвитку рослин	54
1.4. Ізогенні за генами <i>E</i> лінії сої як модель для вивчення процесів росту розвитку рослин	64
Висновки до розділу 1.....	68
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛ, УМОВИ І МЕТОДИ ПРОВЕДЕННЯ ДОСЛІДЖЕНЬ	70
2.1. Рослинний матеріал	70
2.2. Умови вирощування рослин	72
2.3. Методи спостереження і обліку	72
2.4. Методи визначення вмісту і активності фітогормонів.	73
РОЗДІЛ 3. РІСТ І РОЗВИТОК ІЗОГЕННИХ ЗА ГЕНАМИ <i>E</i> ЛІНІЙ СОЇ ЗА РІЗНИХ ФОТОПЕРІОДИЧНИХ УМОВ.....	76
3.1. Темпи розвитку рослин	76
3.2. Ростові процеси.....	79
3.3. Асиміляційні показники.....	88
Висновки до розділу 3.....	98
РОЗДІЛ 4. ВМІСТ І АКТИВНІСТЬ ФІТОГОРМОНІВ У ЛИСТКАХ ІЗОГЕННИХ ЗА ГЕНАМИ <i>E</i> ЛІНІЙ СОЇ	99
4.1. Вміст і активність ауксинів.....	99
4.2. Вміст і активність гіберелінів.....	103

4.3. Вміст і активність абсцизової кислоти	107
Висновки до розділу 4.....	112
РОЗДІЛ 5. ВМІСТ І АКТИВНІСТЬ ФІТОГОРМОНІВ У АПІКАЛЬНИХ МЕРИСТЕМАХ СТЕБЛА ІЗОГЕННИХ ЛІНІЙ СОЇ	113
5.1. Вміст і активність ІОК у АМС ізогенних ліній сої	113
5.2. Вміст і активність ГК у АМС ізогенних ліній сої	117
5.3. Вміст і активність абсцизової кислоти	121
Висновки до розділу 5.....	125
РОЗДІЛ 6. ФІТОГОРМОНАЛЬНИЙ БАЛАНС В ЛИСТКАХ ТА АПІКАЛЬНИХ МЕРИСТЕМАХ СТЕБЛА ІЗОГЕННИХ ЛІНІЙ СОЇ	127
6.1. Розподіл фітогормонів між листками та АМС	127
6.2. Баланс фітогормонів у листках за різних фотоперіодичних умов.....	135
6.3. Баланс фітогормонів у АМС рослин за різних фотоперіодичних умов.....	141
Висновки до розділу 6.....	145
УЗАГАЛЬНЕННЯ.....	147
ВИСНОВКИ	149
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	151
ДОДАТОК	181

ВСТУП

Обґрунтування вибору теми дослідження. Соя культурна – важлива продовольча та технічна культура, вивчення генетичного контролю росту, розвитку та перебігу фізіолого-біохімічних процесів якої є необхідною основою селекції для отримання високопродуктивних сортів, які адаптовані до різних кліматичних регіонів [23]. Для цієї культури характерна висока екологічна пластичність, яка в значній мірі обумовлена її чутливістю до тривалості фотоперіоду [6]. Соя за походженням короткоденна рослина, однак деякі сорти мають нейтральну реакцію на тривалість дня [4]. Вважається, що такі відмінності у фотоперіодичній чутливості різних сортів сої обумовлені станом (домінантний/рецесивний) окремих генів *E* [85, 246, 254]. На даний час виявлені основні фенотипічні прояви ефектів цих генів на тривалість фаз онтогенезу сої, а також деякі молекулярно-генетичні механізми експресії цих генів за різної тривалості фотоперіоду [59; 82, 85; 186; 216]. Однак переважна більшість досліджень була спрямована на вивчення процесів, які відбуваються впродовж цвітіння і пов'язані з формуванням врожаю [123, 283, 285]. При цьому фізіологічні аспекти ефектів *E*-генів на ростові процеси та формування структурної біомаси рослин сої впродовж вегетативної фази за різного фотоперіоду майже не досліджені.

На даний час також залишається нез'ясоване питання щодо зв'язку вмісту і активності фітогормонів з процесами росту і розвитку сої залежно від стану генів *E*. Достатньо широко у літературі описана роль фітогормонів у процесах росту рослин, а також вплив окремих груп фітогормонів, в основному гіберелінів, на перехід до цвітіння [61, 181]. Однак більшість досліджень стосується довгоденних рослин, зокрема модельного об'єкту дослідження генетичної регуляції переходу до цвітіння арабідопсису (*Arabidopsis thaliana*) [90, 195]. У окремих роботах показана участь деяких груп фітогормонів, здебільше ІОК та АБК, в процесах регуляції розвитку

короткоденної сої, зокрема їх вплив на експресію окремих генів, у тому числі тих, що детермінують флоральний морфогенез рослин [211, 248, 269, 270]. Однак ці данні не розкривають можливого зв'язку між рівнем та балансом фітогормонів та станом генів *E*, через те, що вони отримані у дослідях з сортами сої, у яких ці гени не ідентифіковані. Також досі не вивчене питання щодо взаємозв'язку між генами *E* і гормональною системою в регуляції розвитку сої за умов різної тривалості фотоперіоду та характер ростових процесів при цьому. Однак дослідження у цьому напрямі важливі для поглиблення існуючих уявлень про біологічну природу фотоперіодизму і, зокрема закономірності генетичного контролю та фітогормональної регуляції фотоперіодичної реакції рослин.

Зважаючи на це, для вивчення взаємозв'язку між системою генів *E* і гормональною системою в регуляції темпів розвитку та характеру ростових процесів сої за умов різної тривалості фотоперіоду адекватною моделлю можуть бути ізогенні за генами *E* лінії сої, які різняться тільки за станом (домінантний/рецесивний) окремих генів *E*.

Викладене дало підставу для припущення, що ефекти генів *E* на темпи розвитку сої за різного фотоперіоду можуть здійснюватися опосередковано, через їх участь у регуляції фітогормонального статусу.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.

Дисертація виконувалась у рамках держбюджетних тем НДР кафедри фізіології і біохімії рослин та мікроорганізмів: «Дослідження фізіолого-біохімічних механізмів адаптації рослин та мікроорганізмів до чинників довкілля», № Держреєстрації 0106U008157; «Дослідження генетичної детермінації фітогормональних і фітохромних механізмів регуляції розвитку рослин, їх взаємодії з мікроорганізмами за впливу окремих чинників довкілля», № Держреєстрації 0109U001340; та «Дослідження фізіолого-біохімічних та молекулярно-біологічних механізмів генетичного контролю розвитку та продукційного процесу сільськогосподарських культур» № Держреєстрації 0112U000101.

Мета і завдання дослідження

Мета – з'ясувати вплив тривалості фотоперіоду на ріст, розвиток, процеси морфогенезу, активність, вміст та баланс фітогормонів в листках і апікальних меристемах стебла у ізогенних за генами *E* ліній сої.

Задачі дослідження: встановити вплив різної тривалості фотоперіоду на:

- 1) швидкість переходу ізогенних ліній до цвітіння;
- 2) динаміку морфофізіологічних процесів у ізоліній;
- 3) вміст, активність та баланс фітогормонів у листках ізоліній;
- 4) вміст, активність і баланс фітогормонів в апікальних меристемах стебла;
- 5) з'ясувати зв'язок між фітогормональним балансом та станом *E* генів у ізогенних ліній сої за різного фотоперіоду.

Об'єкт дослідження: розвиток, динаміка ростових процесів, вмісту і активності індолілоцтової кислоти (ІОК), абсцизової кислоти (АБК) та гіберелінів (ГК) в листках і апікальних меристемах стебла (АМС) ізогенних за генами *E* ліній сої за різних фотоперіодичних умов.

Предмет дослідження: ефекти генів *E* на фітогормональну регуляцію росту і розвитку сої за різного фотоперіоду.

Методи досліджень: польові досліді – для визначення впливу тривалості фотоперіоду ріст і темпи розвитку ізоліній, морфофізіологічні аналізи – для визначення динаміки ростових та асиміляційних процесів; фізіолого-біохімічні аналізи – для визначення вмісту та активності фітогормонів у органах рослин; методи математичної статистики.

Наукова новизна отриманих результатів. Уперше показана залежність інтенсивності ростових процесів, формування біомаси і динаміки асиміляційних показників від стану генів *E* (*E1/e1*, *E2/e2*, *E3/e3*) у генотипі ізогенних ліній сої сорту Clark за різного фотоперіоду. Вперше виявлено відмінності характеру впливу довгого (16 годин) і короткого (9 годин) фотоперіоду на вміст, активність і співвідношення ІОК, ГК і АБК у листках

і АМС ізогенних за генами *E* ліній сої протягом вегетативної фази, що дозволило з'ясувати зміни балансу між накопиченням, відтоком та /або гідролізом їх під впливом різної тривалості фотоперіоду. Ефекти як довгого, так і короткого фотоперіодів залежали від алельного стану генів *E* (*E1/e1*, *E2/e2*, *E3/e3*) у генотипі, що свідчить про взаємозв'язок генетичного та фітогормонального контролю розвитку сої. Встановлена модифікуюча дія короткого фотоперіоду на прояв ефектів генів *E* відносно вмісту ІОК, ГК і АБК, а також їх балансу в листках та АМС досліджуваних ізогенних ліній.

Сформульоване нове положення відносно того, що гени *E* можуть реалізовувати свої ефекти на ріст та розвиток сої через взаємодію з гормональною системою, зокрема, впливаючи на фітогормональний статус рослин.

Практичне значення отриманих результатів. Отриманні дані, що стосуються залежності темпів розвитку рослин сої від стану генів *E* (домінантний та/або рецесивний) можуть бути використані в селекції її сортів, адаптованих до різних кліматичних регіонів. Результати дослідження взаємозв'язку фотоперіодичної і фітогормональної регуляції ростових процесів і тривалості періоду до цвітіння сої можуть стати підґрунтям для розробки нових методів та агроприйомів регуляції темпів розвитку рослин сої. Отримані експериментальні дані та узагальнення мають важливе значення для розуміння механізмів регуляції росту і розвитку рослин сої.

Результати досліджень використовуються при викладанні нормативного курсу «Фізіологія та біохімія рослин», а також спеціальних курсів «Системність регуляції онтогенезу рослин» та «Сучасна фітогормонологія» на кафедрі фізіології і біохімії рослин та мікроорганізмів Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна, також вони слугували основою курсових, кваліфікаційних робіт бакалаврів та магістрів.

Публікації. Матеріали дисертації опубліковано в 21 наукових працях, серед яких 4 статті у фахових виданнях України, 1 стаття у зарубіжному журналі, 1 стаття у зарубіжній монографії,; 1 стаття, яка

додатково відображає наукові результати дисертації і 14 публікацій в матеріалах конференцій.

Особистий внесок здобувача. Дисертант самостійно опрацював літературу за темою дисертації, обґрунтував мету і задачі досліджень, оволодів необхідними методами, спланував і провів експериментальні дослідження, статистично обробив результати дослідів. За участю наукового керівника проаналізував отримані дані та підготував наукові публікації.

Наукові роботи опубліковані у співавторстві з Авсентьєвою О. О., Жмурко В. В., Тимошенко В. Ф., Поповою Ю. В., Самойловим А. М., Васильченко М. С., Зубричем О. І., Шулік В. В.

Апробація результатів дисертації. Апробація матеріалів дисертації була проведена на дванадцяти наукових конференціях:

– XVI Congress of the Federation of European Societies of Plant Biology (Tampere, Finland, 17–22 August 2008);

– I Міжнародній науковій конференції студентів, аспірантів та молодих учених «Фундаментальні та прикладні дослідження в біології» (Донецьк, 23–26 лютого 2009 р.);

– XI конференції молодих вчених «Наукові, прикладні та освітні аспекти фізіології, генетики, біотехнології рослин і мікроорганізмів» (Київ, 22–24 червня 2010 р.);

– X Українському біохімічному з'їзді (Одеса, 13–17 вересня 2010 р.);

– I конференції молодих вчених «Биология растений и биотехнология» (Біла Церква, 5–7 жовтня 2011 р.);

– VII Съезде Общества физиологов растений России «Физиология растений – фундаментальная основа экологии и инновационных биотехнологий» (Нижний Новгород, Россия, 4–10 июля 2011 р.),

– II, III і VII Міжнародних конференціях молодих учених «Біологія: від молекули до біосфери» (Харків, 19–21 листопада 2007 р., 18–21 листопада 2008 р., 20–23 листопада 2012 р.),

– I і III Міжнародних наукових конференціях «Регуляція росту та

розвитку рослин: фізіолого–біохімічні і генетичні аспекти» (Харків, 13–15 жовтня 2008 р., 11–12 листопада 2014 р.),

– V міжнародній науковій конференції «Сучасна біологія рослин : теоретичні та прикладні аспекти» (Харків, 12–13 лютого 2020 р.).

Об’єм і структура дисертації. Дисертаційна робота викладена на 185 сторінках друкованого тексту, складається зі вступу, 6 розділів, узагальнення, висновків, списку використаних джерел, додатку. Робота ілюстрована 24 таблицями і 5 рисунками. Список використаних джерел містить 289 найменувань, з них 46 кирилицею та 243 латиницею.

РОЗДІЛ 1

ФІЗІОЛОГО-ГЕНЕТИЧНА РЕГУЛЯЦІЯ РОСТУ Й РОЗВИТКУ РОСЛИН ЗА РІЗНИХ ФОТОПЕРІОДИЧНИХ УМОВ

(ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ)

Дослідження механізмів регуляції росту і розвитку рослин завжди було і є однією з найбільш актуальних проблем фізіології рослин, що обумовлене багатьма причинами, але найбільш вагомими є дві.

Перша з них пов'язана з практичною вагомістю таких досліджень, адже в процесі росту і розвитку рослини реалізується її потенціал продуктивності, що є дуже важливим показником для сільськогосподарських культур і визначає значення кожної конкретної культури для забезпечення населення (людства) харчовими продуктами та сировиною для промисловості [6, 10].

Друга причина більш глобальна і полягає у великій науковій значущості таких досліджень, адже вони можуть поглибити розуміння фізіолого-біохімічної природи процесів, що обумовлюють ріст і розвиток рослин [25, 29, 60].

Відомо, що основними регуляторними системами, що в значній мірі впливають на ріст, розвиток і продуктивність рослин є метаболічна (трофічна), генетична, епігенетична і гормональна [15, 60]. За допомогою рецепторів рослина отримує сигнали із зовнішнього середовища і реагує на них зміною активності генів [110, 148]. Активацією і репресією генів, що дуже часто модулюється за рахунок епігенетичної системи, здійснюється повний контроль всіх внутрішніх процесів в рослині [15, 227]. Гормональні сигнали є основною сполучною ланкою координації різних сигналів і відповідних реакцій різних частин рослини на кожному з етапів розвитку: формування вегетативної меристеми, закладка і розвиток латеральних органів – листків і пазушних меристем, а потім перехід вегетативної

меристеми у флоральну [13, 94, 268]. Кожен з цих етапів знаходиться під контролем багатьох генів, що формують складну ієрархію, яка вивчена на даний час лише частково. Виявлення нових компонентів складної взаємопов'язаної регуляторної сітки, що контролює процеси розвитку, зокрема перехід до цвітіння, встановлення їх функції та зв'язку з іншими факторами (екзогенними та ендогенними) є основним завданням вивчення росту і розвитку рослин, в рішенні якої велику роль відіграє використання певних генетичних моделей [14, 144].

Відомо, що основними екзогенними факторами, що найбільш впливають на ріст, розвиток і продуктивність рослин, зокрема сої культурної, є температура і фотоперіод [222]. Соя за походженням є фотоперіодично високочутливою, короткоденною культурою і для переходу до репродуктивної стадії вимагає певного співвідношення у добовому циклі світла і темряви (фотоперіоду) [3, 4]. Відхилення тривалості світлового дня від оптимуму дуже впливають на вегетаційний період, висоту рослин і їх продуктивність, значно обмежуючи широтний ареал вирощування окремих сортів сої. Тому фотоперіодична чутливість сої є одним з її головних адаптивних ознак [23, 30]. В процесі еволюції і доместикації цієї культури у неї сформувалась генетична система, що обумовлює її реакцію на тривалість фотоперіоду (фотоперіодичну чутливість) – система генів *E*.

Функціонування цієї генетичної системи досліджується як класичними генетичними методами (фенотиповий прояв цих генів) [47, 59, 82, 85, 185, 216], так і сучасними молекулярно-біологічними методами (використання мутантів, вивчення механізмів їх експресії) [197, 218, 260, 261, 273, 278, 286].

Разом з тим, нині ще не достатньо досліджений зв'язок гормональної системи регуляції процесів росту і розвитку рослин за різних фотоперіодичних умов з генетичними механізмами, що контролюють процес їх розвитку та фотоперіодичну чутливість. Однак дослідження цього

питання вельми вагоме для поглиблення існуючих уявлень про системність регуляції росту і розвитку рослин. Виходячи з цього, ми проаналізували літературні дані, що стосуються фотоперіодичної та гормональної систем регуляції росту і розвитку рослин різних фотоперіодичних груп.

1.1 Біологічна природа фотоперіодизму

Питання про те, як рослини сприймають екологічні сигнали цвітіння та ініціюють його в потрібний час, цікавили біологів рослин протягом десятиліть. Одним із таких сигналів є тривалість світлового дня, або фотоперіод (співвідношення тривалості світлового дня і ночі протягом доби), який змінюється стабільно у кожній конкретній точці планети протягом року (окрім екватору), забезпечуючи надійний екзогенний екологічний сигнал для різних сезонів [148]. Тривалість фотоперіоду змінюється стабільно протягом тисячоліть з географічною широтою від екватору, де тривалість денного і темного періодів однакова і дорівнює 12 годинам, до полюсів [145]. Саме це, вірогідно, і стало одним із чинників формування в процесі еволюції у рослин фотоперіодичної реакції.

Живі організми здатні сприймати і реагувати на зміни в тривалості дня. Це явище, відоме як фотоперіодизм, дозволяє організмам адаптуватися до сезонних змін у їх середовищі та визначає їх широтний ареал розповсюдження [239]. Саму фізіологічну відповідь рослин на співвідношення світлового і темного періоду у добовому циклі, яка виражається в зміні різних показників, називають фотоперіодичною реакцією (ФПР) рослин. У рослин ця реакція проявляється на рівні фенотипу в основному в зміні показників росту та розвитку, зокрема у переході до цвітіння [87, 239].

Важливість тривалості дня у контролі сезонних відповідей була запропонована Гарнером і Аллардом у 1920-х роках, які, використовуючи контрольовані фотоперіодичні умови, вперше показали, що тривалість дня може визначати час цвітіння. Причому різні рослини по-різному реагували

на певну тривалість фотоперіоду, одні раніше зацвітали за короткого фотоперіоду, інші – за довгого [115].

Фотоперіодизм, так само як і яровизація, обумовлює ряд пристосувальних реакцій, що дозволяє рослинам зацвітати в певний, найбільш сприятливий час року. Як правило, рослини з північних широт зацвітають на довгому фотоперіоді за знижених нічних температур, а з південних широт – на короткому фотоперіоді за підвищених нічних температур [69, 74, 77, 132].

Хоча перехід до цвітіння це лише одна з багатьох відповідей рослини на тривалість фотоперіоду, вона й досі найбільш інтенсивно вивчається у галузі біології рослин, і більшість механізмів ФПР, що описані у літературі, стосуються саме контролю цвітіння [70, 108, 128, 145, 148, 242].

Фотоперіодичний контроль цвітіння. Регуляція темпів переходу до цвітіння – це перший задокументований Гарнером і Аллардом ще у 20-х роках минулого сторіччя феномен фотоперіодизму. Саме ці автори навели першу класифікацію рослини за їх реакцією на тривалість дня, що проявлялася у переході до цвітіння [115]. В залежності від фотоперіодичної реакції (ФПР) вони виділили наступні групи рослин: 1) короткоденні рослини (КДР), в яких ФПР індукується, коли фотоперіод коротший, ніж критична довжина дня (КДД); 2) довгоденні рослини (ДДР), в яких ФПР індукується, коли фотоперіод перевищує КДД; 3) нейтральноденні рослини (ФПН), що переходять до цвітіння одночасно за різної тривалості фотоперіоду [114, 145].

Таким чином, критична довжина дня є точкою, в якій фотоперіод змінюється з неіндуктивного на індуктивний, а значення КДД значно відрізняється між видами та навіть рослинами в межах одного виду. Слід зазначити, що чутливі до фотоперіоду рослини можуть якісно або кількісно реагувати на тривалість дня, залежно від КДД. Загальноприйняте уявлення що КДР зацвітають лише на короткому фотоперіоді та ДДР тільки на довгому фотоперіоді є не зовсім вірним, тому що, деякі КДР, такі як

Xanthium strumarium, мають високу КДД (15,5 годин) і, таким чином, можуть зацвітати на мінімальному довгому дні (15 годин), тоді як є такі ДДР, певні сорти *Lolium perenne* та *Lolium temulentum*, які мають низьку КДД і здатні зацвітати на короткому дні (9 годин) [242].

Рослини, в яких цвітіння може відбуватися лише на індуктивному фотоперіоді мають так звану облігатну ФПР, тоді як рослини, в яких цвітіння настає на короткому дні або довгому дні, але які все ж таки можуть зацвітати і за іншого фотоперіоду, мають факультативну ФПР [145].

Однак, КДД не є фіксованою і, як відомо, варіює залежно від умов середовища та стану рослин; наприклад, у *Hyoscyamus niger* КДД зменшується за умов більш низьких нічних температур, а саджанці *Pharbitis nil* мають більш низьку КДД, ніж дорослі рослин [242]. Крім цього, у дослідях на ДДР *Lolium temulentum*, *Sinapis alba* і КДР *Xanthium strumarium* було з'ясовано, що на КДД також впливає число фотоперіодичних циклів, сприятливих для зацвітання. і рослини, які отримали кілька послідовних індуктивних фотоперіодичних циклів, мають більш виражену ФПР [61].

У деяких тропічних видів різниця між індуктивним та неіндуктивним фотоперіодом може становити лише 30 хвилин, бо вони здатні дуже точно вимірювати час [69]. Це важливо, оскільки невеликі похибки при вимірюванні фотоперіоду можуть призвести до передчасної або, навпаки, відкладеної індукції цвітіння протягом декількох тижнів.

Показано, що у процесі здійснення фотоперіодичного контролю цвітіння задіяна система дальньої передачі сигналу, яка включає в себе три етапи: виникнення індукції в листкових пластинках, ініціація та евокація цвітіння в апексі пагонів і, нарешті, початок флорального морфогенезу в апікальних меристемах [235].

Вимірювання тривалості дня залежить від здатності рослин виявляти світло та від існування механізму хронометражу, що називається циркадним годинником. При цьому сам процес сприйняття рослиною тривалості дня

включає в себе збір інформації, що надходить від циркадного годинника, і реакцію на світловий і темновий періоди, що здійснюється фоторецепторами [110, 137]. Таким чином завдяки злагодженій роботі такого комплексу, «фоторецептори-циркадний годинник», рослина сприймає тривалість фотоперіоду і реагує на неї зміною фізіолого-біохімічних процесів, що, зрештою, приводить до цвітіння.

Основні теорії фотоперіодизму. Ще близько 140 років тому Ю. Сакс у дослідях з *Tropaeolum majus* висловив припущення, що у листках на світлі синтезується речовина, що транспортується до верхівки пагону і індукує утворення квітки [282]. Це була одна з перших гіпотез, у якій припускалася можлива роль специфічного стимулу в індукції цвітіння рослин.

Значно пізніше (1913-1918) з'явилася інша гіпотеза цвітіння, що належала Г. Клебсу, про вирішальне значення в цвітінні рослин поживних речовин – вуглеводів, що утворюються в процесі фотосинтезу, і азотистих сполук, що надходять з коренів в результаті азотного живлення. Так, згідно автора, переважання вуглеводів над азотвмісними сполуками (високе відношення C / N) стимулює цвітіння рослин а низьке відношення C / N, що спостерігається при рясному азотному живленні, підтримує вегетативний ріст. Це положення стало основним у вуглеводно-азотній теорії цвітіння Г. Клебса [26].

Отже, у цих гіпотезах уперше було сформульоване положення про те, що рослини зацвітають у результаті взаємодії зовнішніх сигналів оточуючого середовища (світла, температури, мінерального живлення) і внутрішніх сигналів, які обумовлені зміною фізіолого-біохімічних процесів. Висловлені авторами припущення про те, що рослини синтезують спеціальну «квіткоутворювальну» сполуку (Ю. Сакс), чи накопичують певний рівень вуглеводів і азотовмісних сполук (Г. Клебс), які обумовлюють перехід до цвітіння, стали основою для подальшого вивчення різних фізіолого-біохімічних аспектів регуляції цього складного процесу у життєдіяльності рослин та пошуку стимулу, що його ініціює.

Минуло трохи більше півстоліття, і здогадка Ю. Сакса отримала подальший розвиток у теорії гормональної регуляції цвітіння вищих рослин М. Х. Чайлахяна [28]. У численних дослідях з короткоденними і довгоденними рослинами він показав, що органом, який сприймає тривалість фотоперіоду як зовнішній сигнал є листок. Згідно цієї теорії саме у листку в умовах різного фотоперіоду утворюється конкретна сполука, що перетікає в верхівкову меристему стебел і стимулює цвітіння рослин. Цей гіпотетичний стимул цвітіння М. Х. Чайлахян назвав флоригеном (*flores* – квітка, *genesis* – народження). Використовуючи метод щеплень між рослинами різних видів з різними типами фотоперіодичної реакції, він переконливо довів універсальність флоригена. Тобто, що для цвітіння будь-яких рослин необхідно утворення флоригена. У КДР флориген утворюється на короткому дні, у ДДР – на довгому дні, а у ФПН рослин – флориген утворюється постійно, незалежно від тривалості дня [28]. Така універсальність флоригену передбачала існування певної хімічної сполуки. Але як хімічна сполука він не був виявлений, про його присутність судили по фізіологічній реакції рослин, і він тривалий час залишався фізіологічної гіпотезою, а не хімічною речовиною.

У подальшому, коли були відкриті, ідентифіковані і синтезовані гібереліни, М. Х. Чайлахян досліджував їх вплив на цвітіння рослин і виявив, що вони у досліджуваних ДДР прискорювали утворення квіток навіть на короткому дні. Як виявилось гібереліни у ряді випадків міг замінювати довгий день і його рівень в листках на довгому дні був значно вище, ніж на короткому. У той же час гібереліни у КДР за умов довгого дня не викликали цвітіння [29]. Аналогічним був вплив довгого дня і на вміст ауксинів та цитокінінів – він за таких умов як у довгоденних, так і у короткоденних рослин був вищим, ніж на короткому дні [2, 19].

Це дало підставу М. Х. Чайлахяну сформулювати положення про те, що флориген являє собою не один гормон, а він складається з двох

компонентів: фітогормону гібереліну, який індукує утворення пагона, і гіпотетичного антезіна, який індукує цвітіння рослин. Він стверджував, що для цвітіння рослин необхідно одночасна присутність обох компонентів. При цьому в ФПН рослин і гіберелін, і антезін, синтезуються конститутивно, у ДДР антезін весь час присутній, він утворюється на короткому дні (за умов довгої ночі), а рівень гібереліну підвищується на довгому дні, на світлі і тому настає цвітіння. У КДР, навпаки, гібереліну завжди досить для цвітіння, а антезін синтезується тільки в умовах короткого дня і певної тривалості ночі [29].

Через те, що антезін не піддавався ні біохімічній, ні хімічній ідентифікації, та й гіберелін, як виявилось, не грає універсальну роль стимулятора цвітіння, це все ставило концепцію флоригена гормональної теорії М. Х. Чайлахяна в глухий кут. До того ж у рослин було відкрито та ідентифіковано велику кількість рослинних гормонів, але серед них так і не виявилось флоригена. Тому названий М. Х. Чайлахяном гормон цвітіння так і залишався гіпотетичною речовиною.

І, тим не менш, гормональна теорія М. Х. Чайлахяна, заснована на концепції флоригена, дала великий поштовх до широкого вивчення у провідних лабораторіях і університетах світу індукції цвітіння рослин і пошуку та ідентифікації індуктивного сигналу.

Ідея Г. Клебса про значення фотосинтезу і співвідношення вуглеводів та азотистих сполук виявилися також плідною. Багато дослідників протягом наступних десятиліть почали активно вивчати вміст вуглеводів та різних форм азоту у довгоденних і короткоденних рослин за умов різної тривалості фотоперіоду, намагаючись застосувати вуглеводно-азотну гіпотезу цвітіння для встановлення зв'язку живлення рослин з їх фотоперіодичною реакцією.

Результати чисельних дослідів виявилися суперечливими для різних фотоперіодичних груп рослин. Так, було показано, що ДДР в умовах індуктивного для цвітіння довгого дня накопичували більше вуглеводів та менше різних форм азотистих сполук [16, 18, 25, 26]. КДР за цих

фотоперіодичних умов, як і довгоденні, також містили більше вуглеводів і менше азоту, але зацвітали набагато пізніше, ніж за умов короткого фотоперіоду [17, 25, 26]. Тобто, дослід з довгоденними рослинами підтверджував гіпотезу Г. Клебса, а дослід з короткоденними – суперечив їй. Разом з тим, окремі автори показали, що у довгоденних і короткоденних рослин у індуктивних фотоперіодичних умовах, за яких вони прискорюють перехід до цвітіння, інтенсивність накопичення і відтікання продуктів асиміляції (вуглеводів) була вищою, ніж у неіндуктивних, що дало підставу для твердження про те, що фотоперіодична реакція рослин пов'язана з їх живленням, яке включає накопичення і відтікання продуктів асиміляції [25, 26].

На підставі багатьох досліджень з рослинами різних фотоперіодичних груп були сформульовані трофічні закономірності фотоперіодизму рослин [26], а пізніше – його метаболічні закономірності [25]. Їх суть можна звести до наступного: за індуктивного фотоперіоду (у ДДР на довгому дні, а у КДР – на короткому) інтенсивність накопичення продуктів асиміляції у листку, їх перетворення у азотовмісні та інші сполуки і відтікання вища, ніж за неіндуктивного фотоперіоду (у ДДР на короткому дні, а у КДР – на довгому). У результаті цих процесів меристеми краще забезпечуються продуктами асиміляції за індуктивних умов, що зумовлює або прискорене формування нових вегетативних органів, або її трансформацію у флоральну меристему і більш ранній перехід до цвітіння, ніж за несприятливої тривалості дня [6, 25, 26].

Все це дало змогу пояснити фізіолого-біохімічну основу процесів, що забезпечують трансформацію вегетативної меристеми у флоральну. Однак відносно природи стимулу цвітіння, то трофічні і метаболічні закономірності фотоперіодизму рослин ніяк не пояснювали хімічну природу гіпотетичного флоригена і антезіна.

Картина стала ще складніше, коли в дослідях з щепленнями були виявлені рухливі інгібітори цвітіння, що дозволило деяким вченим говорити

про існування конкуруючого «антифлоригена» [183].

Ж. Берньє, Ж.-М. Кине і Р. Сакс (1985) висунули свою гіпотезу індукції і евокації цвітіння. У фундаментальній монографії Ж. Берньє і співавторів [2] наведений огляд результатів вивчення вмісту різних сполук, у тому числі вуглеводів, гормонів і їх антагоністів, у багатьох видів рослин різних фотоперіодичних груп за індукції та евокації цвітіння. На думку цих авторів, процес цвітіння контролюється не одним якимось специфічним морфогеном, а складною системою з декількох чинників, кожен з яких запускає свій ланцюг процесів, взаємодія яких, у кінцевому рахунку, і призводить до закладки квіток. Тобто «стимул цвітіння» – це складна система факторів, до якої належать асиміляти і фітогормони, фенольні сполуки і біологічно активні речовини різної природи, що можуть бути присутніми і у вегетуючих рослинах, просто у неоптимальних співвідношеннях. А індукція цвітіння відбувається за «налаштування» їх балансу таким чином, щоб усі необхідні фактори були присутні в апікальній меристемі стебла в оптимальних кількостях в потрібний час [2, 61].

Однак і ця теорія залишала відкритим питанням щодо того, яка ж сполука грає роль сигнальної молекули, що забезпечує передачу сигналу флоральної ініціації від листка до апексу.

Цю специфічну речовину, що утворюється в листку у відповідь на сприятливий фотоперіод і пересувається до апікальної меристем, було ідентифіковано лише через багато років, у 2005–2007 рр. [37, 40, 138, 237]. Для її виявлення потрібні були спільні зусилля генетиків, біохіміків і фізіологів рослин. На подив багатьох, цією речовиною виявилася не мала молекула типу звичайного фітогормону, а невеликий білок, названий (у арабидопсиса) Flowering Locus T (FT). Доведено, що цей білок утворюється в листку у відповідь на сприятливий для цвітіння фотоперіод, далі по флоємі переміщається в стебловий апекс, де в комплексі з фактором транскрипції bZIP-типу FD (FLOWERING LOCUS D) активує гени ідентичності флоральної меристеми. Білки FT-типу виявлені у самих різних

видів рослин (арабидопсиса, рису, томата, ріпаку, гарбуза і ін.) І їх дія виявилася видонеспецифічною, тобто експресія білків FT одного виду стимулювала цвітіння рослини-реципієнта іншого виду. У відповідності з усіма цими характеристиками з повною підставою можна вважати білок FT білковим гормоном цвітіння рослин, тим самим флоригеном, або принаймні його основним компонентом [1, 93].

Отже, майже 70-річні пошуки дозволили виявити «флориген», завдячуючи молекулярно-біологічним методам досліджень. Зазначимо, що знову ж таки стверджується, що він «запускає процес цвітіння». Однак, це не знімає питання про те, чому довгоденні рослини зацвітають раніше на довгому дні, а короткоденні – на короткому. Поки ще немає відповіді і на питання про те, завдяки яким фізіолого-біохімічним процесам, які змінюються під впливом різної тривалості фотоперіоду може експресуватися чи не експресуватися ген *FLOWERING LOCUS T*. Крім того не ясно, яку роль може відігравати білок FT у переході до цвітіння фотоперіодично нейтральних рослин, які не реагують на тривалість фотоперіоду. Щоб відповісти на ці питання доцільно вивчити взаємозв'язок між дією відкритого «флоригену» та фізіолого-біохімічними процесами у рослин різних фотоперіодичних груп за різної тривалості фотоперіоду.

Участь фотоперіоду у регуляції ростових процесів. Більшість рослин реагують на тривалість фотоперіоду не тільки змінами у темпах розвитку, в основному ініціацією цвітіння, але змінами і у багатьох інших процесах, таких як проростання насіння, швидкість утворення листків, збільшення довжини та ширини листкової пластинки, нагромадження сухої речовини та її розподіл між різними органами [52, 101, 121].

Так було показано, що у КДР рису проростання насіння прискорюється на довгому дні [64]. Довгий день також може призвести до збільшення пластохрону (частоти виникнення листків), наприклад, у пшениці [78]. Проте в дуже багатьох випадках штучне подовження фотоперіоду з низькою інтенсивністю світла мало чи незначно впливає на

цей показник: наприклад, це характерно для багаторічного райграсу [116], костриці очеретяній [230], тимофіївки, костриці лучної [250] і грястиці збірної [200]. Подібні результати були отримані при вивченні впливу довгого дня на швидкість розгортання листків у багатьох інших культурних рослин [184, 189, 215, 251].

У ряді робіт було показано, що подовження фотоперіоду може також впливати на кінцевий розмір листків різних трав та злаків через значне збільшення довжини листової пластинки [100, 132, 135, 200, 264] та довжини листкової піхви [127, 135, 264], тоді як вплив на ширину листка, як показали деякі дослідження незначний [127, 200].

Хоча іншими авторами було показано, що серед 50 досліджених видів рослин тільки у 41 під впливом довгого дня були ширші або довші листки, у 6 – теж саме відбувалось під впливом короткого дня, і тільки у 3 не було різниці за різного фотоперіоду. При цьому збільшення розміру листка пов'язано зі збільшенням, як розмірів клітин, так і числа клітин, в основному клітин мезофілу [52].

Вивчення тривалості фотоперіоду на нагромадження біомаси рослин показало, що подовження тривалості дня суттєво стимулює нагромадження сухої речовини у багатьох видів трав [126, 131, 132, 200, 232] та розподілення біомаси в основному на користь надземних органів рослин [100, 131, 132, 200].

Крім цього, у ряді досліджень був продемонстрований зв'язок між зміною площі листків і асиміляційними індексами. Так, збільшення площі листка часто супроводжується збільшенням питомої площі листка (specific leaf area - SLA) [52]. Цей показник визначає, скільки нової площі листків утворюється на рослині на кожну одиницю накопиченої біомаси. Тому, у випадках збільшення SLA за дії тривалого фотоперіоду можна припустити, що збільшення площі листків відбувається перед збільшенням сухої маси [127, 232]. Але збільшення SLA часто пов'язано зі зменшенням швидкості нето-асиміляції (net assimilation rate – NAR), що, як правило,

повною мірою компенсується більшою площею листка і більш високою інтенсивністю фотосинтезу [264].

Однак у деяких дослідженнях, в основному на травах з довгоденною ФПР, збільшення площі листків під дію довгого дня не супроводжувалося збільшенням рівня SLA [126]. Було зроблено припущення, що у таких випадках приріст сухої маси може сам стимулювати збільшення площі листка, вірогідно, опосередковано, через розподіл асимілятів на користь листків за умов довгого дня. У деяких дослідках, наприклад, із гірчицею білою (*Sinapis alba*), під дією довгого дня збільшується вміст хлорофілів на одиницю площі листків, що може збільшувати продуктивність фотосинтезу і створити другий механізм, що призводить до ефективного нагромадження сухої маси рослин за умов довгого дня. При цьому рівень SLA у цих дослідженнях був вищий у рослин, що зростали на короткому дні [52].

Досліди з іншою ДДР арабідопсисом показали, що при зростанні на довгому дні (16 годин) рослини демонструють більш високий темп росту (relative growth rate – RGR), ніж за 8-годинного фотоперіоду. При цьому високий рівень RGR досягається за рахунок високого коефіцієнта нето-асиміляції (NAR) та низького рівня SLA, що відображає анатомічні модифікації листків у відповідь на тривалість дня, які збільшують асиміляційну активність на одиницю площі листків [91]. Рослини, вирощені в умовах довгого дня, вкладають більше асимілятів у формування біомаси стебел, мало у формування листків і не проявляють чіткої тенденції цього процесу щодо коріння [232].

Аналогічні закономірності були продемонстровані у дослідках з короткоденною соєю (*Glycine max*), у якої під впливом скороченого фотоперіоду відбувалось зменшення інтенсивності фотосинтезу, вмісту хлорофілу та агрономічних характеристик, таких як висота рослини, кількість пагонів, число вузлів, кількість листків на рослину та маса стебел, на відміну від рівня цих показників за довгого дня [220, 283, 282].

На підставі таких результатів можна зробити припущення щодо

існування різних стратегій адаптації рослин до певної тривалості фотоперіоду.

Таким чином, листки рослин, з одного боку, можуть сприймати світлові сигнали навколишнього середовища, обумовлені певним фотоперіодом, і ініціювати синтез стимулу, що передається з листка до апікальної меристеми. З іншого боку, вплив фотоперіоду на фізіологічні процеси, що пов'язані з переходом до цвітіння, такі як накопичення біомаси та архітектоніка рослин, теж здійснюється через листки. В останньому випадку така регуляція здійснюється або через регуляцію фотосинтезу, або через транспорт «ростового стимулу» від зрілих листків, що сприймають фотоперіодичний сигнал, до зачатків листків.

Слід зазначити, що дослідження на ФПН рослині томаті показали, що у якості такого ростового стимулу може виступати флоральний стимул – FT-білок. У томатів, що є нечутливими до фотоперіоду за темпами переходу до цвітіння, було продемонстровано, що окрім імпорту до апікальних меристем стебла, флориген імпортується і до інших органів [173].

Таким чином, після відкриття фотоперіодизму рослин досліджені вагомі аспекти фізіолого-біохімічної регуляції росту і розвитку, відкрита молекулярна основа гіпотетичного флоригену, сформульовані гіпотезу фотоперіодичної реакції рослин. Тим не менше, окремі вагомі сторони прояву і регуляції ФПР потребують подальшого дослідження. Зокрема, це стосується ролі флоригену у ФПР.

1.2 Теорія флоригена і її сучасний стан

Як вже зазначалось раніше на основі комплексних досліджень М. Х. Чайлахян ще в 1936 році висунув гіпотезу про стимул цвітіння – флориген, встановив ряд особливостей цього стимулу і протягом життя намагався встановити його хімічну природу. Його роботи надовго визначили основні напрямки вивчення процесів, які контролюють цвітіння рослин, а термін «флориген», тобто «той, що утворює квітки», міцно

увійшов у світову наукову літературу.

Концепція флоригена як гормону цвітіння (розроблена М. Х. Чайлахяном). Фотоперіодизм у рослин був докладно описаний в класичній праці Гарнера і Алларда [115], проте на той час ще залишалося невідомим, чому і як рослина відчуває чергування темнових і світлових періодів, а також визначає їх тривалість. Спочатку здавалося очевидним, що рослина сприймає ці зовнішні сигнали своєї найбільш чутливою частиною, а саме апексом стебла, який і реагує на ці сигнали перемиканням розвитку з вегетативного на генеративний. Ця очевидність начебто підтверджувалася і в експериментах, в яких було показано, що у декоративної рослини космеї двічіпір'ястої (*Cosmos bipinnatus*) фотоперіодична стимуляція апексів бічної гілки може викликати локальне її цвітіння, незалежно від стану інших органів рослини [114, 163].

Однак, на той час вже з'являлися факти, які вказували на просторове розділення місця сприйняття фотоперіодичну сигналу і місця відповідної реакції рослини. Одним з перших на це звернув увагу В. Разумов [210], який вивчав бульбоутворення у фотоперіодично чутливих сортів картоплі. Це спонукало фізіологів рослин перевірити ці дві гіпотези експериментально.

Одним із таких вчених, що намагалися розібратися у питанні фотоперіодичної індукції цвітіння рослин, був М. Х. Чайлахян. Свої дослідження він спочатку проводив, головним чином, на хризантемах, у яких різко прискорювався перехід до цвітіння в умовах короткого дня [28]. Використавши прийоми локального освітлення рослин і видалення частини органів, М. Х. Чайлахян довів, що саме листок є основним органом сприйняття фотоперіодичного сигналу. При цьому він висунув цілком матеріалістичне пояснення роз'єднаності місць сприйняття фотоперіодичного стимулу і відповідної реакції рослини. У своїх статтях М. Х. Чайлахян сформулював уявлення про «флориген» як про речовину гормональної природи, яка утворюється в листку під впливом сприятливого фотоперіоду і потім транспортується до апікальної меристеми стебла,

викликаючи перетворення апікальної меристеми з вегетативної у генеративну (флоральну) [28].

При цьому М. Х. Чайлахян мислив масштабно: після визнання флоригена в якості нового фітогормону він прийшов до загальної концепції гормональної регуляції росту і розвитку рослин. Сформулювавши свою «Гормональну теорію розвитку рослин» [28], М. Х. Чайлахян передбачив відкриття нових фітогормонів і їх важливу роль в онтогенезі рослинного організму.

У 50-60-ті роки минулого століття один за одним відкривають нові фітогормони; до середини 60-х відомо вже 5 таких груп гормонів, що визначають найважливіші аспекти життя рослин, які отримали статус «класичних». Серед них великі надії покладалися на гібереліни, які були здатні індукувати цвітіння багатьох ДДР. Однак у КДР гібереліни викликали, як правило, тільки посилення ростових процесів, але не перехід до цвітіння [29]. М. Х. Чайлахян модифікує свою теорію, він постулює бікомпонентність флоригена, до складу якого входять гібереліни (відсутні у довгоденних рослин в умовах короткого дня) і гіпотетичні антезини (відсутні у короткоденних рослин в умовах довгого дня). Залишалося тільки з'ясувати молекулярну структуру антезинов, і таємниця флоригена була б розкрита. Однак, незважаючи на величезні зусилля у цьому напрямку, вжиті як у лабораторії М. Х. Чайлахяна, так і в багатьох інших вітчизняних і зарубіжних лабораторіях, виявити і виділити цю таємничу речовину ніяк не вдавалося.

Ці колективні зусилля виправдали надії. На початку ХХІ століття зроблений великий прорив в доказі існування флоригена, встановлення його хімічної природи і універсальність як індуктора переходу до цвітіння рослин у відповідь на зміну фотоперіоду.

Сучасний «флориген». Встановлення молекулярної природи флоригена є, без сумніву, одним з найважливіших досягнень біології рослин початку ХХІ століття. Найважливіший переломний поворот в дослідженні

флоригена припадає на 2005-2007 роки. Численними роботами на п'яти видах рослин (арабідопсис, рис, томат, гарбуз, тютюн) доведено, що флориген є мобільним білком, який проникає до апікальної меристеми стебла (АМС) і викликає зацвітання [128, 166, 172, 174, 258, 282]. Ретельні дослідження довели, що білок з молекулярною масою 23 кД виконує функції флоригена [1]. Гомологічні гени і білки були виявлені у далеких від арабідопсиса видів рослин: томатів, гарбуза, рису [166, 172, 174, 237, 258].

Тут доречно зазначити, що першість у встановленні білкової природи флоригена може бути надана і М. Х. Чайлахяну та його співробітникам. Вони в 1991 році методом електрофорезу розділяли білки з листків і АМС рудбекії, що вирощувалась на довгому дні, і виявили появу білка низької молекулярної маси (близько 27 кД), який був відсутній на короткому дні. М. Х. Чайлахан з групою дослідників був надзвичайно близький до розгадки хімічної природи флоригена [16].

Дослідники з Ботанічного центру УМЕО Шведського університету сільськогосподарських наук під керівництвом професора Ове Нільсона, у 2005 році заявили про серйозний прорив в розумінні механізму роботи системи, яка контролює перехід до цвітіння рослин. Вони показали, як маленька білкова молекула, що утворюється у листку рослини за допомогою розташованого там генного локусу *FLOWERING LOCUS T (FT)* за активації довгим світловим періодом, транспортується до верхівки пагону, де індукує генну програму, яка контролює утворення квіток, тобто виконує функцію флоригена [138]. Хоча шведські вчені виявили цей білок у рослини арабідопсису, вони припустили, що виявлені ефекти цього білка можна поширити і на інші види рослин.

Абсолютно однаковий висновок, щодо білкової природи флоригена, що утворений геном *FT*, зробили незалежно один від одного ще дві групи дослідників. Одна група під керівництвом Джоржа Купленда з інституту Макса Планка в Кельне (Німеччина) та група Коліна Тернбулла з Лондонського імперського коледжу (Великобританія) [89]. Вони,

використовували «генетичне кодування», з'єднавши FT білок з флуоресцентним зеленим маркером (GFP) у арабідопсиса. Потім на цю рослину було прищеплено мутантне стебло, в якому не вистачало гена FT і тому нездатного зацвісти самостійно. Вчені спостерігали як світиться FT білок зеленого кольору, переходить він у мутантне стебло через місце щеплення і індукує цвітіння [12, 89].

Після відкриття FT у арабідопсису почалися активні його пошуки у інших рослин, причому не тільки у тих, що мають довгоденну фотоперіодичну реакцію. Так, дослідники під керівництвом професора К. Сімамото виявили білок Hd3a, що кодується *Hd3a* (ортолог гену *FT* арабідопсису) і викликає цвітіння у короткоденного рису (*Oriza sativa*). Для вивчення його локалізації та функції, Hd3a білок маркували флуоресціюючим зеленим білком (GFP) і за допомогою конфокальної лазерної скануючої мікроскопії виявили шлях і локалізація Hd3a:GFT [237]. Вони припустили і механізм, за допомогою якого ген *FT* викликає утворення квіткових бруньок. Ген *FT* на довгому дні експресується в судинно-волокнистих пучках листків з утворенням FT білка (флоригена), який в клітинах апікальної меристеми взаємодіє з транскрипційним фактором FD, що експресується тільки у клітинах апікальної меристеми і присутній в ядрах цих клітинах до фотоперіодичною індукції. Утворений білковий комплекс FT / FD перемикає вегетативну програму апекса на генеративну, активуючи ген ідентичності квіткової меристеми *APETALA1* (*AP1*). Hd3a білок у КДР рису повністю відповідає властивостям флоригена [128, 237]. Було підтверджено, що два білки, названі Hd3a білок у КДР рису і FT білок у ДДР арабідопсису, утворюються в листках рослин, потім транспортуються в апікальні меристеми стебла, що викликає утворення квіток [166].

Також був виділений білок, що є продуктом транскрипції *FT* із флоемного ексудату стебла суцвіття *Brassica* [146]. У короткоденної рослини – сої, ідентифіковані транскрипційні фактори GmFT2b і GmFT5b

з функцією, що нагадує флоригенну активність FT арабідопсису [208]. Але при цьому синтез GmFT2b і GmFT5b сої під впливом довгого фотоперіоду пригнічуються і, отже гальмується процес цвітіння сої за цих умов [167].

Хоча мало робіт присвячено вивченню ФПН рослин, у яких цвітіння не контролюється тривалістю фотоперіоду, але у дослідях з тютюном (*Nicotina tabacum*) отримані дані, які підтверджують, що цвітіння ФПН рослин також ініціюється сигналом, утвореним *FT*, а у томатів ідентифікований навіть ген *SINGLE-FLOWER TRUSS (SFT)*, що є ортологом *FT* [173].

Базуючись на достатньо великій кількості досліджень, можна припустити, що саме білок FLOWERING LOCUS T (FT) [89, 244, 282] та його паролог TWIN SISTER FT (TSF) [276], або інші гени з *FT*-подібною властивістю [166, 167, 172, 174, 237, 258] діють як флориген або, принаймні, вони є його частиною у різних видів рослин.

Молекулярно-генетичні механізми регуляції переходу до цвітіння. Ріст і розвиток рослин є етапами розгортання генетичної програми, яка реалізується в онтогенезі відповідно вимогам до умов навколишнього середовища, закріпленими у рослин генетично [54]. Час переходу рослин від вегетативної до генеративної фази, яка у покритонасінних рослин починається з цвітіння, також запрограмований у генотипі [144]. Він не є випадковим процесом, викликаним тільки зовнішніми умовами, і в основному визначає тривалість усього вегетаційного періоду та формування насіння у найбільш сприятливих зовнішніх умовах [222].

Клітини органів рослин повинні бути компетентними до сприйняття сигналів зовнішнього середовища, що ініціюють перехід від вегетативного росту до формування генеративних органів [228]. Тому цвітіння може відбуватися, за рахунок процесів на молекулярно-генетичному рівні, а зовнішні чинники є умовами для своєчасної експресії генів, що кодують специфічні морфогенетичні білки, які беруть участь в індукції певних етапів

росту і розвитку [145, 148]. Це, насамперед, пов'язано з генами часу, що контролюють транскрипцію так званих «флоральних» генів (генів ідентичності флоральної меристеми) через внутрішній циркадний годинник добового циклу рослини [113, 181].

Час переходу до цвітіння генетично досліджувався на декількох рослинних модельних системах, насамперед, у арабідопсису (*Arabidopsis thaliana*), і багато генів були клоновані шляхом вивчення їх природної варіації та індукованих мутацій [180, 212]. Це привело до висновку, що кілька взаємозалежних генетичних регуляторних шляхів контролюють індукцію цвітіння [54, 183, 233].

Вивчення у арабідопсису взаємодії між генами, що контролюють цвітіння, розташованими в різних локусах, призвело до встановлення 4-х основних шляхів, відповідальних за індукцію цвітіння: 1) фотоперіодичний шлях, 2) шлях, пов'язаний з яровизацією (дія низьких температур), 3) автономний, або віковий, що залежить від розвитку листків (leaf number), 4) гібереліновий шлях, обумовлений відповіддю на дію гібереліну (GA) [87, 193].

Ці уявлення були сформульовані ще М. Х. Чайлахяном (1988), який припустив наявність автономного та індукованого механізмів регуляції цвітіння, що сформувалися в конкретних екологічних умовах у рослин різних фотоперіодичних типів [27]. Ним було визначено, що індукований механізм регуляції цвітіння пов'язаний з дією фотоперіоду й температури, Автономний механізм є характерним, в основному, для фотоперіодично нейтральних рослин і пов'язаний зі впливом внутрішніх вікових змін. Однак на кінцевому етапі індукції цвітіння всі шляхи сходяться і результатом їх інтегрального дії є цвітіння [87, 233].

За результатами багаточисельних досліджень було продемонстровано, що фотоперіодичний шлях є ключовим в індукції цвітіння у арабідопсису. Він починається зі сприйняття світла в листках рецепторами – фітохромами (PHYA-E) та криптохромами (CRY1 і CRY2)

[242]. Фоторецептори ініціюють сигнали, які взаємодіють із генами циркадного годинника і змінюють циркадний ритм [113].

Завдяки молекулярно-генетичним дослідженням на теперішній час майже повністю з'ясований механізм роботи циркадного годинника [136, 183, 187, 234]. Як і в інших організмах, рослинна циркадна системи складається з 1) «вхідних» шляхів, які забезпечують передачу часової інформації від фоторецепторів до годинника; 2) центрального осциляційного механізму, що відповідальний за керування ритмами в період, близький до 24 годин; і 3) ряду «вихідних» шляхів, які регулюють метаболічні шляхи та морфогенетичні процеси, використовуючи часову інформацію, надану годинником [181, 187].

У ряді досліджень продемонстровано, що світлові сигнали, які діють через фітохроми *phyA*, *phyB*, *phyD* та *phyE* (червоне світло), *ZTL* і криптохроми *cry1*, *cry2* (синє світло) синхронізують годинник за рахунок експресії генів, що є ключовими компонентами «осциляційного ядра» годинника, такими як *TIMING OF CAB EXPRESSION 1 (TOC1)*, продукт якого позитивно регулює експресію генів *LATE ELONGATED HYPOCOTYL (LHY)* та *CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1 (CCA1)* [104, 158, 159, 181, 256]. Ці гени задіяні в так званій основній петлі негативного зворотного зв'язку «осциляційного ядра». Однак разом з цим у ряді досліджень показано, що існують й інші цикли зворотного зв'язку, що включають гени *PSEUDO RESPONSE REGULATOR (PRR)*, *GIGANTEA (GI)* і *LUX ARRHYTHMO (LUX)* [113, 187, 221].

Так чи інакше, за рахунок цих циклів відбувається правильне налаштування годинника, що є дуже важливим, оскільки він визначає фазу експресії годинник-регульованих генів, таких як *CONSTANS (CO)*, які є компонентами вихідних шляхів і забезпечують відповідну реакцію рослин на тривалість щоденного світлового / темного циклу [181, 228]. У свою чергу активний білок *CO* може безпосередньо збільшувати експресію генів, так званих флоральних інтеграторів, *FLOWERING LOCUS T (FT)*

і *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS1 (SOC1/AGL20)* і *LEAFY (LFY)*, сприяючи переходу рослин до цвітіння [222, 233].

У багатьох дослідженнях було показано, що ключовим геном в індукції цвітіння у арабідопсису є *CONSTANCE (CO)*. Він кодує фактор транскрипції CO, за допомогою якого здійснюється перцепція сигналу про тривалість дня. CO є компонентом одного з вихідних шляхів циркадного годинника і точкою, в якій інтегруються внутрішні цикли експресії генів годинники та зовнішні цикли тривалості дня-ночі [222, 244]. Ритмічна експресія мРНК гену *CO* регулюється транскрипційно циркадним годинником як через білковий комплекс, утворений *GIGANTEA (GI)*, і *FLAVIN-BINDING, KELCH REPEAT, F-BOX 1 (FKF1)*, що є активатором *CO* [109, 141, 153, 233], так і через *CYCLING DOF FACTOR 1 (CDF1)*, що є репресором *CO* [181].

Окрім цього показано, що білок CO є дуже нестабільним і його рівень в листках регулюється якістю світла (довжиною хвилі) в певний час доби [247]. Рано вранці на довгому дні червоне світло через рецептор *PHYB* сприяє деградації CO білку у арабідопсису, але далеко червоне і синє світло наприкінці довгого дня через *PHYB* та *CRY1* і *CRY2* стабілізують CO білок за рахунок гальмування протеасомозалежної його деградації [233].

Було виявлено, що високий рівень CO білку також забезпечується за рахунок комплексу *GI-FKF1*, який утворюється наприкінці дня під дією синього світла й бере участь в деградації *CDF1* (репресора *CO*), що призводить до активації транскрипції *CO* на довгому дні [222].

Були знайдені також і інші фактори, включаючи *SUPPRESSOR OF PHYA 1 (SPA1)*, *SPA3*, *SPA4* та E3 убіквітин-лігази *CONSTITUTIVE MORPHOGENIC 1 (COP1)*, що регулюють стійкість білку CO протягом ночі [147, 171].

Таким чином, злагоджена дія світла та циркадного годинника, що контролюють коливання експресії мРНК *CO* та стабільність його транскрипта, забезпечує високий вміст CO в листках арабідопсису лише

наприкінці дня за умов довгого фотоперіоду. Це значне накопичення CO у листках, у свою чергу, активує в клітинах-супутницях флоєми експресію генів FLOWERING LOCUS T (FT) та TWIN SISTER OF FT (TSF), продукти яких виконують роль флоральних індукторів і можуть бути, принаймні, частиною мобільного флоригенного комплексу [48, 89, 164, 242].

Багато авторів вважають, що саме FT білок є тим самим «флоригеном», існування якого було запропоноване М. Х. Чайлахяном. Це пов'язано з тим, що після синтезу у листку FT пересувається до апікальної меристеми стебла (АМС), де утворює гетеродімер з bZIP-типу фактором транскрипції FD. Головними мішенями FT/FD комплексу є гени ідентичності флоральної меристеми - *SOC1* і *AP1*. Підвищення експресії *SOC1* активує ген *LFY*, що кодує транскрипційні фактор, який визначає трансформацію вегетативної АМС у флоральну меристему. Експресія гена ідентичності флоральних меристем *AP1* запускає процеси формування органів квітки [48, 176, 262].

На тому ж арабідопсисі було показано, що під дією неіндуктивного короткого дня, коли менше синього та далеко червоного світла у сонячних променях, відбувається постійна протеосомна деградація транскрипційного фактору CO та накопичення CDF1, репресора гену *CO* [143]. Крім того, мембранозв'язана E3 лігаза DAY NEUTRAL FLOWERING (DNF) пригнічує експресію *CO*, зберігаючи низький рівень CO на короткому дні [192].

Ну думку багатьох авторів поєднання генних локусів *CO-FT* є універсальною ланкою в індукції цвітіння і у інших рослин різних фотоперіодичних груп [79, 105, 128, 144, 152, 171, 282]. Це підтверджується дослідженнями з різними видами рослин, у яких почали ідентифікувати і вивчати гени подібні до генів цвітіння арабідопсису [128, 152, 166, 167, 172, 174].

Наприклад, для короткоденної сої у ряді досліджень була продемонстрована загальна функціональна ідентичність ортологів генів *CO* і *FT* арабідопсису, але з деякими відмінностями [152]. Показано, що транскрипційні фактори у сої GmFT2b і GmFT5b мають FT-подібну

функцію, але синтез цих транскрипційних факторів у сої, навпаки, під впливом довгого фотоперіоду пригнічуються дією GmPHYA1 і GmPHYA2 і, отже, GmFT2b і GmFT5b гальмують процес цвітіння сої за цих умов [167]. Це різко відрізняється від генетичного шляху регуляції цвітіння арабідопсиса, у якого PHYA разом з CRY2 мають активуючу роль, що призводить до стабілізації CONSTANS (CO) [247]. Крім того, на відміну від арабідопсису, саме GmCYR1a, а не GmCRY2a відіграє певну роль у стимулюванні цвітіння сої [284].

Однак, незважаючи на те, що можуть бути відмінності між різними видами рослин і їх типами фотоперіодичної реакції, всіх об'єднує те, що або продукт гена *FT*, або інші білки, що утворюються аналогічними до нього генами, є тим самим індукуючим сигналом цвітіння, що регулюється внаслідок експресії гена *CO* [128, 166, 236].

Саме завдяки цьому FT білок дійсно може розглядатися як частина флоригенної сигнальної системи (або просто флоригену), молекулярну природу якого фізіологи рослин шукали десятиліттями.

Таким чином, механізм фотоперіодичної реакції включає в себе комплексну взаємодію фоторецепторів з системою сприйняття часового інтервалу (циркадних ритмів) – циркадним годинником у листових пластинках рослин, сигнал з якого підвищує експресію генів *CO*, що призводить до генерації флоригенного сигналу, який у вигляді FT-білку передається до апікальної меристеми стебла для узгодженої ініціації переходу до генеративного розвитку.

Отже, регуляторні механізми, які впливають на експресію гена *CO* та стабілізацію його білкового продукту, дуже добре пояснюють молекулярну основу цвітіння в основному у арабідопсису на довгому дні. Проте молекулярна основа фотоперіодичної регуляції цвітіння у інших видів насправді може бути більш складною. Це пов'язано з тим, що існують численні чинники та шляхи, що регулюють цвітіння в обхід *CO* [79, 152, 222, 279].

Так було встановлено, що автономний і яровізаційний шляхи активують цвітіння опосередковано, індукуючи та підтримуючи стан епігенетичного «глушника» в локусі FLOWERING LOCUS C (FLC) [70, 133, 160]. FLC кодує білок домену MADS, який репресує основні флоральні активатори в листі та в АМС [223].

Шиндо (Shindo et al,) показав, що рослини арабідопсису, які мають високий рівень FLC, зацвітають надзвичайно пізно, за винятком тих випадків, коли їх піддають дії яровізації (тобто періоду росту в холодних умовах) [226]. У відповідь на експозицію позитивними низькими температурами, експресія *FLC* зменшується внаслідок епігенетичного глушника, що виникає у локусі *FLC* [53, 223, 224]. Після повернення до умов нормальної температури цей глушник зберігається епігенетично, так що рослини можуть реагувати на індуктивні сигнали цвітіння. Мутації в генах автономного шляху викликають затримку цвітіння незалежно від фотоперіоду, тому ці мутанти зацвітають пізно за будь-якої тривалості дня [169]. Однак, у інших дослідках було продемонстровано, що затримка цвітіння у мутантів автономного шляху може бути знята шляхом верналізації [227]. На відміну від фотоперіодичного шляху, автономний шлях не утворює послідовного каскаду подій, а складається з генетично відділених один від одного модулів [190, 228]. Однак кожен з цих модулів так чи інакше бере участь у негативному регулюванні FLC.

Індукція цвітіння може також здійснюватися через гіберелін-залежний шлях (GA-шлях). Каскадна сигналізація GA-шляху активується біоактивними гіберелінами (ГК). ГК походять від звичайного попередника дитерпена, структура якого послідовно збирається складним масивом окислювальних ферментів [130, 276]. Клітинний гомеостаз ГК підтримується в основному за рахунок регуляції генів GA20-оксидази (*GA20OX*) та GA3-оксидази (*GA3OX*), які каталізують кінцеві етапи біосинтезу гіберелінів та GA2-оксидази (*GA2OX*), яка призводить до їх інактивації. Мутанти арабідопсису, що мають порушення в біосинтезі

гіберелінів (наприклад, *ga1*, дефектний на ранніх стадіях біосинтезу ГК), помірно пізно зацвітають на довгому дні але зовсім не переходять до цвітіння за умов короткого дня [267]. Ці фенотипічні спостереження вказують на абсолютну необхідність у присутності активних гіберелінів, коли фотоперіодичний шлях не активний. Також подібні експерименти з мутантами арабідопсису за різних фотоперіодичних умов дають можливість припустити, що синтез активних гіберелінів, в основному, є необхідним за індуктивних фотоперіодичних умов (тобто довгий день), імовірно, внаслідок активації фотоперіодичного шляху та відповідної мобілізації FT у стебловому апексі [86].

Молекулярні дослідження в поєднанні з більш точним знанням окремих компонентів ГК сигналінгу значно допомогли з'ясувати спосіб дії ГК за наявності чи відсутності фотоперіодичної індукції [112, 207]. Сигналізація ГК значною мірою опосередкована класом ядерних білків, які прийнято називати DELLA, що діють як негативні регулятори ГК сигналінгу [125]. У арабідопсису існує п'ять генів DELLA, що мають як специфічні, так і загальні функції [92]. Активність білків DELLA регулюється на посттрансляційному рівні різними концентраціями гіберелінів, що викликає їх деградацію через убіквітин-протеасомну систему [122, 194, 257].

Досліди з мутантами, що мають порушення у сприйнятті гіберелінового сигналу (*gid1*), DELLA убіквітинуванні (*sly1*), або мутанти з домінуючою формою протеїну GAI DELLA (GA-INSENSITIVE, *gai*), яка не деградує, показали, що вони мають фенотипічну реакцію цвітіння подібну до вищезгаданих біосинтетичних мутантів *ga1* [112, 122, 207]. На відміну від цього, інші мутанти, що несуть втрату функціональних алелей у генах DELLA, демонструють фенотипи раннього цвітіння [112]. Це все підтверджує важливу роль ГК-сигналінгу у цвітінні.

Використовуючи трансгенні підходи, вдалося виявити два основних місця (сайти) дії гіберелінів у процесах цвітіння: листок та АМС. У цих дослідженнях використовували промотори, що є активними або у АМС, або

у листках, щоб локально порушити або накопичення гіберелінів, або їх сигналізацію [112, 207, 257]. З цих експериментів авторами були зроблені кілька важливих висновків. По-перше, була підтверджена роль накопичення гіберелінів у АМС, що є вирішальним для цвітіння рослин за умов короткого дня, але менш важливим за умов довгого дня. По-друге, вони демонструють, що для стимуляції цвітіння має відбутися деградація білків DELLA. По-третє, за довгого дня місце накопичення гіберелінів у листку співпадає з місцем синтезу білка FT (клітини-супутниці флоєми) [207].

Л. Конті (Conti L., 2017) на основі чисельних досліджень різних вчених запропонував послідовність події, за якої гібереліни активують експресію генів та ініціацію цвітіння, контролюючи накопичення / деградацію DELLA у рослин арабідопсису. Так, у листках DELLA запобігає зв'язуванню позитивних регуляторів *FT*, включаючи CO та PIF4, з ДНК [86]. У АМС DELLA не дозволяє факторам SPL активувати транскрипцію флоральних інтеграторів типу *FUL* та *SOC1* [105, 170, 207, 257, 275]. В обох випадках гібереліни викликають деградацію DELLA і подальше звільнення регулятора транскрипції, що призводить до синтезу FT у листках та активації флоральних інтеграторів у АМС [142].

Крім того, у ряді досліджень було показано, що гібереліни через DELLA-залежний механізм активують експресію *microRNA159* (*miR159*), мішенню якої є *MYB33* (*GAMYB*), що є прямим активатором гена ідентичності флоральної меристеми *LEAFY* [50, 67, 120].

Тому можна припустити, що гібереліни, з одного боку, можуть впливати на експресію *FT*, а з іншого – разом з FT можуть бути компонентами одного мультикомплексу, що запускає перетворення вегетативної АМС у флоральну.

Аналізуючи наведені факти можна зробити припущення, що індукція цвітіння у арабідопсису на довгому дні пов'язана з експресією двох основних генів *CONSTANS* (*CO*) і *FLORIGEN LOCUS T* (*FT*). Причому незалежно від того, який екологічний сигнал сприймається для індукції

цвітіння, включення і регулювання експресії *CO* і *FT* у відповідному шляху цвітіння незмінно зберігається [164, 183, 193].

Отже, різниця між КДР і ДДР мабуть полягає в тому, яким шляхом регулюються функції генів цвітіння, але як саме це відбувається у багатьох КДР, і тим паче ФПН рослин, ще належить з'ясувати.

Таким чином, дані та висновки, що були наведені, свідчать про те, що ініціація цвітіння у рослин здійснюється за рахунок складної генетичної регуляторної мережі, утвореної за рахунок взаємодії різних сигнальних шляхів, серед яких важливе значення належить гормональній системі.

1.3 Фітогормони – роль у регуляції росту і розвитку рослин

Ріст і розвиток усіх живих організмів визначається взаємодією між їх геномом та оточуючим середовищем. При цьому, кожна стадія життєвого циклу рослини регулюється рослинними гормонами. Тим часом, на відміну від тварин, які можуть врятуватися від суворих умов, рослини можуть вижити лише шляхом коригування різних біологічних дій, стикаючись з біотичними та абіотичними стресами. Отже, у них сформувалося складних систем сигналізації для реагування на зовнішні та внутрішні фактори для регулювання росту та розвитку за дії різних умов. Фітогормони відіграють критичну роль у цьому процесі.

Як правило, гормони синтезуються в низьких концентраціях і контролюють різні процеси розвитку протягом життєвого циклу рослини, починаючи від поділу, ідентичності клітин й їх диференціювання, а також узгодженого росту різних вегетативних та репродуктивних органів. В останні два десятиліття були виявлені біосинтетичні та основні сигнальні компоненти гормональної системи рослин [15, 219].

Тому, вивчення формування гормональної системи, є необхідним для подальшої розробки фундаментальних основ регуляції життя рослин і для створення на цій основі нових, високоефективних генотипів із заданими

гормональними характеристиками, що забезпечують отримання високоврожайних рослин, адаптованих до різних кліматичних умов регіонів.

Фізіологічні властивості фітогормонів. Ідентифіковано шість основних («класичних») груп фітогормонів – ауксини, абсцизова кислота (АБК), цитокініни (ЦК), етилен, гібереліни (ГК) та брасіностероїди (БС) [93]. Однак на теперішній час накопичено достатньо експериментальних даних, які розширюють систему фітогормонів, включаючи жасмонову та саліцилову кислоти, стріголактони [71, 72, 177, 274]. Крім того, деякі біологічно активні пептиди також є «ключовими гравцями» сигналізації у багатьох процесах життєдіяльності рослин [15, 93].

Ауксини функціонують головним чином у процесах, що пов'язані із подовженням стебла за рахунок регуляції росту клітин [202]. Індол-3-оцтова кислота (ІОК) є основним природним ауксином та одним із основних факторів росту рослин [15]. Ауксини грають подвійну роль в рослинах залежно від місця їх синтезу. Утворюючись верхівковими бруньками, вони сприяють росту та розвитку коренів, але пригнічують ріст бокових бруньок, зберігаючи апікальне домінування [241, 249]. Вони також стимулюють синтез етилену, поділ клітин та диференціювання [157, 201, 248].

Абсцизова кислота (АБК) – це рослинний гормон з інгібіторним ефектом, який відіграє важливу роль у пригніченні процесів проростання насіння та розпускання бруньок [106]. Незважаючи на те, що АБК є інгібітором росту, високий рівень цього гормону характерний для молодих тканин, які інтенсивно ростуть, що пов'язано з регуляцією транспірації і підтримки тургору замикаючих клітин продихів [111]. Вона також відома як рослинний гормон стресу і бере участь у реакції рослин на абіотичні стреси, такі як толерантність до холоду та посухи [107]. Вміст АБК в рослині має тенденцію до збільшення за стресових умов, що призводить до стимулювання різних фізіологічних процесів, які підвищують стрес-толерантність рослин [165]. Інші регуляторні функції абсцизової кислоти включають дозрівання ембріонів, поділ і подовження клітин,

індукцію і регуляцію спокою насіння [107, 139].

Цитокініни (ЦК) регулюють імунітет у рослин, модулюючи сигналізацію саліцилової кислоти і відіграють ключову роль у захисті від збудників різних хвороб та комах, а також підвищують толерантність до стресових умов посухи [118]. Вони разом з ауксинами регулюють поділ клітин і активують ріст сім'ядоль дводольних рослин [93, 287]. Окрім цього, встановлено, що цитокініни беруть участь у формуванні та розвитку бульб, є посередниками в регуляції світлом процесів розвитку рослин, регулюють вихід насіння і бульб деяких рослин зі стану фізіологічного спокою і їх проростання [57, 93]. Вважається, що кореневі кінчики є основним місцем синтезу цитокінінів [15]. Цитокініни використовуються в культурі тканин для стимулювання поділу клітин, утворення додаткових пагонів та ембріогенезу [117].

Етилен регулює різні зміни в рослин, що розвиваються, потовщення субапикальної зони стебла і зниження швидкості його подовження. Основна причина гальмування подовження стебла – це припинення або затримка мітозу в меристематичних зонах [38]. Цей гормон також сприяє росту або розширенню клітин, регулює стадії формування квітки та експресію статі. Синтез етилену рослинами вимагає наявності як ауксинів, так і червоного світла. Швидкість біосинтезу етилену прямо пропорційна концентрації ІОК [50]. Він також прискорює процеси дозрівання плодів, тому його можна використовувати в сільському господарстві для сприяння більш швидкому та рівномірному дозріванню плодів після збирання [15].

Гібереліни (ГК) відносять до гормонів з рістактивуючою активністю. Це пов'язано з тим, що вони, в основному, беруть участь у контролі та посиленні подовження стебел, збільшення листової пластинки, а також проростання насіння [93]. Їх використовують у суспензійних культурах для посилення росту клітин [117]. Показано, що представники цієї групи гормонів також підвищують активність багатьох ферментів, таких як α -амілаза, протеїназна рибонуклеаза, β -глюканаза та пентозанази, що

є ключовими у процесах виходу зі стану спокою та проростання насіння [15]. Існують також окремі дані, які свідчать про те, що гібереліни впливають на синтез нуклеїнових кислот [219].

Брасиностероїди (БС) – це відносно молода група класичних гормонів, що є природними полігідроксистероїдними сполуками. Їх було виявлено у багатьох рослинах, включаючи однодольні, дводольні та голонасінні [191, 217]. Брасінолід – найпоширеніша та біоактивна форма БС. Він регулює гени, що беруть участь у синтезі інших брасиностероїдів, а також у розрихленні клітинної стінки під час реакцій «кислого росту» [81]. Показано, що БС функціонують у синергізмі з ауксинами та додатково з гіберелінами у процесі стимулювання росту рослин, викликаючи подовження та поділ клітин [65]. Ці рослинні гормони також стимулюють синтез етилену, що, як виявилось, є причиною пригнічення видовження коренів [65, 191]. Інші фізіологічні процеси, на які впливають брасіностероїди, включають процеси фотосинтезу й старіння. Було виявлено, що представники цієї групи гормонів мають яскраво виражену антистресову дію. Але, на зміну балансу АБК, головного стресового гормону, брасінолід не має практично ніякого впливу [93].

Жасмонати – жасмонова кислота і її похідні інгібують проростання того насіння, що не знаходяться у стані спокою, але стимулюють проростання того, що знаходиться у цьому стані [72]. Показано, що жасмонати відіграють певну роль в процесах старіння. Це пов'язано з тим, що жасмонова кислота знижує експресію ядерних і хлоропластних генів, що кодують ферменти фотосинтезу, а також знижує вміст хлорофілу *b* в листках [259]. Певна роль жасмонатів була продемонстрована у процесах розмноження рослин. Так, жасмонова кислота і відповідні похідні жирних кислот можуть бути залучені для приваблення комах-запилювачів, а також можуть впливати на дозрівання соковитих плодів опосередковано, через вплив на синтез етилену [80].

Стриголактони – це більш вузькоспеціалізована група сигнальних

сполук рослин, що беруть участь у контролі розвитку. Вони, як компоненти кореневого ексудату, сприяють симбіотичній взаємодії між рослинами та ґрунтовими мікроорганізмами [274]. Стриголактони перешкоджають утворенню вторинних пагонів і сприяють утворенню бічних коренів і корневих волосків [71]. Це дає можливість рослині ефективно використовувати елементи мінерального живлення, наявні в навколишньому ґрунті. Крім цього, показано, що у рослинах-паразитах ці сполуки підвищують ефективність зараження рослини-господаря за рахунок того, що вони сприяють проростанню насіння рослини-паразита у безпосередній близькості до коренів відповідної рослини-господаря [71, 93].

Однак рослинні гормони виконують свої фізіологічні функції не окремо, а за рахунок взаємодії один з одним, утворюючи єдину складну систему регуляції фізіологічних процесів. Для забезпечення кожної форми ростового процесу є домінуючий гормон, а інші гормони супроводжують його. Так, регуляцію проростання насіння можна представити як домінування гібереліну, цитокініну або ауксину з низьким вмістом ендогенного інгібітору (АБК, етилен). Слід підкреслити, що різні групи гормонів можуть мати протилежний вплив на один й той же процес. Так, підвищення концентрації ауксину в одному органі рослини призводить до накопичення етилену і АБК в інших, що має місце при корелятивному інгібуванні, суть якого в тому, що гальмування росту одних органів забезпечує нормальне формування і ріст інших [258].

Таким чином, система фітогормонів є ключовою ланкою в регуляції практично всіх фізіолого-біохімічних процесів у рослин.

Участь рослинних гормонів у процесах цвітіння. Рослинні гормони складають основну сигнальну мережу, яка сприймає і трансформує зовнішні або внутрішні сигнали і перетворює їх у фізіологічні відповіді, впливаючи на розвиток рослин [219]. Гормони відіграють значну роль у флоральній індукції та диференціації органів квітки [94, 99].

Серед усіх груп фітогормонів особливе значення мають гібереліни

(ГК) у здатності індукувати цвітіння довгоденних рослин, що зростали за неіндуктивних умов короткого фотоперіоду. Основні молекулярно-генетичні аспекти гіберелінового шляху ініціації цвітіння арабідопсису були вже викладені раніше (див. розділ 1.2). Активне вивчення різних форм гіберелінів на процеси цвітіння у рослин виявило, що у різних видів різні гібереліни мають флоральну активність. Так, для *L. temulentum* показано, що за неіндуктивних умов (короткий день) саме ГК5 та ГК6 виконують роль мобільних флоральних сигналів «довгого дня», що рухаються з листка до АМС, де впливають на експресію генів ідентичності флоральної меристеми – FMI-генів [162]. У арабідопсису аналогічну роль відіграють ГК1 і ГК4 [51, 66, 103, 129]. У дослідженнях з *Olea europaea* було продемонстровано, що високий рівень ГК3, який є одним із гіберелінів з високою рістстимулюючою активністю, має інгібіторний ефект на ініціацію цвітіння. У той час, як накопичення ГК4, навпаки, стимулює цвітіння цієї рослини [245]. При цьому інші дослідження, виявили, що у деяких видів, наприклад, *Eustoma grandiflorum*, накопичення ГК3, навпаки, стимулює цвітіння [155].

У дослідах з ДДР арабідопсисом було показано, що за індуктивних умов (довгий день) гібереліни відіграють також важливу роль. Вони стимулюють транскрипцію генів, продукти яких, за сучасними уявленнями є компонентами «флорального стимулу» – *FT*, *TSF* та *SPL* [66, 207].

Слід зазначити, що ці окремі функції гіберелінів, з однієї сторони, як самостійних флоральних сигналів, а з іншої – як індукторів утворення компонентів «флорального стимулу», просторово розділені між АМС (у першому випадку) і листком (у другому випадку) [86, 207]. Більш того, принаймні для арабідопсису підтверджено, що кожен з цих двох функцій гібереліни виконують тільки за певних фотоперіодичних умов [51, 86, 103].

Таким чином, ГК є ваговою складовою гормональної системи регуляції флорального морфогенезу у ДДР,

Роль цитокінінів (ЦК) у фотоперіодичній регуляції цвітіння також

інтенсивно вивчалася багатьма дослідниками. Це ще один клас фітогормонів із підтвердженою роллю в модуляції часу цвітіння, принаймні у довгоденних рослин арабідопсиса та гірчиці білої (*Sinapis alba*) [62]. ЦК можуть викликати як інгібування, так і стимуляцію цвітіння.

Так, у дослідях з мутантами арабідопсису було виявлено, що мутація *atp1* збільшує вміст цитокінінів і серед багатьох інших ефектів призводить до раннього цвітіння [122]. Продемонстрована роль цих гормонів у фотоперіодичній індукції цвітіння, під час якої підвищується рівень ізопентенільних форм цитокінінів у листках, флоемному соку та АМС арабідопсису [88]. Показано, що екзогенне нанесення ЦК на АМС цих рослин стимулювало перехід до цвітіння за умов неіндуктивного короткого дня [57, 88]. За даними інших авторів [151, 265, 270] цитокініни викликали інгібування цвітіння рослин.

Вивчення молекулярного механізму флоральної індукції цвітіння цитокінінами показало, що він обходить експресію гена *FT* і діє, з однієї сторони, через активацію експресії *TSF*, а з іншої – через активацію експресії *SOC1* [90]. У ряді досліджень продемонстровано, що екзогенне нанесення цитокінінів АМС довгоденної рослини *S. alba* призводило до підвищення мітотичної активності, аналогічно до дії індуктивного довгого дня, та підвищення рівня експресії гена *SOC1* [62, 63]. Таким чином, обидва і цитокініни, і SaFT (гомолог FT арабідопсису) можуть бути невід'ємною частиною флорального стимулу у *S. alba* [62].

Спираючись на те, що ауксини регулюють численні процеси ембріонального та післяембріонального розвитку, можна припустити, що вони також можуть грати сигнальну роль у флоральній індукції [157, 202]. Ця гіпотеза частково підтверджується деякими фактами. У ряді робіт було встановлено, що ауксин, як ключовий компонент, залучається до індукції цвітіння, але саме низька концентрація ауксину, а не висока, може бути важливою для формування квітки [61, 198, 231]. Однак пізніше було виявлено, що локальне застосування ауксину може викликати цвітіння [225].

Крім того, відомо, що ауксини завдяки своєму транспорту по рослині генерують полярні потоки [249]. Таким чином, ауксини є відмінними кандидатами для перенесення інформації на великі відстані. Зокрема продемонстровано, що ауксини знаходяться у флоемному соку і, в поєднанні з іншими молекулами, можуть мати потенційну флоригенну активність [202].

Крім того, «ауксиновий ефект» є складовою реакції уникання тіні, яка сама по собі є фізіологічним сигналом, що індукує цвітіння [238]. А порушення будь-яких аспектів метаболізму ауксину у арабідопсису, включаючи біосинтез, полярний транспорт та сигналізацію, призводить до різкої затримки часу цвітіння [179, 199].

З іншої сторони, деякі дослідження з *Polianthes tuberosa*, *Pharbitis nil* і *Chrysanthemum morifolium* вказують на те, що ауксини діють як негативні регулятори флоральної індукції, так як стадія ранньої ініціації цвітіння у них співпадає зі зменшенням вмісту вільної ІОК [98, 151, 263]. Однак стабільно високий вміст ІОК під час процесу диференціації органів квітки означає, що для формування органів квітки і підтримки росту суцвіття необхідна присутність ІОК у певній концентрації [98, 151].

Деякі роботи також вказують на існування зв'язку між ауксиновим та гібереліновим сигналами у регуляції часу цвітіння, що було продемонстровано на гібереліновому мутанті *nana1* (*na1*) у *Pisum sativus*, який затримує цвітіння через дефект ауксинової регуляції біосинтезу гібереліну [95].

Підсумовуючі викладені факти, можна припустити, що ауксини, вірогідно, не можуть бути самостійним флоральним сигналом, що запускає ініціацію цвітіння, але їх певна концентрація є необхідною умовою для цього процесу, а їх участь у регуляції часу переходу до цвітіння опосередкована шляхом взаємодії з іншими фітогормонами. Незважаючи на те, що цей гормон може бути одним із компонентів мультикомплексного сигналу, що індукує цвітіння, дані про механізм впливу ауксину на ініціацію

цвітіння у рослин дуже обмежені, особливо у зв'язку з їх фотоперіодичною реакцією.

На відміну від інших гормонів, для АБК була запропонована роль «антифлоригенної» речовини, і тому вона у більшості досліджень розглядається як репресор цвітіння [183, 242]. АБК відіграє ключову роль у реакціях рослин на такі абіотичні стреси, як засолення, посуха та холод, а також служить регулятором росту [188]. Цей фітогормон, як вважають, є чудовим кандидатом на інтеграцію навколишніх абіотичних подразників із часом переходу до цвітіння. Харберд (2006.) та його колеги були одними з перших, хто детально вивчив цю інтегративну роль АБК у арабідопсису. Вони продемонстрували, що сольовий стрес діє за допомогою сигналінгу АБК і уповільнює розвиток рослин, подовжує вегетативний ріст через механізм, який залежить від DELLA, і призводить до пізнього цвітіння [125]. Автори також виявили взаємодію АБК-сигналінгу з фотоперіодичним та автономним шляхом, оскільки АБК бере участь у циркадно-годинниковій функції [124]. Крім того, було встановлено, що АБК може впливати на експресією *FLOWERING LOCUS C (FLC)* через АБК-зв'язуючий білок FCA (Flowering time control protein A), що діє у автономному шляху регуляції часу цвітіння [50, 211]. Ці останні два факти підтверджують те, що АБК може грати роль інгібітора цвітіння [56]. Разом з тим, у деяких фізіологічних експериментах було продемонстровано, що АБК також може індукувати цвітіння ряду короткоденних рослин [102, 203, 266]. Зокрема, у КДР *Pharabitis nil* екзогенна обробка АБК сприяє цвітінню, при цьому рівень ендогенного гормону досягає максимуму тільки наприкінці індуктивної довгої ночі [265]. А останні дані молекулярно-генетичних досліджень підтверджують можливу роль АБК у активації флоральних генів фотоперіодичного шляху [213, 274]. Так, у арабідопсису АБК виявляє функції позитивного регулятора цвітіння в умовах довгого дня, завдяки активації генів *FT* і *TSF* у лисках за цих фотоперіодичних умов [214]. На підтримку цієї ідеї деякі дослідники вивчали реакцію мутантів арабідопсису

ABA1 та *ABA2*, що мають дефекти на різних стадіях біосинтезу АБК до дії різної тривалості фотоперіоду [56, 213]. Авторами було показано, що у цих мутантів відбувалась затримка цвітіння на довгому дні, але не змінювався час переходу до цвітіння на короткому дні [56, 213].

З іншої сторони, були виявлені факти, які свідчать про те, що АБК може бути задіяна у регуляції цвітіння через її накопичення у АМС. При цьому генетичні дані, отримані на мутантах арабідопсису, продемонстрували, що негативна роль АБК у цвітінні здійснюється через регуляцію гену *SOC1* [214].

Таким чином, незважаючи на гальмівну дію щодо цвітіння деяких видів рослин, у окремих видів рослин АБК або не впливає на ці процеси, або навіть стимулює їх, і тому, імовірно, вона не може мати загальної функції трансмісивного репресора цвітіння.

Фітогормони, такі як саліцилова кислота [252], етилен [49] та жасмонати [80, 259], також можуть виступати в ролі флоральних сигналів. Брасиностероїди, як показано у ряді досліджень, можуть брати участь в автономному шляху, а також разом з гіберелінами діяти у фотоперіодичному шляху контролю часу цвітіння [81, 99].

Отже, останні молекулярні дослідження окреслюють більш точну роль деяких гормонів у флоральному морфогенезі та розкривають способи їх взаємодії з вже відомими шляхами індукції цвітіння. У широкому розумінні ці дослідження вказують, по-перше, на те, що у індукції цвітіння задіяні і листки і АМС, а на ці процеси у них впливає кілька гормональних сигналів. По-друге, вірогідно, що ці різні гормональні сигнали можуть бути взаємопов'язаними і координуються на транскрипційній активації невеликої кількості генів, що є флоральними інтеграторами. По-третє, хоча різні рослинні гормональні шляхи беруть участь у регуляції процесу переходу до цвітіння, роль ГК, мабуть, є найбільш домінуючою, але не абсолютною [94, 156, 195].

Таким чином, багатокomпонентна гормональна система бере участь

в управлінні ростовими та формотворчими процесами рослин, в реалізації генетичної програми росту і розвитку. В онтогенезі в окремих органах і в цілій рослині забезпечуються певні градієнти гормонів, співвідношення активаторів та інгібіторів процесів, що, в кінцевому підсумку, формує певний гормональний статус. Цей статус забезпечується в рослині за рахунок синтезу нових «порцій» гормону, інактивації, транспорту гормону, спільної дії різних гормонів, що в результаті призводить до прояву або пригнічення певних функцій, зокрема ростових процесів і регуляції переходу до цвітіння.

1.4 Ізогенні за генами *E* лінії сої як модель для вивчення процесів росту розвитку рослин

Соя є однією з важливих олійних і білкових культур в світі, що виступає головним джерелом рослинного білка для виробництва продуктів харчування, кормів для тварин і промислових цілей.

Генетичний контроль часу цвітіння у сої використовується в класичних селекційних програмах протягом багатьох років і необхідний для ефективного продукційного процесу різних сортів в специфічних кліматичних умовах і у різних регіонах вирощування сої. У зв'язку з цим, за останні роки багато уваги приділяється вивченню генетичного контролю переходу сої до цвітіння [3].

Як описано вище (див. розділ 1.2), процес переходу до цвітіння знаходиться під генетичним контролем, який здійснюється через безліч шляхів, що запускаються різними екзогенними і ендогенними факторами. Однак всі ці шляхи передачі стимулу цвітіння, так чи інакше, сходяться до «флоральних інтеграторів» – генів *FT* і *SOC1*, а також до FMI-генів – *AP1*, *AP3*, *AG* або *LFY*, які контролюють розвиток органів квітки. Аналогічні гени були ідентифіковані в геномах рослин рису, пшениці, гороху, томатів і багатьох інших видів [244]. Соя також не є винятком. У неї ідентифіковано

декілька природних генетичних систем, що контролюють тривалість періоду до цвітіння і дозрівання. До них відносять систему генів *E* («локуси дозрівання») – від *E1* до *E10* [59, 68, 75, 83, 85, 185, 218, 286], ген *JUVENILE (J)* [178] та гени *FLOWERING LOCUS T (GmFT)* [167].

Серед них клоновано або ідентифіковано сім генів (*E1, E2, E3, E4 E9, E10* та *J*). Також для деяких з них встановлено відповідну функцію у регуляції переходу до цвітіння. Так, з'ясовано, що *E1* є специфічним для бобових фактором транскрипції, який функціонує як репресор цвітіння і може затримувати час переходу до цвітіння сої за умов довгого дня [273]. Ген *E2 (GmGla)* бере участь у «циркадному годиннику» і шляху регуляції часу переходу до цвітіння [261]. Показано, що цей ген є гомологом гена *GIGANTEA* арабідопсису [260]. Його рецесивний алель *e2* також має фенотип раннього цвітіння, але локус *E1* має більший вплив на цвітіння, ніж локус *E2* [243, 278]. Однак, на відміну від гену *GI* арабідопсису, що бере участь у каскадному механізмі індукції цвітіння за умов довгого дня, *E2* сої затримує цвітіння за цих умов за рахунок інгібування експресії гена *GmFT2a* [185]. За останніми даними було продемонстровано, що геном *GmFT2a* виявився *E9* локус [286]. Показано, що обидва гени *E3 (GmPhyA3)* і *E4 (GmPhyA2)* є генами фітохрому А (гомологи *PHYA* арабідопсису) які реагують на різне співвідношення червоного та далекого червоного світла в умовах довгого дня [84, 243]. Нещодавно ген *E10* був ідентифікований як *GmFT4*, активність якого, як було показано, регулюється геном *E1* [218]. В. Samanfar та ін. (2016) продемонстрували, що *e10* сприяє ранньому цвітінню; однак цей гаплотип видається рідкісним, а механізми, за допомогою яких він прискорює цвітіння, ще не відомі [218]. Також у ході молекулярно-генетичних досліджень у сої був ідентифікований ген *GmFT5a*, як ключовий, що регулює час цвітіння сої [167]. Показано, що гени *E9 (GmFT2a)* та *GmFT5a* відіграють резервну роль у процесах цвітіння через експресію FMI-генів в умовах, коли інші ініціатори цвітіння не експресуються [197]. Ген *J (GmELF3)* спочатку розглядався лише як локус

e6, рецесивний алель якого викликає затримку ювенільної фази [68, 96]. Але у ході подальших молекулярно-генетичних досліджень встановлено, що він є ортологом *EARLY FLOWERING 3 (AtELF3)* арабідопсису [280]. Білок J фізично асоціюється з промотором *E1*, знижуючи його транскрипцію, і знімає репресію двох важливих флоральних генів *GmFT (GmFT2a, GmFT5a)*, що ініціює цвітіння за умов короткого дня [178]. Решта *E* локусів сприяють ранньому цвітінню за умов довгого дня і гени, що кодують їх, ще неідентифіковані.

У ряді молекулярно-генетичних досліджень у сої були виявлені інші ортологи генів цвітіння арабідопсису, такі як *GmCOL* [272], *GmSOC1* [196] та *GmCRY* [284], та багато інших генів, що контролюють час цвітіння сої [152].

Дослідження фенотипічного прояву *E*-генів показали, що вони контролюють тривалість вегетації і фотоперіодичну реакцію сої, в тій чи іншій мірі регулюючи початок індукції цвітіння. Так, ген *E1* подовжує вегетативну фазу (сходи–цвітіння) на 19-23 доби як при 16-годинному, так і при більш довгому дні, при цьому не впливає на тривалість генеративної фази (цвітіння–дозрівання). Тому рослини з генотипом *Ele3e4* є пізноквітучими, але не подовжують період вегетації при подальшому просуванні в північні широти з більш тривалим фотоперіодом [4, 59, 84]. У той же час, гени *E2* і *E5* подовжують вегетативну фазу на 16-годинному дні на 6–13 і 3–7 діб, а генеративну – на 5–6 і 15–16 відповідно [185]. Гени *E3* і *E4* обумовлюють реакцію на фотоперіод під час вегетативної фази, подовжуючи її на 30 діб на 20-годинному дні, а при скороченні фотоперіоду до 16 годин і менше їх ефект поступово знімається [216].

За відсутності експресії генів фотоперіодичної чутливості (рецесивний стан генів *e1–e10*) індукція цвітіння починається приблизно з фази 2–3 трійчастого листка (в залежності від сорту) за умов будь-якої тривалості дня, що є достатньою для нормального ходу фотосинтезу [76,

254, 286]. Саме за рахунок цього лінії і сорти сої з рецесивним станом *E*-генів є нечутливими до тривалості фотоперіоду і зацвітають в одні і ті ж терміни за умов як короткого, так і довгого дня. Тобто, рецесивний стан усіх, або окремих генів *e1-e10* визначає фотоперіодичну нейтральність сої. Крім того показано, що за тривалості фотоперіоду менше ніж 13,5 години розглянуті домінантні *E* гени (*E1-E10*) не експресуються [4, 85]. Тому у рослин період до цвітіння за цих фотоперіодичних умов становить близько 35–38 діб, незалежно від станку окремих генів *E* та їх комбінації.

Отже, *E*-гени грають дуже важливу роль в механізмі ініціації цвітіння, що запускається під дією індуктивного фотоперіоду. З огляду на той факт, що цей регуляторний шлях тісно переплетений з іншими шляхами, які запускаються як ендогенними, так і екзогенними факторами, можна припустити, що *E*-гени можуть безпосередньо або опосередковано взаємодіяти з гормональною і автономною системами, здійснюючи контроль переходу сої до цвітіння. Крім того, на сьогоднішній день досить актуальним залишається питання про зв'язок генів фотоперіодизму сої з протіканням фізіолого-біохімічних процесів, зокрема ростових, і формуванням фітогормонального балансу рослин за різних фотоперіодичних умов.

Ізогенні лінії сої мають однаковий генотипу сорту, але розрізняються за станом окремих генів *E*. Тому вони можуть бути моделлю для вивчення генетичного контролю фізіолого-біохімічних процесів фотоперіодичної реакції сої.

Таким чином, можна зробити висновок, що під впливом зовнішніх і внутрішніх факторів здійснюється регуляція росту та розвитку рослин. Причому дія зовнішніх сигналів, зокрема фотоперіоду, може здійснюватися як безпосередньо, так, і опосередковано, через активацію або інгібування внутрішніх регуляторних систем, до яких належать фітогормони. У свою чергу гормональна регуляторна сітка дуже тісно переплетена

з фотоперіодичним шляхом регуляції переходу. Тобто, так чи інакше, фактори, що регулюють розвиток рослин, взаємопов'язані і така складна система знаходиться під генетичним контролем.

Висновки до розділу 1

1. З'ясовано, що у результаті досліджень у період з 20-х років ХХ століття і дотепер досить детально досліджені окремі вагомні аспекти фізіологічного біохімічних, молекулярно-генетичних та фітогормональних механізмів регуляції переходу рослин до цвітіння за різного фотоперіоду.
2. Були сформульовані гормональна теорія розвитку рослин, надалі теорія «флоригена» (М. Х. Чайлахян), концепція системної регуляції цвітіння (Ж. Берньє, Ж.-М. Кіне і Р. Сакс), трофічні (метаболічні) закономірності фотоперіодизму рослин (В. С. Цибулько). Показано, що був відкритий «флориген», постульований М. Х. Чайлахяном як бікомпонентний фітогормон, який являє собою комплект білків FT-FD. Встановлено, що цей комплекс є ключовим у ініціації флорального морфогенезу рослин.
3. Не дивлячись на вагомні успіхи у дослідженні біологічної природи фотоперіодизму, до нині залишається не з'ясовані механізми які зумовлюють те, що довгоденні рослини швидше переходять до цвітіння на довгому дні, короткоденні, навпаки, на короткому, а фотоперіодично нейтральні рослини зацвітають одночасно за різної тривалості фотоперіоду. Зокрема, наразі не до кінця виявлена роль фітогормонів у регуляції переходу до цвітіння рослин різних фотоперіодичних груп рослин, а також роль зв'язку генетичної та фітогормональної регуляції у цьому процесі.
4. Одним із можливих шляхів з'ясування зв'язку генетичної і гормональної регуляції розвитку рослин за різної тривалості фотоперіоду є використання ліній, ізогенних за генами фотоперіодичної чутливості. Такою моделлю можуть бути ізогенні за генами *E* лінії сої культурної

(*Glycine max* (L.) Merr.) Ці лінії несуть гени E у рецесивному i / або домінантному стані (e / E) і, залежно, від цього, по-різному реагують за зміною темпів розвитку на вплив тривалості фотоперіоду.

5. Викладене обумовлювало доцільність вивчення ролі фітогормонального статусу у ізогенних за генами E ліній сої (*Glycine max* (L.) Merr.) у регуляції росту і розвитку за різного фотоперіоду.

РОЗДІЛ 2

МАТЕРІАЛ, УМОВИ І МЕТОДИ ПРОВЕДЕННЯ ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1 Рослинний матеріал

У якості об'єктів дослідження використовували ізогенні за генами *E* лінії сої (*Glycine max* (L.) Merr.), які були створені у генофоні сорту Clark. Як було вказано вище, ці гени визначають фотоперіодичну чутливість рослин і впливають на тривалість окремих фаз вегетаційного періоду за певних фотоперіодичних умов. Використовували ізолінії, що мають один або усі з трьох генів *E* (*E1/e1*, *E2/e2*, *E3/e3*) у домінантному стані та ізолінію, що має усі три гена *E* у рецесивному стані. Ці гени та їх комбінація визначають фотоперіодичну чутливість ізогенних ліній сої. Генотипи ізоліній за генами *E*, що були використані у дослідженні, наступні – *E1E2E3*, *E1e2e3*, *e1E2e3*, *e1e2E3*, *e1e2e3*.

Ми використовували ізогенні лінії у якості об'єктів дослідження виходячи з наступних міркувань.

По-перше, у багатьох дослідженнях було проведено вивчення ростових процесів та фітогормонального балансу у різних сортів сої [255, 255, 271, 283]. У цих і деяких інших роботах було показані сортові відмінності у протіканні ростових процесів у рослин сої та загальні зміни вмісту гормонів за певних фотоперіодичних умов. Однак за результатами дослідів з сортами дуже некоректно робити висновки щодо фенотипового прояву тих чи інших певних генів на рівні фізіолого-біохімічних процесів. На нашу думку, можлива участь конкретних генів у регуляції росту, розвитку й інших процесів життєдіяльності у рослин можна виявити у дослідженнях з використанням у якості модельних об'єктів майже ізогенних ліній (near isogenic lines – NILs). Вони мають мінімальні розбіжності у генотипі, тобто за однакового генотипу сорту, у генофоні якого вони створені, вони відрізняються тільки за станом окремих генів (домінантний і/або

рецесивний), що детермінують певну ознаку. З цієї причини майже ізогенні лінії повної мірою відповідають правилу єдиної відмінності – одному з основних правил проведення досліджень [11]. Тому, якщо виявити відмінності між досліджуваними NILs за тими чи іншими показниками процесів життєдіяльності, то можна зі значною часткою ймовірності робити висновки щодо можливої участі генів, за якими різняться NILs, у детермінації тих чи інших фізіолого-біохімічних процесів, що є дуже важливим для розширення існуючих уявлень щодо їх генетичної регуляції.

По-друге, показано, що фотоперіод є одним з провідних чинників середовища, які визначають інтенсивність процесів росту і темпів розвитку рослин. Для сої показано, що гени *E*, які впливають на темпи розвитку, відіграють дуже важливу роль в механізмі ініціації цвітіння, який запускається під дією індуктивного фотоперіоду [209, 273, 284, 286]. З огляду на той факт, що цей регуляторний шлях тісно переплетений з іншими шляхами флоральної індукції [193], можна припустити, що гени *E* можуть безпосередньо або опосередковано взаємодіяти з гормональною та автономною системами, здійснюючи контроль переходу сої до цвітіння.

По-третє, вибір у якості модельних об'єктів ізогенних за генами *E* ліній сої був пов'язаний з тим, що ці гени визначають темпи розвитку, тобто тривалість фази сходи-цвітіння та цвітіння-дозрівання насіння. Це у свою чергу впливає на тривалість вегетаційного періоду та формування врожаю. Відомо, що ці ознаки багато в чому визначають розповсюдження сої за зонами вирощування, адаптивність, стійкість до біотичних та абіотичних факторів середовища, продуктивність та якість насіння [254, 283, 285]. З цієї точки зору знання фізіолого-біохімічних механізмів, зокрема фітогормонального балансу, за допомогою яких реалізуються фенотипові ефекти генів *E*, важливо для використання в селекції сої на адаптивність та продуктивність.

Насіння ізогенних ліній сої для наших досліджень було люб'язно надано Національним центром генетичних ресурсів рослин України.

2.2 Умови вирощування рослин

Дослідження проводили у польових умовах у 2006–2012 рр. на експериментальній ділянці кафедри фізіології та біохімії рослин Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна, що знаходиться на території ботанічного саду університету.

Грунт ділянки – чорнозем опідзолений важкосуглинковий. Основні характеристики ґрунту: рН водної витяжки – 6,7, вміст нітратів – 41,16 мг/кг ґрунту, валового азоту – 0,21 %, фосфору – 0,12 %, вміст гумусу – 3,7 %, калію – 2,8 %.

Сівбу проводили в оптимальні строки для теплолюбних культур у зоні східного Лесостепу України – I-II декада травня. Кожну лінію вирощували у чотириразовій повторності на ділянках 1 м² з міжряддям 30 см. В період вегетації у посівах регулярно знищували бур'яни і, за необхідності, поливали та робили підживлення нітроамофоскою разом з поливом у перерахунку 15 кг/га NPK (NPK₁₅).

При вивченні впливу тривалості фотоперіоду на ріст, розвиток, вміст та активність різних фітогормонів ізолінії вирощували за умов природного довгого дня (на широті Харків, 50 °пн.ш., від 15 до 16 годин впродовж періоду вегетації рослин) від сходів до фази 3-го справжнього листка. Починаючи з цієї фази частину рослин кожної лінії залишали для вирощування на довгому дні, а другу частину піддавали впливу штучно скороченого короткого (9 годин) дня. Короткий фотоперіод створювали шляхом затемнення рослин світлонепроникними камерами з 17 години попереднього дня до 8 години наступного дня. Тривалість впливу коротким фотоперіодом складала 14 днів.

2.3 Методи спостереження і обліку

Фенологічні спостереження. У польових дослідженнях протягом вегетаційного періоду рослин – відмічали дати настання фенологічних фаз – сходи (Ve), утворення першого справжнього листка (V1), утворення

третього справжнього листка (V3), повного цвітіння (R2). За цими даними розраховували показник темпу розвитку рослин, який виражається у днях від сходів до повного цвітіння ($V_e - R2$) [4, 255].

Морфологічні показники. Протягом вегетації рослин за різних фотоперіодичних умов визначали висоту головного пагону, динаміку формування сухої маси рослин, кількість та площу листків. Площу листків визначали прискореним методом визначення площі листкової поверхні сільськогосподарських культур із використанням сканера і програми «APFill Ink&Toner Coverage Meter» [5]. На основі цих показників розраховували асиміляційні індекси [140]:

1) відносну швидкість росту (relative growth rate – RGR) за формулою: $RGR \text{ (мг / дні)} = (\ln W_2 - \ln W_1) / (t_2 - t_1)$, де W_1 й W_2 – суха маса рослини (мг) у моменти часу t_1 і t_2 (дні);

2) швидкість нет-асиміляції (net assimilation rate – NAR) за формулою: $NAR \text{ (г / м}^2 \text{ за добу)} = (1/LA) \times (dW/dt)$, де LA (leaf area) – це площа листка (м^2) а dW/dt – це зміна сухої маси рослини (г) на одиницю часу (добу);

3) продуктивність площі листка (leaf area ratio – LAR) за формулою: $LAR \text{ (м}^2 \text{ / кг)} = (dLA/dt) / (dW/dt)$, де dLA/dt – зміна площі листків (LA) на рослині (м^2) за певний проміжок часу (дні), а dW/dt – зміна сухої маси рослини (кг) за той же проміжок часу (дні);

4) питому листкову поверхню (specific leaf area – SLA) розраховували як відношення загальної площі усіх листків (м^2) до їх загальної сухої маси (кг) з однієї рослини;

5) відносну вагу листків (leaf weight ratio – LWR) розраховували як масову долю листків від загальної маси рослини (г / г).

2.4 Методи визначення вмісту і активності фітогормонів

Для визначення вмісту та активності фітогормонів використовували треті зверху трійчасті листки та апікальні меристеми стебел, які відбиралися

у 25–30 рослин кожної лінії обох дослідних груп протягом вегетації рослин одночасно за довгого і короткого фотоперіоду: в день початку дії коротким фотоперіодом (фаза третього трійчастого лиска – V3), через 7 та 14 днів після початку його дії. Органи рослин загортали у вологу тканинну серветку і фіксували у сушильній шафі при 120 °С протягом 30 хвилин. Рослинний матеріал розмелювали на лабораторному млині й перед проведенням аналізів висушували до постійної ваги.

Визначення вмісту і активності фітогормонів.

Екстракцію, очищення та ідентифікацію гормонів проводили відповідно до методики Савинського і співавт. [22]. Для розподілу фітогормонів (АБК і ІОК) використовували силікагелеві пластинки (Silica gel 60 UV254) фірми «Merck Chemicals» (Німеччина). Гормони на хроматограмі ідентифікували за положенням мітчиків-стандартів АБК і ІОК (фірма Sigma-aldrich, США) при УФ світлі з довжиною хвилі 254 нм. Аналіз і обробку хроматограм (розрахунок вмісту гормонів в мкг/мл) проводили з використанням програмного забезпечення «TotalLab 1.10» компанії Nonlinear Dynamics (Великобританія) [20]. Після розподілу хроматографічні зони дослідних проб АБК та ІОК, що відповідали відповідним мітчикам-стандартам, елюювали 96%-м етанолом. Отримані елюати використовували для визначення активності гормонів методом біотестів – АБК за інгібуванням проростання насіння гірчиці білої (*Sinapis alba* L.); ІОК за приростом відрізків колеоптилів етиольованих проростків пшениці [21]. Вміст ГК визначали у первинному екстракті фітогормонів методом біологічної проби за приростом гіпокотилів гороху сорту Модус [21]. Рістконцентраційну криву будували з використанням стандартних ГК4 («Serva», Німеччина) з різною концентрацією.

Вміст гормонів (ГК, АБК, ІОК) виражали в мкг / г сухої маси рослинного матеріалу, а їх активність – в % до контролю (замість витяжки гормонів у відповідному біотесті у контроль додавали дистильовану воду).

Усі біохімічні аналізи проведені у дво-триразовій повторності.

Результати оброблені статистично з використанням стандартних статистичних методів і програмного забезпечення «Microsoft Office Excel 2003». Статистичну значущість різниці по варіантах оцінювали за найменшою істотною різницею ($HIR_{0,05}$) методом однофакторного дисперсійного аналізу. В таблицях і на рисунках наведені середні значення та їх стандартні відхилення.

РОЗДІЛ 3

РІСТ І РОЗВИТОК ІЗОГЕННИХ ЗА ГЕНАМИ *E* ЛІНІЙ СОЇ ЗА РІЗНИХ ФОТОПЕРІОДИЧНИХ УМОВ

3.1 Темпи розвитку рослин

Фенотипові прояви ефектів генів *E* на швидкість переходу рослин сої до фази цвітіння досліджені достатньо широко [4, 59, 84, 185, 216]. Однак, як правило, ефекти цих генів на тривалість вегетативної фази були обґрунтовані тільки з використанням закономірностей функціонування генетичної системи, спираючись на фенологічні дані [186].

На даний час виявлені основні фенотипові прояви ефектів цих генів на тривалість фаз онтогенезу сої, а також інтенсивно досліджуються молекулярно-генетичні механізми експресії цих генів за різної тривалості фотоперіоду [167, 197, 218, 243, 260, 278]. Однак переважна більшість досліджень була спрямована на вивчення процесів, які відбуваються впродовж цвітіння і пов'язані з формуванням врожаю [123, 246, 254, 255, 283, 285]. Разом з тим, отримані дані не дозволяють розкрити можливий вплив алельного стану цих генів (домінантний / рецесивний) на фізіолого-біохімічні процеси, через які вони опосередковано можуть здійснювати регуляцію темпів розвитку рослин.

На нашу думку, такі підходи є недостатніми для з'ясування механізмів реалізації ефектів генів *E* на розвиток сої. Вірогідно, розширення існуючих уявлень про такі механізми у певній мірі можливе за рахунок дослідження імовірної участі генів *E* у детермінації фізіолого-біохімічних процесів, що здійснюють регуляцію росту та розвитку рослин сої.

Нами у польових дослідях протягом 2006–2012 років було проведено вивчення впливу генів *E* на темпи розвитку ізогенних ліній сої, що різняться за станом цих генів (домінантний/рецесивний) [39, 41]. У таблиці 3.1 наведені середні за роки досліджень результати. У різні роки досліджень

тривалість вегетативної фази (сходи–цвітіння) варіювала у всіх досліджуваних ліній залежно від метеорологічних умов. Однак, незалежно від них, проявились загальні закономірності у процесі розвитку рослин залежно від їх генотипу за *E*-генами.

Аналіз одержаних даних показав, що тривалість фази сходи-цвітіння досліджених ліній залежала від їх генотипу за *E*-генами. Відомо, що соя за своїм походженням належить до рослин короткого дня і її чутливість до тривалості фотоперіоду контролюється системою генів *E*. Тому, за довгого фотоперіоду, який є неіндуктивним для короткоденних рослин, спостерігалася різниця між ізогенними лініями за тривалістю вегетативної фази (*Ve* – *R2*) [39, 41].

Таблиця 3.1

**Тривалість періоду сходи–цвітіння (*Ve*–*R2*) ізогенних за генами *E*
ліній сої сорту Clark за різної тривалості фотоперіоду,
(середнє за 2006–2012 роки)**

Генотип лінії	Сходи–цвітіння (<i>Ve</i> – <i>R2</i>), за фотоперіоду, дні*			Фотоперіодична реакція рослин
	16 годин	9 годин	± до 16-годинного дня	
<i>E1E2E3</i>	54,3 ± 0,2	43,2 ± 0,2	-11,1*	Короткоденна
<i>E1e2e3</i>	64,5 ± 0,5	48,7 ± 0,2	-15,8*	Короткоденна
<i>e1e2E3</i>	50,0 ± 0,2	46,8 ± 0,1	-3,2	Нейтральна
<i>e1E2e3</i>	46,0 ± 0,3	44,2 ± 0,2	-1,8	–//–
<i>e1e2e3</i>	45,3 ± 0,3	44,8 ± 0,3	0,5	–//–

Примітка. * – різниця між лініями за тривалістю фази на довгому і короткому дні статистично значуща при $P \leq 0,05$.

Так, лінії з домінантними алелями *E*-генів у генотипі (один або усі три) зацвітали пізніше за умов 16-годинного фотоперіоду, ніж лінії з рецесивними алелями цих генів [39]. При цьому різниця між лініями за цією ознакою залежала від того, які з наявних у генотипі *E*-генів були домінантними чи / або рецесивними. Найпізніше цвітіння наступало у лінії *E1e2e3*. У неї на довгому дні перехід до цвітіння відбувався у середньому на 15,8 днів пізніше, ніж на короткому дні. Лінія з усіма домінантними алелями (*E1E2E3*) теж виявилась достатньо чутливою до довгого фотоперіоду і зацвітала на довгому дні у середньому на 11,1 днів пізніше, ніж на короткому. Це можна пояснити тим, що *E1* ген є найсильнішим репресором цвітіння серед усіх генів *E* за дії довгого фотоперіоду [240].

Набагато меншою чутливістю до тривалості фотоперіоду характеризувалися лінії, що мали в генотипі тільки один з домінантних генів *E2* (лінія *e1E2e3*) чи *E3* (лінія *e1e2E3*). У цих ліній вегетативна фаза на довгому дні подовжувалася всього на 2–3 доби, у порівнянні з її тривалістю на короткому дні.

Найменш чутливою до зміни фотоперіоду виявилася лінія з усіма рецесивними алелями *E*-генів – *e1e2e3*, цвітіння якої за довгого дня відбувалось у ті ж строки, що і за короткого (різниця в середньому по роках склала 0,5 днів).

Таким чином, генотипи з домінантним *E1* алелем є найбільш чутливими до зміни тривалості фотоперіоду, а з *E2* та *E3* алелями – найменш чутливі [39]. Отримані нами дані, що наведені у таблиці 3.1, співпадають з літературними стосовно впливу окремих генів *E* на тривалість вегетативної фази. Вони підтверджують, що в умовах тривалого фотоперіоду (16 годин) алель *E1* (лінія *E1e2e3*), у порівнянні з *e1* алелем (лінія *e1e2e3*), викликає затримку цвітіння у середньому на 19 днів. *E2* алель (лінія *e1E2e3*) подовжує вегетативну фазу, у порівнянні з *e2* алелем (лінія *e1e2e3*), менш ніж на 2 дні, а *E3* алель (лінія *e1e2E3*), у порівнянні з *e3* алелем (лінія *e1e2e3*), затримує цвітіння на 4 доби [59, 84, 185]. Разом з тим,

наявність усіх трьох домінантних генів E у генотипі не призводить до максимальної затримки цвітіння на довгому дні, бо у лінії $E1E2E3$ у порівнянні з лінією $e1e2e3$ вегетативна фаза подовжується за цих умов на 11 днів (табл. 3.1).

Отже, отримані результати свідчать про суттєву різницю за темпами розвитку у досліджуваних ліній залежно від стану (домінантний і / або рецесивний) трьох генів E ($E1/e1$, $E2/e2$, $E3/e3$) у генотипі [39]. На підставі отриманих даних ізогенні лінії сої за швидкістю переходу до цвітіння (у міру збільшення періоду сходи-цвітіння) можна розташувати наступним чином: $E1e2e3 > E1E2E3 > e1e2E3 > e1E2e3 > (\text{або } \geq) e1e2e3$.

Таким чином, результати польових дослідів показали, що темпи розвитку досліджуваних ізогенних ліній сої визначаються станом генів E – домінантний і/або рецесивний. При цьому нечутливість до тривалості дня обумовлюється у окремих лініях усіма рецесивними генами, у інших – декількома, іноді навіть одним. За нашими даними, найбільш пригнічуючий ефект на розвиток рослин сої на довгому дні має ген $E1$ [39]. Це підтверджується тим, що $E1$ є найсильнішим репресором цвітіння серед всіх E -генів [273].

Аналіз одержаних результатів дає підставу припустити, що тривалість фази сходи-цвітіння ($Ve-R2$) визначається не самим по собі станом окремих генів E , а взаємодією цих генів, залежно від їх алельного стану.

Одержані нами результати підтверджують літературні дані і доповнюють їх встановленою різницею за темпами розвитку досліджуваних ліній залежно від фотоперіодичних умов та реакції на ці умови генотипу ліній.

3.2 Ростові процеси

Дослідженні росту, розуміння та уявлення про нього як кількісного процесу, що супроводжується збільшенням маси, розміру і об'єму того чи

іншого органу або всієї рослини, дозволяє виявити його залежність від факторів навколишнього середовища, а також від внутрішніх факторів, що обумовлюють та регулюють процеси росту [24, 32].

У ряді досліджень раніше було показано, що ростові процеси, їх інтенсивність та динаміка за різних екологічних умов пов'язані з онтогенетичними змінами трофічних і гормональних процесів, а також з фотосинтезом [10, 52, 121]. На теперішній час накопичено багато даних щодо молекулярно-генетичних механізмів регуляції морфофізіологічних процесів, що характеризують певні складові росту [15]. Однак ці дослідження переважно проводяться на модельному об'єкті арабідопсисі [6].

У сої також активно досліджувалися ростові процеси залежно від фотоперіодичних умов, але переважна кількість робіт була проведена з сортами [254, 255, 283, 285]. Отримані дані, безумовно, є важливими для поглиблення існуючих уявлень про генетичну регуляцію ростових процесів. Разом з тим, ці дані є недостатніми для виявлення ролі конкретних генів, а не тільки генотипу у цілому, в регуляції ростових процесів.

Окрім цього слід зазначити, що генетичний контроль *E*-генами темпів розвитку – швидкість переходу від вегетативної до генеративної фази (тривалість періоду сходи-цвітіння), вірогідно, може реалізовуватись опосередковано, через участь цих генів у детермінації біосинтетичних процесів, що лежать в основі росту [285]. Однак можлива роль цих генів в регуляції інтегрального фізіологічного процесу, яким є ріст рослин, дотепер досліджена ще недостатньо.

Тому вивчення цього питання у дослідях з ізогенними за генами *E* лініями сої, на нашу думку, є доцільним і може поглибити розуміння зв'язку між станом окремих генів *E* і процесами росту сої.

У зв'язку з викладеним вище нами було проведене дослідження динаміки морфометричних показників, таких як висота рослини та кількість листків у ізогенних ліній сої, що різняться за станом генів *E*.

Висота рослин і кількість листків. Для рослин характерним

є корелятивний ріст органів і тканин, що в деякій мірі відображається у розмірах, кількості і масі окремих органів. У зв'язку з цим ми проаналізували динаміку висоти рослин і кількості листків у досліджуваних ізогенних ліній. Динаміку ростових процесів визначали за наступною схемою. Лінійний ріст (показник – висота рослин) та кількість листків визначали до початку дії коротким фотоперіодом, а потім через 7 та 14 днів протягом його дії, одночасно з визначенням цих показників на довгому дні [39].

Результати дали змогу виявити загальні закономірності у ростових процесах, які не залежали від тривалості фотоперіоду та генотипу ліній за *E*-генами (табл. 3.2, 3.3) [7, 39].

За умов як довгого, так і короткого дня у всіх ліній протягом досліду (0–14 днів) відбувалося збільшення висоти рослин (табл. 3.2) і кількості листків на рослині (табл. 3.3). У цьому проявляється загальновідома закономірність онтогенетичних змін ростових процесів у рослин на етапі вегетативної фази [25].

Разом з тим, одержані результати свідчать про значний вплив короткого фотоперіоду на ростові процеси [39, 46]. При цьому характер змін був односпрямований у всіх ліній, незалежно від алельного стану в генотипі генів *E* і проявлявся у тому, що і висота рослин (табл. 3.2), і кількість листків на рослині (табл. 3.3) за умов короткого дня були меншими, ніж за умов довгого дня.

Ми розраховували також приріст стебла у висоту протягом 14 днів у процентах до висоти на початку досліду (%-не збільшення). Аналогічно ми розраховували приріст листків протягом 14 днів. Результати показали, що у всіх ліній в умовах короткого фотоперіоду (9 годин) приріст стебла і листків був значно меншим ніж в умовах довгого (16 годин) (табл. 3.2, 3.3). Інтенсивність лінійного росту стебла (см / добу) також у всіх ліній на короткому дні була нижчою, ніж на довгому (табл. 3.2).

Отже, ці дані свідчать про пригнічення коротким фотоперіодом лінійного росту і утворення нових метамерів у досліджуваних рослин, що,

вірогідно, пов'язано зі зменшенням тривалості фотосинтезу зі цих умов, а відтак зі зменшенням використання пластичного та енергетичного матеріалу на ростові процеси [39, 41].

Таблиця 3.2

Динаміка висоти рослин ізогенних за *E*-генами ліній сої сорту Clark за різної тривалості фотоперіоду, (середнє за 2006–2012 роки)

Фотоперіод	Висота рослин (см) за період, днів			Зміна приросту, %**	
	0*	7	14	за 14 днів	± до 16-годинного дня
Короткоденна (КД) лінія – генотип <i>E1E2E3</i>					
16 годин	18,0 ± 0,4	24,8 ± 0,9	33,6 ± 1,4	86,7	-32,8***
9 годин	18,0 ± 0,4	23,2 ± 0,8	27,7 ± 0,6	53,9	
Короткоденна (КД) лінія – генотип <i>E1e2e3</i>					
16 годин	17,9 ± 0,8	29,1 ± 0,9	36,5 ± 1,2	103,9	-22,3***
9 годин	17,9 ± 0,8	24,5 ± 0,9	32,5 ± 1,2	81,6	
Фотоперіодично нейтральна (ФПН) лінія – генотип <i>e1E2e3</i>					
16 годин	18,3 ± 0,7	24,3 ± 0,5	32,4 ± 0,8	77,0	-5,4
9 годин	18,3 ± 0,7	22,7 ± 0,6	31,4 ± 0,4	71,6	
Фотоперіодично нейтральна (ФПН) лінія – генотип <i>e1e2E3</i>					
16 годин	20,2 ± 0,6	28,1 ± 0,9	39,2 ± 0,9	94,1	-26,3***
9 годин	20,2 ± 0,6	25,6 ± 0,9	33,9 ± 1,0	67,8	
Фотоперіодично нейтральна (ФПН) лінія – генотип <i>e1e2e3</i>					
16 годин	20,7 ± 0,6	27,2 ± 0,5	37,1 ± 0,9	79,2	-17,4***
9 годин	20,7 ± 0,6	25,7 ± 0,4	33,5 ± 0,6	61,8	

Примітки. * – до початку скорочення фотоперіоду; ** – % від показника до початку скорочення фотоперіоду; *** – різниця з довгим днем статистично значуща при $P \leq 0,05$.

Таблиця 3.3

**Динаміка кількості листків у рослин ізогенних за *E*-генами ліній сої
сорту Clark за різної тривалості фотоперіоду,
(середнє за 2006–2012 роки)**

Фотоперіод	Кількість листків (шт.) за період, днів			Зміна приросту, %**	
	0*	7	14	за 14 днів	± до 16-годинного дня
Короткоденна (КД) лінія – генотип <i>E1E2E3</i>					
16 годин	3,2 ± 0,01	4,7 ± 0,10	5,9 ± 0,16	84,4	-37,5***
9 годин	3,2 ± 0,01	3,6 ± 0,15	4,7 ± 0,18	46,9	
Короткоденна (КД) лінія – генотип <i>E1e2e3</i>					
16 годин	3,4 ± 0,16	5,0 ± 0,20	6,8 ± 0,20	100,0	-29,4***
9 годин	3,4 ± 0,16	4,3 ± 0,18	5,8 ± 0,20	70,6	
Фотоперіодично нейтральна (ФПН) лінія – генотип <i>e1E2e3</i>					
16 годин	3,3 ± 0,05	4,5 ± 0,17	5,4 ± 0,14	63,6	-6,0
9 годин	3,3 ± 0,05	4,3 ± 0,18	5,2 ± 0,11	57,6	
Фотоперіодично нейтральна (ФПН) лінія – генотип <i>e1e2E3</i>					
16 годин	3,5 ± 0,04	5,1 ± 0,15	6,7 ± 0,16	91,4	-22,8***
9 годин	3,5 ± 0,04	4,5 ± 0,17	5,9 ± 0,16	68,6	
Фотоперіодично нейтральна (ФПН) лінія – генотип <i>e1e2e3</i>					
16 годин	4,0 ± 0,05	4,9 ± 0,09	6,3 ± 0,15	57,5	-5,0
9 годин	4,0 ± 0,05	4,5 ± 0,10	6,1 ± 0,11	52,5	

Примітки. * – до початку скорочення фотоперіоду; ** – % від показника до початку скорочення фотоперіоду; *** – різниця з довгим днем статистично значуща при $P \leq 0,05$.

Зіставлення характеру ростових процесів у досліджуваних ліній за

різного фотоперіоду показало, що вони значно залежать від їх генотипу і фотоперіодичної реакції [7, 39]. Так, у ФПН ліній зниження показників висоти рослин (табл. 3.2) і кількості листків (табл. 3.3) під впливом короткого дня виражено менше, ніж у КД ліній. Особливо це проявлялося у *e1E2e3* лінії, морфометричні показники якої за довгого і короткого фотоперіоду майже не відрізнялися. Це дає підставу припустити, що біосинтетичні процеси (у наших дослідках – особливості росту рослин), а також швидкість переходу до генеративної фази у КД ліній (*E1E2E3*, *E1e2e3*) перебувають під більш жорстким генетичним контролем, ніж у ФПН ліній, особливо у лінії тільки з *E2* геном у генотипі (*e1E2e3*).

Виявлені також онтогенетичні зміни в ході ростових процесів у досліджуваних ліній. Протягом досліду (14 днів) в усіх ліній збільшувалася висота рослин та число листків, як за умов довгого дня, так і за умов короткого дня (табл. 3.2, 3.3), при цьому за період 7–14 більше, ніж за період 0–7 днів. Однак таке збільшення за умов довгого фотоперіоду було більш значним, ніж за короткого, особливо у ліній з одним *E1* та *E3* геном в генотипі – приблизно на 92–104 % відносно початкового рівня даних показників. Трохи нижчими показники були у КД лінії *E1E2E3* – приблизно 87 %, а найнижчими у ФПН ліній з обома *e1* і *e3* генами (*e1E2e3* та *e1e2e3*) – 57–79 % відносно початкового рівня (табл. 3.2, 3.3).

За дії короткого фотоперіоду зростання висоти і числа листків у досліджуваних ліній було менш виражено, особливо у чутливих до фотоперіоду ліній (табл. 3.2, 3.3). У ліній, що мають *E1* ген (*E1E2E3* та *E1e2e3*) наприкінці досліду рівень даних показників був відповідно на 47–54 % та 71–82 % більше відносно початкового рівня. Це вказує на значну (майже на 40 %) різницю у кінці досліду між рівнем морфометричних показників на довгому і короткому дні у КД ліній (табл. 3.2, 3.3). А у ФПН ліній приріст висоти рослин та числа листків за дії короткого фотоперіоду був всього на 5% менше, ніж за довгого (табл. 3.2, 3.3).

Таким чином, скорочення фотоперіоду призводить до інгібування

лінійного росту стебла та кількості листків у рослин ізогенних ліній з короткоденною реакцією на фотоперіод [7, 39, 46]. В той час як дві з трьох ФПН лінії (*e1E2e3*, *e1e2e3*) майже не реагують на дію короткого фотоперіоду, третя ФПН лінія *e1e2E3*є, незважаючи на нечутливість до зміни тривалості фотоперіоду, мала динаміку даних показників подібну до такої у КД ліній [9, 39]. Це, можливо, пов'язане з наявністю домінантного *E3* алеля у генотипі, який, вірогідно, зчеплений з геном високорослості *S* [3, 30].

Формування біомаси. Результати дослідження накопичення сухої маси досліджуваних ізогенних ліній протягом досліду наведені в таблиці 3.4. Вони показали, що за початковим рівнем цього показника досліджувані лінії практично не відрізнялися. Однак, аналіз результатів показав, що зміна сухої маси рослин пов'язана з генотипом ліній, особливо такий зв'язок проявляється в умовах короткого фотоперіоду [9, 39].

Так, суха маса рослин усіх ліній на довгому дні як за перші 7 днів (0–7), так і за період 7–14 днів збільшувалась у середньому на 1–1,1 г. Відносно початкового рівня найбільшим приростом сухої маси рослин за час досліду характеризувалися лінії тільки з *E1*, *E3* та з трьома домінантними генами *E* у генотипі. Відповідно приріст маси склав 177 %, 167 % та 146 % від початкового рівня. Найменший приріст сухої маси був у лінії з усіма рецесивними генами *E* – *e1e2e3* (116 %). На короткому дні суха маса рослин КД ліній за весь період впливу практично не змінювалася. До 14 дня цей показник збільшився в середньому всього на 0,6 г, що складає приблизно 52 % від початкового рівня цього показника. У ФПН ліній короткий день менш впливав на характер зміни сухої маси рослин, тому вона зростала значно більше, ніж у КД ліній, приблизно на 90–122 % від початкового рівня.

Аналіз даних показав, що протягом досліду у всіх ліній зростали висота, число листків і суха маса рослин, незалежно від тривалості дня. Однак, на короткому дні цей процес був менш інтенсивним, ніж на довгому [39, 46].

Таблиця 3.4

**Динаміка формування структурної біомаси у рослин ізогенних за
Е-генами ліній сої сорту Clark за різної тривалості фотоперіоду
(середнє за 2006–2012 роки)**

Фотоперіод	Суха маса рослини (г) за період, днів			Зміна приросту, %**	
	0*	7	14	за 14 днів	± до 16-годинного дня***
Короткоденна лінія – генотип <i>E1E2E3</i>					
16 годин	1,25 ± 0,08	2,11 ± 0,11	3,07 ± 0,13	145,6	-87,2
9 годин	1,25 ± 0,08	1,55 ± 0,09	1,98 ± 0,02	58,4	
Короткоденна лінія – генотип <i>E1e2e3</i>					
16 годин	1,27 ± 0,18	2,39 ± 0,20	3,52 ± 0,29	177,2	-131,5
9 годин	1,27 ± 0,18	1,68 ± 0,06	1,85 ± 0,11	45,7	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1E2e3</i>					
16 годин	1,26 ± 0,05	1,80 ± 0,19	2,97 ± 0,24	135,7	-13,5
9 годин	1,26 ± 0,05	1,66 ± 0,12	2,80 ± 0,22	122,2	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2E3</i>					
16 годин	1,42 ± 0,03	2,69 ± 0,14	4,03 ± 0,14	167,8	-50,9
9 годин	1,42 ± 0,03	2,30 ± 0,11	3,08 ± 0,17	116,9	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2e3</i>					
16 годин	1,53 ± 0,09	2,09 ± 0,09	3,31 ± 0,07	116,3	-26,4
9 годин	1,53 ± 0,09	1,92 ± 0,09	2,90 ± 0,03	89,9	

Примітки. * – до початку скорочення фотоперіоду; ** – % від показника до початку скорочення фотоперіоду; *** – різниця з довгим днем статистично значуща при $P \leq 0,05$.

Тому ми розрахували відсоткове зменшення приросту кожного

морфометричного показника на короткому фотоперіоді відносно показників на довгому фотоперіоді.

Результати показали, що у КД ліній сої (*E1E2E3* та *E1e2e3*) під впливом скорочення тривалості фотоперіоду спостерігалось значне зниження приросту всіх показників (табл. 3.5), які характеризують ростові процеси, відносно їх приросту на довгому дні. У ФПН ліній набагато менше знижувався приріст усіх показників, особливо кількості листків і сухої маси під впливом короткого дня, що може вказувати на існування у них компенсаторного механізму, який підтримує ростові процеси на певному рівні, необхідному для подальшого переходу до цвітіння рівні [7, 39].

Таблиця 3.5

Зниження приросту показників ростових процесів у ізогенних за *E*-генами ліній сої сорту Clark під впливом короткого фотоперіоду, % до приросту показників на природному довгому дні *
(середнє за 2006–2012 роки)

Генотип лінії	Фотоперіодич на реакція	Висота рослин	Кількість листків	Суха маса рослин
<i>E1E2E3</i>	Короткоденна	37,8	44,4	59,9
<i>E1e2e3</i>	Короткоденна	21,5	29,4	74,2
<i>e1E2e3</i>	Нейтральна	7,1	9,5	9,9
<i>e1e2E3</i>	Нейтральна	27,9	25,0	36,4
<i>e1e2e3</i>	Нейтральна	22,0	8,7	39,9

Примітка. * – приріст показників на довгому дні прийнятий за 100%.

Отже, за рівнем зниження показників ростових процесів у ізогенних за *E*-генами ліній сої під впливом короткого фотоперіоду ці лінії можна розташувати наступним чином: *E1E2E3* > *E1e2e3* > *e1e2E3* > *e1e2e3* > *e1E2e3*.

Отримані нами результати можна пояснити з урахування літературних даних про співвідношення вегетативного росту й швидкості розвитку рослин, а також тим, що ріст і розвиток скоординовані в часі та просторі [10]. Ця координація модифікується фотоперіодичними умовами. Показано, що у довгоденних і короткоденних рослин за довгого дня ростові процеси йдуть більш інтенсивно і формується більша вегетативна маса, ніж за короткого дня [26, 52]. При цьому, у короткоденних рослин прискорений розвиток у сприятливих фотоперіодичних умовах збігається з уповільненням ростових процесів, а в несприятливих – з досить інтенсивним ростом і нагромадженням структурної біомаси [9, 25]. Отже, уповільнення розвитку короткоденних ліній в умовах довгого дня супроводжується посиленням ростових процесів. У фотоперіодично нейтральних ліній за однакової швидкості розвитку на довгому й короткому дні ростові процеси за цих умов суттєво не змінюються.

3.3 Асиміляційні показники

Відомо, що з процесами росту і розвитку рослин тісно пов'язана фотосинтетична діяльність, яка забезпечує пластичним і енергетичним матеріалом процеси росту, морфогенезу, формування плодів і насіння, що, в кінцевому рахунку, впливає на продуктивність рослин [24]. Питання щодо можливої участі генів E у формування та функціонування асиміляційного апарату сої майже не досліджене. Лише у деяких роботах [220; 285] вивчали вплив фотоперіодичних умов на асиміляційні показники сої, але ці дослідження проводили на сортах сої з невизначеним станом генів E . Однак вивчення цього питання важливе для формування уявлень щодо генетичного контролю формування і функціонування асиміляційного апарату, що визначає характер та швидкість ростових процесів і пов'язану з ними інтенсивність і продуктивність фотосинтезу [32].

Відносна швидкість росту (RGR). Інтегральним показником реакції рослин на умови середовища, в тому числі і на фотоперіодичні умови,

є RGR – relative growth rate (відносна швидкість росту), яка характеризує відносну швидкість акумуляції органічної речовини за одиницю часу, що по суті є критерієм відносної швидкості збільшення біомаси [140]. Вона розраховується за наступною формулою $RGR \text{ (мг / дні)} = (\ln W_2 - \ln W_1) / (t_2 - t_1)$, де W_1 й W_2 - суха маса рослини у моменти часу t_1 і t_2 [140].

Результати визначення динаміки RGR протягом дослідів представлені на рисунку 3.1.

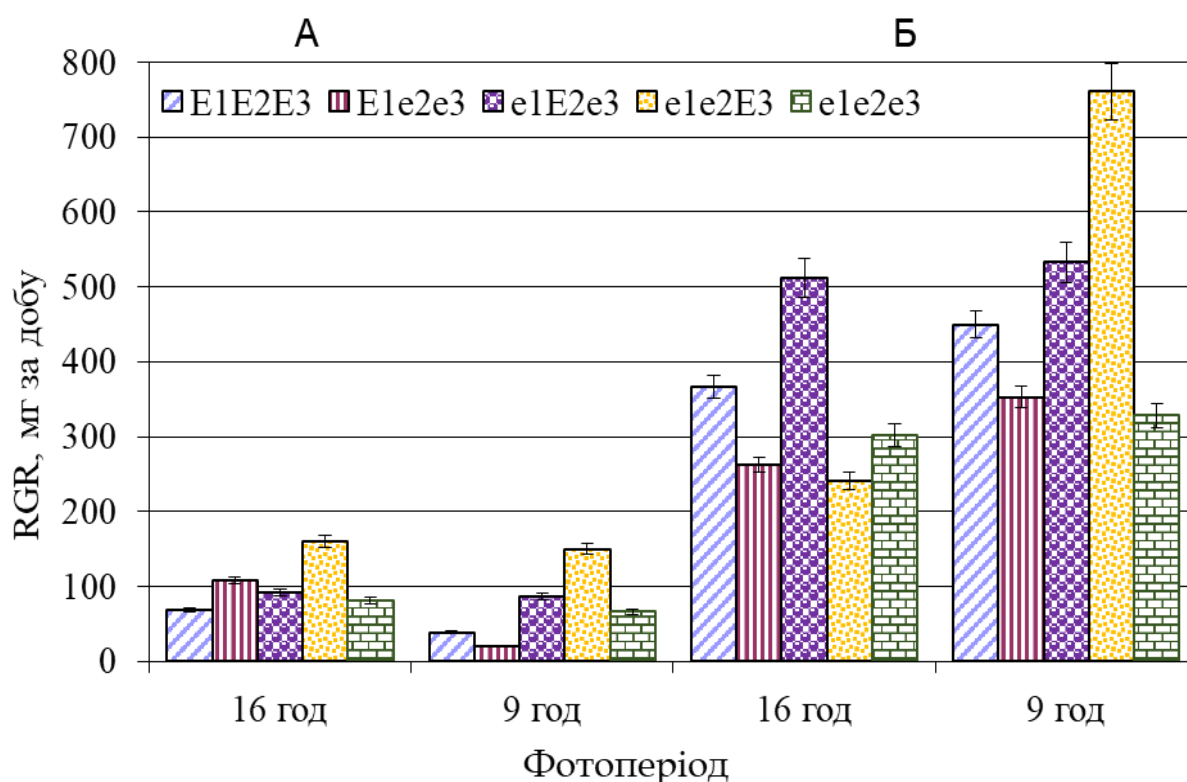


Рис. 3.1 RGR рослин ізогенних за *E*-генами ліній сої сорту Clark за різної тривалості фотоперіоду, середнє за 2009–2012 роки: А – перший тиждень дослідів, Б – другий тиждень дослідів

Отримані дані показали, що онтогенетичні зміни RGR не залежали від тривалості дня та генотипу ліній. Так, у всіх ліній як за довгого, так і за короткого фотоперіоду відбувалося збільшення відносної швидкості росту до кінця експерименту. Однак, рівень цього показника відрізнявся у досліджуваних ізоляцій і залежав від тривалості фотоперіоду [31].

Так, за перший тиждень досліду (рис. 3.1, А) за умов довгого дня RGR була вище у всіх ліній, ніж за умов короткого дня. При цьому найбільше зниження RGR під впливом короткого дня спостерігалось у двох КД ліній *E1E2E3* і *E1e2e3* - в 2,1 і 4,5 рази відповідно. Тільки у ФПН лінії *e1e2E3* показники RGR за різних фотоперіодичних умов практично не відрізнялися і при цьому були найвищими серед всіх ізоліній.

У наступний тиждень досліду у всіх ліній, незалежно від генотипу, за обох фотоперіодів RGR суттєво зростала порівняно до неї у перший тиждень досліду (рис. 3.1, Б). Однак скорочення фотоперіоду до 9 годин у цей період призвело до більш значного підвищення RGR, у порівнянні зі збільшенням цього показника на довгому дні, особливо у ліній з *E1* і / або *E3* в генотипі (рис. 3.1, Б). Найбільша різниця в показниках спостерігалася у ФПН лінії *e1e2E3*, у якої RGR на 520 мг / добу на короткому дні була більше, ніж на довгому (рис. 3.1, Б). Також досить високою RGR за дії скороченого фотоперіоду була у КД ліній (*E1E2E3* і *E1e2e3*) – в середньому на 86 мг / добу ніж за довгого. Слід відзначити, що досить високим рівнем RGR характеризувалися дві ФПН лінії *e1e2e3* і, особливо, *e1E2e3*, причому як на довгому, так і на короткому дні. Високий рівень відносної швидкості росту за деякими літературними даними може характеризувати уповільнення росту стебла в довжину, порівняно з його ростом у товщину [206].

Відмінності в показниках RGR можуть пояснюватися різним співвідношенням складових цього показника, а саме асиміляційного компонента – NAR (net assimilation rate) – швидкості нетто-асиміляції; і морфологічного компонента – LAR (leaf area ratio) – продуктивності площі листового апарату [205].

Швидкість нетто-асиміляції (NAR). Величина нетто-асиміляції (NAR) є важливим елементом продукційного процесу і характеризує швидкість накопичення сухої органічної речовини на одиницю листової поверхні рослин за одиницю часу [168]. Вона розраховується за формулою: $NAR \text{ (г / м}^2 \text{ за добу)} = (1/LA) \times (dW/dt)$, де LA (leaf area) – це площа листка

(м^2) а dW/dt – це зміна сухої маси рослини (г) на одиницю часу (добу) [140].

Результати зміни NAR протягом дослідів представлені на рисунку 3.2. Виходячи з наших даних величина NAR, що характеризує фізіологічну активність на одиницю площі листка, перебувала під впливом тривалості фотоперіоду, а її величина залежала від генотипу ізоляції [31, 42]. В цілому, можна сказати, що тенденція зміни NAR протягом дослідів була такою ж, як і RGR, тобто за перший тиждень дослідів, незалежно від фотоперіодичних умов даний показник зростав у всіх ізоляціях (рис. 3.2, Б).

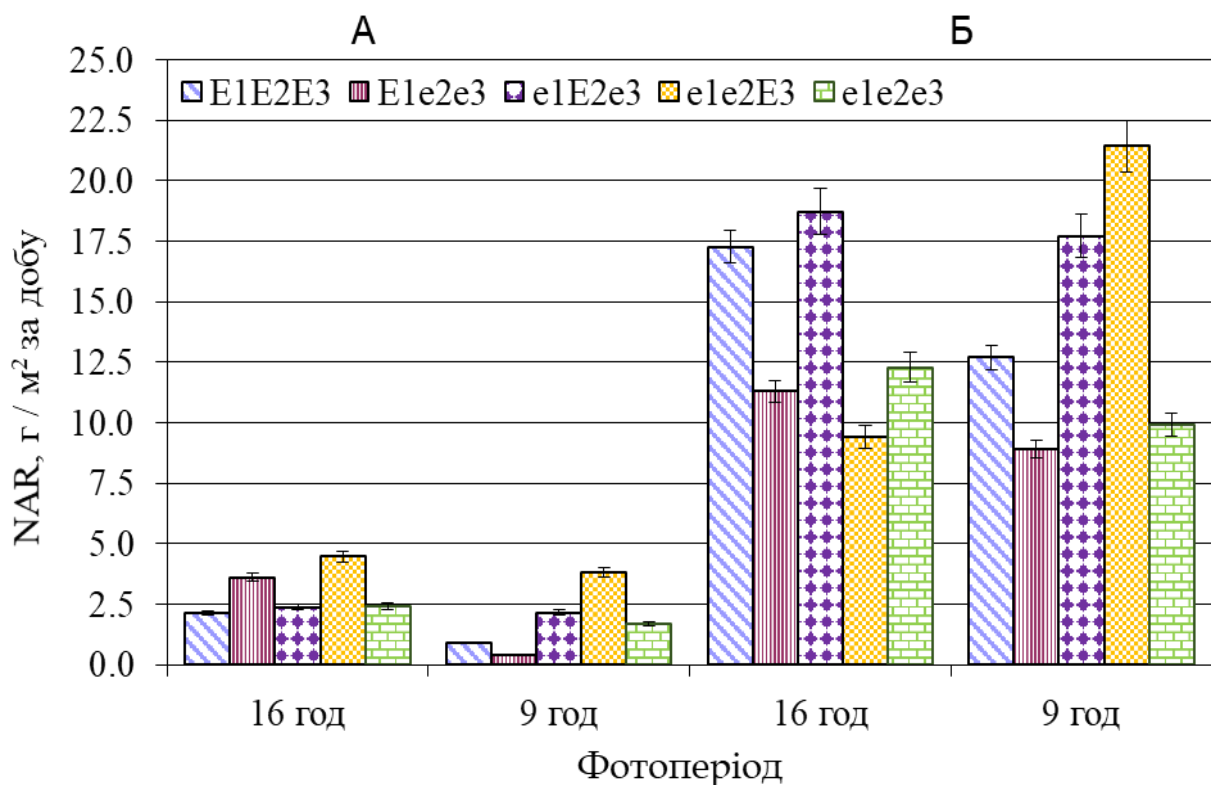


Рис.3.2 NAR рослин ізогенних за *E*-генами ліній сої сорту Clark за різної тривалості фотоперіоду, середнє за 2009–2012 роки: А – перший тиждень дослідів, Б – другий тиждень дослідів

Однак слід зазначити, що NAR за перший тиждень дослідів у всіх ізоляціях була нижче на короткому дні, а у КД ліній *E1E2E3* і *E1e2e3* – найменша, відповідно в 2,5 і 8,5 разів менше ніж на довгому дня (рис. 3.2, А). ФПН лінії характеризувалися незначним зниженням даного

показника під впливом скороченого фотоперіоду, а у лінії *e1E2e3* взагалі не спостерігалось відмінностей в NAR на довгому і короткому дні, що свідчить про однакову швидкість накопичення її біомаси незалежно від тривалості фотоперіоду (рис. 3.2, А).

Як вже зазначалося раніше, за другий тиждень досліду у всіх ізоляцій спостерігалось збільшення NAR, незалежно від фотоперіодичних умов, але її ступінь багато в чому визначався реакцією генотипу на фотоперіодичні умови [31, 42]. Так у двох КД ліній, що мають *E1* ген у генотипі (*E1E2E3*, *E1e2e3*), швидкість нетто-асиміляції була вище на довгому дні (на 2,4–4,6 г / м² за добу), у ФПН лінії *e1e2E3*, навпаки, за умов короткого дня вона була більшою на 12 г, а у двох інших ФПН ліній (*e1E2e3*, *e1e2e3*) тривалість фотоперіоду практично не впливала на рівень NAR (рис. 3.2, Б). Однак лінія *e1E2e3* характеризувалася найвищими показниками NAR, а лінія *e1e2e3*, навпаки, найнижчими серед усіх ліній.

NAR в основному характеризує чистий приріст вуглецю асимільованого у фотосинтезі з урахуванням втрат вуглецю (на дихання, виділення) на одиницю площі листка [205]. Тому високі значення NAR визначаються збільшенням швидкості фотосинтезу, що може відбуватися за рахунок перерозподілу асимілятів на користь фотосинтетичного апарату.

Продуктивність площі листового апарату (LAR). Величина LAR характеризує продуктивність роботи листового апарату, а відтак вона може показати її залежність від фотосинтезу [168]. Цей показник розраховували за формулою: $LAR (m^2 / kg) = (dLA/dt) / (dW/dt)$, де dLA/dt (LA - leaf area) – зміна площі листків на рослині (м²) за певний проміжок часу (дні), а dW/dt – зміна сухої маси рослини (кг) за той же проміжок часу (дні) [140]

Одержані результати показали, що за 16-годинного фотоперіоду LAR у всіх ліній за перший тиждень досліду була нижче, ніж за 9-годинного фотоперіоду, що свідчить про більш ефективну роботу фотосинтетичного апарату рослини за умов довгого дня (рис. 3.3, А) [31]. Особливо чітко такі відмінності у LAR за різних фотоперіодичних умов спостерігаються у КД

ліній (*E1E2E3*, *E1e2e3*), у яких вона на довгому дні була в середньому на 11–14 м²/кг менше, ніж на короткому дні. Це пов'язано з тим, що чим нижче LAR, тим більше продукується органічної речовини одиницею його листової поверхні [205].

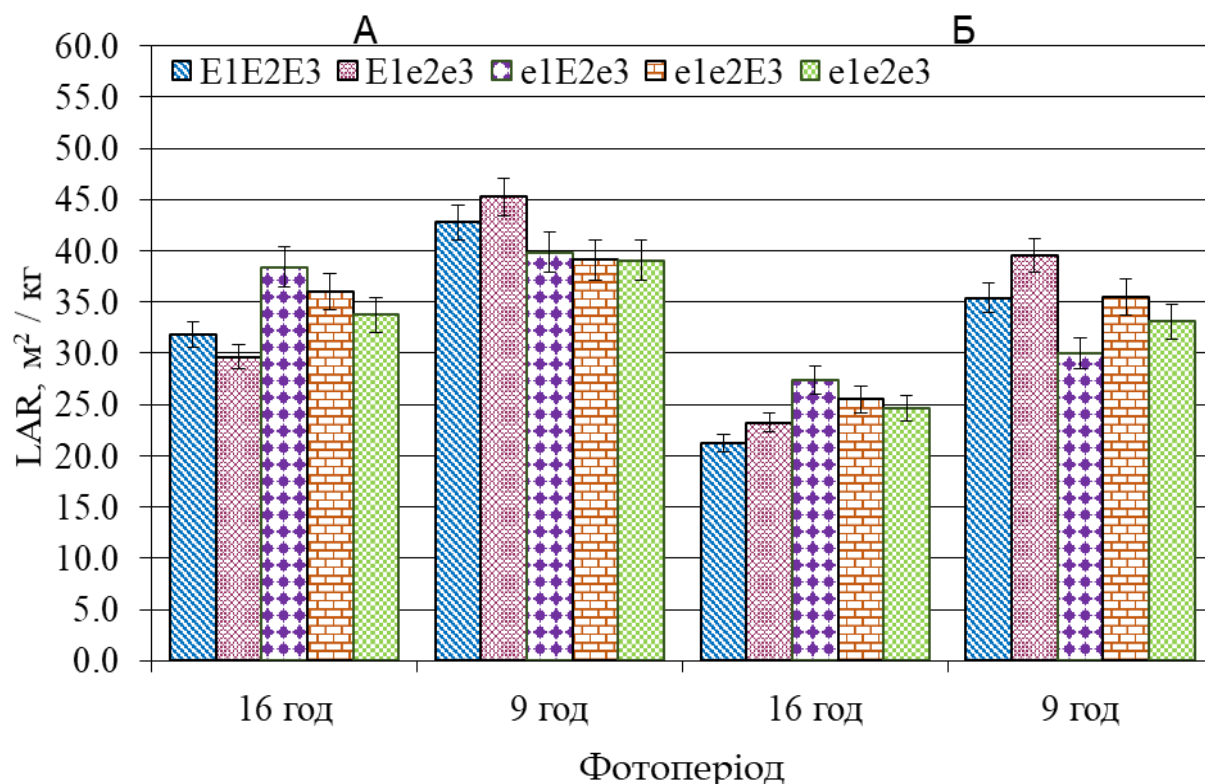


Рис.3.3 LAR рослин ізогенних за *E*-генами ліній сої сорту Clark за різної тривалості фотоперіоду, середнє за 2009–2012 роки: А – перший тиждень досліду, Б – другий тиждень досліду

Багатьма авторами було показано, що зміна продуктивності площі листового апарату знаходиться в зворотній залежності від зміни інтенсивності світла [154, 168, 205]. У зв'язку з тим, що скорочення фотоперіоду призводить до зменшення періоду фотосинтезу, тому менше утворюється асимілятів [25]. Однак ФПН лінії, особливо *e1E2e3*, практично не знижують рівень LAR за перший тиждень досліду при скороченні фотоперіоду (рис. 3.3, А). Це можна пояснити тим, що ці лінії, вірогідно, з однаковою ефективністю використовують свої фотосинтетичні ресурси як

на короткому, так і на довгому дні [31, 42].

За другий тиждень досліду LAR знижується у всіх ліній незалежно від фотоперіодичних умов (рис. 3.3, Б). Однак таке зниження було більш виражено все ж таки за умов довгого дня, що можна пояснити більш інтенсивним збільшенням кількості листків і їх площі в ході онтогенезу на довгому дні, ніж на короткому [39].

Слід зазначити, що як за перший тиждень досліду, так і за другий, LAR на довгому дні було вище у ФПН ліній, а на короткому дні, навпаки, у КД ліній. Така різниця в динаміці LAR у КД і ФПН ліній, можливо, пов'язана з тим, що продуктивність роботи асиміляційного апарату (LAR), в свою чергу, визначається двома показниками – питомою площею листків (SLA - specific leaf area) і масовою долею листків (LWR - leaf weight ratio) [239]. Тому ізоляції сої, залежно від своєї фотоперіодичною реакції, вірогідно, мають різні стратегії в пристосуванні свого фотосинтетичного апарату до певних світлових умов.

Питома площа листків (SLA). Цей показник представляє собою площу фотосинтетичної поверхні, що утворюється на одиницю її сухої маси [206]. Вона розраховується як відношення загальної площі усіх листків (m^2) до їх загальної сухої маси (кг) [140]. Цей показник демонструє ефективність, з якою рослина використовує свої фотосинтетичні ресурси [55]. Відомо, що існує зворотня лінійна залежність між питомою площею листка і інтенсивністю світла [77].

За нашими даними за перший тиждень досліду, SLA була вище за умов скороченого 9-годинного фотоперіоду (рис. 3.4, А), що підтверджує літературні дані про підвищення SLA за умов низької інтенсивності світла [55, 168, 206]. Проте така закономірність була характерна тільки для КД ліній (*E1E2E3*, *E1e2e3*). ФПН лінії мали майже однакові значення даного показника за перший тиждень досліду, як на довгому, так і на короткому дні. Це швидше за все пов'язано з тим, що формування асиміляційного апарату у них в більшій мірі визначається внутрішніми факторами, ніж світловими умовами [31, 44].

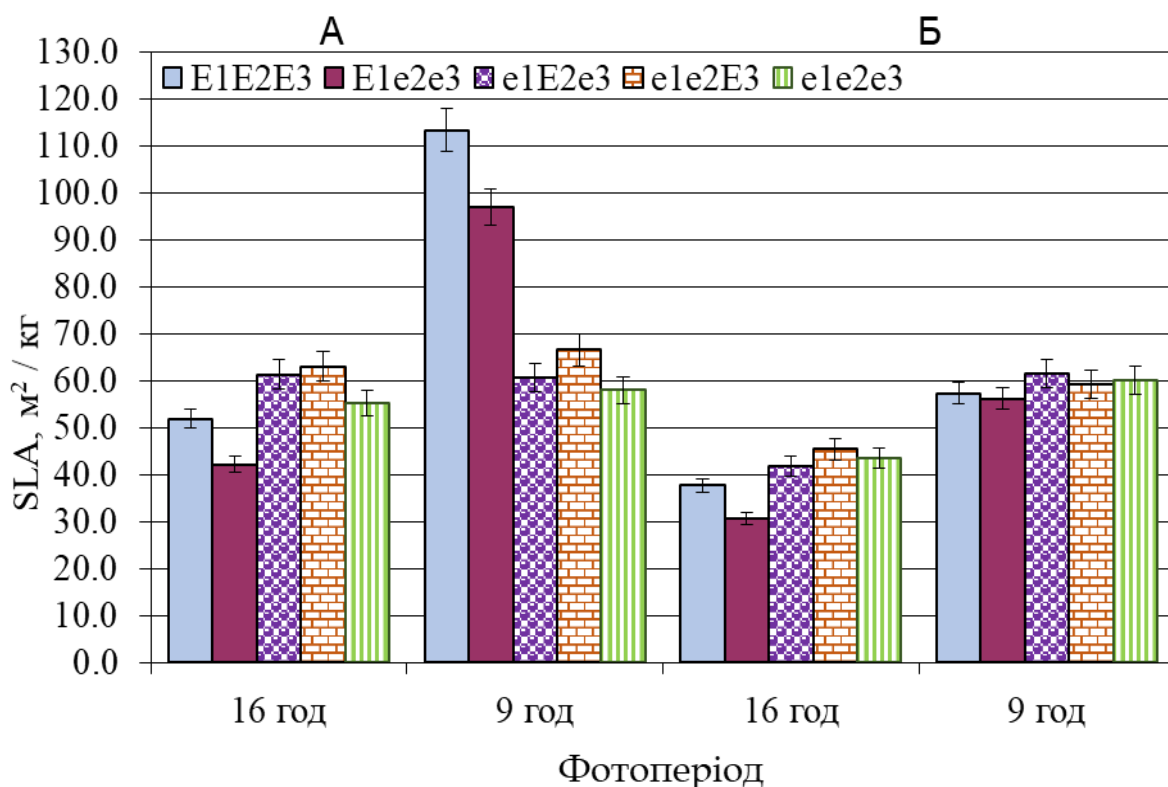


Рис.3.4 SLA рослин ізогенних за *E*-генами ліній сої сорту Clark за різної тривалості фотоперіоду, середнє за 2009–2012 роки: А – перший тиждень дослідів, Б – другий тиждень дослідів

Подальший вплив як довгого, так і короткого фотоперіоду (другий тиждень дослідів) призводить до зниження SLA у КД ліній, але більше цей показник знижується на короткому дні (рис. 3.4, Б). У ФПН ліній незначне зниження SLA за цей період дослідів спостерігається лише на довгому дні, а на короткому дні залишається на рівні першого тижня дослідів (рис. 3.4, Б).

Масова доля листків (LWR). Показник LWR, у свою чергу, характеризує долю асимілятів, що витрачаються на створення біомаси листків відносно загальної біомаси рослин [205]. Вона розраховується як масова доля листків від загальної маси рослини (г / г) [140].

Слід зазначити, що за перший тиждень дослідів цей показник на довгому дні був вище у КД ліній (*E1E2E3*, *E1e2e3*) та майже такий же у ФПН ліній, ніж на короткому дні (рис. 3.5, А).

Оскільки LWR показує яка частка асимілятів витрачається на

створення біомаси листків відносно загальної біомаси рослин [91], то можна припустити, що у КД ліній за скорочення фотоперіоду у перший тиждень ця частка сильно зменшується (практично в 2 рази) у порівнянні з нею на довгому дні. Відповідно у ФПН ліній частка асимілятів, що витрачається на створення біомаси листків приблизно однакова як за довгого, так і за короткого фотоперіоду [31, 44].

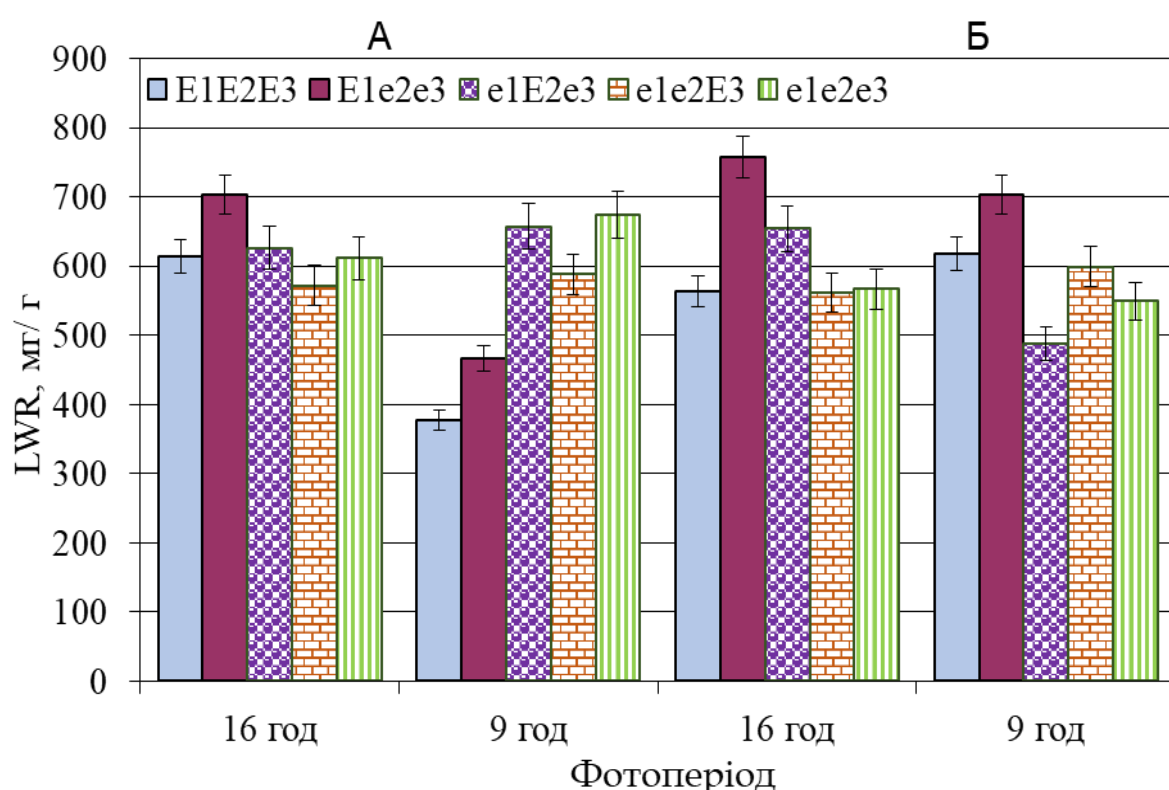


Рис.3.5 LWR рослин ізогенних за *E*-генами ліній сої сорту Clark за різної тривалості фотоперіоду, середнє за 2009–2012 роки: А – перший тиждень дослідів, Б – другий тиждень дослідів

За наступний період дослідів LWR значно змінювався тільки під впливом скороченого до 9 годин фотоперіоду. Причому у КД ліній LWR підвищувався (приблизно в 1,5–1,7 рази) в порівнянні з першим тижнем дослідів, а у ФПН ліній, навпаки знижувався, але менш значно (рис. 3.5). Вплив 16-годинного фотоперіоду практично не приводив до зміни LWR у всіх ліній за другий тиждень дослідів (рис. 3.5, Б). В результаті таких змін

у досліджуваних ліній значення LWR за різних фотоперіодичних умов практично вирівнювалися, за винятком ФПН лінії *e1E2e3*, у якої на короткому дні цей показник був нижче, ніж на довгому дні (рис. 3.5, Б). Крім цього, за другий тиждень досліду у КД ліній на короткому дні LWR була вище ніж у ФПН ліній, особливо у лінії *E1e2e3* (рис. 3.5, Б).

У ряді робіт було підтверджено, що питома площа листка може відображати відносну його щільність або товщину [204, 233]. Причому, чим вище у рослин SLA, тим тонше листок. Тому можна дійти висновку, що збільшення SLA за перший тиждень досліду у КД ліній відображає формування у них за дії короткого фотоперіоду, у порівнянні з довгим днем, більш тонкої листкової пластинки, або зниження щільності тканин мезофілу, або і те, і інше [73]. Це, швидше за все, залежить від того, що листки утворюють менше біомаси на одиницю площі [91]. Виходячи з того, що LWR характеризує розподіл біомаси у надземній частині рослин, таке припущення може також підтверджуватись набагато нижчим рівнем LWR у КД ліній під впливом 7 коротких днів [31].

У ФПН ліній проявляється інша стратегія адаптації до світлового режиму в перший тиждень досліду. У цих ліній значення SLA і LWR на довгому та короткому дні приблизно однакові (рис. 3.4, А; 3.5, Б). При цьому слід зазначити, що показники SLA на довгому дні у них вище, ніж у КД ліній, а на короткому дні – навпаки нижче (рис. 3.4, А). Це, швидше за все, свідчить про те, що у ФПН ліній вже за перший тиждень скорочення фотоперіоду відбувається перебудова анатомічної структури листка, що може призводити до збільшення кількості клітин мезофілу на одиницю площі листка, що сприяє підтримці швидкості фотосинтезу на приблизно такому ж рівні, що і за умов довгого дня [55, 168].

Отже, більш тривалий вплив 16-годинного фотоперіоду призводив до більш значного зниження SLA у всіх, ліній. Цей результат узгоджується з висновками деяких авторів [55, 97], які вказують на те, що доступність світла є основним фактором при визначенні SLA. Однак, що стосується КД

ліній, то у них брак світла за умов 9-годинного фотоперіоду швидше за все компенсувався за рахунок високої швидкості фотосинтезу [25]. Це вимагає великої кількості ферментів і світлозбиральних комплексів на одиницю площі листка і, можливо, додаткового шару фотосинтетичної тканини, за рахунок чого у них підвищується LWR і знижується SLA [91].

Висновки до розділу 3

1. З'ясовано, що досліджувані лінії різняться за реакцією на скорочення фотоперіоду. Серед них виявлені короткоденні – КД (генотипи *E1E2E3*, *E1e2e3*), які прискорювали розвиток на короткому дні, і фотоперіодично нейтральні – ФПН (генотипи *e1E2e3*, *e1e2E3*, *e1e2e3*), які не змінювали темпи розвитку залежно від тривалості фотоперіоду. Тип реакції на фотоперіод визначався алельним станом генів *E* (домінантний / рецесивний) та їх взаємодією.

2. Встановлено, що динаміка формування вегетативної маси, лінійного росту, формування листкового апарату ізогенних за генами *E* ліній сої залежить від їх генотипу за цими генами і тривалості фотоперіоду. У КД ліній, що мають домінантний *E1* ген у генотипі, ці показники під впливом короткого дня знижувались інтенсивніше, ніж у ФПН ліній, що мають рецесивний *e1* у генотипі.

3. Асиміляційні показники функціонування листкового апарату досліджуваних ліній визначалися генотипом та зміною тривалості фотоперіоду. За скорочення фотоперіоду у КД ліній ці зміни проявляються більш суттєво, ніж у ФПН ліній.

Основні положення цього розділу викладені у публікаціях автора [7, 9, 31, 32, 39, 41, 42, 44, 46].

РОЗДІЛ 4

ВМІСТ І АКТИВНІСТЬ ФІТОГОРМОНІВ У ЛИСТКАХ ІЗОГЕННИХ ЗА ГЕНАМИ *E* ЛІНІЙ СОЇ

Відомо, що органом сприйняття фотоперіодичну сигналу і формування флорального стимулу є листок [145]. Тому зміна вмісту і активності окремих груп гормонів в листку може характеризувати, з одного боку, вплив тривалості фотоперіоду на їх метаболізм і сигнальні шляхи, а з іншого боку, – їх участь у фізіологічній відповіді рослин на фотоперіодичний сигнал.

4.1 Вміст і активність ауксинів

Відомо, що на різних етапах онтогенезу одна и та ж група гормонів може виступати у якості стимуляторів або інгібіторів певних фізіологічних процесів [13]. Так, з одного боку, ІОК відносять до групи рістстимулюючих гормонів, бо вона активує ростові процеси, впливаючи на поділ клітин, ріст розтягненням клітин осьових органів, а також бере участь у регуляції експресії як мінімум 10 специфічних генів, які відповідають за процеси росту [16]. З іншого боку, у більш ранніх роботах показано, що ІОК веде себе як інгібітор процесів переходу до цвітіння [2, 253]. Однак, більш пізні роботи (2008-2012 рр.) демонструють неоднозначну роль ІОК у процесах цвітіння [202, 225, 270]. Разом з цим, основна роль ІОК у процесах цвітіння, на думку багатьох авторів, все ж таки пов'язана не з процесами індукції, а з процесами ініціації та евокації цвітіння. Це пов'язано з тим, що саме градієнт ауксинів у апексі стебла визначає сайти флоральної ініціації, контролює закладку та ріст органів квітки та ініціює формування провідної системи під флоральною меристемою) [248].

Недавні дослідження показали, що ауксини, які дуже довго вважалися інгібіторами цвітіння, також можуть бути задіяні у процесах, що індукують флоральний морфогенез. Так, у короткоденної сої накопичення

ІОК в АМС на короткому дні відбувається за рахунок активації генів ключових ферментів її синтезу та гідролізу кон'югатів (ІОК-амінокислота кон'югат гідролаза 6, триптофансинтаза). Це призводить до формування ауксинового градієнту, що пов'язане з активацією гена *GmAP1*, який відноситься до генів ідентичності органів квітки та запускає флоральний морфогенез [269, 270].

Тому дослідження вмісту та активності ІОК у листках може розширити знання щодо її участі у процесах сприймання і трансдукції фотоперіодичного сигналу.

Результати визначення вмісту ІОК в листках ізогенних за генами *E* ліній сої в процесі фотоперіодичною індукції представлені у таблиці 4.1. До початку фотоперіодичного впливу вміст ІОК у ФПН ліній був вище, ніж у КД ліній, крім лінії *e1E2e3* (табл. 4.1). При цьому активність фітогормону, результати визначення якої наведені у таблиці 4.2, навпаки, у КД ліній була вище, ніж у ФПН.

Загалом за умов природного довгого дня протягом дослідження спостерігалось збільшення вмісту ІОК у листках КД ліній *E1E2E3* і *E1e2e3* на 16,4 і 53,8 % від початкового рівня відповідно (табл. 4.2). У ФПН ліній, навпаки вміст ІОК за дослід знижувався (в середньому на 26,5 % від початкового рівня). При цьому за даних фотоперіодичних умов вміст ІОК у КД ліній значно підвищувався вже за перший тиждень дослідження, особливо у *E1e2e3* (в 1,7 рази), а у ФПН ліній, навпаки, знижувався за цей період [36]. Однак вже на 14 день дослідження спостерігалось зниження даного показника у всіх ліній, але більш за все у лінії з *E3* (табл. 4.1).

Динаміка активності ІОК за умов довгого дня була подібною у всіх ліній: спочатку вона зростала, особливо у ФПН ліній, а до кінця дослідження – знижувалася (табл. 4.2). При цьому у ФПН ліній активність, і особливо, вміст ІОК на 14 день були нижче, ніж у КД ліній, особливо у лінії з *E2* (табл. 4.1; 4.2).

Таблиця 4.1

**Вміст ІОК в листках ізогенних за генами *E* ліній сої,
(середнє за 2010–2012 роки)**

Фото-період	Вміст (мкг/г сухої речовини) за період, днів			Зміна вмісту, %**	
	0*	7	14	± за 14 днів	± до 16-годинного дня
Короткоденна лінія – генотип <i>E1E2E3</i>					
16 годин	8,5±0,6	11,5±0,8	9,9±0,6	16,4	-54,0***
9 годин	8,5±0,6	9,4±0,7	5,3±0,4	-37,6	
Короткоденна лінія – генотип <i>E1e2e3</i>					
16 годин	7,7±0,5	12,7±1,0	11,8±0,9	53,8	-71,5***
9 годин	7,7±0,5	9,3±0,8	6,3±0,4	-17,8	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1E2e3</i>					
16 годин	9,0±0,7	8,0±0,6	6,5±0,4	-27,9	11,7***
9 годин	9,0±0,7	7,1±0,6	7,5±0,7	-16,2	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2E3</i>					
16 годин	14,5±1,0	12,1±0,9	9,3±0,7	-36,0	15,3***
9 годин	14,5±1,0	14,7±1,1	11,5±0,8	-20,8	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2e3</i>					
16 годин	10,5±0,9	10,3±0,8	9,1±0,7	-13,7	-3,3
9 годин	10,5±0,9	6,9 ±0,5	8,7±0,6	-17,0	

Примітки. * – до початку скорочення фотоперіоду; ** – % від показника до початку скорочення фотоперіоду; *** – різниця з довгим днем статистично значуща при $P \leq 0,05$.

Під дією скороченого до 9 годин фотоперіоду характер змін в динаміці ІОК у листках більш залежав від стану *E*-генів в генотипі, ніж за довгого дня [37, 40].

Таблиця 4.2

**Активність ІОК в листках ізогенних за генами *E* ліній сої,
(середнє за 2010–2012 роки)**

Фото-період	Активність (% до контролю) за період, днів			Зміна активності, %**	
	0*	7	14	± за 14 днів	± до 16-годинного дня
Короткоденна лінія – генотип <i>E1E2E3</i>					
16 годин	298,5±9,2	336,0±10,6	319,0±11,2	6,9	-12,0***
9 годин	298,5±9,2	272,5±6,3	283,2±8,3	-5,1	
Короткоденна лінія – генотип <i>E1e2e3</i>					
16 годин	252,0±9,5	269,1±8,3	248,3±9,7	-1,5	-9,4***
9 годин	252,0±9,5	221,7±7,8	224,6±7,4	-10,9	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1E2e3</i>					
16 годин	233,7±8,6	288,1±9,5	206,3±7,0	-11,7	24,5***
9 годин	233,7±8,6	239,9±7,9	263,6±8,2	12,8	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2E3</i>					
16 годин	157,5±4,1	250,0±8,8	206,5±6,9	31,1	46,5***
9 годин	157,5±4,1	215,5±7,2	279,8±9,3	77,6	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2e3</i>					
16 годин	225,0±8,1	288,8±11,2	260,4±8,5	15,7	15,9***
9 годин	225,0±8,1	253,1±8,7	296,1±10,1	31,6	

Примітки. * – до початку скорочення фотоперіоду; ** – % від показника до початку скорочення фотоперіоду; *** – різниця з довгим днем статистично значуща при $P \leq 0,05$.

Так, у КД ліній, що мають в генотипі *E1* ген, до кінця експерименту відбувалося поступове зниження вмісту та активності ІОК, а у ФПН ліній

вміст ІОК спочатку знижувався (за період 0–7 коротких днів), а потім до 14-ого дня впливу зростав при постійному збільшенні рівня її активності [33, 40].

Тільки у лінії *e1e2eE3*, з найвищим початковим рівнем ІОК, вміст її до кінця дослідів знижувався. При цьому найбільш значне зниження вмісту ІОК під впливом короткого дня серед всіх ліній спостерігалось у ліній *E1E2E3* і *e1e2E3* – відповідно на 37,6% і 20,8% від початкового рівня (табл. 4.2).

В результаті такої динаміки на короткому дні наприкінці експерименту у двох КД ліній був найнижчий рівень ІОК серед всіх ліній, а у лінії тільки з *E3* (незважаючи на зниження протягом дослідів), навпаки, найвищий (табл. 4.1).

Таким чином, зіставлення характеру динаміки вмісту та активності ІОК в листках у досліджуваних ліній за умов різної тривалості фотоперіоду показало, що вона залежить від їх генотипу і фотоперіодичної реакції [37, 38 40]. Так, у двох КД ліній і вміст, і активність ІОК на короткому дні були значно нижче, ніж на довгому. У ФПН ліній, навпаки, скорочення фотоперіоду призвело до більшого накопичення ІОК і, відповідно, підвищення її активності в порівнянні з показниками на довгому дні [33, 37, 40]. При цьому серед ФПН ліній найнижчі показники і активності, і вмісту ІОК як на довгому, так і на короткому дні були у лінії *e1E2e3*, що може бути пов'язане з різким призупиненням у неї ростових процесів [37].

4.2 Вміст і активність гіберелінів

Гібереліни (ГК) вважаються домінуючими гормонами в регуляції процесу цвітіння. Це пов'язано з тим, що у арабідопсису саме ГК, транспортуючись з листка в апекс у складі мобільного флоральний сигналу, можуть безпосередньо активувати ген *SOC1*, що далі запускає каскадний механізм активації генів, який ініціює цвітіння [103]. Крім цього,

накопичення ГК безпосередньо в листках (при низькому рівні їх в апексі) може опосередковано ініціювати цвітіння через підвищення експресії генів *FT* або *TSF* у клітинах флоєми [90, 161]. Але це все показано здебільше для довгоденних рослин, зокрема арабідопсису. Тому вивчення вмісту і активності ГК у листках ізогенних ліній сої з різною фотоперіодичною чутливістю може поглибити знання щодо участі цього гормону у процесах індукції і ініціації цвітіння короткоденних, і, особливо, нейтральних рослин.

У таблиці 4.3 наведені результати вивчення вмісту ГК у листках досліджуваних ліній. Вони показали, що на початку дослідження найменший рівень ГК був у двох ліній, що мають у генотипі *E3* (*E1E2E3*, *e1e2E3*). Слід зазначити, що і активність цього гормону також була найнижчою у цих ліній (табл. 4.4). Найвищим початковим вмістом і активністю ГК характеризувалися дві ФПН лінії *e1E2e3* та *e1e2e3* (табл. 4.3).

Далі в ході дослідження незалежно від фотоперіодичних умов та генотипу ліній спостерігалось підвищення вмісту ГК у листках досліджуваних ліній. Однак фотоперіодичні умови впливали на характер та інтенсивність накопичення гормону [281].

Так, за умов природного 16-годинного фотоперіоду протягом семи днів від початку дослідження відбувалось накопичення ГК у листках всіх досліджуваних ліній, але ступінь його підвищення був різним і залежав від генотипу ліній за генами *E*. В найбільшій мірі підвищення було виражено у двох КД ліній – *E1E2E3* і *E1e2e3* (у 12,5 та 4 рази відповідно). Менш інтенсивне накопичення ГК відбувалось у двох ФПН ліній – *e1E2e3* і *e1e2e3* (в 1,5 та 2 рази відповідно). Тільки у лінії *e1e2E3* не було достовірної різниці між вмістом ГК на початку і на 7-ий день дослідження (табл. 4.3).

До закінчення дослідження (на 14 день) за умов довгого дня вміст гормону у обох КД ліній сильно знижувався – в 5,4 і 1,8 рази (у ліній *E1E2E3* та *E1e2e3* відповідно), в той час як у ФПН ліній *e1E2e3* і *e1e2e3* зростав, особливо у ФПН лінії *e1e2E3*, в 6,8 рази у порівнянні з показником на сьомий день після початку дослідження (табл. 4.3).

Таблиця 4.3

**Вміст ГК в листках ізогенних за генами *E* ліній сої,
(середнє за 2010–2012 роки)**

Фото-період	Вміст (мкг/г сухої речовини) за період, днів			Зміна вмісту, %**	
	0*	7	14	± за 14 днів	± до 16-годинного дня
Короткоденна лінія – генотип <i>E1E2E3</i>					
16 годин	3,7±0,4	46,3±1,4	8,6±0,9	133,3	2050,0***
9 годин	3,7±0,4	66,0±1,9	84,6±2,3	2183,3	
Короткоденна лінія – генотип <i>Ele2e3</i>					
16 годин	11,0±0,9	43,7±1,1	24,1±0,8	120,1	462,0***
9 годин	11,0±0,9	50,7±1,7	74,7±2,1	582,1	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1E2e3</i>					
16 годин	24,9±1,1	36,8±1,2	43,5±1,6	74,8	32,4
9 годин	24,9±1,1	68,1±1,9	51,6±1,8	107,3	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2E3</i>					
16 годин	3,6±0,2	4,6±0,7	27,0±0,9	643,2	1235,4***
9 годин	3,6±0,2	27,8±0,9	71,9±2,0	1878,6	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2e3</i>					
16 годин	19,0±1,0	37,7±1,3	41,5±1,3	118,7	33,2
9 годин	19,0±1,0	74,5±2,4	47,8±1,6	152,0	

Примітки. * – до початку скорочення фотоперіоду; ** – % від показника до початку скорочення фотоперіоду; *** – різниця з довгим днем статистично значуща при $P \leq 0,05$.

Завдяки таким змінам у всіх ліній у кінці досліду на довгому дні рівень ГК був вищим за початковий, особливо у лінії *e1e2E3* – у 7,5 рази (на 643 %).

Динаміка активності ГК (табл. 4.4) на природному довгому фотоперіоді мала характер подібний до динаміки вмісту цього гормону (табл. 4.3).

Таблиця 4.4

Активність ГК в листках ізогенних за генами *E* ліній сої, (середнє за 2010-2012 роки)

Фото-період	Активність (% до контролю) за період, днів			Зміна активності, %**	
	0*	7	14	± за 14 днів	± до 16-годинного дня**
Короткоденна лінія – генотип <i>E1E2E3</i>					
16 годин	97,4±3,6	192,6±5,7	107,3±5,0	10,1	166,2***
9 годин	97,4±3,6	232,1±6,6	269,1±7,1	176,3	
Короткоденна лінія – генотип <i>E1e2e3</i>					
16 годин	121,9±5,8	173,6±6,1	95,5±4,1	-21,7	103,7***
9 годин	121,9±5,8	201,4±6,8	221,9±7,0	82,0	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1E2e3</i>					
16 годин	149,8±4,9	148,2±5,1	187,0±5,4	24,9	10,8
9 годин	149,8±4,9	236,2±7,5	203,1±6,3	35,6	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2E3</i>					
16 годин	77,3±3,7	109,3±4,8	154,0±5,2	99,3	116,1***
9 годин	77,3±3,7	155,6±5,2	243,7±7,5	215,4	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2e3</i>					
16 годин	137,9±4,9	175,3±5,3	211,1±6,4	53,1	27,8
9 годин	137,9±4,9	268,9±7,4	249,4±6,7	80,8	

Примітки. * – до початку скорочення фотоперіоду; ** – % від показника до початку скорочення фотоперіоду; *** – різниця з довгим днем статистично значуща при $P \leq 0,05$.

Під впливом короткого 9-годинного фотоперіоду до кінця першого тижня досліду (7 днів) у всіх ліній сої вміст та активність ГК у листках значно підвищувалися, особливо у ліній *E1E2E3*, *e1E2e3*, *ele2e3*, що мали найвищий рівень ГК у листках наприкінці першого тижня досліду (табл. 4.3 і 4.4). Подальше підвищення рівня ГК та їх активності протягом наступних семи днів досліду спостерігалось лише у трьох ліній, що мають *E1* та / або *E3* гени у генотипі – двох КД (*E1E2E3*, *E1e2e3*) та однієї ФПН (*ele2E3*). У двох інших ФПН ліній, вміст і активність ГК, навпаки, знижувалися до кінця досліду (табл. 4.2).

Таким чином, скорочення фотоперіоду призвело до більш стрімкого зростання за період досліду і вмісту, і активності ГК у листках всіх досліджуваних ліній порівняно зі зміною цих показників на довгому дні [34, 45, 281]. Однак найбільше на 9-годинний фотоперіод відреагували лінії, що мають *E1* та/або *E3* гени у генотипі [281]. Це може бути пов'язане з тим, що ізоляції, які мають ці гени у домінантному стані за індуктивного для їх розвитку фотоперіоду значно підвищують синтез ГК у листках. Це, у свою чергу, як і у арабідопсису, може призводити до активації експресії генів гомологів *FT* або *TSF*, продукти яких транспортуються до апексу стебла і запускають флоральний морфогенез.

4.3 Вміст і активність абсцизової кислоти

Як відомо абсцизова кислота (АБК) відноситься до стресових гормонів і має інгібіторний вплив на процеси росту [102]. Разом з цим, АБК може виступати як в ролі активатора, так і в ролі інгібітора цвітіння, що залежить від супутніх умов, зокрема фотоперіоду і віку рослин [86]. АБК, як і ГК синтезується у листках, які є органом сприйняття фотоперіодичного сигналу, тому рівень и активність цього гормону можуть корегувати інтенсивність ростових процесів, а також брати участь у фотоперіодичній регуляції цвітіння сої.

Динаміка вмісту АБК в листках ізогенних за генами *E* ліній сої представлена у таблиці 4.5.

Таблиця 4.5

**Вміст АБК в листках ізогенних за генами *E* ліній сої,
(середнє за 2010–2012 роки)**

Фото-період	Вміст (мкг/г сухої речовини) за період, днів			Зміна вмісту, %**	
	0*	7	14	± за 14 днів	± до 16-годинного дня***
Короткоденна лінія – генотип <i>E1E2E3</i>					
16 годин	0,88±0,04	1,53±0,10	2,25±0,11	157,1	-73,5
9 годин	0,88±0,04	3,16±0,20	1,61±0,07	83,7	
Короткоденна лінія – генотип <i>E1e2e3</i>					
16 годин	0,69±0,03	0,94±0,06	1,97±0,09	186,4	-95,5
9 годин	0,69±0,03	2,58±0,13	1,31±0,10	90,9	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1E2e3</i>					
16 годин	0,91±0,07	2,52±0,11	1,60±0,13	75,0	14,5
9 годин	0,91±0,07	2,97±0,12	1,73±0,14	89,5	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2E3</i>					
16 годин	0,65±0,04	1,38±0,10	1,96±0,11	200,3	-166,6
9 годин	0,65±0,04	3,34±0,16	0,88±0,06	33,8	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2e3</i>					
16 годин	0,75±0,03	2,36±0,11	1,15±0,09	52,8	13,9
9 годин	0,75±0,03	2,56±0,12	1,25±0,09	66,7	

Примітки. * – до початку скорочення фотоперіоду; ** – % від показника до початку скорочення фотоперіоду; *** – різниця з довгим днем статистично значуща при $P \leq 0,05$.

Початковий рівень вмісту АБК був приблизно однаковий у всіх ліній (табл. 4.5), але її активність була найвищою у КД лінії *E1E2E3* (табл. 4.6).

За нашими даними, незважаючи на інтенсивні ростові процеси у досліджуваних ізоліній сої протягом досліду, що характеризувалися збільшенням лінійного росту, кількості листків та сухої маси рослин, вміст АБК у листках рослин загалом підвищувався як за довгого, так і за короткого фотоперіоду порівняно з початковим рівнем цього показника [36]. Однак динаміка вмісту АБК залежала від генотипу ліній та їх реакції на тривалість фотоперіоду.

Так, за умов природного фотоперіоду у всіх ліній протягом семи днів від початку досліду вміст АБК зростав, але ступінь його підвищення був різним і залежав від генотипу ліній за генами *E* [8, 36]. В найбільшій мірі підвищення було виражено у ФПН ліній *e1E2e3* і *e1e2e3* – в 2,7 і 3,2 рази відповідно, а найменшій – у КД ліній *E1E2E3* і *E1e2e3* (табл. 4.5). До закінчення досліду (на 14 день) за умов природного фотоперіоду вміст гормону у обох КД ліній продовжував зростати, в той час як у ФПН ліній *e1E2e3* і *e1e2e3* знижувався, а у ФПН лінії *e1e2E3*, навпаки, зростав, в порівнянні з вмістом на сьомий день після початку досліду (табл. 4.3). У всіх досліджених ліній до закінчення досліду вміст АБК в листках був вищим, ніж на його початку (табл. 4.3).

Активність АБК за умов природного довгого дня в листках досліджуваних ліній на початку досліду відрізнялася залежно від генотипу [33, 43]. Найбільш високою вона була у КД лінії *E1E2E3*, значно нижчою і однаковою у ФПН ліній *e1E2e3* і *e1e2e3* і найнижчою у КД лінії *E1e2e3* і ФПН лінії *e1e2E3* (табл. 4.6). Через 7 днів від початку досліду активність АБК у всіх ліній знизилася, але відмінність між ними за активністю була такою ж, як і на початку досліду (табл. 4.6). Наприкінці досліду (14 день) активність фітогормону у обох КД ліній і у ФПН лінії *e1e2E3* значно зросла, в той час як у ФПН ліній *e1E2e3* і *e1e2e3* вона практично не змінювалася, в порівнянні з активністю через 7 днів після початку досліду (табл. 4.6).

Таблиця 4.6

**Активність АБК в листках ізогенних за генами *E* ліній сої,
(середнє за 2010-2012 роки)**

Фото-період	Активність (% до контролю) за період, днів			Зміна активності, %**	
	0*	7	14	± за 14 днів	± до 16-годинного дня***
Короткоденна лінія – генотип <i>E1E2E3</i>					
16 годин	167,5±3,9	142,9±2,6	150,6±2,9	-10,1	9,3
9 годин	167,5±3,9	179,2±4,7	166,2±3,3	-0,8	
Короткоденна лінія – генотип <i>E1e2e3</i>					
16 годин	139,2±2,3	117,6±1,2	163,5±3,5	17,5	-10,7
9 годин	139,2±2,3	154,1±3,1	148,6±2,4	6,8	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1E2e3</i>					
16 годин	147,3±2,1	143,2±2,7	133,8±2,5	-9,2	5,5
9 годин	147,3±2,1	159,5±2,9	141,9±3,0	-3,7	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2E3</i>					
16 годин	139,0±2,4	132,4±1,9	162,3±3,0	16,8	-12,1
9 годин	139,0±2,4	150,0±2,7	145,5±2,5	4,6	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2e3</i>					
16 годин	149,4±2,1	142,9±2,5	143,2±2,6	-4,1	5,4
9 годин	149,4±2,1	166,2±3,2	151,4±2,6	1,3	

Примітки. * – до початку скорочення фотоперіоду; ** – % від показника до початку скорочення фотоперіоду; *** – різниця з довгим днем статистично значуща при $P \leq 0,05$.

Виявлені зміни в динаміці вмісту та активності АБК у досліджуваних ізоляцій сої, вірогідно, пов'язані з онтогенетичними змінами в характері

регуляції морфогенетичних процесів, який детермінується генотипом ліній за генами *E* [8, 288].

Під впливом короткого фотоперіоду наприкінці першого тижня досліду (7 днів) у всіх ліній вміст АБК у листках значно підвищувався, в середньому у 4,2 рази, а до кінця другого тижня (14 день), навпаки, знижувався, в середньому у 2,5 рази (табл. 4.5). Однак у ФПН лінії, що має в генотипі домінантний ген *E3*, ці зміни були найбільш виражені серед усіх досліджуваних ліній, бо ця лінія мала найнижчий рівень АБК в кінці досліду (табл. 4.6). Динаміка активності гормону за цих фотоперіодичних умов мала аналогічний характер, тобто підвищення вмісту АБК супроводжувалося підвищенням її активності і навпаки (табл. 4.6).

Слід зазначити, що по відношенню до початкового рівня вміст АБК в листках як на довгому, так і на короткому дні до кінця досліду підвищувався. Однак, у КД ліній (*E1E2E3*, *E1e2e3*) і ФПН лінії *e1e2E3*, в умовах 16-годинного дня таке підвищення було більш значним, відповідно у 2,0; 2,2 і 6,5 рази по відношенню до підвищення показників на короткому дні (табл. 4.5). Ймовірно, це свідчить про більш високу чутливість цих ліній до тривалості фотоперіоду серед усіх досліджуваних ліній сої [7, 36, 43].

Зіставлення динаміки вмісту та активності АБК в листках досліджуваних ліній за умов різної тривалості фотоперіоду показало, що вона залежить від стану певних генів *E* у генотипі ізоліній [36, 43]. Так, у ліній, що мають *E1* та / або *E3* гени у генотипі (КД лінії *E1E2E3*, *E1e2e3*, ФПН лінія *e1e2E3*) на 7 день досліду рівень АБК на короткому дні був значно вище, ніж на довгому, а в кінці досліду, навпаки, нижче. У двох інших ліній з *e1* та *e3* у генотипі (ФПН лінії *e1E2e3* і *e1e2e3*) дані показники були приблизно однакові як на довгому, так і на короткому дні (табл. 4.6).

Такий характер динаміки АБК в листках під впливом 9-годинного фотоперіоду може бути результатом того, що у ліній, що мають домінантні гени *E1* і *E3* в генотипі, в даних умовах, можливо, відбувається підвищення експресії гена *NCED1*, що кодує фермент діоксигеназа 9-цисепоксикаротиноїдів, що

призводить до значного накопичення АБК в листках вже до кінця першого тижня досліду. Таке припущення опосередковано підтверджується тим, що підвищення експресії даного гена в листках сої у деяких експериментах спостерігали вже під впливом 6 коротких днів [270].

Висновки до розділу 4

1. Вміст ІОК у листках КД ліній (*E1E2E3*, *E1e2e3*) і двох ФПН ліній (*e1E2e3* і *e1e2e3*) за впливу короткого фотоперіоду був нижчим протягом досліду ніж на довгому дні. У ФПН лінії *e1e2E3* він був, навпаки, вищим за впливу короткого фотоперіоду. Активність ІОК у всіх ліній протягом впливу семи коротких днів знижувалась порівняно до її рівня на довгому дні, а до завершення досліду вона зростала у більшості ліній.
2. Фотоперіодичні умови визначають рівень вмісту ІОК у листках ізоліній сої залежно від їх генотипу за генами *E*. Однак активність фітогормону однотипно змінюється під впливом короткого фотоперіоду незалежно від генотипу ізоліній, за окремим виключенням.
3. Скорочення фотоперіоду зумовило підвищення вмісту ГК і їх активності у листках ізоліній сої порівняно до цих показників на довгому фотоперіоді. Особливо це проявлялось у ліній, що мають домінантний *E3* ген у генотипі (КД лінії *E1E2E3*, ФПН лінія *e1e2E3*).
4. Вміст і активність АБК у лисках окремих досліджуваних ізоліній різнилися залежно від генотипу за генами *E* та тривалості впливу коротким фотоперіодом. У ліній, що мають *E1* і / або *E3* гени у генотипі (КД лінії *E1E2E3*, *E1e2e3*, ФПН лінія *e1e2E3*), під впливом короткого фотоперіоду через 7 днів ці показники були вищими, а через 14 – нижчими, ніж за довгого фотоперіоду. У ліній, що мають *e1* і *e3* гени у генотипі (ФПН лінії *e1E2e3*, *e1e2e3*) рівень вмісту і активності АБК не залежав від тривалості фотоперіоду.

Основні положення цього розділу викладені у публікаціях автора [7, 8, 33, 34, 36, 37, 38, 40, 43, 45].

РОЗДІЛ 5

ВМІСТ І АКТИВНІСТЬ ФІТОГОРМОНІВ У АПІКАЛЬНИХ МЕРИСТЕМАХ СТЕБЛА ІЗОГЕННИХ ЛІНІЙ СОЇ

Всі внутрішні і зовнішні сигнали, так чи інакше, інтегруються в єдиний флоральний стимул, який, досягаючи апекса стебла, запускає трансформацію вегетативної меристеми у флоральну [94]. При цьому певний гормональний статус апікальної меристеми стебла (АМС) – вміст окремих гормонів і їх співвідношення – за різної тривалості дня може визначати їх роль в якості компонентів цього стимулу і / або їх участь в автономній (віковій) регуляції розвитку рослин.

5.1 Вміст і активність ІОК у АМС ізогенних ліній сої

Одним з важливих фітогормонів, що регулюють процеси цвітіння, є ІОК, тому що вона визначає місце ініціації процесу цвітіння, контролює ріст органів квітки, формує і детермінує репродуктивну компетентність АМС [15, 202, 248]. Тому характер динаміки вмісту та активності ІОК у АМС, основному місці її синтезу, може відображати спрямованість процесів росту і розвитку, що здійснюються в рослині за дії різних фотоперіодичних умов.

Результати визначення вмісту та активності ауксину в АМС ізогенних за *E*-генами ліній з різною фотоперіодичною чутливістю показали, що початковий рівень вмісту ІОК був найвищим у лінії *ele2e3*, а найнижчим – у лінії *E1E2E3*, а рівень активності – навпаки (табл. 5.1).

Онтогенетичні зміни вмісту й активності ІОК в АМС відрізнялися у досліджуваних ліній і залежали від генотипу ліній та фотоперіодичного впливу [37, 40].

На довгому дні у обох КД ліній, що мають *E1* ген у генотипі, вміст ІОК протягом дослідження поступово зростає (табл. 5.1), відносно до вмісту на початку дослідження. Вірогідно це пов'язано з інтенсивними ростовими процесами за цих умов.

Таблиця 5.1

**Вміст ІОК в АМС ізогенних за генами *E* ліній сої,
(середнє за 2010–2012 роки)**

Фото-період	Вміст (мкг/г сухої речовини) за період, днів			Зміна вмісту, %**	
	0*	7	14	± за 14 днів	± до 16-годинного дня
Короткоденна лінія – генотип <i>E1E2E3</i>					
16 годин	4,03±0,2	5,27±0,3	6,16±0,4	52,6	-71,3***
9 годин	4,03±0,2	8,03±0,6	3,28±0,1	-18,7	
Короткоденна лінія – генотип <i>Ele2e3</i>					
16 годин	5,23±0,4	5,50±0,4	6,70±0,5	28,0	-68,0***
9 годин	5,23±0,4	11,01±1,0	3,14±0,1	-39,9	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1E2e3</i>					
16 годин	5,10±0,3	4,40±0,2	5,80±0,4	13,8	138,4***
9 годин	5,10±0,3	4,63±0,3	12,85±1,0	152,2	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2E3</i>					
16 годин	5,32±0,4	2,87±0,09	6,60±0,5	24,0	53,6***
9 годин	5,32±0,4	5,61±0,4	9,45±0,6	77,7	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2e3</i>					
16 годин	6,35±0,4	2,56±0,09	8,12±0,6	27,9	67,8***
9 годин	6,35±0,4	6,23±0,4	12,43±1,0	95,8	

Примітки. * – до початку скорочення фотоперіоду; ** – % від показника до початку скорочення фотоперіоду; *** – різниця з довгим днем статистично значуща при $P \leq 0,05$.

Скорочення фотоперіоду у цих ліній призвело до значного збільшення вмісту цього гормону у АМС вже через 7 днів, в середньому

у 2 рази порівняно до вмісту на початку дії цим фактором. Однак вже за наступний період досліду за даних фотоперіодичних умов вміст ІОК значно знижувався у АМС цих ліній: у лінії *ElE2E3* в 2,5 рази, а у лінії *Ele2e3* в 3,5 рази порівняно з показниками на 7 день досліду (табл. 5.1). Можливо, така динаміка вмісту ІОК у АМС пов'язана з гальмуванням ростових процесів за дії короткого фотоперіоду, коли ще не відбувається цвітіння [39, 41].

У ФПН ліній на довгому дні спостерігалось зниження вмісту ІОК в АМС протягом перших семи днів досліду, особливо у ліній, що мають *e2* ген у генотипі (*ele2E3* і *ele2e3*) – в 2-2,5 рази порівняно з показниками на початку досліду (табл. 5.1). А протягом наступного тижня, навпаки, відбувалося значне накопичення цього гормону в АМС, особливо у ліній *ele2E3* і *ele2e3*, в 2,3 і 3,2 рази відповідно (табл. 5.1). Можливо така зміна у вмісті ІОК пов'язана з включенням внутрішнього автономного механізму гальмування ростових процесів, до якого залучені і ауксини, що, вірогідно, призводить до зниження вмісту ІОК і її атрагуючого ефекту у АМС наприкінці першого тижня досліду [37]. Як результат цього інтенсивність ростових процесів у цих ліній зменшується, незважаючи на оптимальні для інтенсивного зростання фотоперіодичні умови [39].

За дії короткого фотоперіоду у перший тиждень досліду у ФПН ліній не відбувалося значних змін у вмісті ІОК в АМС, однак вже за наступні сім днів досліду спостерігалось підвищення вмісту цього гормону і більш значне, ніж на довгому дні, особливо у ліній *ele2e3* і *elE2e3*, в 2 і 2,8 рази відповідно (табл. 5.1).

Динаміка активності ІОК при цьому загалом мала протилежний характер, тобто підвищення вмісту ІОК у більшості випадків супроводжувалося зниженням її активності і навпаки (табл. 5.2) [40].

Таку зміну у вмісті і активності ауксину в апікальних меристемах стебла рослин сої під час фотоперіодичною індукції можна пояснити за літературними даними. Ймовірно це пов'язано з активацією гідролаз, що розщеплюють комплекси ІОК-амінокислота (IAA-amino acid conjugate

hydrolase) і триптофансинтази в перші дні (1–6 коротких днів), що може призводити до збільшення вмісту ІОК [269].

Таблиця 5.2

**Активність ІОК в АМС ізогенних за генами *E* ліній сої,
(середнє за 2010–2012 роки)**

Фото-період	Активність (% до контролю) за період, днів			Зміна активності, %**	
	0*	7	14	± за 14 днів	± до 16-годинного дня
Короткоденна лінія – генотип <i>E1E2E3</i>					
16 годин	249,4±10,4	132,7±5,6	275,5±9,8	10,5	5,1
9 годин	249,4±10,4	243,5±9,7	288,2±11,3	15,6	
Короткоденна лінія – генотип <i>E1e2e3</i>					
16 годин	190,3±8,3	234,0±8,8	410,0±12,5	115,4	-12,2***
9 годин	190,3±8,3	175,0±5,6	386,8±11,9	103,2	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1E2e3</i>					
16 годин	215,3±8,7	293,7±11,5	246,7±9,7	14,6	-61,1***
9 годин	215,3±8,7	340,3±12,4	115,3±5,4	-46,5	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2E3</i>					
16 годин	246,0±9,1	428,2±12,6	301,0±11,3	22,4	-44,9***
9 годин	246,0±9,1	282,1±11,1	190,4±9,0	-22,6	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2e3</i>					
16 годин	174,6±8,3	135,1±7,8	191,0±8,8	9,4	-45,6***
9 годин	174,6±8,3	104,1±4,6	111,5±3,8	-36,1	

Примітки. * – до початку скорочення фотоперіоду; ** – % від показника до початку скорочення фотоперіоду; *** – різниця з довгим днем статистично значуща при $P \leq 0,05$.

Це, швидше за все, і відбувалося у КД ліній. Хоча, з іншого боку, при тривалому впливі 9-годинного фотоперіоду (14 днів) спостерігалось зниження концентрації і активності ІОК у КД ліній, можливо, за рахунок активації її відтоку до листків і / або катаболізму її в АМС цих ліній [7, 37]. Мабуть, тому за індуктивних умов у КД ліній знімається інгібуючий ефект ауксину на процес цвітіння [263]. У ФПН ліній при скороченні фотоперіоду спостерігалось значне накопичення ІОК в АМС, однак активність її при цьому знижувалася. Це може бути пов'язано з тим, що підвищення концентрації ІОК, призводить до пригнічення її рістстимулюючого ефекту, що відбивається на зниженні її активності [37, 40]. Крім того, високий рівень ІОК у АМС наприкінці досліду може бути пов'язаний з процесами перетворення меристеми у флоральну. Це можна пояснити тим, що саме ауксини, зокрема у арабідопсису, визначають місця локалізації транскрипції гена *LEAFY (LFY)*, експресія якого необхідна і достатня для перетворення вегетативної меристеми стебла у квітку [277].

5.2 Вміст і активність ГК у АМС ізогенних ліній сої

ГК вважаються домінуючими гормонами в регуляції цвітіння довгоденних рослин [86]. Це твердження базується на результатах, які показали, що в індуктивних фотоперіодичних умовах у довгоденних рослин *Lolium temulentum* і *Arabidopsis thaliana* підвищується рівень гіберелінів в листках, які потім транспортуються до апікальної меристеми стебла (АМС) і посилюють експресію генів *GAMYB* і *LFY* [161, 195]. Ці гени діють безпосередньо в шляху трансдукції гіберелінового сигналу і, відповідно, перший з цих генів відповідає за ініціацію цвітіння, а продукти другого зв'язуються послідовно з промоторами генів, що регулюють флоральну диференціацію і формування органів квітки [134, 207]. Тому вивчення рівня та активності ГК у ізогенних ліній з певним станом генів *E*, що обумовлюють фотоперіодичну чутливість рослин сої, є важливим для

поглиблення розуміння можливої взаємодії фотоперіодичного та гіберелінового шляхів ініціації цвітіння. Це доводить доцільність проведення наших досліджень.

Результати визначення вмісту ГК у АМС ізоліній сої наведені у таблиці 5.3. Вони показали, що найвищий початковий вміст ГК у АМС був у ФПН лінії з *E3* в генотипі (8,2 мкг/г), тоді як найнижчий у КД лінії з трьома домінантними генами *E* (1,3 мкг/г). Також достатньо низький рівень ГК на початку досліду був у ФПН лінії з трьома рецесивними генами *E* (2,6 мкг/г). Подібна закономірність спостерігалась і у початковому рівні активності ГК (табл. 5.4).

Характер подальшої динаміки вмісту і активності ГК у АМС ізоліній сої був ідентичний протягом досліду, незалежно від стану генів *E* та тривалості фотоперіоду [281].

За даними таблиці 5.3 видно, що як за перші 7 днів, так і за наступні 7 днів відбувалось збільшення вмісту ГК у АМС ізоліній за обох фотоперіодичних умов. Однак, нами були виявлені відмінності в інтенсивності накопичення ГК у АМС ізоліній на довгому 16-годинному і короткому 9-годинному фотоперіоді. Так, на довгому дні протягом досліду вміст ГК був менше ніж на короткому дні, особливо у КД ліній *E1E2E3*, *E1e2e3* та ФПН лінії *e1E2e3* (табл. 5.3). Аналогічна закономірність спостерігалась і у динаміці активності ГК (табл. 5.4). У двох інших ФПН ліній ці показники були майже однакові за обох фотоперіодів, що може свідчити про те, що у цих ліній зміна тривалості фотоперіоду майже не впливає на інтенсивність накопичення ГК та рівень їх активності у АМС (табл. 5.3 і 5.4).

Разом з цим, нами була виявлена різниця в динаміці вмісту і активності ГК у АМС рослин з різним генотипом за генами *E* [35, 281]. Вони полягають у наступному.

У фотоперіодично чутливих ліній, що мають в генотипі *E1* ген (*E1E2E3*, *E1e2e3*), вміст ГК на довгому дні був найменший серед усіх ліній,

як на 7-ий, так і на 14-ий день досліду. Найвищими показниками активності і вмісту ГК у АМС на довгому дні характеризувалась ФПН лінія, що має тільки *E3* ген у генотипі (табл. 5.3).

Таблиця 5.3

**Вміст ГК в АМС ізогенних за генами *E* ліній сої,
(середнє за 2010–2012 роки)**

Фото-період	Вміст (мкг/г сухої речовини) за період, днів			Зміна вмісту, %**	
	0*	7	14	± за 14 днів	± до 16-годинного дня
Короткоденна лінія – генотип <i>E1E2E3</i>					
16 годин	1,3±0,06	1,7±0,07	9,9±0,9	688,0	1080,0***
9 годин	1,3±0,06	10,7±0,9	23,4±1,2	1768,0	
Короткоденна лінія – генотип <i>Ele2e3</i>					
16 годин	5,5±0,2	4,7±0,3	14,7±1,1	169,7	328,4***
9 годин	5,5±0,2	29,9±1,3	32,6±1,3	498,2	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1E2e3</i>					
16 годин	4,7±0,3	16,9±1,1	19,6±1,2	316,0	162,8***
9 годин	4,7±0,3	26,1±1,3	27,2±1,3	478,7	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2E3</i>					
16 годин	8,2±0,6	23,6±1,3	33,6±1,4	309,9	33,9
9 годин	8,2±0,6	26,4±1,3	36,4±1,4	343,8	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2e3</i>					
16 годин	2,6±0,08	11,8±0,8	16,2±1,0	522,7	129,2***
9 годин	2,6±0,08	14,0±1,0	19,6±1,2	651,9	

Примітки. * – до початку скорочення фотоперіоду; ** – % від показника до початку скорочення фотоперіоду; *** – різниця з довгим днем статистично значуща при $P \leq 0,05$.

Таблиця 5.4

**Активність ГК в АМС ізогенних за генами *E* ліній сої,
(середнє за 2010–2012 роки)**

Фото-період	Активність (% до контролю) за період, днів			Зміна активності, %**	
	0*	7	14	± за 14 днів	± до 16-годинного дня
Короткоденна лінія – генотип <i>E1E2E3</i>					
16 годин	110,9±4,7	113,3±5,4	119,7±5,4	7,9	74,7***
9 годин	110,9±4,7	146,7±6,2	202,5±8,1	82,6	
Короткоденна лінія – генотип <i>Ele2e3</i>					
16 годин	121,3±6,8	119,4±3,8	159,8±5,7	31,7	53,8***
9 годин	121,3±6,8	235,2±9,1	225,0±8,6	85,5	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1E2e3</i>					
16 годин	119,3±5,3	133,7±7,4	129,4±7,1	8,5	62,9***
9 годин	119,3±5,3	192,2±8,0	204,4±8,3	71,3	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2E3</i>					
16 годин	161,0±6,2	206,4±7,7	223,6±8,5	38,9	7,9***
9 годин	161,0±6,2	203,6±7,9	236,4±9,0	46,8	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2e3</i>					
16 годин	117,9±3,8	115,6±4,1	125,0±5,7	6,0	1,2
9 годин	117,9±3,8	121,8±6,0	126,4±5,9	7,2	

Примітки. * – до початку скорочення фотоперіоду; ** – % від показника до початку скорочення фотоперіоду; *** – різниця з довгим днем статистично значуща при $P \leq 0,05$.

Скорочення фотоперіоду до 9 годин призвело до більш інтенсивного накопичення ГК у АМС рослин у порівнянні з накопиченням на довгому

дні, переважно у тих, що мають *E1* і / або *E2* в генотипі (КД лінії *E1E2E3*, *E1e2e3* і ФПН лінія *e1E2e3*).

Відповідно до підвищення вмісту ГК зростала і їх активність (табл. 5.4). В результаті таких змін на короткому дні у кінці досліду найбільший вміст і активність ГК у АМС був у ліній *E1e2e3* та *e1e2E3* – 32,6 мкг/г, 225 % та 36,4 мкг/г, 236,4 % відповідно. Трохи нижче ці показники були у ліній *E1E2E3* та *e1E2e3* – 23,4 мкг/г, 202,5 % та 27,2 мкг/г, 204,4 % відповідно (табл. 5.3 і 5.4). Найнижчі ці показники були у лінії *e1e2e3*, що раніше за всіх переходить до цвітіння незалежно від тривалості фотоперіоду.

Таким чином, скорочення фотоперіоду призводить до більш інтенсивного накопичення ГК і зростання їх активності у АМС всіх досліджуваних ізоляцій сої незалежно від стану генів *E* в генотипі порівняно з показниками на довгому фотоперіоді [35, 281].

5.3 Вміст і активність абсцизової кислоти

Відомо, що АБК може транспортуватись до апексу стебла і може регулювати ініціацію цвітіння через взаємодію з Flowering time control protein A (FCA), що призводить до пригнічення цвітіння [211]. Разом з тим, у деяких дослідках показано, що цей гормон може позитивно впливати на ініціацію цвітіння через регуляцію метаболізму трегалози, фосфорильовані форми якої (трегалоза-6-фосфат) задіяні в трансформації вегетативної меристеми у флоральну [119]. Крім того, слід враховувати той факт, що FCA діє в автономному шляху регуляції цвітіння, тому можливо, що у фотоперіодичній регуляції цвітіння АБК може відігравати іншу роль [227].

Тому рівень АБК і її активність в АМС сої може, з одного боку, характеризувати участь цього гормону в процесах, що відбуваються в апексі стебла під впливом різних фотоперіодичних умов, що призводить або до продовження вегетації, або до формування флоральної меристеми

і переходу до цвітіння [9]. З іншого боку, за динамікою цього гормону в АМС ізогенних за генами *E* ліній сої, ймовірно, можна судити про участь цих генів у регуляції синтезу, розщеплення і / або інактивації АБК [36]. Такі дослідження з ізогенними за генами *E* лініями сої можуть розширити існуючі уявлення щодо ролі цих генів у регуляції цвітіння за участю АБК.

Результати досліджень вмісту АБК у АМС ізоліній представлені у таблиці 5.5. Отримані дані показали, що на початку досліду вміст АБК був приблизно однаковим у всіх досліджених ліній, хоча й незначно нижче у ліній КД лінії *E1e2e3* і ФПН лінії *e1e2E3*, ніж у інших. Аналогічна картина була і у рівні активності АБК (табл. 5.6).

Динаміка вмісту та активності АБК в АМС була подібною у всіх ліній протягом досліду, незалежно від тривалості фотоперіоду: відбувалося поступове підвищення цих показників, як на довгому, так і на короткому дні [36]. Однак скорочення фотоперіоду до 9 годин сприяло більшому накопиченню АБК в АМС і більш високому рівню її активності у порівнянні зі значеннями на довгому 16-годинному дні (табл. 5.5 і 5.6). За рахунок цього на короткому дні у всіх ліній вміст АБК зростав в середньому на 125,4 % по відношенню до початкового рівня, а на довгому дні – всього на 84,2 % (табл. 5.5). Це ймовірно пов'язано з відтоком цього гормону з основного місця його синтезу, листків, до АМС за умов скороченого фотоперіоду, що можливо впливало на пригнічення ростових процесів, особливо лінійного росту головного пагону, на короткому дні [288].

Активність АБК також більше зростала при скороченні фотоперіоду (в середньому на 91,5 % від початкового рівня), ніж за умов довгого фотоперіоду (в середньому на 65 % від початкового рівня). Виняток склали ФПН лінії *e1E2e3* і *e1e2e3*, у яких ці показники в кінці досліду на короткому і довгому дні були майже однаковими (табл. 5.6).

Слід відзначити, що у лінії з домінантним геном *E2* протягом досліду були найвищі серед усіх ліній показники і вмісту, і активності АБК в АМС як на довгому, так і на короткому дні (табл. 5.5 і 5.6).

Таблиця 5.5

**Вміст АБК в АМС ізогенних за генами *E* ліній сої,
(середнє за 2010–2012 роки)**

Фото-період	Вміст (мкг/г сухої речовини) за період, днів			Зміна вмісту, %**	
	0*	7	14	± за 14 днів	± до 16-годинного дня
Короткоденна лінія – генотип <i>E1E2E3</i>					
16 годин	0,97±0,05	1,17±0,06	1,70±0,08	75,3	46,4
9 годин	0,97±0,05	1,46±0,07	2,15±0,10	121,6	
Короткоденна лінія – генотип <i>E1e2e3</i>					
16 годин	0,78±0,04	0,97±0,06	1,63±0,07	109,0	51,3
9 годин	0,78±0,04	1,33±0,06	2,03±0,09	160,3	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1E2e3</i>					
16 годин	1,07±0,06	1,45±0,07	1,97±0,08	84,1	15,9
9 годин	1,07±0,06	2,03±0,09	2,14±0,10	100,0	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2E3</i>					
16 годин	0,79±0,04	1,21±0,06	1,40±0,07	77,2	70,9
9 годин	0,79±0,04	1,71±0,07	1,96±0,08	148,1	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2e3</i>					
16 годин	0,93±0,05	1,33±0,06	1,63±0,07	75,3	21,5
9 годин	0,93±0,05	1,62±0,07	1,83±0,08	96,8	

Примітки. * – до початку скорочення фотоперіоду; ** – % від показника до початку скорочення фотоперіоду; *** – різниця з довгим днем статистично значуща при $P \leq 0,05$.

Ця лінія (*e1E2e3*), за нашими даними, характеризується найменшими показниками ростових процесів серед всіх ліній в умовах як 9-годинного,

так і 16-годинного фотоперіоду [39].

Таблиця 5.6

**Активність АБК в АМС ізогенних за генами *E* ліній сої,
(середнє за 2010–2012 роки)**

Фото-період	Активність (% до контролю) за період, днів			Зміна активності, %**	
	0*	7	14	± за 14 днів	± до 16-годинного дня***
Короткоденна лінія – генотип <i>E1E2E3</i>					
16 годин	175,0±6,8	207,3±7,5	266,5±8,6	52,3	34,8***
9 годин	175,0±6,8	252,5±8,7	327,4±9,8	87,1	
Короткоденна лінія – генотип <i>E1e2e3</i>					
16 годин	137,5±6,3	150,0±6,2	235,7±8,3	71,4	41,6***
9 годин	137,5±6,3	200,0±8,1	292,9±9,2	113,0	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1E2e3</i>					
16 годин	182,5±8,0	224,5±7,8	365,6±10,1	100,3	-2,9
9 годин	182,5±8,0	237,5±8,2	360,3±10,0	97,4	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2E3</i>					
16 годин	130,8±6,3	267,5±8,8	189,2±7,1	44,6	67,8***
9 годин	130,8±6,3	302,5±9,2	277,9±8,8	112,5	
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2e3</i>					
16 годин	150,0±6,4	152,5±6,5	237,5±7,7	58,3	-10,9
9 годин	150,0±6,4	131,3±6,1	221,1±7,5	47,4	

Примітки. * – до початку скорочення фотоперіоду; ** – % від показника до початку скорочення фотоперіоду; *** – різниця з довгим днем статистично значуща при $P \leq 0,05$.

Тому підвищення вмісту і, особливо, активності АБК в АМС цієї

лінії, що спостерігалось протягом дослідів, мабуть, призводить до значного пригнічення ростових процесів вже наприкінці першого тижня дослідів і далі до найбільш раннього серед всіх ліній цвітіння [36].

Характер зростання вмісту АБК в АМС за контрастних фотоперіодичних умов відрізнявся [288]. Так, за умов довгого фотоперіоду воно у всіх ізоляцій було поступовим, а при скороченні фотоперіоду вміст АБК значно зростає протягом перших семи днів дослідів (табл. 5.5). Ймовірно, це пов'язано з тим, що за індуктивних умов в АМС, як і в листках, вже до кінця першого тижня підвищується експресія гена *NCED1*, що кодує 9-цис-епоксікароотиноїд діоксигеназу, за рахунок чого, за літературними даними, може зростати вміст АБК [266, 269]. Крім того, показано, що АБК впливає на експресію генів метаболізму трегалози [119] і може, таким чином, модулювати експресію генів ідентичності флоральної меристеми, зокрема *GmAP1* [271].

Висновки до розділу 5

1. Під впливом короткого фотоперіоду вміст ІОК у АМС за перші 7 днів підвищувався у всіх ізоляцій, але на період завершення дослідів у КД ліній цей показник знижувався, а у ФПН ліній, навпаки, суттєво зростає, порівняно до вмісту на довгому фотоперіоді. Активність ІОК у АМС на короткому дні була вища тільки у КД лінії *E1E2E3*, а у всіх інших досліджуваних ізоляцій, навпаки, нижча ніж в умовах довгого дня.
2. Скорочення фотоперіоду призводило до підвищення вмісту ГК у АМС всіх досліджуваних ліній порівняно з показниками на довгому фотоперіоді. Активність ГК за скорочення фотоперіоду підвищувалась у ліній що мають *E1* і / або *E2* гени у генотипі (КД лінії *E1E2E3*, *E1e2e3*, ФПН лінія *e1E2e3*). Зміна тривалості фотоперіоду не впливала на рівень активності ГК у АМС двох ФПН ліній, що мають рецесивні *e1* і *e2* гени у генотипі (*e1e2E3*, *e1e2e3*).
3. Вміст АБК у АМС всіх досліджуваних ізоляцій зростає в умовах

короткого фотоперіоду, незалежно від генотипу за *E* генами і фотоперіодичної чутливості. Активність АБК у ліній, що мають *E1* і / або *E3* гени у генотипі ((КД лінії *E1E2E3*, *E1e2e3*, ФПН лінія *e1e2E3*), за короткого фотоперіоду зростала, в той час як у ФПН лінії *e1E2e3* не змінювалась, а у ФПН лінії *e1e2e3*, навіть знижувалася порівняно до активності на довгому дні.

Основні положення цього розділу викладені у публікаціях автора [7, 9, 35, 36, 37, 40, 281, 288].

РОЗДІЛ 6

ФІТОГОРМОНАЛЬНИЙ БАЛАНС В ЛИСТКАХ ТА АПІКАЛЬНИХ МЕРИСТЕМАХ СТЕБЛА ІЗОГЕННИХ ЛІНІЙ СОІ

6.1 Розподіл фітогормонів між листками та АМС

В онтогенезі в окремих органах і в цілій рослині забезпечуються певні градієнти гормонів, співвідношення активаторів та інгібіторів процесів, що, в кінцевому підсумку, формує певний гормональний статус [13]. Цей статус забезпечується в рослині за рахунок синтезу нових «порцій» гормону, інактивацією, транспорту гормону, взаємодії різних гормонів, що в результаті призводить до активації або пригнічення певних процесів [93].

Фотоперіодичний сигнал поряд з гормональною системою контролює як інтенсивність процесів росту, так і переключення програми розвитку з вегетативного росту на перехід до цвітіння. Однак у той час як флоральна ініціація, в кінцевому рахунку, призводить до трансформації АМС у флоральну, флоригенний сигнал (сигнали) надходить від листків, які реагують на фотоперіод [270].

Тому співвідношення листки/АМС може свідчити про характер розподілу кожного гормону в надземній частині рослин, що, з одного боку може характеризувати інтенсивність і спрямованість морфогенезу за різних фотоперіодичних умов, а з іншого – вплив цих умов на відтік гормонів з листків до АМС (АБК, ГК), або у зворотному напрямку (ІОК).

Виходячи з цього, ми розраховували відношення вмісту фітогормонів у листках до вмісту їх у АМС (листки/АМС = вміст гормону у листках / вміст гормону у АМС) для кожного з трьох гормонів.

Розподіл вмісту ІОК між листками та АМС. Результати визначення співвідношення вмісту ІОК листки/АМС наведені у таблиці 6.1. Вони показали, що до початку фотоперіодичного впливу у всіх ліній вміст ІОК в листках був більшим, ніж в АМС особливо у ліній, що мають *E3* (*E1E2E3*, *e1e2E3*).

Таблиця 6.1

**Розподіл вмісту ІОК між листками та АМС (листки / АМС) ізогенних
за генами *E* ліній сої, (середнє за 2010–2012 роки)**

Генотип лінії	Фотоперіод	Відношення вмісту ІОК у листках до вмісту у АМС за період, днів			Зміна співвідношення, %**	
		0*	7	14	± за 14 днів	± до 16-годинного дня
Короткоденні (КД) лінії						
E1E2E3	16 годин	2,1	2,2	1,6	-23,8	-
	9 годин	2,1	1,2	1,6	-23,8	
E1e2e3	16 годин	1,5	2,3	1,8	20,1	16,8***
	9 годин	1,5	0,8	2,0	37,0	
Фотоперіодично нейтральні (ФПН) лінії						
e1E2e3	16 годин	1,8	1,8	1,1	-36,6	-30,1***
	9 годин	1,8	1,5	0,6	-66,8	
e1e2E3	16 годин	2,7	4,2	1,4	-48,4	-7,0
	9 годин	2,7	2,6	1,2	-55,4	
e1e2e3	16 годин	1,7	4,0	1,1	-32,5	-25,1***
	9 годин	1,7	1,1	0,7	-57,6	

Примітки. * – до початку скорочення фотоперіоду; ** – % від показника до початку скорочення фотоперіоду; *** – різниця з довгим днем статистично значуща при $P \leq 0,05$.

В умовах довгого фотоперіоду на 7 день у ліній *E1e2e3*, *e1e2E3* і *e1e2e3* спостерігалось підвищення даного співвідношення, особливо у ліній *e1e2e3* – 2,4 рази. А у ліній *E1E2E3* і *e1E2e3* відношення змісту ІОК

листки / АМС до 7 дня не змінювалося (табл. 6.1). На 14 день у КД ліній спостерігалось зниження даного співвідношення за рахунок зниження рівня ІОК як в листках, так і в АМС, особливо у лінії *E1e1e2*. У всіх ФПН ліній спостерігалось зниження даного показника, але найзначніше у ліній з тільки *E3* і *e1e2e3* – в 3 і 3,6 рази відповідно (табл. 6.1). Це відбувалося за рахунок значного підвищення вмісту ІОК в АМС даних ліній [37].

Під впливом скороченого до 9 годин фотоперіоду у ліній *E1E2E3*, *E1e2e3* і *e1e2e3* на 7 день відзначалося зниження співвідношення вмісту ІОК листки / АМС (табл. 6.1). Причому у перших двох ліній це відбувалося, ймовірно, за рахунок більш інтенсивного синтезу ІОК в АМС при відносно незмінному її рівні у листках, а у ФПН лінії – за рахунок зменшення вмісту активної ІОК або синтезу неактивних форм ІОК в листках [37, 40]. У інших ФПН ліній (що мають тільки з *E2* і *E3* генами) не спостерігалось значних змін даного співвідношення за умов короткого дня (табл. 6.1).

За наступні 7 днів скорочення фотоперіоду у КД ліній відбувалося підвищення співвідношення вмісту ІОК листки / АМС, особливо у лінії тільки з *E1* (в 2,5 рази), за рахунок значного зниження (практично на 8 мкг/г) вмісту ІОК в АМС. У ФПН ліній, як і на довгому дні, данне співвідношення знижувалося, особливо у ліній тільки з *E2* і *E3* (в 2,5 і 2,2 рази відповідно). У лінії *e1e2e3* таке зниження було менш значним (у 1,5 рази). Такі зміни можна пояснити значним накопиченням ІОК в АМС, особливо у ліній з *E2* і *e1e2e3*, що пов'язано, швидше за все, з підготовкою рослин до цвітіння [37, 281].

Підсумовуючи отримані дані, можна зробити декілька висновків: 1) скорочення фотоперіоду до 9 годин призводить до значного зниження вмісту ІОК в листках і АМС у КД ліній (*E1e2e3*, *E1E2E3*), 2) у ФПН ліній, навпаки, скорочений фотоперіод (в порівнянні з впливом 16-годинного фотоперіоду) обумовлював підвищення даних показників більше в АМС ніж у листках, особливо, у лінії тільки з *E3* у генотипі [37]. Перша закономірність, можливо пов'язана з тим, що *E1* є найсильнішим репресором

цвітіння серед всіх *E*-генів [240], посилюючи накопичення ІОК і в листках, і особливо в АМС за неіндуктивних умов довгого дня, що сприяє їх подальшому росту, а не переходу до цвітіння [39]. За індуктивних умов короткого дня у КД ліній, навпаки, на тлі зниження рівня ІОК відбувається гальмування ростових процесів і запуск флоральної ініціації. Крім цього показано, що у рослин за умов довгого світлового дня ростові процеси йдуть інтенсивніше і формується більша вегетативна маса, ніж на короткому дні [25]. Друга закономірність пов'язана вірогідно з тим, що у ФПН ліній при однаковій швидкості розвитку на довгому і короткому дні ростові процеси суттєво не змінюються при скороченні світлового дня [39], можливо, саме за рахунок підвищення рівня ІОК, в основному у АМС.

Розподіл вмісту ГК між листками та АМС. Як вже зазначалося ГК, з одного боку, відносять до рістактивуючих гормонів, а з іншого – вони є головними гормональними компонентами флорального сигналу, що запускає трансформацію вегетативної меристеми у флоральну. Крім цього, показано, що саме ГК можуть діяти як опосередковано у листках, впливаючи на синтез FT, так і безпосередньо у АМС, регулюючи гени ідентичності флоральної меристеми [86, 94]. Тому характер співвідношення їх у листках і АМС може частково розкривати механізм їх участі у процесах переходу до цвітіння рослин сої з різної фотоперіодичною чутливістю та станом генів *E*.

За даними таблиці 6.2 видно, що початковий рівень ГК був вищий у листках, ніж в АМС, окрім лінії *ele2E3*. При цьому співвідношення вмісту ГК листки/АМС у двох ФПН ліній (*e1E2e3*, *ele2e3*) в середньому було вище майже у 2,7 рази, ніж у двох КД ліній (*E1E2E3*, *E1e2e3*).

На подальшу динаміку даного співвідношення протягом досліджу більшою мірою впливав генотип лінії, ніж тривалість фотоперіоду, однак інтенсивність змін все ж таки залежала від фотоперіодичних умов [281].

Так у КД лінії з усіма домінантними генами *E* (*E1E2E3*) наприкінці першого тижня досліджу співвідношення вмісту ГК листки/АМС

підвищувалось, але за умов 16-годинного дня у 9,4 рази, а за умов короткого 9-годинного дня усього у 3,2 рази (табл. 6.2), що було зумовлено значним накопиченням ГК у листках, особливо на довгому дні.

Таблиця 6.2

**Розподіл вмісту ГК між листками та АМС (листки / АМС) ізогенних
за генами *E* ліній сої, (середнє за 2010–2012 роки)**

Генотип лінії	Фото-період	Відношення вмісту ГК у листках до вмісту у АМС за період, днів			Зміна співвідношення, %**	
		0*	7	14	± за 14 днів	± до 16-годинного дня
Короткоденні (КД) лінії						
E1E2E3	16 годин	3,0	28,1	0,9	-70,4	92,6***
	9 годин	3,0	6,2	3,6	22,2	
E1e2e3	16 годин	2,0	9,3	1,6	-18,4	32,4***
	9 годин	2,0	1,7	2,3	14,0	
Фотоперіодично нейтральні (ФПН) лінії						
e1E2e3	16 годин	5,3	2,2	2,2	-58,0	-6,2
	9 годин	5,3	2,6	1,9	-64,2	
e1e2E3	16 годин	0,4	0,2	0,8	81,3	264,6***
	9 годин	0,4	1,1	2,0	345,9	
e1e2e3	16 годин	7,3	3,2	2,6	-64,9	-1,6
	9 годин	7,3	5,3	2,4	-66,5	

Примітки. * – до початку скорочення фотоперіоду; ** – % від показника до початку скорочення фотоперіоду; *** – різниця з довгим днем статистично значуща при $P \leq 0,05$.

У іншої КД лінії (*E1e2e3*) спостерігалась також підвищення даного співвідношення, однак менш інтенсивне, що було обумовлено інтенсивним накопиченням ГК як у листках, так і в АМС, особливо за короткого фотоперіоду. У двох ФПН ліній (*e1E2e3*, *e1e2e3*), навпаки, за перший тиждень досліду відбувалось зниження даного співвідношення приблизно у 2 рази, в основному за рахунок більш інтенсивного накопичення ГК у АМС, що може свідчити про підготовку до трансформації АМС у флоральну меристему [281].

За другий тиждень досліду у всіх ліній співвідношення вмісту ГК листки/АМС знижувалося, однак у двох ліній, що мають *E1* ген в генотипі, набагато більше, ніж у двох ліній з *e1* та *e3* генами у генотипі, особливо на довгому дні (табл. 6.2). За рахунок таких змін у двох КД ліній (*E1E2E3*, *E1e2e3*) рівень ГК у листках та АМС майже вирівнюється на довгому дні, але залишається вище у листках на короткому дні. У двох ФПН ліній (*e1E2e3*, *e1e2e3*) вміст ГК незначно вище у листках, однак майже однаковий на довгому та короткому дні [281].

Розподіл вмісту АБК між листками та АМС. АБК традиційно вважають рістінгібуючим гормоном, який пригнічує ростові реакції рослин [102]. При цьому за літературними даними можна зробити висновок, що АБК має подвійний вплив на морфогенетичні процеси: може, як затримувати перехід до цвітіння, так і стимулювати деякі процеси, що протікають після утворення флорального стимулу [203, 253, 266].

За нашими даними, що були наведені у попередніх розділах, протягом досліду спостерігалось підвищення вмісту АБК в листках і АМС всіх ізогенних за *E*-генами ліній сої незалежно від тривалості фотоперіоду. Однак характер і інтенсивність накопичення і розподілу цього гормону в надземній частині рослин залежали від генотипу ліній, який визначає рівень їх фотоперіодичною чутливості [35, 36].

До початку фотоперіодичну впливу у всіх ліній дане співвідношення вмісту АБК листки / АМС було приблизно однаковим і в середньому дорівнювало 0,85, що свідчить про більш низький вміст АБК в листі, ніж в АМС (табл. 6.3).

Таблиця 6.2

**Розподіл вмісту АБК між листками та АМС (листки / АМС) ізогенних
за генами *E* ліній сої, (середнє за 2010–2012 роки)**

Генотип лінії	Фото-період	Відношення вмісту АБК у листках до вмісту у АМС за період, днів			Зміна співвідношення, %**	
		0*	7	14	± за 14 днів	± до 16-годинного дня
Короткоденні (КД) лінії						
E1E2E3	16 годин	0,9	1,3	1,3	46,7	-63,9***
	9 годин	0,9	2,2	0,7	-17,1	
E1e2e3	16 годин	0,9	1,0	1,2	37,0	-63,7***
	9 годин	0,9	1,9	0,6	-26,6	
Фотоперіодично нейтральні (ФПН) лінії						
e1E2e3	16 годин	0,9	1,7	0,8	-4,9	-0,3
	9 годин	0,9	1,5	0,8	-5,3	
e1e2E3	16 годин	0,8	1,1	1,4	69,5	-115,6***
	9 годин	0,8	2,0	0,4	-46,1	
e1e2e3	16 годин	0,8	1,8	0,7	-12,8	-2,5
	9 годин	0,8	1,6	0,7	-15,3	

Примітки. * – до початку скорочення фотоперіоду; ** – % від показника до початку скорочення фотоперіоду; *** – різниця з довгим днем статистично значуща при $P \leq 0,05$.

За умов довгого фотоперіоду за перший тиждень досліду у всіх ліній спостерігалось підвищення даного співвідношення, особливо у ФПН ліній *e1E2e3* і *e1e2e3* – в 2 і 2,2 рази відповідно. Це відбувалося за рахунок

значного підвищення вмісту АБК в листках, що, швидше за все, пов'язано з високим рівнем біосинтезу АБК за умов 16-годинного фотоперіоду. До кінця експерименту зростання даного співвідношення спостерігався тільки у ліній *E1e2e3* і *e1e2E3*, а у ліній *e1E2e3* і *e1e2e3*, воно навпаки, знижувався (в 2,1 і 2,5 рази відповідно) і було менше 1 (табл. 6.3). Такі зміни, найімовірніше, пов'язані з тим, що у перших двох ліній накопичення АБК відбувалося інтенсивніше в листках, а у двох інших ліній, навпаки, – в АМС, в той час як в листках спостерігалось навіть зниження рівня АБК до кінця досліду. У лінії *E1E2E3* дане співвідношення за другий тиждень досліду не змінювалось (табл. 6.3). Це відбувалося, в основному, за рахунок того, що у цієї лінії АБК накопичувалася в рівній мірі, як у листках, так і в АМС [36].

За умов 9-годинного фотоперіоду до кінця першого тижня досліду у всіх ліній спостерігалось також підвищення відношення вмісту АБК у лисках та АМС, однак, більш значне, ніж за умов довгого фотоперіоду (табл. 6.3). Найбільші показники даного співвідношення були у КД ліній і ФПН лінії з домінантним геном *E3*, що визначалося більш інтенсивним накопиченням АБК в листках (в середньому в 2,3 рази), ніж в АМС. На 14 день досліду у всіх ліній відзначалося значне зниження даного співвідношення, ймовірно, за рахунок відтоку АБК з листків до АМС, що призводило до зниження вмісту гормону в листках (див. табл. 4.5) і, навпаки, його підвищення в АМС (див. табл. 5.5). При цьому показники даного співвідношення для двох інших ФПН ліній *e1E2e3* і *e1e2e3* було однаковим як на короткому, так і на довгому дні. За дії скороченого фотоперіоду у всіх ліній в кінці експерименту даний показник був нижче, ніж за 16-часового фотоперіоду, особливо у ФПН лінії з домінантним геном *E3*, приблизно в 3,5 рази (табл. 6.3).

За нашими даними, на сьомий день досліду, як на довгому, так і на короткому дні у всіх ліній вміст АБК в листках був вище, ніж в АМС, однак, активність гормону була вище в АМС [36]. Можливо, це пов'язано з інтенсивним синтезом АБК в листках, що визначає високий її вміст [270].

6.2 Баланс фітогормонів у листках за різних фотоперіодичних умов

Відомо, що органом сприйняття фотоперіодичну сигналу і формування флорального стимулу є листок [149]. Тому зміна змісту і співвідношення окремих груп гормонів в листках може характеризувати, з одного боку, вплив тривалості фотоперіоду на їх метаболізм і сигнальні шляхи, а з іншого боку, – їх участь в трансдукції світлового (фотоперіодичну) сигналу [86].

Співвідношення ІОК / АБК. Відомо, що ІОК і АБК є антагоністами в регулюванні ростових процесів, тому зниження співвідношення ІОК / АБК звичайно характеризує уповільнення росту, а підвищення, навпаки, його інтенсифікацію.

Виходячи з наших даних наведених у таблиці 6.4, на початку досліду всі лінії характеризувалися тим, що вміст ІОК приблизно в 10–20 разів перевищувало вміст АБК, що обумовило високе співвідношення ІОК / АБК. Це співпадає з активним ростом досліджуваних ліній за цих умов (див. табл. 1.2).

Протягом 2-х тижневого експерименту спостерігалось зниження даного співвідношення у всіх ліній, незалежно від тривалості дня. Це відбувалося, в основному, за рахунок накопичення АБК. Однак, незважаючи на загальну закономірність, динаміка співвідношення ІОК / АБК все-таки відрізнялася за різної тривалості дня і залежала від стану генів *E* у генотипі ліній [281].

Так, за 16 годинного фотоперіоду у КД ліній спостерігалися незначні зміни співвідношення ІОК / АБК (підвищення або зниження) за перший тиждень досліду, а у ФПН ліній за той же період ІОК / АБК значно знижувався, особливо у лінії *ele2E3* (табл. 6.4). Це пов'язано з тим, що у КД ліній відбувалося накопичення ІОК на тлі незначного підвищення АБК, що може свідчити про активні ростові процеси в умовах довгого дня.

Таблиця 6.4

**Співвідношення вмісту ІОК / АБК у листках ізогенних за генами *E*
ліній сої, (середнє за 2010-2012 роки)**

Генотип лінії	Фото-період	Відношення вмісту ІОК / АБК за період, днів			Зміна співвідношення, %**	
		0*	7	14	± за 14 днів	± до 16-годинного дня
Короткоденні (КД) лінії						
E1E2E3	16 годин	9,71	7,56	4,40	-54,8	-11,3***
	9 годин	9,71	2,97	3,30	-66,1	
E1e2e3	16 годин	11,14	13,54	5,98	-46,3	-10,6***
	9 годин	11,14	3,59	4,80	-56,9	
Фотоперіодично нейтральні (ФПН) лінії						
e1E2e3	16 годин	9,86	3,18	4,06	-58,8	3,0
	9 годин	9,86	2,39	4,36	-55,8	
ele2E3	16 годин	22,23	8,80	4,73	-78,7	37,9***
	9 годин	22,23	4,41	13,17	-40,8	
ele2e3	16 годин	14,00	4,35	7,91	-43,5	-6,7***
	9 годин	14,00	2,68	6,97	-50,2	

Примітки. * – до початку скорочення фотоперіоду; ** – % від показника до початку скорочення фотоперіоду; *** – різниця з довгим днем статистично значуща при $P \leq 0,05$.

У ФПН ліній спостерігалася зворотна динаміка співвідношення цих гормонів (зниження ІОК на тлі підвищення рівня АБК), що, швидше за все, призводить до гальмування ростових процесів на довгому дні, про що свідчать наші дані з їх динаміки (див. табл. 1.2–1.4).

За дії скороченого фотоперіоду в перший тиждень дослідів спостерігалось значне зниження відношення ІОК / АБК (табл. 6.4), переважно за рахунок різкого збільшення вмісту АБК (в 3-3,5 рази від початкового) на тлі незначних змін у вмісті ІОК [281]. Це, ймовірно, зумовлено загальною первинною реакцією рослин, незалежно від фотоперіодичних чутливості, на зменшення тривалості фотосинтезу і їх адаптацією до нових світлових умов [25]. На короткому дні скорочується період фотосинтезу, що зменшує накопичення асимілятів і, як наслідок, відбувається гальмування ростових процесів [52, 204].

Подальший характер зміни співвідношення ІОК / АБК за другий тиждень дослідів визначався тривалістю фотоперіоду і генотипом ліній [281]. Так, у ФПН ліній *e1e2e3* і *e1E2e3* відбувалося підвищення відношення вмісту ІОК до АБК в листках як за 16-годинного, так і за 9-годинного фотоперіоду, причому приблизно в однаковій мірі (табл. 6.4). За рахунок цього рівень даного показника був приблизно однаковим за різних фотоперіодичних умов. У ліній, що мають в генотипі *E1* і / або *E3* гени (*E1E2E3*, *E1e2e3*, *e1e2eE3*) до 14 дня зміна співвідношення ІОК / АБК мала протилежний характер за різної тривалості дня: за довгого дня воно знижувалося, в основному, за рахунок подальшого накопичення АБК в листках на тлі зниження рівня ІОК, а за короткого, навпаки, підвищувалося, ймовірно за рахунок відтоку АБК до АМС [36, 37, 281].

Співвідношення ГК / АБК. Окрім АБК у листках також синтезуються ГК. Ці обидві групи гормонів можуть виступати як антагоністами, так і синергістами в регуляції фізіологічних процесів [165]. При цьому характер їх взаємодії залежить від органу або тканини і етапу онтогенезу. Однак, за літературними даними, роль як ГК, так і АБК у процесі цвітіння неоднозначна, особливо у короткоденних рослин [86, 151, 208]. Можливо, тому динаміка співвідношення їх в листках під впливом фотоперіоду може вказувати на їх роль в трансдукції світлового сигналу (в основному через регуляцію синтезу FT), з одного боку, або

характеризувати «готовність» рослин до перемикання програми розвитку з вегетативного росту на формування генеративних органів [86]. Тому вивчення співвідношення вмісту ГК до вмісту АБК може відображати характер процесів, що відбуваються у листках за дії різних фотоперіодичних умов.

За нашими даними, наведеними у таблиці 6.5, на початку дослідження вміст ГК, так само як і ІОК, перевищував вміст АБК у листках всіх ліній, тому всі лінії характеризувалися відносно високими значеннями співвідношення фітогормонів – від 4 (лінія *E1E2E3*) до 27 (лінія *e1E2e3*).

Однак подальша динаміка співвідношення ГК / АБК більшою мірою, ніж співвідношення ІОК / АБК, залежала від тривалості фотоперіоду та генотипу ліній [281].

За умов 16-годинного дня до кінця першого тижня дослідження співвідношення ГК / АБК у КД ліній значно зростало (в 3-7 разів), а у ФПН ліній, навпаки, знижувався, приблизно, в 2 рази (табл. 6.5). Це обумовлено більш значним підвищенням ГК в листках КД ліній, а АБК - в листках ФПН ліній. Ймовірно, як і у випадку з динамікою ІОК / АБК, це може бути пов'язане з активним ростом у КД ліній і зниженням інтенсивності ростових процесів у ФПН ліній [36, 39, 281].

До кінця експерименту спостерігалася зворотна динаміка цього співвідношення, тобто воно знижувалося у КД ліній (за рахунок значного зниження ГК і підвищення АБК в листках) і підвищувалося у ФПН ліній (за рахунок протилежної динаміки ГК і АБК). В результаті таких змін, у кінці дослідження у КД ліній, в середньому, дане співвідношення було нижче, ніж у ФПН ліній (табл. 6.5).

Скорочення фотоперіоду до 9 годин супроводжувалося підвищенням співвідношення ГК / АБК у всіх ліній, але більш за все у ліній з *E1* і *E3* генами в генотипі – КД лінії (*E1E2E3*, *E1e2e3*) і ФПН лінія *e1e2E3* (табл. 6.3). Більшою мірою це було обумовлено саме накопиченням ГК у листках цих ліній за незначної зміни у вмісті АБК. Можливо для них, значне

підвищення рівня ГК і відповідно співвідношення ГК / АБК у листках може бути домінуючим механізмом запуску ініціації цвітіння за умов короткого дня [281].

Таблиця 6.5

Співвідношення вмісту ГК / АБК у листках ізогенних за генами *E* ліній сої, (середнє за 2010-2012 роки)

Генотип лінії	Фото-період	Відношення вмісту ГК / АБК за період, днів			Зміна співвідношення, %**	
		0*	7	14	± за 14 днів	± до 16-годинного дня
Короткоденні (КД) лінії						
E1E2E3	16 годин	4,23	30,23	3,84	-9,3	1152,4***
	9 годин	4,23	20,93	52,62	1143,1	
E1e2e3	16 годин	15,93	46,62	12,24	-23,1	280,4***
	9 годин	15,93	19,64	56,91	257,3	
Фотоперіодично нейтральні (ФПН) лінії						
e1E2e3	16 годин	27,27	14,59	27,24	-0,1	9,5
	9 годин	27,27	22,93	29,83	9,4	
ele2E3	16 годин	5,55	3,37	13,74	147,4	1231,4***
	9 годин	5,55	8,32	82,11	1378,9	
ele2e3	16 годин	25,27	15,92	36,17	43,2	8,0
	9 годин	25,27	29,05	38,20	51,2	

Примітки. * – до початку скорочення фотоперіоду; ** – % від показника до початку скорочення фотоперіоду; *** – різниця з довгим днем статистично значуща при $P \leq 0,05$.

Порівняння співвідношення ГК / АБК в кінці досліду за дії різного

фотоперіоду, показало наступну закономірність: дві лінії з нейтральною реакцією, що найбільш швидко розвиваються (*elE2e3* і *ele2e3*) мають приблизно однакові показники даного співвідношення на довгому і короткому дні. А у КД ліній (*E1E2E3*, *E1e2e3*), що затримують перехід до цвітіння на довгому дні, лінії *ele2E3*, що пізніше за інші ФПН лінії зацвітає, співвідношення ГК / АБК набагато вище в умовах скороченого, ніж за природного дня.

Таким чином, за неіндуктивних умов довгого 16-годинного фотоперіоду у КД ліній спостерігається до 7-го дня накопичення всіх гормонів в листках, особливо ГК, що призводить до підвищення співвідношень ІОК / АБК і ГК / АБК, а до 14-ого дня, навпаки, вміст рістстимулюючих гормонів знижується, особливо ГК. За дії скороченого до 9-годинного фотоперіоду вміст ІОК і АБК в листках цих ліній знижується, а рівень ГК навпаки значно підвищується до кінця досліду. Така ж залежність в динаміці гормонів спостерігалася у ФПН лінії *ele2E3* [281].

Дві інші ФПН лінії (*elE2e3* і *ele2e3*) характеризувалися поступовим накопиченням ГК і АБК і зниженням ІОК в листках протягом досліду, однак приблизно однаковою мірою як на довгому, так і на короткому дні [281]. При цьому динаміка досліджуваних співвідношень і за 9-годинного, і за 16-годинного фотоперіоду у ФПН ліній була такою ж, як у КД ліній на 9-годинному дні. А саме: знижувалося співвідношення ІОК / АБК, що призводило, швидше за все, до уповільнення ростових процесів і зняття апікального домінування [263]. А підвищення співвідношення ГК / АБК, може свідчити про включення фотоперіодично залежного механізму ГК-опосередкованої регуляції експресії генів *FT* або *Tsf* в листках, що, у кінцевому рахунку, може ініціювати цвітіння [90].

6.3 Баланс фітогормонів у АМС рослин за різних фотоперіодичних умов

Так чи інакше, всі внутрішні і зовнішні сигнали, інтегруються в єдиний флоральний сигнал, який, досягаючи апекса стебла, запускає трансформацію вегетативної меристеми у флоральну [128]. При цьому певний гормональний статус АМС (вміст окремих гормонів і їх співвідношення) за різної тривалості дня може вказувати на їх роль в якості компонентів цього флорального сигналу і / або на їх участь у складі автономної (вікової) системи регуляції розвитку [94], що можливо дозволяє ФПН рослинам зацвітати в одні і ті ж терміни, незалежно від тривалості фотоперіоду. Тому вивчення співвідношень різних груп фітогормонів дає можливість поглибити розуміння щодо участі гормональної системи у процесах переходу до цвітіння, особливо у ФПН ліній сої.

Співвідношення ІОК / АБК. На початку досліду в АМС співвідношення ІОК / АБК було в 2-3 рази нижче, ніж в листках, але все одно вміст ІОК перевищував вміст АБК (табл. 6.6).

Подальша динаміка співвідношення цих гормонів у АМС більшою мірою, ніж в листках, залежала від тривалості фотоперіоду [281]. Так, за умов 16 годинного дня за перший тиждень досліду у всіх ліній, окрім *E1E2E3*, співвідношення ІОК / АБК знижувалося, особливо у ФПН ліній – в 3-3,5 рази (табл. 6.6). Це можна пояснити зниженням вмісту ІОК і підвищенням вмісту АБК в АМС всіх ліній [36, 37]. Однак вже до кінця другого тижня досліду у КД ліній співвідношення ІОК / АБК знижувалося, переважно за рахунок накопичення АБК, а у ФПН ліній, навпаки, підвищувалося за рахунок накопичення ІОК. Незважаючи на відмінності динаміки, у всіх ліній співвідношення ІОК / АБК наприкінці досліду було на 13-38 % нижче початкового рівня (табл. 6.6).

Скорочення фотоперіоду до 9 годин, навпаки, призвело до значного підвищення співвідношення ІОК / АБК у КД ліній за перший тиждень

дослід, що було обумовлено накопиченням ІОК в АМС. У ФПН ліній, навпаки, як і за 16 годинного фотоперіоду спостерігалось зниження цього відношення, проте менш значне, ніж на довгому дні (табл. 6.6).

Таблиця 6.6

Співвідношення вмісту ІОК / АБК у АМС ізогенних за генами *E* ліній сої, (середнє за 2010-2012 роки)

Генотип лінії	Фото-період	Відношення вмісту ІОК / АБК за період, днів			Зміна співвідношення, %**	
		0*	7	14	± за 14 днів	± до 16-годинного дня
Короткоденні (КД) лінії						
E1E2E3	16 годин	4,16	4,50	3,62	-12,9	-50,4***
	9 годин	4,16	5,50	1,53	-63,3	
E1e2e3	16 годин	6,71	5,67	4,11	-38,7	-38,2***
	9 годин	6,71	8,28	1,55	-76,9	
Фотоперіодично нейтральні (ФПН) лінії						
e1E2e3	16 годин	4,76	3,04	2,94	-38,2	64,3***
	9 годин	4,76	2,28	6,00	26,1	
e1e2E3	16 годин	6,74	2,37	4,71	-30,0	1,6
	9 годин	6,74	3,28	4,82	-28,4	
e1e2e3	16 годин	6,82	1,93	4,98	-27,0	26,5***
	9 годин	6,82	3,84	6,79	-0,5	

Примітки. * – до початку скорочення фотоперіоду; ** – % від показника до початку скорочення фотоперіоду; *** – різниця з довгим днем статистично значуща при $P \leq 0,05$.

Подальший вплив короткого дня призвів до протилежної динаміки співвідношення ІОК / АБК в АМС КД і ФПН ліній (табл. 6.6), що пов'язано зі значним зниженням вмісту ІОК у АМС КД ліній і підвищенням його у АМС ФПН ліній на тлі накопичення АБК, особливо в апексах КД ліній [36, 37].

Співставлення значень, що відображають зміну цього співвідношення за 14 днів досліду на довгому і короткому дні виявляє наступну закономірність: скорочення фотоперіоду призводить до протилежного характеру у зміні співвідношення ІОК / АБК щодо показників на довгому фотоперіоді у КД і ФПН ліній, що можливо пов'язано з різною стратегією адаптації їх до умов короткого дня [281].

Співвідношення ГК / АБК. Визначення співвідношення ГК / АБК, показало, що на початку досліду значення даного співвідношення в АМС незначно відрізнялися від значень в листках. При цьому в АМС найнижче відношення ГК / АБК було у КД лінії (*E1E2E3*), а найвище – у ФПН лінії *e1e2E3* (табл. 6.7).

Подальша динаміка цього співвідношення за умов довгого 16-годинного дня характеризувалася його підвищенням протягом досліду в цілому у всіх ліній, але найбільше у КД лінії *E1E2E3* – на 349.6 % до показника на початку досліду (табл. 6.7). Це відбувалося, вірогідно, за рахунок інтенсивного відтоку ГК з листків до АМС протягом другого тижня досліду (див. табл. 5.2). При цьому за даний період рівень АБК підвищувався не так інтенсивно (див. табл. 5.3).

За умов 9-годинного дня у всіх ліній також співвідношення ГК / АБК зростало, однак інтенсивність його визначалася генотипом лінії [281]. Найбільше зростання відбувалося у КД лінії *E1E2E3* (на 742.8 % до показника на початку досліду) і ФПН лінії *e1e2e3* (на 282.1 % до показника на початку досліду), що призвело, в деякій мірі, до вирівнювання його значень в АМС всіх ліній на короткому дні (табл. 6.7).

Серед всіх ліній трохи вище відношення ГК / АБК було у лінії

ele2E3, як і за умов довгого дня, що пов'язано з найвищим вмістом ГК в АМС (див. табл. 5.2).

Таблиця 6.7

Співвідношення вмісту ГК / АБК у АМС ізогенних за генами *E* ліній сої, (середнє за 2010-2012 роки)

Генотип лінії	Фото-період	Відношення вмісту ГК / АБК за період, днів			Зміна співвідношення, %**	
		0*	7	14	± за 14 днів	± до 16-годинного дня***
Короткоденні (КД) лінії						
E1E2E3	16 годин	1,3	1,4	5,8	349,6	393,1
	9 годин	1,3	7,3	10,9	742,8	
E1e2e3	16 годин	7,0	4,8	9,0	29,1	100,8
	9 годин	7,0	22,5	16,1	129,8	
Фотоперіодично нейтральні (ФПН) лінії						
e1E2e3	16 годин	4,4	11,6	9,9	125,9	63,4
	9 годин	4,4	12,9	12,7	189,4	
ele2E3	16 годин	10,4	19,5	24,0	131,3	-52,4
	9 годин	10,4	15,4	18,6	78,9	
ele2e3	16 годин	2,8	8,9	9,9	255,3	26,8
	9 годин	2,8	8,6	10,7	282,1	

Примітки. * – до початку скорочення фотоперіоду; ** – % від показника до початку скорочення фотоперіоду; *** – різниця з довгим днем статистично значуща при $P \leq 0,05$.

В результаті таких змін в кінці досліду, у КД ліній за умов

9-годинного фотоперіоду в АМС зростання співвідношення ГК / АБК порівняно з початковим рівнем було вище на 100-393 %, а у ФПН ліній (*e1E2e3*, *e1e2e3*) всього на 26,8-63,4 %, ніж за умов 16-годинного фотоперіоду. Тільки у ФПН лінії *e1e2E3* цей показник на короткому дні був нижче, ніж на довгому дні (табл. 6.7).

Таким чином, за умов індуктивного для сої 9-годинного фотоперіоду у ліній з *E1* і / або *E3* геном в генотипі (*E1E2E3*, *E1e2e3*, *e1e2E3*) в АМС відбувається практично вирівнювання вмісту ІОК і АБК при значному підвищенні ГК [281]. У ліній з генами *e1* і *e3* в генотипі (*e1E2e3* і *e1e2e3*) гормональний баланс в АМС зсувається у бік більшого накопичення ГК і ІОК (приблизно в однаковій мірі), причому незалежно від фотоперіодичних умов [281]. Можливо, це пов'язано з тим, що високий рівень ГК в АМС необхідний для зниження меристематичної активності і перетворення вегетативної меристеми у флоральну [150]. Разом з цим, у всіх ФПН ліній критичним для переходу до цвітіння є накопичення ІОК в АМС, що можливо пов'язано з тим, що саме цей гормон визначає репродуктивну компетентність рослин цих ліній [248, 287].

Всі отримані результати підтверджують припущення, що тривалість фотоперіоду впливає на баланс гормонів в листках і апексах ізогенних за генами *E* ліній сої, приводячи до зміни співвідношення ІОК, ГК і АБК, що, у підсумку, пов'язано зі швидкістю переходу їх до цвітіння. При цьому, характер цих змін в значній мірі визначається станом генів *E*, в основному, *E1/e1* і *E3/e3*, що є закономірним, адже ці гени відіграють дуже важливу роль у регуляції цвітіння сої [].

Висновки до розділу 6

1. Тривалість фотоперіоду та генотип ліній за генами *E* залежно від їх алельного стану (домінантний / рецесивний) визначає співвідношення вмісту фітогормонів у листках та АМС. Динаміка цього співвідношення змінюється протягом досліджуваного періоду, як під впливом довгого,

так і короткого фотоперіодів, що пов'язано з онтогенетичними змінами фітогормонального статусу рослин та фізіолого-біохімічною адаптацією рослин до фотоперіодичних умов.

2. Під впливом короткого дня у листках всіх ліній знижувалося співвідношення ІОК / АБК, що призводило, швидше за все, до уповільнення ростових процесів і зняття апікального домінування. При цьому відбувалося підвищення співвідношення ГК / АБК, що може свідчити про включення фотоперіодично залежного механізму ГК-опосередкованої регуляції ініціації цвітіння.
3. Показано, що під впливом короткого фотоперіоду у ліній з *E1* і / або *E3* геном в генотипі (*E1E2E3*, *E1e2e3*, *e1e2E3*) в АМС відбувається практично вирівнювання вмісту ІОК і АБК при значному підвищенні ГК. У ліній з генами *e1* і *e3* в генотипі (*e1E2e3* і *e1e2e3*) гормональний баланс в АМС зсувається у бік більшого накопичення ГК і ІОК (приблизно в однаковій мірі), причому незалежно від фотоперіодичних умов.
4. Зміни у фітогормональному балансі за контрастних фотоперіодичних умов (довгий і короткий фотоперіод) у досліджуваних ліній, залежно від їх генотипу за генами *E*, вірогідно, пов'язані з генетичним контролем регуляції фітогормонами росту і розвитку сої.

Основні положення цього розділу викладені у публікаціях автора [35, 36, 37, 281].

УЗАГАЛЬНЕННЯ

Наші дані у зіставленні з літературними [6] дають підставу стверджувати, що соя культурна вельми поліморфна за реакцією на фотоперіод. Наші дані розширюють це уявлення тим, що цей поліморфізм визначається генами *E* [39].

Нами показано, що ростові процеси, асиміляційна здатність листків пов'язані з тривалістю фотоперіоду і, вірогідно, підлягають генетичному контролю *E*-генами [31, 39]. Це значно розширює існуючі уявлення щодо генетичного контролю морфофізіологічних процесів у сої культурної на фоні різних фотоперіодичних умов.

Отримані результати підтверджують наше припущення, що тривалість фотоперіоду впливає на баланс гормонів в листках і апексах ізогенних за генами *E* ліній сої, приводячи до зміни співвідношення ІОК, ГК і АБК, що, у підсумку, пов'язано з характером динаміки ростових процесів і швидкістю переходу до цвітіння [36, 37, 39, 281]. При цьому, характер і інтенсивність цих змін в значній мірі визначається алельним станом генів *E* у генотипі ліній, в основному, *E1 / e1*, *E2 / e2*, *E3 / e3*. Це є закономірним, адже саме ці гени відіграють дуже важливу роль у регуляції цвітіння сої [281]. Так, ген *E1* кодує транскрипційний фактор *B3*, що на довгому дні є репресором генів *GmFT2a* і *GmFT5a* гомологів *FT*, продукти яких виступають в ролі флорального стимулу за фотоперіодичної індукції у сої [209, 273]. За скороченого фотоперіоду не відбувається експресії цього гену. За рахунок цього, ізолінії з геном *E1* у генотипі затримують цвітіння на довгому дні, тобто мають короткоденну фотоперіодичну реакцію [240]. Ген *E2* є гомологом гена *GIGANTEA* арабідопсиса (*GmGla*) і бере участь у каскадному механізмі індукції цвітіння незалежно від фотоперіодичних умов [261]. Ген *E3* є гомологом гена *PHYA* арабідопсису і регулює циркадний годинник, а також експресію генів *GmFT2a* і *GmFT5a* [260], за рахунок чого лінія *e1e2E3* серед ФПН ліній є найбільш чутливою

до тривалості фотоперіоду і пізніше за інших переходить до фази цвітіння як на довгому, так і на короткому дні [39].

Таким чином, гени *E* можуть реалізовувати свої ефекти на ріст і розвиток ізолиній сої (*Glycine max* (L.) Merr.) через взаємодію з гормональною системою, зокрема, впливаючи на фітогормональний статус.

ВИСНОВКИ

У роботі наведені результати нового вирішення задачі щодо фітогормональних і генетичних механізмів регуляції росту і розвитку сої за різного фотоперіоду. Уперше показана залежність інтенсивності ростових процесів, формування біомаси і динаміки асиміляційних показників від стану генів *E* (*E1/e1*, *E2/e2*, *E3/e3*) у ізогенних ліній сої сорту Clark за різного фотоперіоду. Встановлена модифікуюча дія короткого фотоперіоду на прояв ефектів генів *E* відносно вмісту ІОК, ГК і АБК, а також їх балансу в листках та апікальних меристемах стебла досліджуваних ізогенних ліній.

1. З'ясовано, що досліджувані лінії різняться за реакцією на скорочення фотоперіоду. Серед них виявлені короткоденні – КД (генотипи *E1E2E3*, *E1e2e3*), які прискорювали розвиток на короткому дні, і фотоперіодично нейтральні – ФПН (генотипи *e1E2e3*, *e1e2E3*, *e1e2e3*), які не змінювали темпи розвитку залежно від тривалості фотоперіоду.

2. Встановлено, що динаміка формування вегетативної маси, лінійного росту, формування листкового апарату ізогенних за генами *E* ліній сої залежить від їх генотипу за цими генами і тривалості фотоперіоду. У КД ліній, що мають *E1* ген у генотипі, ці показники під впливом короткого дня знижувались інтенсивніше, ніж у ФПН ліній, що мають *e1* у генотипі.

3. Асиміляційні показники функціонування листкового апарату досліджуваних ліній визначалися генотипом та зміною тривалості фотоперіоду. За скорочення фотоперіоду у КД ліній ці зміни проявляються більш значно, ніж у ФПН ліній.

4. У листках досліджуваних ліній під впливом короткого фотоперіоду зменшувався вміст ІОК і підвищувався вміст й активність ГК порівняно з показниками за довгого фотоперіоду. Вміст і активність АБК у листках ліній різнилися залежно від генотипу за генами *E* та тривалості дії коротким фотоперіодом.

5. У АМС вміст ІОК під впливом короткого фотоперіоду за перші 7 днів його дії підвищувався у всіх ліній, але на період завершення досліду у КД ліній цей показник знижувався, а у ФПН ліній, навпаки, зростав, порівняно до нього на довгому фотоперіоді. Вміст ГК і АБК у АМС всіх досліджуваних ліній, незалежно від стану генів *E*, в умовах короткого фотоперіоду був вищим, ніж в умовах довгого фотоперіоду.

6. Тривалість фотоперіоду та генотип ліній за генами *E* залежно від їх алельного стану (домінантний / рецесивний) визначають співвідношення вмісту фітогормонів у листках та АМС. Динаміка цього співвідношення змінювалась протягом досліджуваного періоду, як під впливом довгого, так і короткого дня, що пов'язано з онтогенетичними змінами фітогормонального статусу рослин та фізіолого-біохімічною адаптацією рослин до фотоперіодичних умов.

7. Зміни у фітогормональному балансі за контрастних фотоперіодичних умов (довгий і короткий фотоперіод) у досліджуваних ліній, залежно від їх генотипу за генами *E*, вірогідно, пов'язані з генетичним контролем регуляції фітогормонами росту і розвитку сої.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Аксенова Н. П., Константинова Т. Н. Флориген оказался белком. Но исследования продолжаются. *Бюлл. Общ-ва физиологов растений России*. 2007. Вып. 16. С. 85–86.
2. Бернье Ж., Кине Ж.-М., Сакс Р. М. Физиология цветения : пер. с англ., в 2 т. Т. 2. Москва, 1985. 317 с.
3. Вишнякова М. А., Сеферова И. В. Соя. Идентифицированный генофонд растений и селекция. Санкт-Петербург, 2005. С. 841–850.
4. Давиденко О. Г., Жмурко В. В., Голоенко Д. В., Розенцвейг В. Е., Шаблінська О. В. Прояв фотоперіодичної реакції у ранньостиглих сортів сої. *Селекція і насінництво*. 2004. Вип.88. С. 151–162.
5. Дмитриев Н. Н., Хуснидинов Ш. К. Методика ускоренного определения площади листовой поверхности сельскохозяйственных культур с помощью компьютерной технологии. *Вестник Красноярского государственного аграрного университета*. 2016. №6. С. 88–93.
6. Жмурко В. В. Фотоперіодизм рослин : фізіолого-біохімічні та генетичні аспекти. *Фізіологія рослин : досягнення та нові напрямки розвитку*. Київ, 2009. Т.1. С. 537–564.
7. Жмурко В. В., Авксентьева О. А., Зубрич А. И., Юхно Ю. Ю., Самойлов А. М. Эффекты генов фотопериодической чувствительности (PPD и EE) и потребности в яровизации (VRN) на физиолого-биохимические процессы у растений. *Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele vieţii*. 2014. No. 2 (323). P. 72–79.
8. Жмурко В. В., Авксентьева О. О., Зубрич О. И., Щоголев А. С., Юхно Ю.Ю. Особливості фізіолого-генетичних механізмів трофічної, фотохромної та фітогормональної регуляції темпів розвитку рослин. *Укр. біохім. журн.* 2010. Т. 82, № 4 (додаток 1). С. 130–131.
9. Жмурко В. В., Авксентьева О. О., Юхно Ю. Ю., Попова Ю. В., Самойлов А.М., Тимошенко В. Ф., Васильченко М. С., Шулік В. В.,

Зубрич О. І. Ефекти генів фотоперіодичної чутливості і потреби в яровизації на фізіолого-біохімічні процеси у рослин пшениці м'якої та сої культурної. *Фізіологія рослин: досягнення та нові напрямки розвитку*. Київ, 2017. С. 187–196.

10. Киризий Д. А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. Київ, 2004. 192 с.
11. Коваль С. Ф., Шаманин В. П. Растения в опыте. Омск, 1999. 204 с.
12. Кошкина Э. Ботаники идентифицировали флориген. Компьюлента, наука и техника. 2007, 24 апреля. URL: <http://sciece.compulenta.ru/316222>. (дата звернення 11.11.2012).
13. Кулаева О. Н. Гормональная регуляция физиологических процессов у растений на уровне синтеза РНК и белка. Москва, 1982. 84 с.
14. Лебедева О. В. Изучение генетической и гормональной регуляции развития цветоноса *Arabidopsis thaliana* : дис... канд. биол. наук : 03.00.15. Москва, 2004. 150 с.
15. Медведев С. С., Шарова Е. И. Биология развития растений. в 2 т. Т.1. Санкт-Петербург, 2011. 253 с.
16. Миляева Э. Л., Голяновская С. А., Аксенова Н. П., Чайлахян М. Х. Изменение состава белков в листьях и стеблях апекса рудбекии двуцветной при переходе к цветению. *Докл. АН СССР*. 1991. Т. 316, № 4. С. 1017–1020.
17. Миляева Э. Д., Комарова Э. Н., Кочанков В. Г. Эвокация цветения и содержание углеводов в стеблевых апексах *Rudbekia bicolor* при переходе к цветению в полной темноте. *Физиология растений*. 1996. Т. 43, № 2. С 299–302.
18. Миляева Э. Д., Комарова Э. Н. Изменение содержания сахаров в стеблевых апексах короткодневного растения периллы красной при переходе к цветению. *Физиология растений*. 1996. Т. 43, № 2. С 174–179.
19. Негрецький В. А., Ложникова В. Н., Чайлахян М. Х. Изменение

- активности фитогормонов при смещении градиента цветения у фотопериодически нейтрального табака Трапезунд. *Физиология растений*. 1984. Т. 21, вып. 5. С. 1143–1148.
20. Полякова М.А. Применение программ статистической обработки данных и TotalLab в физиологии и биохимии растений. *Студенческий научный форум – 2014* : материалы VI Международной студенческой научной конференции, 2014. URL: <https://scienceforum.ru/2014/article/2014005963> (дата звернения: 17.03.2015).
21. Практикум по росту и устойчивости растений / под редакцией Полевого В. В. и др. Санкт-Петербург, 2001. 98 с.
22. Савинский С. В., Драговоз И. В., Педченко В. К. Определение содержания зеатина, индолил-3-уксусной и абсцизовой кислот в одной растительной пробе методом высокоэффективной жидкостной хроматографии. *Физиология и биохимия культурных растений*. 1991. Вып. 23, № 6. С. 611–618.
23. Степанова В. М. Климат и сорт. Соя. Ленинград, 1985. 184 с.
24. Фотосинтез и продукционный процесс : сб. статей. Киев, 1983. 141 с.
25. Цыбулько В. С. Метаболические закономерности фотопериодической реакции растений. Киев, 1998. 182 с.
26. Цыбулько В. С. Трофические закономерности фотопериодизма растений. Киев, 1978. 207 с.
27. Чайлахян М. Х. Автономный и индуцированный механизмы регуляции цветения растений. *Физиология растений*. 1975. Т. 22. С. 1265–1282.
28. Чайлахян М. Х. Гормональная теория развития растений. Москва, 1937. 198 с.
29. Чайлахян М. Х. Регуляция цветения высших растений. Москва, 1988. 560 с.
30. Чекалин Н. М., Тищенко В. Н., Баташова М. Е. Селекция и генетика отдельных культур. URL: http://www.agromage.com/stat_id.php?id=488.

(дата звернення 11.11.2009).

31. Юхно Ю. Ю. Ассимиляционные индексы изогенных по генам *Е* линий сои в разных фотопериодических условиях. *Сучасна біологія рослин: теоретичні та прикладні аспекти* : тези доповідей V Міжнародної наукової конференції, 12–13 лютого 2020 р., Харків, 2020. С. 22–24.
32. Юхно Ю. Ю., Авксентьева О. А. Самостоятельная работа студентов в рамках курса «Физиология и биохимия растений» в Харьковском национальном университете имени В.Н. Каразина. *Фізіологія рослин у системі сучасних біологічних знань та наук* : матеріали науково-методичного семінару, 20 березня 2013 р., Харків, 2013. С. 65–68.
33. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Активність ауксинів та абсцизинів у листках ізогенних за генами *ЕЕ* ліній сої (*Glycine max* (L.) Merr.) за різних фотоперіодичних умов. *Фізіологія рослин : досягнення та нові напрямки розвитку*. Київ, 2009. С. 649–654.
34. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Активность гиббереллинов и ауксинов в листьях изогенных по генам *ЕЕ* линий сои (*Glycine max* L.) в условиях разного фотопериода. *Регуляція росту і розвитку рослин : фізіолого-біохімічні і генетичні аспекти* : матеріали Міжнародної наукової конференції, 13–15 жовтня 2008 р., Харків, 2008. С. 62–63.
35. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Гормональный баланс изогенных по генам *ЕЕ* линий сои (*Glycine max* (L.) Merr.) в условиях разной продолжительности фотопериода. *Фундаментальні та прикладні дослідження в біології* : матеріали I Міжнародної наукової конференції студентів, аспірантів та молодих учених, 23–26 лютого 2009 р., Донецьк, 2009. С. 335–337.
36. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Динамика абсцизовой кислоты в листьях и апикальных меристемах стебля изогенных по генам *Е* линий сои в условиях разной продолжительности фотопериода. *Физиология растений и генетика*. 2016. Т. 48, № 2. С. 167–177.

37. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Динамика активности и содержания ИУК в листьях и апикальных меристемах стебля изогенных по генам *E* линий сои в процессе фотопериодической индукции. *Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія: Біологія*. 2014. Вип. 23. С. 27–34.
38. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Изменение активности фитогормонов в листьях изогенных по *E*-генам линий сои (*Glycine max* (L.) Merr.) в процессе фотопериодической индукции *Физиология растений – фундаментальная основа экологии и инновационных биотехнологий* : материалы докладов VII Съезда Общества физиологов растений России в 2-х частях, 4–10 июля 2011 г., Нижний Новгород, 2011. С. 786–787.
39. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Темпи розвитку та ростові процеси у ізогенних за генами *EE* ліній сої (*Glycine max* (L.) Merr.) за умов різного фотоперіоду. *Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія: Біологія*. 2010. № 905, вип. 11. С. 217–223.
40. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В., Линецкая И. В. Содержание и активность ИУК в листьях и апикальных меристемах у изогенных по генам *E* линий сои в разных фотопериодических условиях. *Регуляція росту та розвитку рослин : фізіолого-біохімічні і генетичні аспекти* : матеріали III Міжнародної наукової конференції, 11–12 листопада 2014 р., Харків, 2014. С. 44–45.
41. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В., Пасека А. В. Вплив фотоперіоду на темпи розвитку і ростові процеси ізогенних ліній сої (*Glycine max*) *Наукові основи збереження біотичної різноманітності* : матеріали VIII Наукової конференції молодих учених, 5–6 листопада 2007 р., Львів, 2007. С. 154–155.
42. Юхно Ю. Ю., Жорняк Ю. В. Влияние фотопериода на фотосинтетическую деятельность и продуктивность изогенных по генам *EE* линий сои. *Наукові прикладні та освітні аспекти фізіології, генетики, біотехнології рослин*

і мікроорганізмів : матеріали XI Конференції молодих вчених, 22–24 червня 2010 р., Київ, 2010. С. 206–210.

43. Юхно Ю. Ю., Линецкая И. В. Эффекты *E*-генов на активность фитогормонов в листьях сои в процессе фотопериодической индукции. *Біологія : від молекули до біосфери* : матеріали VII Міжнародної конференції молодих вчених, 20–23 листопада 2012 р., Харків, 2012. С. 215–216.
44. Юхно Ю. Ю., Малышко А. С. Формирование и продуктивность ассимиляционного аппарата изогенных по *E*-генам линий сои в процессе фотопериодической индукции. *Биология растений и биотехнология* : материалы Первой конференции молодых ученых с международным участием, 5–7 окт. 2011 г., Белая церковь, 2011. С. 50.
45. Юхно Ю. Ю., Пасека А. В. Влияние фотопериода на активность фитогормонов в листьях изогенных по генам *EE* линий сои (*Glycine max* L.). *Біологія : від молекули до біосфери* : матеріали II Міжнародної конференції молодих учених, 19–21 листопада 2007 р., Харків, 2007. С. 236–237.
46. Юхно Ю. Ю., Полурезова М. А. Влияние фотопериода на рост изогенных по генам *EE* линий сои (*Glycine max* L.). *Біологія : від молекули до біосфери* : матеріали III Міжнародної конференції молодих учених, 18–21 листопада 2008 р., Харків, 2008. С. 265–266.
47. Abe J, Xu D., Miyano A., Komatsu K., Kanazawa A., Shimamoto Y. Photoperiod – Insensitive Japanese Soybean Landraces Differ at Two Maturity Loci. *Crop Sci.* 2003. V. 43. P. 1300–1304.
48. Abe M., Kobayashi Y., Yamamoto S., Daimon Y., Yamaguchi A., Ikeda Y., Ichinoki H., Notaguchi M., Goto K., Araki T. FD, a bZIP Protein Mediating Signals from the Floral Pathway Integrator FT at the Shoot Apex. *Science.* 2005. V. 309. P. 1052–1056.
49. Achard P., Baghour M., Chapple A., Hedden P., Van Der Straeten D., Genschik P., Moritz T., Harberd N. P. The plant stress hormone ethylene

- controls floral transition via DELLA dependent regulation of floral meristem-identity genes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2007. V. 104. P. 6484–6489.
50. Achard P., Cheng H., De Grauwe L., Decat J., Schoutteten H., Moritz T., Van Der Straeten D., Peng J., Harberd N. P Integration of plant responses to environmentally activated phytohormonal signals. *Science*. 2006. V. 311. P. 91–94.
 51. Achard P., Herr A., Baulcombe D. C., Harberd N. P. Modulation of floral development by a gibberellin-regulated microRNA. *Development*. 2004. V. 131. P. 3357–3365.
 52. Adams S. R., Langton F. A. Photoperiod and plant growth : a review. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 2005. V. 80 (1). P. 2–10.
 53. Amasino R. Seasonal and developmental timing of flowering *The Plant Journal*. 2010. V. 61. P. 1001–1013.
 54. Andrés F., Coupland G. The genetic basis of flowering responses to seasonal cues. *Nat. Rev. Genet.* 2012. V. 13. P. 627–639.
 55. Anten N. P. R., Hirose T. Inter-specific differences in above ground growth patterns results in spatial and temporal partitioning of light among species in tall-grass meadow. *J. Ecol.* 1999. V. 87. P. 583–597.
 56. Barrero J. M., Piqueras P., Gonzalez-Guzman M., Serrano R., Rodriguez P. L., Ponce M. R., Micol J.L. A mutational analysis of the *ABA1* gene of *Arabidopsis thaliana* highlights the involvement of ABA in vegetative development. *Journal of Experimental Botany*. 2005. V. 56. P. 2071–2083.
 57. Bartrina I., Otto E., Strnad M., Werner T., Schmulling T. Cytokinin regulates the activity of reproductive meristems, flower organ size, ovule formation, and thus seed yield in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Cell Online*. 2011. V. 23. P. 69–80.
 58. Benavente L. M., Alonso J. M. Molecular mechanisms of ethylene signaling in *Arabidopsis*. *Molecular Biosystems*. 2006. V. 2. P. 165–173.

59. Bernard R. L. Two major genes for time of flowering and maturity in soybeans. *Crop Sci.* 1971. V. 11. P. 242–244.
60. Bernier G., Perilleux C. A. physiological overview of the genetics of flowering time control. *Plant Biotechnology Journal*. 2005. V. 3. P. 3–16.
61. Bernier G. The control of floral evocation and morphogenesis. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1988. V. 39. P. 175–219.
62. Bernier G. My favourite Flowering image : the role of cytokinin as a Flowering signal. *Exp Bot.* 2013. V. 64 (18). P. 5795–5799.
63. Bernier G., Havelange A., Houssa C., Petitjean A., Lejeune P. Physiological signals that induce flowering. *Plant Cell*. 1993. V. 5. P. 1147–1155.
64. Bhargava S. C. Photoperiodicity and seeds germination in rice. *Indian Journal of Agricultural Science*. 1975. V. 45. P. 447–451.
65. Bishop G. J., Koncz C. Brassinosteroids and plant steroid hormone signaling. *Plant Cell [Supplement]*. 2002. P. 97–110.
66. Blazquez M. A., Trenor M., Weigel D. Independent control of gibberellin biosynthesis and flowering time by the circadian clock in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 2002. V. 130. P. 1770–1775.
67. Blazquez M., Weigel D. Integration of floral inductive signals in *Arabidopsis*. *Nature*. 2000. V. 404. P. 889–892.
68. Bonato E. R., Vello N. A. *E6*, a dominant gene conditioning early flowering and maturity in soybeans. *Genet Mol Biol.* 1999. V. 22. P. 229–232.
69. Borchert R., Renner S. S., Calle Z., Navarrete D., Tye A., Gautier L., Spichiger R., von Hildebrand P. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. *Nature*. 2005. V. 433. P. 627–629.
70. Boss P. K., Bastow R. M., Mylne J. S., Dean C. Multiple pathways in the decisions to flower : Enabling, promoting, and resetting. *Plant Cell*. 2004. V. 16. P. 18–31.
71. Brewer P. B., Koltai H., Beveridge C. A. Diverse roles of strigolactones in plant development. *Mol Plant*. 2013. V. 6. P. 18–28.

72. Browse J. Jasmonate : an oxylipin signal with many roles in plants. *Vitamins and Hormones*. 2005. V. 72. P. 431–456.
73. Bunce J. A., Measurement and modeling of photosynthesis in field crops. *CRC. Critical Rev. Plant Sci*. 1986. V. 4. P. 47–77.
74. Burgarella C., Chantret N., Gay L., Prosperi J.-M., Bonhomme M., Tiffin P. Adaptation to climate through flowering phenology: a case study in *Medicago truncatula*. *Molecular Ecology*. 2016. V. 25 (14). URL; <http://dx.doi.org/10.1111/mec.13683> (дата звернення 22.11.2018).
75. Buzzell R. I. Inheritance of a soybean flowering response to fluorescent-daylength conditions. *Can. J. Genet. Cytol*. 1971. V. 13. P. 703–707.
76. Buzzell R. I., Voldeng H. D. Inheritance of insensitivity to long daylength. *Soybean Genet. Newsl*. 1980. V. 7. P. 26–29.
77. Caliskan O., Odabas M. S., Cirak C., Radušiene J., Odabas F. The quantitative effect of temperature and light intensity at growth in *Origanum onites* L. *Journal of Medicinal Plants Research*. 2010. V. 4 (7). P. 551–558.
78. Cao W., Moss D. N. Daylength effects on leaf emergence and phyllochron in wheat and barley. *Crop Science*. 1989. V. 29. P. 1021–1025.
79. Castillejo C., Pelaz S. The balance between *CONSTANS* and *TEMPRANILLO* activities determines FT expression to trigger flowering. *Current Biology*. 2008. V. 18. P. 1338.
80. Cipollini D. Interactive effects of lateral shading and jasmonic acid on morphology, phenology, seed production, and defense traits in *Arabidopsis thaliana*. *International Journal of Plant Sciences*. 2005. V. 166. P. 955–959.
81. Clouse S. D. The molecular intersection of brassinosteroid regulated growth and flowering in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2008. V. 105. P. 7345–7346.
82. Cober E. R., Tanner J. W., Voldeng H. D. Genetic control of photoperiod response in early-maturing, near-isogenic soybean lines. *Crop Sci*. 1996. V. 36. P. 601–605.
83. Cober E. R., Morrison M. J. Regulation of seed yield and agronomic

- characters by photoperiod sensitivity and growth habit genes in soybean. *Theor Appl Genet.* 2010. V. 120. P. 1005–1012.
- 84.Cober E. R., Tanner J. W., Voldeng H. D. Soybean photoperiod-sensitivity loci respond differentially to light quality. *Crop Sci.* 1996. V. 36. P. 606–610.
- 85.Cober E. R., Voldeng H. D. A new soybean maturity and photoperiod-sensitivity locus linked to *E1* and *T*. *Crop Sci.* 2001. V. 41. P. 698–701.
- 86.Conti L. Hormonal control of the floral transition : Can one catch them all? *Developmental Biology.* 2017. V. 430 (2). P. 288–301.
- 87.Corbesier L., Coupland G. Photoperiodic flowering of *Arabidopsis* : Integrating genetic and physiological approaches to characterization of the floral stimulus. *Plant Cell Environ.* 2005. V. 28. P.54–66.
- 88.Corbesier L., Prinsen E., Jacqmard A., Lejeune P., Van Onckelen H., Perilleux C., Bernier G. Cytokinin levels in leaves, leaf exudate and shoot apical meristem of *Arabidopsis thaliana* during floral transition. *Journal of Experimental Botany.* 2003. V. 54. P. 2511–2517.
- 89.Corbesier L., Vincent C., Jang S. H., Fornara F., Fan Q. Z., Searle I., Giakountis A., Farrona S., Gissot L., Turnbull C., Coupland G. FT Protein Movement Contributes to Long-Distance Signaling in Floral Induction of *Arabidopsis*. *Science.* 2007. V. 316. P. 1030–1033.
- 90.D'Aloia M., Bonhomme D., Bouche' F., Tamseddak K., Ormenese S., et al. Cytokinin promotes flowering of *Arabidopsis* via transcriptional activation of the *FT* paralogue *TSF*. *Plant J.* 2011. V. 65. P. 972–979.
- 91.Dasti A. A., Fatima K., Malik S. A. How photoperiod affects growth rate and biomass allocation pattern : a comparative study on three genotypes of *Arabidopsis thaliana*. *Asian J.Plant Sci.* 2002. V. 2. P. 176–179.
- 92.Daviere J. M., Achard P. Gibberellin signaling in plants. *Development.* 2013. V. 140, P. 1147–1151.
- 93.Davies P. J. Plant Hormones : Biosynthesis, Signal Transduction, Action.

2010. Springer, Dordrecht. URL: <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2686-7> (дата звернення 23.05.2014).
94. Davis S. J. Integrating Hormones into the Floral-transition Pathway of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell and Environment*. 2009. V. 32. P. 1201–1210.
95. DeMason D. A. Auxin–cytokinin and auxin–gibberellin interactions during morphogenesis of the compound leaves of pea (*Pisum sativum*). *Planta* 2005. V. 222. P. 151–166.
96. Destro D., Carpentieri-Pipolo V., Kiihl R. A. S., Almeida L. A. Photoperiodism and genetic control of the long juvenile period control in soybean. *Crop breeding and applied biotechnology*. 2001. V. 1. P. 72–92.
97. Dijkstra P., Lambers H., Cambridge M. L., Koning H., Pons T. L. Cause and Effect of Differences in SLA. *Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants*. The Hague, 1989. P. 125–140.
98. Ding S. F., Chen W. S., Sul C. L., Du B. S., Twitchin B., Bhaskar V. K., Changes in free and conjugated indole-3-acetic acid during early stage of flower bud differentiation in *Polianthes tuberosa*. *Plant Physiol. Biochem.* 1999. V. 37. P. 161–165.
99. Domagalska M. A., Sarnowska E., Nagy F., Davis S. J. Genetic analyses of interactions among gibberellin, abscisic acid, and brassinosteroids in the control of flowering time in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS One*. 2010. V. 5. e14012. URL: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014012>. (дата звернення 20.11.2014).
100. Eagles C. F., Østgård O. Variation in growth and development in natural populations of *Dactylis glomerata* from Norway and Portugal. 1. Growth analysis. *Journal of Applied Ecology*. 1971. V. 8. P. 367–381.
101. Eagles C. F. Effect of photoperiod on vegetative growth in two natural populations of *Dactylis glomerata* L. *Annals of Botany*. 1971. V. 35. P. 75–86.
102. El-Antably H. M. M., Wareing P. F., Hillman J. Some physiological responses to d,1 abscisin (dormin). *Planta*. 1967. V. 73. P. 74–90.

103. Eriksson S., Boˆhlenius H., Moritz T., Nilsson O. GA4 is the active gibberellin in the regulation of *LEAFY* transcription and Arabidopsis floral initiation. *Plant Cell*. 2006. V. 18. P. 2172–2181.
104. Farré E. M., Harmer S. L., Harmon F. G., Yanovsky M. J., Kay S. A. Overlapping and distinct roles of PRR7 and PRR9 in the Arabidopsis circadian clock. *Current Biology*. 2005. V. 15. P. 47–54.
105. Fernández V., Takahashi Y., Le Gourrierc J., Coupland G. Photoperiodic and thermosensory pathways interact through CONSTANS to promote flowering at high temperature under short days. *Plant J*. 2016. V. 86. P. 426–440.
106. Finkelstein R, Gampala S. S. L., Rock C. D. Absciscic acid signaling in seeds and seedlings. *Plant Cell*. 2002. V. 14. P. S15–S45.
107. Finkelstein R. Absciscic acid synthesis and response. *Arabidopsis Book*. 2013. e0166. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3833200/> (дата звернення 12.06.2015).
108. Fornara F., Montagu A., Coupland G. SnapShot : Control of flowering in Arabidopsis. *Cell*. 2010. V. 141. P. 550—550.
109. Fowler S., Lee K., Onouchi H., Samach A., Richardson K., Morris B., Coupland G., Putterill J. GIGANTEA : A circadian clock-controlled gene that regulates photoperiodic flowering in Arabidopsis and encodes a protein with several possible membrane-spanning domains. *The EMBO Journal*. 1999. V. 18. P. 4679–4688.
110. Franklin K. A., Larner V. S., Whitelam G. C. The signals transducing photoreceptors of plants. *Int. J. Dev. Biol*. 2005. V. 30. P. 653–664.
111. Fujita Y., Fujita M., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. ABA-mediated transcriptional regulation in response to osmotic stress in plants. *J Plant Res*. 2011. V. 124 (4). P. 509–25.
112. Galvão V. C., Horrer D., Küttner F., Schmid M. Spatial control of flowering by DELLA proteins in *Arabidopsis thaliana*. *Development*. 2012. V. 139. P. 4072–4082.
113. Gardner M. J., Hubbard K. E., Hotta C. T., Dodd A. N., Webb A. A. R.

- How plants tell the time. *Biochemical Journal*. 2006. V. 397. P. 15–24.
114. Garner W. W., Allard H. A. Localization of the Response in Plants to Relative Length of Day and Night. *J. Agric. Res.* 1925. V. 31. P. 555–566.
115. Garner W. W., Allard H. A. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. *J Agric Res.* 1920. V. 18. P. 553-606.
116. Gautier H., Varlet-Grancher C., Hazard L. Tillering responses to the light environment and to defoliation in populations of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) selected for contrasting leaf length. *Annals of Botany*. 1999. V. 83. P. 423–429.
117. George E. F., Hall M. A., De Klerk G. Plant propagation by tissue culture. The Netherlands, 2008. 502 p.
118. Giron D., Frago E., Glevarec G., Pieterse C. M. J. , Dicke M. Cytokinins as key regulators in plant microbe-insect interactions: connecting plant growth and defence. *Funct Ecol.* 2013. V. 27. P. 599–609.
119. Go'mez L. D., Gilday A., Feil R., Lunn J. E., Graham I. A. AtTPS1-mediated trehalose-6-phosphate synthesis is essential for embryogenic and vegetative growth and responsiveness to ABA in germinating seeds and stomatal guard cells. *Plant J.* 2010. V. 64. P. 1–13.
120. Gocal G. F., Sheldon C. C., Gubler F., Moritz T., Bagnall D. J., MacMillan C. P., Li S. F., Parish R. W., Dennis E. S., Weigel D., King R. W. GAMYB-like genes, flowering, and gibberellin signaling in Arabidopsis. *Plant Physiol.* 2001. V. 127. P. 1682–1693.
121. Goudriaan J., van Laar H. H. Modeling potential crop growth processes: Textbook with exercises. Dordrecht, 1994. 238 p.
122. Griffiths J., Murase K., Rieu I., Zentella R., Zhang Z.-L., Powers S. J., Gong F., Phillips A. L., Hedden P., Sun T.-P., Thomas S. G. Genetic characterization and functional analysis of the GID1 gibberellin receptors in Arabidopsis. *Plant Cell.* 2006. V. 18. P. 3399–3414.

123. Han T. F., Wang J. L. Studies on the post-flowering photoperiodic responses in soybean. *Acta Botanica Sinica*. 1995. V. 37. P. 863–869.
124. Hanano S., Domagalska M. A., Nagy F., Davis S. J. Multiple phytohormones influence distinct parameters of the plant circadian clock. *Genes to Cells*. 2006. V. 11. P. 1381–1392.
125. Harberd N. P. Botany. Relieving DELLA restraint. *Science*. 2003. V. 299. P. 1853–1854.
126. Hay R. K. M., Heide O. M. Specific photoperiodic stimulation of dry matter production in a high-latitude cultivar of *Poa pratensis*. *Physiologia Plantarum*. 1983. V. 57. P. 135–142.
127. Hay R. K. M. The influence of photoperiod on the dry-matter production of grasses and cereals. Tansley Review No. 26. *New Phytologist*. 1990. V. 116. P. 233–254.
128. Hayama R., Coupland G. The molecular basis of diversity in the photoperiodic flowering response of Arabidopsis and rice. *Plant Physiol.* 2004. V. 135. P. 677–684.
129. Haywood V., Yu T. S., Huang N. C., Lucas W. J. Phloem long-distance trafficking of gibberellic acid-insensitive RNA regulates leaf development. *Plant J.* 2005. V. 42. P. 49–68.
130. Hedden P., Kamiya Y. GIBBERELLIN BIOSYNTHESIS : enzymes, genes and their regulation. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1997. V. 48. P. 431–460.
131. Heide O. M., Bush M. G., Evans L. T. Interaction of photoperiod and gibberellin on growth and photosynthesis of high-latitude *Poa pratensis*. *Physiologia Plantarum*. 1985. V. 65. P. 135–145.
132. Heide O. M. Effects of photoperiod and temperature on growth and flowering in Norwegian and British timothy cultivars (*Phleum pratense* L.). *Acta Agriculturae Scandinavica*. 1982. V. 32. P. 241–252.
133. Henderson I. R., Shindo C., Dean C. The need for winter in the switch to flowering. *Annu. Rev. Genet.* 2003. V. 37. P. 371–392.

134. Hisamatsu T., King R. W. The nature of floral signals in Arabidopsis. II. Roles for FLOWERING LOCUS T (FT) and gibberellin. *J Exp Bot.* 2008. V. 59. P. 3821–3829.
135. Hofstra G., Ryle G. J. A., Williams R. F. Effects of extending the day length with low intensity light on the growth of wheat and cocksfoot. *Australian Journal of Biological Sciences.* 1969. V. 22. P. 333–341.
136. Hotta C. T., Gardner M. J., Hubbard K. E., Baek S. J., Dalchau N., Suhita D., Dodd A. N., Webb A. A. R. Modulation of environmental responses of plants by circadian clocks. *Plant, Cell & Environment.* 2007. V. 30. P. 333–349.
137. Hsu P. Y., Harmer S. Wheels within wheels: The plant circadian system. *Trends in Plant Science.* 2014. V. 19. P. 240–249.
138. Huang T., Böhlenius H., Eriksson S., Parcy F., Nilsson O. The mRNA of the Arabidopsis Gene FT Moves from Leaf to Shoot Apex and Induces Flowering. *Science.* 2005. V. 309. P. 1694–1696.
139. Hubbard K. E., Nishimura N., Hitomi K., Getzoff E. D., Schroeder J. I. Early abscisic acid signal transduction mechanisms : newly discovered components and newly emerging questions. *Genes Dev.* 2010. V. 24. P. 1695–1708.
140. Hunt R., Causton D. R., Shipley B., Askew A. P. A modern tool for classical plant growth analysis. *Annals of Botany.* 2002. V. 90. P. 485–488.
141. Huq E., Tepperman J. M., Quail P. H. GIGANTEA is a nuclear protein involved in phytochrome signaling in Arabidopsis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.* 2000. V. 97. P. 9789–9794.
142. Hyun Y., Richter R., Vincent C., Martinez-Gallegos R., Porri A., Coupland G. Multi-layered regulation of SPL15 and cooperation with SOC1 integrate endogenous flowering pathways at the Arabidopsis shoot meristem. *Dev. Cell.* 2016. V. 37 (3). P. 254–266.
143. Imaizumi T., Schultz T. F., Harmon F. G., Ho L. A., Kay S. A. FKF1 F-box

- protein mediates cyclic degradation of a repressor of CONSTANS in Arabidopsis. *Science*. 2005. V. 309. P. 293–297.
144. Jack T. Molecular and genetic mechanisms of floral control. *Plant Cell*. 2004. V. 16. P. 1–17.
145. Jackson S. D. Plant Responses to Photoperiod. *New Phytologist*. 2009. V. 181. P. 517–531.
146. Jaeger K. E., Wigge P. A. FT protein acts as a long-range signal in Arabidopsis. *Curr. Biol*. 2007. V. 17. P. 1050–1054.
147. Jang S., Marchal V., Panigrahi K. C. S., Wenkel S., Soppe W., Deng X.-W., Valverde F., Coupland G. Arabidopsis COP1 shapes the temporal pattern of CO accumulation conferring a photoperiodic flowering response. *The EMBO Journal*. 2008. V. 27. P. 1277–1288.
148. Jarillo J. A., Piñeiro M. The molecular basis of photoperiodism. *Biol Rhythms Res*. 2006. V. 37. P. 353–380.
149. Jarillo J. A., del Olmo I., Gómez-Zambrano A., Lázaro A., López-González L., Miguel E., Narro-Diego L, Sáez D., Piñeiro M. Photoperiodic control of flowering time. *Spanish Journal of Agricultural Research*. 2008 V. 6, No. Special Issue. P.221–244.
150. Jasinski S., Piazza P., Craft J., Hay A., Woolley L. KNOX action in Arabidopsis is mediated by coordinate regulation of cytokinin and gibberellin activities. *Curr Biol*. 2005. V. 15. P. 1560–1565.
151. Jiang B., Chen S., Miao H., Zhang Sh., Chen F., Fang W. Changes of endogenous hormone levels during short-day inductive floral initiation and inflorescence differentiation of *Chrysanthemum morifolium* 'Jingyun'. *International Journal of Plant Production*. 2010. V. 4 (2). P. 149–158.
152. Jung C. H., Wong C. E., Singh M. B., Bhalla P. L. Comparative genomic analysis of soybean flowering genes. *PLoS One*. 2012. V. 7 (6). e38250. URL: doi:10.1371/journal.pone.0038250 (дата звернення 25.05.2014).
153. Jung J. H., Seo Y. H., Seo P. J., Reyes J. L., Yun J., Chua N. H., Park C. M. The

- GIGANTEA-regulated microRNA172 mediates photoperiodic flowering independent of CONSTANS in *Arabidopsis*. *Plant Cell*. 2007. V. 19. P. 2736–2748.
154. Kaneko T., Suzuki S. Effect of height temperature and growth retardant on dry matter accumulation, hypocotyl thickening, photosynthesis, and sugar content in radish (*Raphanus sativus* L.) plants. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*. 2006. V. 75 (3). P. 231–235.
 155. Kawabata S., Li Y., Saito T., Zhou B. Identification of differentially expressed genes during flower opening by suppression subtractive hybridization and cDNA microarray analysis in *Eustoma grandiflorum*. *Sci. Hortic*. 2009. V. 122. P. 129–133.
 156. Kazan K., Lyons R. The link between flowering time and stress tolerance. *J. Exp. Bot*. 2016. V. 67. P. 47–60.
 157. Kepinski S. The anatomy of auxin perception. *Bioessays*. 2007. V. 29. P. 953–956.
 158. Kim J. Y., Song H. R., Taylor B. L., Carre I. A. Light-regulated translation mediates gated induction of the *Arabidopsis* clock protein LHY. *EMBO Journal*. 2003. V. 22. P. 935–944.
 159. Kim W. Y., Fujiwara S., Suh S. S., Kim J., Kim Y., Han L., David K., Putterill J., Nam H. G., Somers D. E. ZEITLUPE is a circadian photoreceptor stabilized by GIGANTEA in blue light. *Nature*. 2007. V. 449. P. 356–360.
 160. Kim D. H., Doyle M. R., Sung S., Amasino Richard M. Vernalization : winter and the timing of flowering in plants. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol*. 2009. V. 25. P. 277–299.
 161. King R. W., Evans L. T. Gibberellins and flowering of grasses and cereals : Prizing open the lid of the «Florigen» black box. *Plant Biol*. 2003. V. 54. P. 307–328.
 162. King R., Moritz T., Evans L. T., Junttila O., Herlt A. J. Long-day induction of flowering in *Lolium temulentum* involves sequential increases in specific gibberellins at the shoot apex. *Plant Physiol*. 2001. V. 127. P. 624–632.

163. Knott J. E. Further Localization of the Response in Plant Tissue to Relative Length of Day and Night. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 1927. V. 1926. P. 67–70.
164. Kobayashi Y., Weigel D. Move on up, it's time for change – Mobile signals controlling photoperiod dependent flowering. *Genes & Development.* 2007. V. 21. P. 2371–2384.
165. Kohli A., Sreenivasulu N., Lakshmanan P., Kumar P. P. The phytohormone crosstalk paradigm takes center stage in understanding how plants respond to abiotic stresses. *Plant Cell Rep.* 2013. V. 32. P. 945–957.
166. Kojima S., Takahashi Y., Kobayashi Y., Monna L., Sasaki T., Yano M. Hd3a, a rice ortholog of the Arabidopsis *FT* gene, promotes transition to flowering downstream of Hd1 under short-day conditions. *Plant Cell Physiol.* 2002. V. 43. P.1096–1105.
167. Kong F., Liu B., Xia Z., Sato S., Kim B. M., Watanabe S., Yamada T., Tabata S., Kanazawa A., Harada K., Abe J. Two Coordinately Regulated Homologs of *FLOWERING LOCUS T* Are Involved in the Control of Photoperiodic Flowering in Soybean. *Plant Physiol.* 2010. V. 154. P. 1220–1231.
168. Koning H., Lambers H., Cambridge M. L., Pons T. L. Physiological and Morphological Differences Between Plants With High NAR or a High LAR as Related to Environmental Conditions. *Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants.* The Hague. 1989. P. 101–123.
169. Koornneef M., Alonso-Blanco C., Vries H. B.-D., Hanhart C. J., Peeters A. J. M. Genetic Interactions Among Late-Flowering Mutants of Arabidopsis. *Genetics.* 1998. V. 148. P. 885–892.
170. Kumar S. V., Lucyshyn D., Jaeger K. E., Alós E., Alvey E., Harberd N. P., Wigge P. A. Transcription factor PIF4 controls the thermosensory activation of flowering. *Nature.* 2012. V. 484. P. 242–245.
171. Laubinger S., Marchal V., Gentilhomme J., Wenkel S., Adrian J., Jang S.,

- Kulajta C., Braun H., Coupland G., Hoecker U. Arabidopsis SPA proteins regulate photoperiodic flowering and interact with the floral inducer CONSTANS to regulate its stability. *Development*. 2006. V. 133. P. 3213–3222.
172. Lifschitz E., Eshed Y. Universal florigenic signals triggered by FT homologues regulate growth and flowering cycles in perennial day-neutral tomato. *J Exp Bot*. 2006. V. 57. P. 3405–3414.
173. Lifschitz E., Eviatar T., Rozman A., Shalit A., Goldshmidt A., Amsellem Z., Alvarez J. P., Eshed Y. The tomato FT ortholog triggers systemic signals that regulate growth and flowering and substitute for diverse environmental stimuli. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2006. V. 103. P. 6398–6403.
174. Lin M. K., Belanger H., Lee Y. J., Varkonyi-Gasic E., Taoka K. I., Miura E., Xoconostle-Cázares B., Gendler K., Jorgensen R. A., Phinney B., Lough T. J., Lucas W. J. FLOWERING LOCUS T protein may act as the long-distance florigenic signal in the cucurbits. *Plant Cell*. 2007. V. 19. P. 1488–1506.
175. Liu C., Kanazawa A., Matsumura H., Takahashi R., Harada K., Abe J. Genetic redundancy in soybean photoresponses associated with duplication of the *Phytochrome A* gene. *Genetics*. 2008. V. 180. P. 995–1007.
176. Liu C., Zhou J., Bracha-Drori K., Yalovsky S., Ito T., Yu H. Specification of Arabidopsis floral meristem identity by repression of flowering time genes. *Development*. 2007. V. 134. P. 1901–1910.
177. Loake G., Grant M. Salicylic acid in plant defence – the players and protagonists. *Current Opinion in Plant Biology*. 2007. V. 10. P. 466–472.
178. Lu S., Zhao X., Hu Y., Liu S., Nan H., Li X., Fang C., Cao D., Shi X., Kong L. Natural variation at the soybean *J* locus improves adaptation to the tropics and enhances yield. *Nat Genet*. 2017. V. 49. P. 773–779.
179. Lu C., Fedoroff N. A mutation in the arabidopsis *HYL1* gene encoding a dsRNA binding protein affects responses to abscisic acid, auxin, and cytokinin. *Plant Cell*. 2000. V. 12. P. 2351–2365.
180. Martinez-Zapater J.M., Coupland G., Dean C., Koorneef M. The transition to flowering. *Arabidopsis* / E. M. Meyerowitz, C. R. Somerville (eds). Harbor,

1994. P. 403–433.
181. Mas P. Circadian clock signalling in *Arabidopsis thaliana* : from gene expression to physiology and development. *Int J Dev Biol.* 2005. V. 49. P. 491–500.
182. Mathieu J., Warthmann N., Kuttner F., Schmid M. Export of FT protein from phloem companion cells is sufficient for floral induction in *Arabidopsis*. *Curr Biol.* 2007. V. 17. P. 1055–1060.
183. Matsoukas I. G., Massiah A. J., Thomas B. Florigenic and antiflorigenic signalling in plants. *Plant Cell Physiol.* 2012. V. 53. P. 1827–1842.
184. Mauchow R. C., Carberry P. S. Phenology and leaf-area development in tropical grain sorghum. *Field Crops Research.* 1990. V. 23. P. 221–237.
185. McBlain B. A., Bernard R. L. A new gene affecting the time of flowering and maturity in soybeans. *J. Hered.* 1987. V. 78. P. 160–162.
186. McBlain B. A., Hesketh J. D., Bernard R. L. Genetic effects on reproductive phenology in soybean isolines differing in maturity genes. *Can. J. Plant Sci.* 1987. V. 67. P. 105–116.
187. McClung C. R. Plant circadian rhythms. *Plant Cell.* 2006. V. 18. P. 792–803.
188. McCourt P., Creelman R. The ABA receptors - we report you decide. *Curr Opin Plant Biol.* 2008 V. 11 (5). P. 474-478.
189. McMaster G. S. Phenology, development and growth of the wheat (*Triticum aestivum* L.) shoot apex : A review. *Advances in Agronomy.* 1997. V. 59. P. 63–118.
190. Michaels Scott D., Himelblau E., Kim S. Y., Schomburg F. M., Amasino Richard M. Integration of flowering signals in winter-annual *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 2005. V. 137. P.149–156.
191. Mitchell J. W., Mandava N., Worley J. F., Plimmer J. R., Smith M. V. Brassins – a new family of plant hormones from rape pollen. *Nature.* 1970. V. 225. P. 1065–1066.
192. Morris K., Thornber S., Codrai L., Richardson C., Craig A.,

- Sadanandom A., Thomas B., Jackson S. *DAY NEUTRAL FLOWERING* represses *CONSTANS* to prevent Arabidopsis flowering early in short days. *Plant Cell*. 2010. V. 22. P. 1118–1128.
193. Mouradov A., Cremer F., Coupland G. Control of flowering time : Interacting pathways as a basis fo diversity. *Plant Cell*. 2002. V. 4. P.111-130.
194. Murase K., Hirano Y., Sun T.-P., Hakoshima T. Gibberellin-induced DELLA recognition by the gibberellin receptor *GID1*. *Nature*. 2008. V. 456. P. 459–463.
195. Mutasa-Gottgens E., Hedden P. Gibberellin as a Factor in Floral Regulatory Networks. *J. Exp. Bot.* 2009. V. 60. P. 1979-1989.
196. Na X., Jian B., Yao W., Wu C., Hou W., Jiang B., Bi Y., Han T. Cloning and functional analysis of the flowering gene *GmSOC1*-like, a *putative SUPPRESSOR OF OVER EXPRESSION CO1/AGAMOUS-LIKE 20* (SOC1/AGL20) ortholog in soybean. *Plant Cell Rep.* 2013. V. 32 (8). P. 1219–29.
197. Nan H., Cao D., Zhang D., Li Y., Lu S., Tang L., Yuan X., Liu B., Kong F. *GmFT2a* and *GmFT5a* redundantly and differentially regulate flowering through interaction with and upregulation of the bZIP transcription factor GmFDL19 in soybean. *PLoS One*. 2014. V. 9. e97669. URL: <https://journals.plos.org/plosone/article/figure?id=10.1371/journal.pone.0097669.g003> (дата звернення 14.10.2016).
198. Okada K., Ueda J., Komaki M. K., Bell C. J., Shimura Y. Requirement of the auxin polar transport system in early stages of Arabidopsis floral bud formation. *Plant Cell*. 1991. V. 7. P. 677–684.
199. Okushima Y., Mitina I., Quach H. L., Theologis A. Auxin Response Factor2 (Arf2) : a pleiotropic developmental regulator. *Plant J*. 2005. V. 43. P. 29–46.
200. Østgård O., Eagles C. F. Variation in growth and development in natural populations of *Dactylis glomerata* from Norway and Portugal. 2. Leaf development and tillering. *Journal of Applied Ecology*. 1971. V. 8. P. 383–391.
201. Perrot-Rechenmann C. Cellular responses to auxin : division versus

- expansion. *Cold Spring Harbour Perspect Biol.* 2010. V. 2 (5). a001446.
URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2857164/> (дата
звернення 14.09.2014)
202. Petrasek J., Friml J. Auxin transport routes in plant development. *Development.* 2009. V. 136. P. 2675–2688.
203. Podolnyi V., Josefusova Z., Khmel'nitskaya I., Verenchikov S. P., Krekule J., Chailakhyan M. Kh. Absciscic acid as a potent regulator of the transition from juvenile to mature stage in *Xanthium strumarium*. *Biol. Plant.* 1989. V. 31. P. 139–144.
204. Poorter H. Plant growth and carbon economy. *Encyclopedia of Life Sciences.* 2002. URL: <http://www.science.poorter.eu> (дата звернення 08.12.2014).
205. Poorter H., Remkes C. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia.* 1990. V. 83. P. 553–559.
206. Poorter H., Lambers H., Cambridge M. L., Koning H., Pons T. L. Inter-Specific Variation in Relative Growth Rate: On Ecological Causes and Physiological Consequences. *Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants.* The Hague, 1989. P. 124–135.
207. Porri A., Torti S., Romera-Branchat M., Coupland G. Spatially distinct regulatory roles for gibberellins in the promotion of flowering of *Arabidopsis* under long photoperiods. *Development.* 2012. V. 139. P. 2198–2209.
208. Price W. B. Understanding the mechanisms of the photoperiod flowering pathway in soybean. *Thesis of the University of Illinois at Urbana-Champaign.* 2012. 94 p.
209. Quecini V., Zucchi M. I., Baldin J., Vello N. A. Identification of soybean genes involved in circadian clock mechanism and photoperiodic control of flowering time by in silico analyses. *J. Integr. Plant Biol.* 2007. V. 49 (11). P. 1640–1653.
210. Rasumov V. On the Localization of Photoperiodical Stimulation. *Bull.*

- Appl. Bot. Genet. Plant Breed.* 1931. V. 27. P. 249–282.
211. Razem F. A., El-Kereamy A., Abrams S. R., Hill R. D. The RNA-binding Protein FCA is an Absciscic Acid Receptor. *Nature*. 2006. V. 439. P. 290–294.
 212. Reeves P. H., Coupland G. Analysis of flowering time control in *Arabidopsis* by comparison of double and triple mutants. *Plant Physiology*. 2001. V. 126. P. 1085–1091.
 213. Riboni M., Galbiati M., Tonelli C., Conti L. *GIGANTEA* enables drought escape response via abscisic acid-dependent activation of the florigens and *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS1*. *Plant Physiol.* 2013. V. 162. P. 1706–1719.
 214. Riboni M., Robustelli Test A., Galbiati M., Tonelli C., Conti L. ABA-dependent control of *GIGANTEA* signalling enables drought escape via up-regulation of *FLOWERING LOCUS T* in *Arabidopsis thaliana*. *J. Exp. Bot.* 2016. V. 67. P. 6309–6322.
 215. Sadras V. O., Villalobos F. J. Floral initiation, leaf initiation and leaf appearance in sunflower. *Field Crops Research*. 1993. V. 33. P. 449–457.
 216. Saindon G. Beversdorf W.D., Voldeng H.D. Adjustment of the soybean phenology using the *E4* locus. *Crop Sci.* 1989. V. 29. P. 1361–1365.
 217. Sakurai A., Fujioka S. The current status of physiology and biochemistry of brassinosteroids : a review. *J Plant Growth Regul.* 1993. V. 13. P. 147–59.
 218. Samanfar B., Molnar S. J., Charette M., Schoenrock A., Dehne F., Golshani A., Belzile F., Cober E. R. Mapping and identification of a potential candidate gene for a novel maturity locus, *E10*, in soybean. *Theor Appl Genet.* 2016. V. 130. P. 377–390.
 219. Santner A., Estelle M. Recent advances and emerging trends in plant hormone signalling. *Nature*. 2009. V. 459. P. 1071–1078.
 220. Sato K. The Growth Responses of Soybean Plant to Photoperiod and Temperature : III The effect of photoperiod and temperature on the development and anatomy of photosinthetic organ. *Japan. Tohoku University*.

- Journal Crop Science*. 1979. V. 48 (1). P. 66–74.
221. Sawa M., Kay S. A. *GIGANTEA* directly activates Flowering Locus T in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2011. V. 108. P. 11698–11703.
222. Sawa M., Kay S. A., Imaizumi T. Photoperiodic flowering occurs under internal and external coincidence. *Plant Signaling & Behavior*. 2008. V. 3. P. 269–271.
223. Searle I., He Y., Turck F., Vincent C., Fornara F., Kröber S., Amasino R. A., Coupland G. The transcription factor FLC confers a flowering response to vernalization by repressing meristem competence and systemic signaling in *Arabidopsis*. *Genes Dev*. 2006. V. 20. P. 898–912.
224. Sheldon C., Rouse D., Finnegan E., Peacock W., Dennis E. V. The molecular basis of vernalization: the central role of *FLOWERING LOCUS C* (FLC). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2000. V. 97. P. 3753–3758.
225. Shimada A., Yamane H., Kimura Y. Interaction between aspartic acid and indole-3-acetic acid on reproductive growth in *Arabidopsis thaliana*. *Zeitschrift für Naturforschung [C]*. 2005. 60. P. 572–576.
226. Shindo C., Lister C., Crevillen P., Nordborg M., Dean C. Variation in the epigenetic silencing of FLC contributes to natural variation in *Arabidopsis* vernalization response. *Genes Dev*. 2006. V. 20. P. 3079–3083.
227. Simpson G. G. The autonomous pathway: epigenetic and post-transcriptional gene regulation in the control of *Arabidopsis* flowering time. *Curr. Opin. Plant Biol*. 2004. V. 7. P. 570–574.
228. Simpson G. G., Gendall A. R., Dean C. When to switch to flowering. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol*. 1999. V. 15. P. 519–550.
229. Sirtautas R., Samuolienė G., Brazaitytė A., Duchovskis P. Temperature and photoperiod effects on photosynthetic indices of radish (*Raphanus sativus* L.). *Zemdirbyste-Agric*. 2001. V. 98. P. 57–62.
230. Skinner R. H., Nelson C. J. Elongation of grass leaf and its relationship to

- the phyllochron. *Crop Science*. 1995. V. 35. P. 4–10.
231. Smulders M. J. M., Janssen G. F. E., Croes A. F., Barendse G. W. M., Wullems G. J. Auxin regulation of flower bud formation in tobacco explants. *J. Exp. Bot.* 1988. V. 39. P. 451–459.
 232. Solhaug K. A. Long day stimulation of dry matter production in *Poa alpina* along a latitudinal gradient in Norway. *Holarctic Ecology*. 1991. V. 14. P. 161–168.
 233. Srikanth A., Schmid M. Regulation of flowering time : all roads lead to Rome. *Cell. Mol. Life Sci.* 2011. V. 68. P. 2013–2037.
 234. Suarez-Lopez P. Long-range signaling in plant reproductive development. *Int. J. Dev. Biol.* 2005. V. 49. P. 761–771.
 235. Suárez-López P., Wheatley K., Robson F., Onouchi H., Valverde F., Coupland G. Constans Mediates Between The Circadian Clock and The Control Of Flowering In Arabidopsis. *Nature*. 2001. V. 410. P. 1116–1120.
 236. Sun C., Chen D., Fang J., Wang P., Deng X., Chu C. Understanding the genetic and epigenetic architecture in complex network of rice flowering pathways. *Protein Cell*. 2014. V. 5. P. 889–898.
 237. Tamaki S., Matsuo S., Wong H. L., Yokoi S., Shimamoto K. Hd3a Protein Is a Mobile Flowering Signal in Rice. *Science*. 2007. V. 316. P. 1033–1036.
 238. Tao Y., Ferrer J. L., Ljung K., Pojer F., Hong F., Long J. A., Li L., Moreno J. E., Bowman M. E., Ivans L. J., Cheng Y., Lim J., Zhao Y., Ballaré C. L., Sandberg G., Noel J. P., Chory J. Rapid synthesis of auxin via a new tryptophan-dependent pathway is required for shade avoidance in plants. *Cell* 2008. V. 133. P. 164–176.
 239. Tarakanov I. G. Photoperiodism in Crops. *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 2014. V. 6. P. 38–58.
 240. Thakare D., Kumudini S., Dinkins R. Expression of flowering-time genes in soybean *E1* near-isogenic lines under short and long day conditions. *Planta*. 2010. V. 231. P. 951–963.
 241. Thinmann K. V. Auxins and the inhibition of plant growth. *Biol Rev.* 1939. V. 14 (3). P. 314–337.

242. Thomas B. Light signals and flowering. *J. Exp. Bot.* 2006. V. 57. P. 3387–3393.
243. Tsubokura Y., Watanabe S., Xia Z., Kanamori H., Yamagata H., Kaga A.
Natural variation in the genes responsible for maturity loci *E1*, *E2*, *E3* and *E4*
in soybean. *Ann Bot.* 2014. V. 113 (3). P. 429–441.
244. Turck F., Fornara F., Coupland G. Regulation and identity of florigen :
Flowering locus T moves center stage. *Annual Review of Plant Biology.* 2008.
V. 59. P. 573–594.
245. Ulger S., Sonmez S., Karkacier M., Ertoy N., Akdesi O., Aksu M.,
Determination of endogenous hormones, sugars and mineral nutrition levels
during the induction, initiation and differentiation stage and their effects on
flower formation in olive. *Plant Growth Regul.* 2004. V. 42. P. 89–95.
246. Upadhyay A. P., Ellis R. H., Summerfield R. J., Roberts E. H., Qi A.
Characterization of photothermal flowering responses in maturity isolines of soybean
(*Glycine max* (L.) Merrill) cv. Clark. *Ann. Bot.* 1994. V. 74. P. 87–96.
247. Valverde, F., Mouradov, A., Soppe, W., Ravenscroft, D., Samach, A.,
Coupland, G. Photoreceptor regulation of CONSTANS protein in
photoperiodic flowering. *Science Signaling.* 2004. V. 303. P. 1003.
248. Vanneste S., Friml J. Auxin : a Trigger for Change in Plant Development.
Cell. 2009. V. 136. P. 1005–1016.
249. Vieten A., Sauer M., Brewer P. B., Friml J. Molecular and cellular aspects
of auxin-transport-mediated development. *Trends in Plant Science.* 2007.
V. 12. P. 160–168.
250. Virkajärvi P., Järvenranta K. Leaf dynamics of timothy and meadow fescue
under Nordic conditions. *Grass and Forage Science.* 2001. V. 56. P. 294–304.
251. Volk T., Bugbee B. Modeling light and temperature effects on leaf
emergence in wheat and barley. *Crop Science.* 1991. V. 31. P. 1218–1224.
252. Wada K. C., Yamada M., Shiraya T., Takeno K. Salicylic acid and the
flowering gene FLOWERING LOCUS T homolog are involved in
poor-nutrition stress-induced flowering of *Pharbitis nil*. *J. Plant Physiol.*
2010. V. 167. P. 447–452.

253. Wang W.-Y., Chen W.-S., Chen W.-H., Hung L.-S., Chang P.-Sh. Influence of abscisic acid on flowering in *Phalaenopsis hybrida*. *Plant Physiol. Biochem.* 2002. V. 40 (1). P. 97–100.
254. Wang Y., Wu C.-X., Zhang X.-M., Wang Y.-P., Han T.-F. Effects of soybean major maturity genes under different photoperiods. *Acta agronomica sinica*. 2008. V. 34 (7). P. 1160–1168.
255. Wang Z., Reddy V. R., Acock M. C. Testing for early photoperiod insensitivity in soybean. *Agronomy Journal*. 1998. V. 90. P. 389–392.
256. Wang Z. Y., Tobin E. M. Constitutive expression of the *CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1* (*CCA1*) gene disrupts circadian rhythms and suppresses its own expression. *Cell*. 1998. V. 93. P. 1207–1217.
257. Wang H., Pan J., Li Y., Lou D., Hu Y., Yu D. The DELLA-CONSTANS transcription factor cascade integrates gibberellic acid and photoperiod signaling to regulate flowering. *Plant Physiol.* 2016. 1 V. 72. P. 479–488.
258. Wang S., Li H., Li Y., Li Z., Qi J., Lin T., Yang X., Zhang Z., Huang S. *FLOWERING LOCUS T* improves cucumber adaptation to higher latitudes. *Plant Physiol.* 2020. V. 182 (2). P. 908–918.
259. Wasternack C. Jasmonates: an update on biosynthesis, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. *Ann. Bot.* 2007. V. 100. P. 681–697.
260. Watanabe S., Hideshima R., Xia Z., Tsubokura Y., Sato S., Nakamoto Y., Yamanaka N., Takahashi R., Ishimoto M., Anai T. Map-based cloning of the gene associated with the soybean maturity locus *E3*. *Genetics*. 2009. V. 182. P. 1251–1262.
261. Watanabe S., Xia Z., Hideshima R., Tsubokura Y., Sato S., Yamanaka N., Takahashi R., Anai T., Tabata S., Kitamura K. A map-based cloning strategy employing a residual heterozygous line reveals that the *GIGANTEA* gene is involved in soybean maturity and flowering. *Genetics*. 2011. V. 188 (2). P. 395–407.
262. Wigge P. A., Kim M. C., Jaeger K. E., Busch W., Schmid M., Lohmann I. U., Weigel D. Integration of Spatial and Temporal Information

- during Floral Induction in *Arabidopsis*. *Science*. 2005. V. 309. P. 1056–1059.
263. Wijayanti L., Fujioka S., Kobayashi M., Sakurai A. Involvement of Abscissic Acid and Indole-3-acetic Acid in the Flowering of *Pharbitis nil*. *Journal of Plant Growth Regulation*. 1997. V. 16 (2). P.115–119.
264. Williams R. F., Williams C. N. Physiology of growth in the wheat plant. 4. Effects of daylength and light energy level. *Australian Journal of Biological Sciences*. 1968. V. 19. P. 949–966.
265. Wilmowicz E., Frankowski K., Glazińska P., Kęsy J., Wojciechowski W., Kopcewicz J. Cross talk between phytohormones in the regulation of flower induction in *Pharbitis nil*. *Biologia Plantarum*. 2011. V. 55 (4). P. 757–760.
266. Wilmowicz E., Kesy J., Kopcewicz J. Ethylene and ABA interactions in the regulation of flower induction in *Pharbitis nil*. *J. Plant Physiol*. 2008. V. 165. P. 1917–1928.
267. Wilson R., Heckman J., Somerville C. Gibberellin is required for flowering in *Arabidopsis thaliana* under short days. *Plant Physiol*. 1992. V. 100, P. 403–408.
268. Wolters H., Jürgens G. Survival of the Flexible : Hormonal Growth Control and Adaptation in Plant Development. *Nat. Rev. Genet*. 2009. V. 10. P. 305–317.
269. Wong Ch. E., Singh M. B., Bhalla P. L. Floral Initiation Process at the Soybean Shoot Apical Meristem May Involve Multiple Hormonal Pathways. *Plant Signal Behav*. 2009. V. 4 (7). P. 648–651.
270. Wong Ch. E., Singh M. B., Bhalla P. L. The Dynamics of Soybean Leaf and Shoot Apical Meristem Transcriptome Undergoing Floral Initiation Process. *PLoS ONE*. 2013. V. 8 (6). e65319. URL: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0065319>. (дата звернення 11.10.2014).
271. Wong Ch. E., Singh M. B., Bhalla P. L. Molecular processes underlying the floral transition in the soybean shoot apical meristem. *Plant J*. 2009. V. 57. P. 832–845.
272. Wu F., Price B. W., Haider W., Seufferheld G., Nelson R., Hanzawa Y. Functional and evolutionary characterization of the *CONSTANS* gene family

- in shortday photoperiodic flowering in soybean. *PLoS ONE*. 2014. V. 9 (1). e85754. URL: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085754>. (дата звернення 04.04.2015).
273. Xia Z., Watanabe S., Yamada T., Tsubokura Y., Nakashima H., Zhai H., Anai T., Sato S., Yamazaki T., Lu S. Positional cloning and characterization reveal the molecular basis for soybean maturity locus *E1* that regulates photoperiodic flowering. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2012. V. 109. P. E2155–E2164.
274. Xie X., Yoneyama K., Yoneyama K. The strigolactone story. *Ann Rev Phytopath.* 2010. V. 48. P. 93–117.
275. Xu F., Li T., Xu P. B., Li L., Du S. S., Lian H.- L., Yang H.-Q. DELLA proteins physically interact with CONSTANS to regulate flowering under long days in Arabidopsis. *FEBS Lett.* 2016. V. 590. P. 541–549.
276. Yamaguchi A., Kobayashi Y., Goto K., Abe M., Araki T. TWIN SISTER of FT (TSF) acts as a floral pathway integrator redundantly with FT. *Plant and Cell Physiology*. 2005. V. 46. P. 1175–1189.
277. Yamaguchi N., Wu M. F., Winter C. M., Wagner D. *LEAFY* and Polar Auxin Transport Coordinately Regulate Arabidopsis Flower Development. *Plants (Basel)*. 2014. V. 3 (2). P. 251–265.
278. Yamanaka N., Nagamura Y., Yamamoto K., Takahashi K., Kouchi H., Yano M. Quantitative trait locus analysis of flowering time in soybean using a RFLP linkage map. *Breed Sci.* 2000. V. 50 (2). P. 109–115.
279. Yant L., Mathieu J., Dinh T. T., Ott F., Lanz C., Wollmann H., Chen X., Schmid M. Orchestration of the floral transition and floral development in Arabidopsis by the bifunctional transcription factor APETALA2. *The Plant Cell Online*. 2010. V. 22. P. 2156–2170.
280. Yue Y., Liu N., Jiang B., Li M., Wang H., Jiang Z., Pan H., Xia Q., Ma Q., Han T. A single nucleotide deletion in *J* encoding GmELF3 confers long juvenility and is associated with adaption of tropic soybean. *Mol Plant*. 2017.

V. 10 (4). P. 656–658.

281. Yukhno Yu. Yu., Zhmurko V. V. Effects of photoperiod and maturity genes on plant hormone balance in the leaves and shoot apical meristems in soybean isogenic lines. *The Actual Problems of the World Today*. 2019. Vol.1. P.61–76.
282. Zeevaart Jan A. D. Florigen Coming of Age after 70 Year. *Plant Cell*. 2006. V. 18. P. 1783–1789.
283. Zhang G., Du W. The effects of daylength on the growth of soybean and the creation of wide-adaptation germplasm. *Soybean Genetics Newsletter*. 1999. V. 26. URL: <http://www.soygenetics.org/previewArticle.php?autoID=15&view=long>. (дата звернення 04.03.2010).
284. Zhang Q., Li H., Li R., Hu R., Fan C., Chen .F, Wang Z., Liu X., Fu Y., Lin C. Association of the circadian rhythmic expression of *GmCRY1a* with a latitudinal cline in photoperiodic flowering of soybean. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2008. V. 105 (52). P. 21028–21033.
285. Zhang G. R. Photoperiod effects on growth and development periods and agronomic characteristics in soybean. *Chin. J. Oil Crop Sci*. 1997. V. 19. P. 37– 41.
286. Zhao C., Takeshima R., Zhu J., Xu M., Sato M., Watanabe S., Kanazawa A., Liu B., Kong F., Yamada T. A recessive allele for delayed flowering at the soybean maturity locus *E9* is a leaky allele of *FT2a*, a *FLOWERING LOCUS T* ortholog. *BMC Plant Biol*. 2016. V. 16. P. 20.
287. Zhao Y. The role of local biosynthesis of auxin and cytokinin in plant development. *Current Opinion in Plant Biology*. 2008. V. 11. P. 16–22.
288. Zhmurko V. V., Avksentyeva O. A., Zubrich A. I., Yuhno Y. Y., Samoylov A. M. Effects of genes *VRN* and *PPD* of wheat (*Triticum aestivum* L.) and *EE* soybean (*Glycine max* /L./ Merr) on carbohydrates, phytohormones and N₂-fixation. *Physiologia Plantarum*. 2008. Vol. 133, No 3. P.169.
- Zhou S., Zhao K. F. Effects of photoperiod on salt tolerant *Glycine soja*. *JPPMB*. 2002. V. 28. P. 145–152.

ДОДАТОК

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Публікації у фахових виданнях України:

1. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Темпи розвитку та ростові процеси у ізогенних за генами *EE* ліній сої (*Glycine max* (L.) Merr.) за умов різного фотоперіоду. *Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія «Біологія»*. 2010. Вип. 11, № 905. С. 217–223. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).
2. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Динамика активности и содержания ИУК в листьях и апикальных меристемах стебля изогенных по генам *E* линий сои в процессе фотопериодической индукции. *Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія «Біологія»*. 2014. Вип. 23, № 1129. С. 36–43. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).
3. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Динамика абсцизовой кислоты в листьях и апикальных меристемах стебля изогенных по генам *E* линий сои в условиях разной продолжительности фотопериода. *Физиология растений и генетика*. 2016. Т. 48, № 2. С. 167–177. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).
4. Жмурко В. В., Авксентьева О. О., Юхно Ю. Ю., Попова Ю. В., Самойлов А. М., Тимошенко В. Ф., Васильченко М. С., Шулік В. В., Зубрич О. І. Ефекти генів фотоперіодичної чутливості і потреби в яровизації на фізіолого-біохімічні процеси у рослин пшениці м'якої та сої культурної. *Фізіологія рослин: досягнення та нові напрями розвитку : зб. наук. праць*. Київ, 2017. С. 187–196. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи та статистичній обробці результатів досліджень).

**Наукові праці, в яких опубліковані основні наукові результати
дисертації у зарубіжних спеціалізованих виданнях:**

5. Жмурко В. В., Авксентьева О. А., Зубрич А. И., Юхно Ю. Ю., Самойлов А. М. Эффекты генов фотопериодической чувствительности (*PPD* и *EE*) и потребности в яровизации (*VRN*) на физиолого-биохимические процессы у растений. *Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele vieţii*. 2011. No. 3 (315). P. 72–79. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).
6. Yukhno Yu. Yu., Zhmurko V. V. Effects of photoperiod and maturity genes on plant hormone balance in the leaves and shoot apical meristems in soybean isogenic lines. *The Actual Problems of the World Today : col. monograph. London, 2019. Vol. 1. P. 61–76.* (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).

**Наукова праця, яка додатково відображає
наукові результати дисертації:**

7. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Активність ауксинів та абсцизинів у листках ізогенних за генами *EE* ліній сої (*Glycine max* (L.) Merr.) за різних фотоперіодичних умов. *Фізіологія рослин: досягнення та нові напрямки розвитку*. 2009. С. 649–654. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).

Наукові праці апробаційного характеру за темою дисертації:

8. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В., Пасека А. В. Вплив фотоперіоду на темпи розвитку і ростові процеси ізогенних ліній сої (*Glycine max*) // Наукові основи збереження біотичної різноманітності : матеріали VIII Наукової конференції молодих учених, 5–6 листопада 2007 р., Львів, 2007.

- С. 154–155. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).*
9. Юхно Ю. Ю., Пасека А. В. Влияние фотопериода на активность фитогормонов в листьях изогенных по генам *EE* линий сои (*Glycine Max* L.) // Біологія: від молекули до біосфери : матеріали II Міжнародної конференції молодих учених, 19–21 листопада 2007 р., Харків, 2007. С. 236–237. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).*
10. Zhmurko V. V., Avksentyeva O. A., Zubrich A. I., Yuhno Y. Y., Samoylov A. M. Effects of genes *VRN* and *PPD* of wheat (*Triticum aestivum* L.) and *EE* soybean (*Glycine max* /L./ Merr) on carbohydrates, phytohormones and N₂-fixation. *Physiologia Plantarum*. 2008. Vol. 133, No 3. P.169. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи та статистичній обробці результатів досліджень).*
11. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Активность гиббереллинов и ауксинов в листьях изогенных по генам *EE* линий сои (*Glycine max* L.) в условиях разного фотопериода // Регуляція росту і розвитку рослин: фізіолого-біохімічні і генетичні аспекти : матеріали Міжнародної наукової конференції, 13–15 жовтня 2008 р., Харків, 2008. С. 62–63. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).*
12. Юхно Ю. Ю., Полурезова М. А. Влияние фотопериода на рост изогенных по генам *EE* линий сои (*Glycine max* L.) // Біологія: від молекули до біосфери : матеріали III Міжнародної конференції молодих учених, 18–21 листопада 2008 р., Харків, 2008. С. 265–266. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).*
13. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Гормональный баланс изогенных по генам *EE* линий сои (*Glycine max* (L.) Merr.) в условиях разной продолжительности фотопериода // Фундаментальні та прикладні

дослідження в біології : матеріали I Міжнародної наукової конференції студентів, аспірантів та молодих учених, 23–26 лютого 2009 р., Донецьк, 2009. С. 335–337. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).*

14. Юхно Ю. Ю., Жорняк Ю. В. Влияние фотопериода на фотосинтетическую деятельность и продуктивность изогенных по генам *EE* линий сои // Наукові прикладні та освітні аспекти фізіології, генетики, біотехнології рослин і мікроорганізмів : матеріали XI Конференції молодих вчених, 22–24 червня 2010 р., Київ, 2010. С. 206–210. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).*
15. Жмурко В. В., Авксентьева О. О., Зубрич О. І., Щоголев А. С., Юхно Ю. Ю. Особенности физиолого-генетических механизмов трофической, фотохромной та фитогормональной регуляции темпов развития растений. *Укр. біохім. журн.* 2010. Т. 82, № 4 (додаток 1). С. 130–131. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).*
16. Юхно Ю. Ю., Малышко А. С. Формирование и продуктивность ассимиляционного аппарата изогенных по *E*-генам линий сои в процессе фотопериодической индукции // Биология растений и біотехнологія : материалы Первой конференции молодых ученых с международным участием, 5–7 октября 2011 г., Белая церковь, 2011. С. 50. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).*
17. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Изменение активности фитогормонов в листьях изогенных по *E*-генам линий сои (*Glycine max* (L.) Merr.) в процессе фотопериодической индукции // Физиология растений – фундаментальная основа экологии и инновационных биотехнологий : материалы докладов VII Съезда Общества физиологов растений России, 4–10 июля 2011 г., Нижний Новгород, 2011. С. 786–787. *(Здобувач брала*

участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).

18. Юхно Ю. Ю., Линецкая И. В. Эффекты E-генов на активность фитогормонов в листьях сои в процессе фотопериодической индукции // Біологія: від молекули до біосфери : матеріали VII Міжнародної конференції молодих вчених, 20–23 листопада 2012 р., Харків, 2012. С. 215–216. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі результатів досліджень).*
19. Юхно Ю. Ю., Авксентьева О. А. Самостоятельная работа студентов в рамках курса «Физиология и биохимия растений» в Харьковском национальном университете имени В. Н. Каразина // Фізіологія рослин у системі сучасних біологічних знань та наук : матеріали науково-методичного семінару, 20 березня 2013 р., Харків, 2013. С. 65–68. *(Здобувач брала участь в аналізі та обговоренні результатів досліджень).*
20. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В., Линецкая И. В. Содержание и активность ИУК в листьях и апикальных меристемах у изогенных по генам E линий сои в разных фотопериодических условиях // Регуляція росту та розвитку рослин: фізіолого-біохімічні і генетичні аспекти : матеріали III Міжнародної наукової конференції, 11–12 листопада 2014 р., Харків, 2014. С. 44–45. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).*
21. Юхно Ю. Ю. Ассимиляционные индексы изогенных по генам E линий сои в разных фотопериодических условиях // Сучасна біологія рослин: теоретичні та прикладні аспекти : V Міжнародна наукова конференція, 12–13 лютого 2020 р. : тези доп. Харків, 2020. С. 22–24. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).*