

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ХАРКІВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ імені В. Н. КАРАЗІНА
Біологічний факультет
Кафедра фізіології і біохімії рослин та мікроорганізмів

**ЕФЕКТИ ГЕНІВ ФОТОПЕРІОДИЧНОЇ ЧУТЛИВОСТІ (Е-ГЕНІВ) НА
АСИМІЛЯЦІЙНІ ПРОЦЕСИ У СОЇ**

Допущена до захисту

«__» _____ 2023 р

Завідувач кафедри _____

Кваліфікаційна робота

магістра кафедри фізіології і

біохімії рослин та мікроорганізмів

Сах-Черкашина Дарія

Рабіндраївна

Наукові керівник:

доц., к.б.н. Юхно Ю.Ю.

Оцінка «_____»

Голова АК _____

«__» _____ 2023 р

Харків 2023

АНОТАЦІЯ

Дипломна робота: 60 стор., 10 рис., 1 табл., 57 джерел літератури.

Мета дослідження – дослідити вплив контрастних фотоперіодичних умов на ростові процеси ізогенних за генами *E* ліній сої (*Glycine max* (Merr.) L.).

Рослинний матеріал – майже ізогенні за генами *E* лінії сої сорту Clark, що різняться за фотоперіодичною реакцією: короткоденні (КДР) – Сорт Clark (генотип *e1E2E3E4e5E7*), ізолінія L 80-5879 (генотип *E1e2e3E4e5E7*), і нейтральноденні (НДР) – ізолінія L 63-3117 (генотип *e1e2E3E4e5E7*), ізолінія L 71-920 (генотип *e1e2e3E4e5E7*).

Методи дослідження – польовий дослід, морфометричні методи для визначення асиміляційних показників, біохімічні для визначення вмісту хлорофілу і фракційного складу розчинних неструктурних вуглеводів, статистичні для обробки результатів.

У роботі представлені результати вивчення асиміляційних показників, що характеризують ростові процеси і нагромадження сухої біомаси, а також вмісту хлорофілів і розчинних неструктурних вуглеводів у листках ізогенних за генами *E* ліній сої за різної тривалості фотоперіоду. Було показано, наявність у генотипі домінантних алелей *E2*, *E3* і *E4* генів обумовлює на довгому дні найвищий рівень фотосинтетичних процесів і, відповідно, нагромадження цукрів і хлорофілів. Це призводить до зростання швидкості нетто-асиміляції (NAR) та відносної швидкості росту (RGR) на фоні незначних змін у відносній листовій поверхні (LAR), порівняно із впливом індуктивного для розвитку короткого дня. Встановлено, що комбінація домінантних алелей *E3* і *E4* генів обумовлює найнижчий рівень моноцукрів на фоні достатньо високого рівня олігоцукрів, що можливо пов'язане із інтенсивним утворення транспортних форм цукрів, переважно сахарози. Більш тривалий фотоперіоду не впливає на вміст хлорофілів, порівняно із показниками на короткому дні. Це, у свою чергу, може забезпечувати достатньо високий рівень NAR та RGR на довгому дні, на фоні значного зниження LWR. Наявність тільки гену *E4* у домінантному стані на фоні рецесивних алелей генів *e1-e3* призводить до формування

середнього серед усіх досліджуваних ізоляцій рівня цукрів, що свідчить про достатньо високу фотосинтетичну активність рослин за умов довгого дня. Однак на фоні найбільш низьких показників NAR та RGR і високої LAR та LWR, це може вказувати на те, що у рослин, що містять комбінацію алелів *ele2e3E4*, фотосинтанти переважно витрачаються у самих листках на побудову листкової пластинки. Визначено, що наявність гену *E1* у домінантному стані в генотипі призводить до інтенсивного утворення і нагромадження моноцукрів, однак дуже низького рівня олігоцукрів. Можливо, це пов'язано з репресією гену *GmFT2a*, який бере участь у регуляції транспорту цукрів. Як найсильніший репресор цвітіння сої на довгому дні, домінантний ген *E1* також обумовлює достатньо низький рівень NAR та RGR і високої LAR, що може вказувати на лінійних параметрів рослини без ефективного нагромадження сухої маси. Припускається, що залежно від алельного стану генів *E* у генотипі ізоляцій сої запускаються різноспрямовані адаптивні механізми до певної тривалості фотоперіоду на рівні анатомо-морфологічних і фізіолого-біохімічних процесів

Ключові слова: ізогенні лінії, соя (*Glycine max* (L.) Merr.), гени *E*-серії, фотоперіод, асиміляційні показники, хлорофіли, моноцукри, олігоцукри.

ЗМІСТ

ВСТУП	5
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ	8
1.1 Фотоперіод як чинник регуляції фізіологічних функцій рослин.....	8
1.2 Генетика фотоперіодизму	10
1.3 Основні чинники, що регулюють процеси розвитку і продуктивності сої.....	18
1.4 Ізогенні за генами <i>E</i> лінії сої як об'єкт вивчення фотоперіодичної реакції.....	19
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ	22
2.1 Рослинний матеріал	22
2.2 Схема експерименту й умови вирощування	22
2.3 Визначення асиміляційних (ростових) показників	23
2.4 Визначення фотосинтетичних пігментів в листках.....	24
2.5 Визначення водорозчинних цукрів в листках сої.....	25
РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ	26
3.1 Вплив фотоперіодичних умов на асиміляційні показники ізогенних ліній сої	26
3.2 Вміст і співвідношення фотосинтетичних пігментів у листках ізогенних ліній сої за різних фотоперіодичних умов.....	36
3.3 Вплив фотоперіодичних умов на вміст водорозчинних вуглеводів у листках ізогенних ліній сої	44
ВИСНОВКИ.....	51
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....	53
ABSTRACT	59

ВСТУП

Актуальність теми дослідження.

Соя культурна (*Glycine max* (L.) Merr) є однією з основних культур, яка має величезне значення на глобальному рівні, не тільки як джерело харчових продуктів, але й в якості модельної системи для біологічних досліджень. Серед факторів середовища, які визначають поширеність рослин по зонах вирощування, їх адаптивність, продуктивність і якість врожаю найважливішим є тривалість фотоперіоду. Гени *E*-серії у сої регулюють фотоперіодичну відповідь. Фотоперіодизм— це явище, що зустрічається в природі вже мільйони років, допомагаючи рослинам адаптуватися до змін середовища. Відповідь рослини на зміни у фотоперіоді може впливати на її здатність до цвітіння, росту та розвитку. Дослідження асиміляційних процесів ізогенних за генами *E* ліній сої в різних фотоперіодичних умовах відкриває нові горизонти у вивченні комплексних взаємодій між генетикою рослини та її зовнішнім середовищем. Розуміння таких взаємодій є ключовим у вивченні фундаментальних аспектів фізіології рослин.

Тому вивчення механізмів, якими рослини відповідають на різні світлові умови, є не лише захоплюючим науковим завданням, але й важливим елементом у вивченні їхньої адаптаційної здатності.

Мета роботи: з'ясувати вплив тривалості фотоперіоду на протікання асиміляційних процесів у ізогенних генами *E* ліній сої (*Glycine max* (Merr.) L.).

Для досягнення мети були поставлені наступні **завдання дослідження:**

1. Дослідити вплив контрастних фотоперіодичних умов на ростові процеси ізогенних за генами *E* ліній сої.
2. Вивчити динаміку асиміляційних показників ізогенних за генами *E* ліній сої за різних фотоперіодичних умов.

3. Дослідити вплив контрастних фотоперіодичних умов на вміст фотосинтетичних пігментів.
4. Провести дослідження впливу різної тривалості фотоперіоду на вміст розчинних вуглеводів в листках ізогенних за генами *E* ліній сої

Об'єкт дослідження: ростові і асиміляційні процеси ізогенних за генами *E* ліній сої.

Предмет дослідження: ефекти генів *E*-серії і тривалості фотоперіоду на ростові і асиміляційні процеси ізогенних за цими генами ліній сої.

Наукова новизна дослідження. Соя за походженням є короткоденною рослиною, однак деякі сорти мають нейтральну реакцію на тривалість дня. Вважається, що такі відмінності у фотоперіодичній чутливості різних сортів сої обумовлені алельним станом окремих генів *E*-серії. Урожайність сої тісно пов'язана з часом переходу цвітіння, що у сої регулюється системою генів *E*, причому врожайність маленьких рослин, які рано зацвітають, зазвичай нижча, ніж у більших рослин, які цвітуть пізніше. Фізіологічні аспекти ефектів *E*-генів на ростові процеси, формування структурної біомаси, вміст фотосинтетичних пігментів і ефективність роботи асиміляційного апарату, рослин сої впродовж вегетативної фази за різного фотоперіоду майже не досліджені. Тому з точки зору сільського господарства існує великий інтерес до розуміння генетичної основи, що лежить в основі цвітіння рослин сої з різною фотоперіодичною реакцією на різних широтах та її ефектів на ростові і асиміляційні процеси.

Теоретичне і практичне значення роботи. Виходячи з того, що існує зв'язок між рівнем асиміляційних показників і врожайністю рослин, дані, що стосуються залежності асиміляційних процесів рослин сої від стану генів *E* (домінантний та/або рецесивний) можуть бути використані в селекції її сортів, адаптованих до різних кліматичних регіонів, з метою регулювання їх врожайності. З іншого боку, результати дослідження взаємозв'язку фотоперіодичної регуляції ростових процесів і тривалості періоду до

цвітіння сої можуть стати підґрунтям для розробки нових методів та агроприйомів регуляції темпів розвитку рослин сої. Окрім того, з'ясування впливу тривалості фотоперіоду на протікання ростових і асиміляційних процесів має важливе теоретичне значення для розуміння механізмів регуляції росту, розвитку і продуктивності рослин сої, а також її адаптації до різних зон вирощування.

РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1 Фотоперіод як чинник регуляції фізіологічних функцій рослин

Обертання Землі навколо своєї осі та обертання навколо Сонця створюють цикли дня та ночі з періодом 24 години, а також зміни температури та вологості з періодом 365 днів. Ці періодичні зміни в умовах навколишнього середовища (тривалість та інтенсивність освітлення, температура навколишнього середовища) є помірними в тропічних і субтропічних регіонах, де зміни кількості опадів визначають два основні сезони (наприклад, сухий і вологий), але значні в регіонах з помірним кліматом, де тривалість дня і температура навколишнього середовища визначають чотири пори року – довгий день навесні і жарким літом і короткий день восени і холодною зимою [26].

Порівняно з температурою, денне світло є передбачуваним зовнішнім сигналом, який дозволяє організмам передбачати сезонні зміни та, відповідно, модулювати свої біологічні функції. Тривалість світлового дня, яку також називають фотоперіодом, регулює багато аспектів життєдіяльності рослин. Наприклад, дерева перестають рости, коли дні скорочуються восени, передбачаючи зміни у фізіолого-біохімічних процесах пов'язані із приходом до холодної зими. Тобто рослини синхронізують свої фізіологічні функції з відповідною порою року, щоб оптимізувати свої ростові процеси і розвиток, щоб забезпечити процеси розмноження за більш оптимальних умов [12]. Таким чином, сприйняття та формування відповідної реакції рослинного організму на фотоперіод є однією із важливіших функцій рослин при адаптації до навколишнього середовища.

Серед найбільш помітних реакцій рослин, на які впливає фотоперіод, є регуляція часу цвітіння [11, 45], утворення бульб [41], формування бруньок і регуляція періоду спокою у рослин [26, 43]. У помірних кліматичних зонах, а також у тропічних регіонах фотоперіод є домінуючим

фактором навколишнього середовища, що контролює початок і кінець сезонного зростання [8]. Було показано, що формування аромату квітів також контролюється фотоперіодом [22]. Це лише декілька прикладів фізіологічних функцій рослин, які регулюються фотоперіодом.

Класично залежно від фотоперіодичної реакції цвітіння усі рослини можна класифікувати на три загальні групи: короткоденні (КД), довгоденні (ДД) та нейтральні (НД). Ця класифікація заснована на критичній тривалості дня (КТД), яка визначає здатність рослин реагувати на фотоперіод, що виражається у спроможності і строках переходу до цвітіння [6]. Рослини короткого дня цвітуть, коли фотоперіод коротший за КТД, тоді як рослини довгого дня цвітуть лише тоді, коли фотоперіод довший за КТД. У нейтральних рослин цвітіння відбувається при будь-якій довжині дня [26].

Рослини ДД і КД часто класифікуються додатково як облігатні (якісні) і факультативні (кількісні), в залежності від суворості вимоги до тривалості дня. Деякі рослини не належать до жодного з перерахованих вище трьох класів. Деякі з цих рослини можуть розрізняти як укорочення, так і подовження днів, щоб уникнути сезонної двозначності, наприклад, однакова тривалість дня навесні та восени. Такі дводенні рослини представляють дві категорії: рослини з довгокороткоденні (ДКДР), які цвітуть тільки після послідовності ДД, за якими слідує КД, і рослини з короткододовгоденні (КДДР), які цвітуть тільки після послідовності КД, за якими слідує ДД. Інша група включає рослини, що реагують на проміжну тривалість дня. Рослини проміжного дня цвітуть у відповідь на проміжну тривалість дня і залишаються вегетативними при надмірній або недостатній тривалості дня, тоді як амфотоперіодичні рослини цвітуть при або за довгої або за короткої тривалості світлового дня (8–12 і 16–22 год відповідно) і демонструють затримку цвітіння при проміжній тривалості дня (12–14 год) [23].

1.2 Генетика фотоперіодизму

Фотоперіодизм, слово, що походить від грецьких слів, що означають «світло» та «тривалість часу», відноситься до розвитку та фізіологічних реакцій організмів на тривалість дня та ночі, що дозволяє їм адаптуватися до сезонних змін у навколишньому середовищі. Таким чином, фотоперіодизм може означати здатність і засоби рослин не тільки розпізнавати, але і запам'ятовувати і прогнозувати у майбутньому сезонні зміни тривалості дня і ночі. Дуже багато дослідів щодо вивчення реакції рослин на певні фотоперіоди вказують на здатність рослин вимірювати тривалість світла та/або темряви протягом 24-годинного періоду [26]. Щоб досягти такої тонкої і чіткої регуляції, рослини повинні мати певний «годинник», який вимірює час, так і фоторецептори, які відрізняють світло від темряви.

Було показано, що цикли світла / темряви залучають так званий «циркадний годинник», визначений як внутрішній таймер, синхронізований із сонячним часом, який коливається зі стабільною фазою в 24 години.

Світло, у свою чергу, сприймається фоторецепторами, які уловлюють різні довжини хвиль спектру природного сонячного світла і потім передають цю інформацію центральному осцилятору «циркадного годинника», який складається із взаємопов'язаних молекулярних механізмів, які генерують 24-годинний ритм [31].

Шлях між причиною (тривалістю світла та темряви та надходженням світла) та наслідком (початком цвітіння) у фотоперіодичній реакції цвітіння, незважаючи на висунення декількох моделей, довго залишався чорною скринькою, яка містила серію загадкових фізіологічних, біохімічних і молекулярних подій, які пов'язували сприйняття світла і реалізацію цього сигналу у зміну програми розвитку. Зростаюча увага та значний прогрес у генетичних підходах в модельних системах, таких як *Arabidopsis thaliana* (*Arabidopsis*), призвели до принаймні часткового розкриття «чорного скриньки» фотоперіодизму на молекулярному рівні.

«Циркадний годинник» — це ендогенний механізм відліку часу, який розвинувся в організмах для координації біологічних процесів, таких як метаболічні шляхи, програми зростання та розвитку, із добовими та періодичними коливаннями навколишнього середовища, такими як фотоперіоди та температура. Наявність такого годинника дозволяє організму не тільки правильно розраховувати час для важливих біологічних подій, але й передбачати майбутні зміни навколишнього середовища. Враховуючи його самодостатній характер, «циркадний годинник» виявляє стійкість до змін навколишнього середовища, однак він також піддається впливу екологічних сигналів, які встановлюють його фазу [20, 39].

Світло, що сприймається декількома типами фоторецепторів, служить таким сигналом навколишнього середовища.

З моменту відкриття фітохрому (PHY) у 1940-х роках було ідентифіковано декілька класів фоторецепторів, а також уточнено їх біохімічну природу та функції. Усі фоторецептори містять органічний небілковий компонент, відомий як хромофор, який служить основним місцем поглинання фотонів [34]. Фоторецептори класифікуються за хімічною природою та фотохімією їхнього хромофора. На даний момент відомо шість класів фоторецепторів: фітохроми (PHY), криптохроми (CRY), рецептори світло-кисень-напруга (LOV), рецептори синього світла, що використовують флавінаденідинуклеотид (FAD), родопсини та ксантопсини [34]. Відомо, що три з цих фоторецепторів, рецептор червоного/дальнього червоного світла PHY, рецептор синього світла CRY та домен LOV, що містить рецептори синього світла, сімейства Zeitlupe, пов'язані з фотоперіодизмом, забезпечуючи рецепцію світла та захоплення цього сигналу «циркадним годинником» [34].

У *Arabidopsis* було виявлено п'ять видів фоторецепторів, які сприймають червоне та далеко-червоне світло — фітохромів (від phyA до phyE), що представляють основні фоторецептори червоного світла [14]. Фітохроми локалізуються в гіалоплазмі в неактивній формі, але

переміщуються в ядро в активних формах, де зв'язуються з різними регуляторними білками, включаючи фактори взаємодії фітохрому [33].

Недавній прогрес у генетичних і молекулярних дослідженнях фотоперіодизму прояснив основну архітектуру «циркадного годинника», яка складається з трьох основних доменів. Перший домен включає вхідні шляхи, які приймають і передають сигнали навколишнього середовища, такі як світло через фоторецептори, до другого домену, центрального осцилятора, що складається з петель негативного зворотного зв'язку. Сигнали синхронізації, що генеруються центральним осцилятором, передаються через третій домен, що містить вихідні шляхи для різних процесів, контрольованих годинником, таких як регуляція первинного метаболізму, фотосинтез, біосинтез гормонів, поглинання поживних речовин, захисні реакції, розвиток і перехід до цвітіння [51].

Компоненти «циркадного годинника» кодуються регуляторними генами, які активуються в певні моменти часу, наприклад, гени ранкової фази на початку світлого періоду або гени вечірньої фази на початку темного періоду. Генетичні детермінанти, що лежать в основі сприйняття світла та механізму годинника, були широко охарактеризовані в модельному виді *Arabidopsis thaliana*, а потім ідентифіковані в інших рослинах [37].

Еукаріотичні системи мають основну структуру центрального осцилятора, у якому взаємопов'язані петлі негативного зворотного зв'язку з видоспецифічними компонентами годинника підтримують стабільні ритми. Численні компоненти центрального осцилятора були ідентифіковані та охарактеризовані в моделі довгоденної рослини *Arabidopsis*. Серед цих компонентів два фактори транскрипції, що містять домен MYB, CIRCADIANCLOCK-ASSOCIATED1 (CCA1) і LATE ELONGATED HYPOCOTYL (LHY), а також фактор транскрипції, який належить до родини генів PSEUDE RESPONSE REGULATOR (PRR) [28, 42, 53]. Зокрема, CCA1-LHY пригнічує ключовий елемент центрального

осцилятора PRR1/TIMING OF CAB EXPRESSION 1 (TOC1) на початку світлового періоду [19]. Інші гени PRR досягають піку послідовно протягом дня: PRR9 на світанку, PRR7/PRR5/PRR3 у другій половині дня та TOC1 у сутінках.

TIMING OF CAB EXPRESSION1 (TOC1) відіграє ключову роль у циклі основного осцилятора, в якому CCA1 і LHY пригнічують експресію мРНК TOC1 шляхом безпосереднього зв'язування з регуляторною промоторною областю TOC1 через вечірній елемент, цис-регуляторний елемент, який зазвичай зустрічається в промотори генів вечірньої експресії. У свою чергу, TOC1 пригнічує CCA1 і LHY протягом ночі, створюючи петлю негативного зворотного зв'язку, яка генерує циркадні ритми [9].

На додаток до основної петлі зворотного зв'язку, дві фазоспецифічні петлі, які з'являються вранці або ввечері, були ідентифіковані в центральному осциляторі «циркадного годинника» *Arabidopsis*. Петля основного осцилятора, ранкова петля та вечірня петля пов'язані між собою спільними компонентами. У ранковій специфічній петлі CCA1 і LHY індують експресію мРНК PRR5, PRR7 і PRR9, які згодом пригнічують CCA1 і LHY. У вечірній петлі CCA1 і LHY безпосередньо зв'язуються з промотором гена LUX ARRHYTHMO (LUX) і пригнічують його експресію, тоді як LUX, у свою чергу, сприяє експресії CCA1 і LHY [25, 38].

Ранковий комплекс також пригнічує експресію генів, що кодують компоненти вечірнього комплексу, наприклад GIGANTEA [10], EARLY FLOWERING 3 [15] та ELF4 [16]. Вечірній комплекс пригнічує PRR9, обмежуючи його експресію рано вранці [13].

Багато додаткових компонентів також беруть участь у цих циклах, підтримуючи надійні ритми разом. Окрім регуляції транскрипції, кілька рівнів регуляції на рівнях посттранскрипції, посттрансляції та ремоделювання хроматину виявилися критичними механізмами для нормальної циркадної ритмічності [35, 51, 52].

Молекулярна природа шляху від центрального осцилятора «циркадного годинника» до однієї з головних «вихідних» подій, переходу до цвітіння, була об'єктом інтенсивних досліджень в останні роки. Сучасний консенсус полягає в тому, що механізм, ідентифікований у *Arabidopsis*, також спостерігається і у інших квіткових рослин.

Два гени займають ядро генної мережі фотоперіодичного шляху регуляції цвітіння у модельній ДД рослини *Arabidopsis*: *CONSTANS (CO)* і *FLOWERING LOCUS T (FT)*. Ген *CO* кодує фактор транскрипції та активує експресію мРНК гена *FT*, який кодує невеликий кофактор транскрипції, який є основним компонентом сигналу цвітіння – флоригену, що транспортується до апікальної меристеми стебла (АМС) і запускає перетворення вегетативної АМС у флоральну [35].

Коливання мРНК *CO* збігається з певною якістю світла в певний час доби, що запускає посттрансляційну регуляцію білка *CO* [50]. Рано вранці під LD рецептор червоного світла *PHYB* сприяє деградації білка *CO* [46], але рецептор далекого червоного *PHYA* та рецептори синього світла *CRY1* і *CRY2* стабілізують білок *CO* до кінця дня через інгібування протеасомо-залежної деградації *CO*.

Таким чином, узгоджена дія світла та «циркадного годинника», що контролює коливання мРНК *CO* та стабільність білка, дозволяє білку *CO* накопичуватись у великій кількості лише наприкінці дня за ДД, що індукує цвітіння. Це високе накопичення *CO*, у свою чергу, активує квітковий індуктор *FT*, мобільний сигнал флоригену, який синтезується в листках і передається до АМС, де запускає процеси флорального морфогенезу [35].

У АМС *FT* взаємодіє з фактором транскрипції *bZIP FLOWERING LOCUS D (FD)* і індукує експресію гена ідентичності квітки *APETALA1 (AP1)*. *FT* також активує експресію індуктора цвітіння *SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO 1 (SOC1)*, а *SOC1*, у свою чергу, активує інший ген ідентичності квітки, *LEAFY (LFY)*. *LFY* та *AP1* ініціюють розвиток квіткових примордіїв на периферійних ділянках АМС [46].

GIGANTEA (GI) – один із основних генів-інтеграторів цвітіння та компонент центрального осцилятора, діє як головний регулятор, який передає сигнал від «циркадного годинника» до генів-регуляторів цвітіння *CONSTANS* (CO) і *FLOWERING LOCUS T* (FT). Регуляторна взаємодія цих центральних компонентів фотоперіодичного шляху регуляції цвітіння називається модулем *CO–FT* або модулем *GI–CO–FT*.

Окрім модельної довгоденної рослини Арабідопсису, ще одна рослина, але вже короткоденна – соя (*Glycine max*) довгий час була ключовою моделлю для вивчення фотоперіодичного цвітіння. Але мало відомо про молекулярні механізми та генетичну регуляцію ініціації цвітіння сої. Ключові гомологи генів цвітіння присутні в сої, як і в рисі та іпомеї, включаючи кілька гомологів *CO* (*GmCO*) і гомологів *FT* (*GmFT*) [29], а також принаймні два гомологи *GI* (*GmGI*) [24, 27]. Аналіз експресії деяких із цих генів показує, що *GmCO* демонструють циркадну модель експресії, хоча досі участь *GmCO* у фотоперіодичному шляху регуляції цвітіння не була встановлена.

Крім цих генів у рослин сої були ідентифіковані гени, що залучені в реакцію на фотоперіод, обумовлюючи фотоперіодичну чутливість сої. Це так звана система генів *E* («локуси дозрівання») – від *E1* до *E10* [40] і ген *JUVENILE* (*J*) [32]. З цих генів тільки гени *E1*, *E2*, *E3*, *E4* і *E9* були клоновані або ідентифіковані і продемонстрували чутливість до фотоперіоду [54]:

- *E1* – основний ген, який регулює реакцію на фотоперіод. Він кодує транскрипційний фактор, який впливає на час цвітіння рослини. Його активність впливає на час, коли соя починає цвісти, в залежності від тривалості денного світла;
- *E2* – інший важливий ген, який кодує білок, пов'язаний з фотоперіодичною реакцією. Він діє у взаємодії з *E1*;
- *E3* та *E4* – ці гени кодують фітохром А (*phyA*), який є фоторецептором, відповідальним за виявлення червоного та далекого

червоного світла. Фітохром А взаємодіє з *E1* і *E2*, щоб регулювати реакцію рослини на фотоперіод;

- *E9* за деякими даними є геном *GmFT2a*, домінантний стан якого запускає індукцію цвітіння [57].

Домінантний алель генів *E* зазвичай забезпечує більш пізнє цвітіння та пізнішу зрілість, за винятком *E6*, *E9* та *J*, тоді як чутливість фотоперіоду зменшується з числом рецесивних алелей.

Залежно від генотипу сої, різні комбінації цих генів можуть впливати на час цвітіння сої. Загалом, дія цих генів направлена на репресію або активацію експресії генів гомологів генів *FT* (*FLOWERING LOCUS T*) *Arabidopsis*, що забезпечують цвітіння рослин. Також дані гени допомагають рослині адаптуватися до різних умов освітлення в різних географічних зонах [21].

Один із *GmGI* ідентифіковано як один із генів локуса (QTL) дозрівання *E2* сої та QTL цвітіння *FT2*. Рослини, які несуть рецесивні алелі *e2/ft2*, демонструють раннє цвітіння та підвищену експресію гомолога *FT* сої, що вказує на участь *GmGI* в ініціації цвітіння [54]. Найкраще вивченими гомологами генів цвітіння в сої є гени *GmFT*. З принаймні 10 гомологів *FT*, знайдених у геномі сої, *GmFT2a* та *GmFT5a* демонструють підвищену експресію на короткому дні та знижену експресію на довгому дні [23, 48]. При ектопічній експресії в *Arabidopsis* як *GmFT2a*, так і *GmFT5a* створювали фенотип раннього цвітіння, подібний фенотипу ектопічної експресії *Arabidopsis FT* [23, 48]. Ці спостереження свідчать про те, що *GmFT2a* та *GmFT5a* є індукторами переходу сої до цвітіння, як це показано у їхніх аналогів *Arabidopsis*; однак необхідна додаткова інформація для роз'яснення функції *GmCO* та регуляторної взаємодії між *GmCO* та *GmFT*.

Повідомляється, що *E3* та *E4* впливають на експресію як *GmFT2a*, так і *GmFT5a*, подібно до *PHYA* у *Arabidopsis* [38], що вказує на те, що принаймні частина механізму зовнішнього збігу, ймовірно, зберігається в контролі фотоперіодичного цвітіння сої. Крім того, *GmCRY1a*, ортолог

фоторецептора *CRY1 Arabidopsis*, сприяє ініціації цвітіння і демонструє ритмічну (осциляторну) модель експресії, підкреслюючи його роль у фотоперіодичному шляху регуляції цвітінні [55].

Таким чином, сприйняття світла запускає каскад молекулярних подій, які активують гени, пов'язані з «циркадним годинником», у різний час доби [38]. Сезонні коливання зовнішніх умов є вхідною інформацією, яка регулює «циркадний годинник» цілий рік. Отже, цей механізм вимірює тривалість світлового дня (і температуру навколишнього середовища), щоб викликати сезонні реакції. Зрештою, «циркадний годинник» регулює добові коливання транскрипції багатьох вихідних генів, які контролюють кілька процесів розвитку та фізіологічних процесів, що лежать в основі адаптації організму до мінливого середовища [36].

У рослин фотоперіод об'єднує вихідну інформацію «циркадного годинника» та сприйняття світла для регулювання адаптації рослин до різних режимів освітлення. Відповідно, рослини регулюють свій ріст у відповідь на сезонні зміни та синхронізують ключові переходи розвитку зі сприятливими умовами для підтримки їхньої екологічної придатності (тобто виживання дорослих організмів, здатних виробляти потомство до своєї смерті).

Різна тривалість фотоперіоду регулює різні програми розвитку; наприклад, у тополі довгий день викликає вегетативний ріст навесні, тоді як короткий день сприяє припиненню росту восени. З іншого боку, один і той же процес розвитку може регулюватися різною тривалістю фотоперіоду у різних рослин. Наприклад, перехід від вегетативної до репродуктивної фази у різних рослин, як вже було зазначено вище, може залежати від різної тривалості фотоперіоду, оскільки деякі рослини, що ростуть у помірних регіонах, цвітуть, коли дні довгі, тоді як інші рослини, що ростуть у тропічних регіонах, віддають перевагу коротким дням, або навіть нейтральним, для розвитку репродуктивних структур. Отже, фотоперіод контролює майже всі стадії розвитку протягом життєвого циклу рослини.

1.3 Основні чинники, що регулюють процеси розвитку і продуктивності сої

Соя є досить вимогливою культурою до умов вирощування і її продуктивність залежить від численних факторів [2]. Оптимальні температури на початкових етапах росту і розвитку сої мають становити 12-16 °С, а для забезпечення подальшої вегетації рослини температурний режим повітря повинен бути у межах 18-25 °С. Крім того, для цвітіння сої мінімальна температура має становити 16-18 °С, сприятлива – 19-21 °С, оптимальна – на рівні 22-25 °С. У період формування бобів і насіння мінімальна температура повітря має становити 13-14 °С, сприятлива – 17-18 °С, а оптимальна – 20-23 °С. Мінімальною на момент досягання є температура не менше 8 °С, сприятливою – 13-16 °С, оптимальною – 18-20 °С. Якщо температура перевищує 33-36 °С, то відбувається призупинення ростових процесів [5].

Для успішного вирощування та забезпечення якісних сходів необхідна певна кількість вологи. Для сої потрібно від 130 до 160 % води відносно її власної ваги. Що стосується ґрунту, в ньому має бути не менше 20 мм вологи на кожен орний шар.

Також варто враховувати, що соя характеризується високим транспіраційним коефіцієнтом, який варіює в межах від 500 до 600. Це вказує на те, який обсяг води рослина може випаровувати через свої листя в процесі життєдіяльності. Для того, аби сформувати 1 тону урожаю, соя здатна використати від 900 до 1500 м³ води. Тому правильний підхід до поливу та контроль за рівнем вологості є одним із чинників, що регулює процеси розвитку і продуктивності сої [3, 4].

Соя є рослиною короткого дня, і чутливість її до тривалості освітлення грає важливу роль у її вегетаційному циклі. Це означає, що довжина дня безпосередньо впливає на тривалість її вегетаційного періоду.

Ще одним чинником, що впливають на успішний ріст і розвиток сої, є якість та родючість ґрунту. Рослина дуже чутлива до рівня кислотності

грунту. Щоб забезпечити найкращі умови для росту сої, рН ґрунту повинен бути у діапазоні від 6,5 до 7,0. Крім того важливим є наявність достатньої кількості поживних речовин, таких як азот, фосфор, калій та ряд інших елементів.

Хоча соя має стрижневу кореневу систему, яка допомагає їй ефективно засвоювати вологу та поживні речовини, фізичні властивості ґрунту, такі як щільність, теж мають велике значення. Для оптимального росту сої щільність ґрунту повинна бути в межах від 1,1 до 1,25 г/см³.

Враховуючи специфічні вимоги, природні особливості та низку чинників, що впливають на процеси розвитку і продуктивності сої, успішна технологія вирощування має бути спрямована на ефективне зберігання та використання вологи. Це включає у себе усі етапи: від вибору попередньої культури до обробки поля.

Особливо добре соя росте після озимих та ярих зернових культур. Якщо їх зібрати з поля достатньо рано, це сприятиме накопиченню додаткової вологи в осінню пору року, що є великим плюсом для наступної культури.

1.4 Ізогенні за генами *E* лінії сої як об'єкт вивчення фотоперіодичної реакції

Соя відома у всьому світі як незамінна олійна і білкова культура. Вона є особливо цінною в харчовій промисловості і у виробництві кормів для тварин. Ця рослина є основою численних продуктів, які люди споживають щодня, і її вплив на глобальне харчове забезпечення неможливо переоцінити.

Соя – важлива сільськогосподарська культура, і розуміння її реакції на фотоперіод може мати важливе значення для вирощування. Гени *E* в сої відіграють ключову роль у визначенні реакції рослини на фотоперіод. Тобто, гени цієї групи регулюють час цвітіння та розвитку насіння у відповідь на зміни довжини дня.

Дослідження часових параметрів цвітіння сої відіграє ключову роль у селекційних стратегіях протягом тривалого часу. Це важливий аспект для оптимізації виробництва різних культур в конкретних кліматичних сценаріях та аграрних регіонах. Саме тому нещодавні дослідження акцентують свою увагу на генетичному регулюванні перехідних етапів цвітіння у сої.

Генетичний контроль, що стоїть за процесами переходу до цвітіння, є складним і багат шаровим. Він охоплює численні механізми, які активуються під дією різноманітних внутрішніх та зовнішніх впливів [7].

E-гени виступають ключовими регуляторами в процесі ініціації цвітіння, яке запускається під дією індуктивного фотоперіоду. Враховуючи їхню взаємодію з рядом інших шляхів, які реагують на внутрішні та зовнішні стимули, можна зазначити, що *E*-гени можливо співпрацюють напряду чи опосередковано з гормональними та автономними системами в регулюванні цвітіння сої.

Окрім цього, актуальним є вивчення взаємозв'язку між генами, відповідальними за фотоперіодизм у сої, та фізіолого-біохімічними реакціями рослин, такими як ростові процеси та формуванням фітогормонального балансу рослин за різних фотоперіодичних умов [7].

Ізогенні лінії представляють собою лінії рослин, які є генетично однаковими, за винятком одного або кількох конкретних генів, що мають відмінності між цими лініями. Такі лінії часто використовуються в експериментах з рослинами для вивчення функцій окремих генів. Ізогенні лінії сої, маючи ідентичний генотип сорту, відрізняються в станах деяких *E*-генів. Це робить їх ідеальним об'єктом для дослідження генетичних особливостей фотоперіодичних реакцій сої на рівні фізіолого-біохімічних процесів.

Фізіологічні функції рослин можуть регулюватися як внутрішніми, так і зовнішніми чинниками. Фотоперіод впливає на рослини, змінюючи їхню активність як прямим шляхом, так і через вплив на внутрішні системи,

зокрема фітогормони. Цей гормональний ланцюг взаємодії тісно інтегрований з фотоперіодичними механізмами регуляції. Всі ці взаємозв'язки в процесах регулювання рослинного розвитку знаходяться під генетичним контролем [7].

Отже, ізогенні лінії сої, які містять відмінності в генах E, можуть слугувати чудовими моделями для детального вивчення фотоперіодичних реакцій сої та механізмів регуляції цвітіння. За допомогою таких ліній можна вивчити роль кожного окремого гена в реакції на фотоперіод та уточнити знання про фізіологію рослин.

РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

2.1 Рослинний матеріал

У роботі використовували майже ізогенні лінії (NILs) за генами фотоперіодичної чутливості (гени *E*-серії) сої культурної (*Glycine max* (L.) Merr), що були створені на базі сорту Clark. Лінії були надані Національним центром генетичних ресурсів рослин України. Ізогенні лінії мають однаковий генотип, але відрізняються алельним станом одного або більше генів фотоперіодичної чутливості. Тому вони є зручним модельним об'єктом для вивчення контролю *E*-генами фізіолого-біохімічних процесів у відповідь на тривалість фотоперіоду. Для експерименту були вибрані лінії, у яких гени *E1*, *E2* та *E3* знаходяться в різному алельному стані (табл. 2.1).

Таблиця 2.1

Ізогенні за генами контролю фотоперіодичної чутливості лінії сої,
створені у генотипі сорту Clark

Лінія	Генотип [47]	Фотоперіодична реакція
Сорт Clark	<i>e1E2E3(E4e5E7)</i>	Короткоденна
L80-5879	<i>E1e2e3(E4e5E7)</i>	Короткоденна
L63-3117	<i>e1e2E3(E4e5E7)</i>	Нейтральноденна
L71-920	<i>e1e2e3(E4e5E7)</i>	Нейтральноденна

2.2 Схема експерименту й умови вирощування

Польовий дослід проводили на експериментальній ділянці кафедри фізіології і біохімії рослин та мікроорганізмів Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Тип ґрунту – чорнозем опідзолений важкосуглинковий. Сівбу проводили вручну на ділянку площею 1 м² в кінці травня 2021 р. Обробку рослин добривами та бактеріальними препаратами не проводили. Рослини вирощували в умовах природного довгого дня (в

умовах м. Харків, 50° п.ш. – 16 год) до фази третього справжнього листка (V3). Далі половину рослин піддавали впливу короткого 9-годинного фотоперіоду (за рахунок накривання світлонепроникними камерами), а другу половину продовжували вирощувати на довгому 16-годинному фотоперіоді.

Тривалість впливу коротким фотоперіодом складала 14 днів, приблизно до фази п'ятого справжнього листка (V5).

Під час вирощування проводили фенологічні спостереження: схожість та настання фази цвітіння. У фази третього справжнього листка (V3) та п'ятого справжнього листка (V5) визначали морфометричні параметри: довжину надземної частини, кількість листків на рослині, площу листків, суху масу надземної частини (загальна) та її складових (окремо стебла та листків). Для проведення біохімічного аналізу о 12 годині дня відбирали 2–3 сформовані листки у фазу розвитку V3 та V5. Настання кожної фенологічної фази фіксували, коли більше 50% рослин у кожному варіанті перейшли до фази розвитку – V3, V5 або R1.

2.3 Визначення асиміляційних (ростових) показників

За результатами морфометричних вимірів розраховували асиміляційні (ростові) показники [49].

1. Відносна швидкість росту – RELATIVE GROWTH RATE (RGR). Для визначення RGR рослини, відібрані у певні фази росту, висушували до сухого стану та зважували. Показник відносної швидкості росту (RGR) розраховували за формулою:

$$RGR \text{ (g / day)} = (\ln(W_2) - \ln(W_1)) / (t_2 - t_1)$$

де W_2 та W_1 – маса сухої речовини рослини в момент часу t_2 та t_1 .

2. Відносна площа листків - LEAF AREA RATIO (LAR). Показник LAR визначається як відношення загальної площі поверхні листків рослини до сухої ваги рослини:

$$LAR (cm^2 / g) = ([L_{A1}/W_1] + [L_{A2}/W_2])/2$$

де W_2 та W_1 – маса сухої речовини рослини, а LA_1 і LA_2 – загальна площа листків на рослині в момент часу t_2 та t_1 .

3. Величина нетто-асиміляції – NET ASSIMILATION RATE (NAR). Показник NAR визначається як швидкість зростання рослини на одиницю площі листків за будь-який заданий період часу:

$$NAR (mg / (cm^2 \times d)) = (W_2 - W_1) / (t_2 - t_1) \times (\ln(L_{A2}) - \ln(L_{A1})) / (L_{A2} - L_{A1})$$

де W_2 та W_1 – маса сухої речовини рослини, а LA_1 і LA_2 – загальна площа листків на рослині в момент часу t_2 та t_1 .

4. Питома листкова поверхня – SPECIFIC LEAF AREA (SLA). Показник SLA визначається як відношення площі листя на рослину до сухої маси листків:

$$SLA (cm^2 / g) = (L_{A1}/L_{w1} + L_{A2}/L_{w2})/2$$

де L_{w1} та L_{w2} – суха маса листків на рослині, а LA_1 і LA_2 – загальна площа листків на рослині в момент часу t_2 та t_1 .

5. Масова частка листків - LEAF WEIGHT RATIO (LWR). Показник LWR визначається як відношення загальної маси листків до загальної маси рослини:

$$LWR (g / g) = (L_{w1}/W_1 + L_{w2}/W_2)/2$$

де L_{w1} та L_{w2} – суха маса листків на рослині, а W_2 та W_1 – маса сухої речовини рослини в момент часу t_2 та t_1 .

2.4 Визначення фотосинтетичних пігментів в листках

У фіксовано сухому матеріалі листків сої Вміст окремих пігментів визначали в етанольних екстрактах на спектрофотометрі СФ-46, використовуючи коефіцієнти екстинкції, наведені Х. Ліхтенталером [30].

2.5 Визначення водорозчинних цукрів в листках сої

Вміст відновних цукрів визначали мікрометодом, в основі якого лежить реакція з фериціанідом калію $K_3[FeCN]_6$ [1]. Для цього вуглеводи подвійно екстрагували із сухого фіксованого матеріалу (усереднена проба) 80% етиловим спиртом на водяній бані при $70^{\circ}C$ протягом 30 хв. Після охолодження центрифугували протягом 10 хв при 3000 об/хв. Загальний об'єм витяжки склав 25 мл. Для реакції до 1 мл розчину фериціаніду калію (г/л: $K_3[FeCN]_6$ – 1,65; Na_2CO_3 – 10) додавали 0,2 мл витяжки та 1,8 мл дистильованої води. Витримували на водяній бані при $100^{\circ}C$ протягом 15 хв. Після охолодження до розчину додавали 2 мл розчину сірчанокислого окисного заліза (г/л: $Fe_2(SO_4)_3$ – 1, H_2SO_4 (концентрована) – 10 мл). Вміст моносахаридів оцінювали за інтенсивністю синього забарвлення на спектрофотометрі Halo DB-20 при довжині хвилі 690 нм. Вміст відновлювальних цукрів визначали за калібрувальним графіком, що побудований за різними концентраціями глюкози (Sigma).

Для розрахунку кількості олігосахаридів визначали загальний вміст цукрів. Для цього попередньо у витяжці об'ємом 0,1 мл проводили гідроліз розчином 1М HCl. Отриманий розчин нейтралізовували 1М NaOH та визначали в ньому загальний вміст цукрів вищезазначеним методом.

За кількість олігосахаридів приймали різницю між загальним вмістом цукрів та кількістю моносахаридів.

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

РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Рослини можуть адаптуватися до певних світлових умов середовища на кількох рівнях інтеграції. По-перше, вони здатні регулювати відносну швидкість росту, що дає перевагу в конкуренції за ресурси, особливо світло. По-друге, рослини можуть змінювати частку біомаси, що вкладають в листки, стебла та коріння. По-третє, вони здатні регулювати площу листків на одиницю біомаси, що вкладена в листки, змінюючи їхню анатомо-морфологічні особливості. По-четверте, вони можуть змінювати структуру фотосинтетичного апарату і його компонентів. По-п'яте, рослини здатні регулювати і змінювати вміст і розподіл основних продуктів фотосинтезу – моно- та олігоцукрів [18].

3.1 Вплив фотоперіодичних умов на асиміляційні показники ізогенних ліній сої

Розмір тіла рослини – і, отже, процеси зростання – є важливим чинником виживання та розмноження рослин в природі. Відносна швидкість росту (RGR), або швидкість накопичення нової сухої маси на одиницю існуючої сухої маси, є основним визначальним фактором конкурентоспроможності рослин. RGR є непрямим вимірюванням швидкості отримання ресурсів, і численні дослідження виявили, що збільшення RGR рослин на вегетативній фазі збільшує продуктивність сільськогосподарських рослин. Чим швидше рослина накопичує біомасу, тим більше вуглецю доступно для збільшення росту коренів і пагонів для більшого доступу до світла та поживних речовин у ґрунті, що, у свою чергу, сприяє більшому накопиченню біомаси.

Результати дослідження відносної швидкості росту (RGR) ізогенних за генами *E* ліній сої представлені на рисунку 3.1.

Результати досліджень вказують на те, що RGR у ізогенних за генами *E* ліній сої за дії короткого дня дещо знижується відносно показників за

довгого дня, протягом досліду (від фази V3 до фази V5). На цій стадії за скорочення фотоперіоду, тобто тривалості світлового періоду, формується менша площа листків, і через це низьке співвідношення фотосинтезуючих тканин до дихання призводить до зниження RGR.

Однак слід зазначити, що рівень відносної швидкості росту залежав не стільки від фотоперіодичної реакції ізолиній сої, скільки від їх генотипу за генами *E*, які цю реакцію обумовлюють. Так, протягом досліду спостерігалися певні відмінності у рівні цього показника у ізогенних ліній сої залежно від стану генів *E* у генотипі.

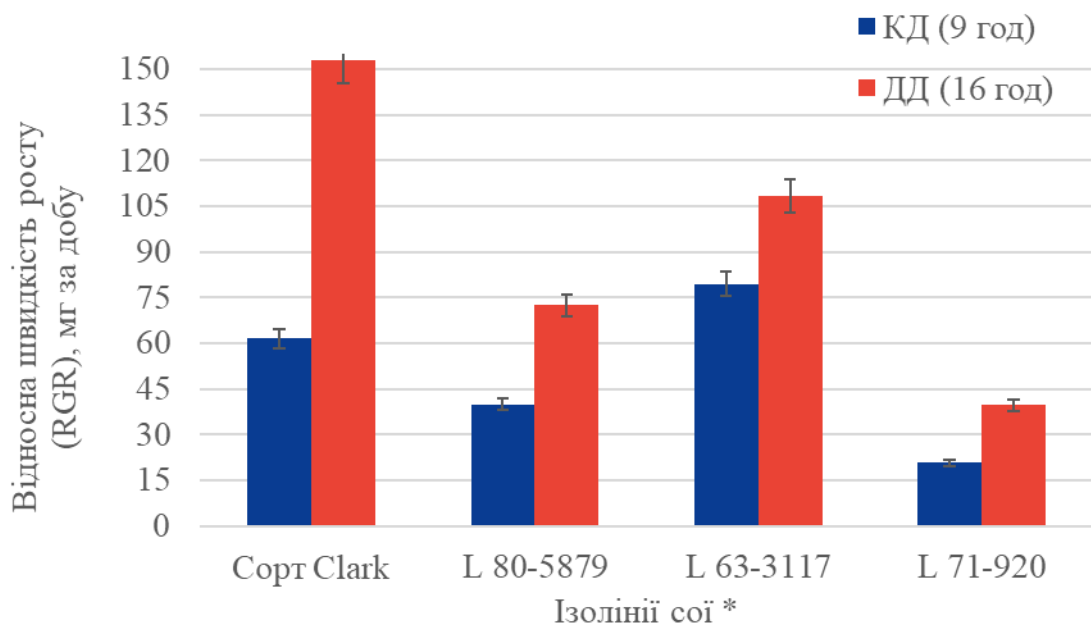


Рис. 3.1. Відносна швидкість росту (RGR) ізогенних за генами *E* ліній сої за різних фотоперіодичних умов (КД – короткий день, 8 годин, ДД – довгий день 16 годин).

Примітки: * - сорт Clark (генотип *e1E2E3E4e5E7*), L 80-5879 (генотип *E1e2e3E4e5E7*), L 63-3117 (генотип *e1e2E3E4e5E7*), L 71-920 (генотип *e1e2e3E4e5E7*).

Зокрема, у сорту (генотип *e1E2E3E4e5E7*) спостерігається найвищий рівень RGR за довгого фотоперіоду і, відповідно, найбільша різниця у відносній швидкості росту між довгим і коротким днем (за скорочення фотоперіоду RGR була нижче на майже на 60 %), що може вказувати на

більш сильну залежність ростових процесів у рослин сорту від фотоперіоду. Це може бути пов'язано з тим, що наявність у генотипі рецесивного алеля *e1* на фоні домінантних алелей *E2*, *E3* і *E4* може бути пов'язана з інтенсифікацією процесів утворення нових метамерів у АМС і відповідно більшої кількості листків, а також обумовлює збільшення загальної площі листків на рослині і більш інтенсивне залучення молодих листків у процесах фотосинтезу, що призводить до більш ефективного нагромадження сухої речовини за довгого дня.

У ізолінії L 80-5879 (генотип *E1e2e3E4e5E7*) відносна швидкість росту значно нижче, як на довгому, так і на короткому дні у порівнянні з показниками рослин Сорту, що має також короткоденну реакцію. Однак реакція на скорочення фотоперіоду у неї така ж сама, як і у рослин Сорту, тобто рівень RGR на короткому дні знижується приблизно на 45% відносно рівня цього показника на довгому дні.

Ізолінія L 63-3117 (генотип *e1e2E3E4e5E7*), має найбільшу відносну швидкість росту на короткому дні. Це може пов'язане із її нейтральною реакцією на тривалість фотоперіоду і свідчить про її імовірно більшу адаптивність її фізіолого-біохімічних процесів до скорочення фотоперіоду. Це підтверджується тим, що у цієї лінії спостерігається найменша різниця між показниками на довгому і короткому дні (за скорочення фотоперіоду RGR була нижче на приблизно на 26 %).

Ізолінія L 71-920 (генотип *e1e2e3E4e5E7*) має найменший показник RGR серед чотирьох досліджуваних ліній за довгого дня і демонструє значне зниження відносної швидкості росту за дії короткого фотоперіоду у порівнянні з показником на довгому дні (за скорочення фотоперіоду RGR була нижче на приблизно на 48 %). Ця лінія незважаючи на нейтральну фотоперіодичну реакцію виявилась найбільш чутлива до зменшення кількості світла на добу і можливо потребує більше світлових ресурсів для підтримання оптимального рівня зростання. Такі відмінності у ростовій реакції на різну тривалість фотоперіоду можливо обумовлені наявністю в

генотипі рецесивного алеля $e1$ на фоні рецесивних алелей $e2$ і $e3$. З іншої сторони, рецесивний стан цих алелей обумовлює найкоротшу тривалість вегетативної фази у цієї лінії серед усіх ліній за дії як довгого, так і короткого фотоперіоду, що можливо впливає на зниження швидкості накопичення нової сухої речовини до вже існуючої. Це, у свою чергу, знижує показник RGR, причому як на довгому так і на короткому дні.

Оскільки RGR змінюється відносно змін у фотосинтезі та диханні культур [56], в кінці вегетативної фази при переході до генеративної (для ізоліній сої це в середньому на стадії V5-V6 за дії індуктивного короткого дня) спостерігається в основному зниження RGR. Це може бути обумовлено зі збільшенням інтенсивності дихання відносно процесів асиміляції. З іншої сторони, це також може бути пов'язано з тим, що біомаса, що нагромаджується рослинами, представлена переважно структурними, а не активними метаболічними елементами і тканинами [56]. Тому всі ці зміни не сприяють зростанню рослин на короткому дні та призводять до зниження RGR впродовж дослідів, що імовірно дозволяє рослинам ізоліній сої регулювати направленість розподілення асимілятів між вегетативним зростанням та закладанням і розвитком генеративних органів.

Вважається, що показник відносної швидкості росту залежить від двох показників, що математично є її частками – відносної площі листків (LAR) і швидкості нетто-асиміляції (NAR). Таким чином, відносна швидкість росту є функцією розміру (або LAR) і ефективності роботи (або NAR) фотосинтетичного апарату рослини:

$$RGR (g\ d^{-1}) = NAR \times LAR \text{ (Hunt et al., 2002).}$$

Відносну площу листків (LAR) прийнято вважати морфологічним компонентом RGR і розраховується як відношення загальної площі листків на рослині до загальної маси рослини (Hunt et al., 2002). Це по суті показник ефективності, з якою рослина використовує свої фотосинтетичні ресурси.

Результати дослідження відносної площі листків (LAR) ізогенних за генами *E* ліній сої представлені на рисунку 3.2. Дані на діаграмі демонструють, що рослини всіх ізогенних ліній сої мали приблизно однаковий рівень LAR, як за дій довгого, так і за дії короткого фотоперіоду. Тільки у рослин Сорту цей показник був дещо нижче на короткому дні, а у рослин ізолінії L 80-5879, навпаки, на довгому дні, ніж у інших ізогенних ліній (рис. 3.

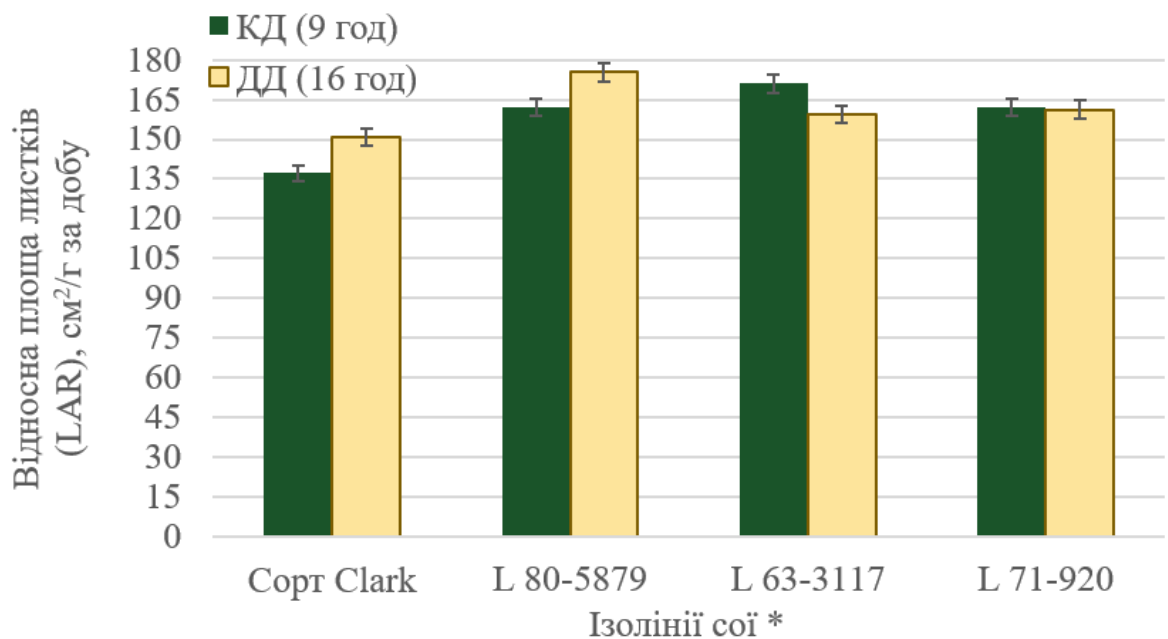


Рис. 3.2. Відносна площа листків (LAR) ізогенних за генами *E* ліній сої за різних фотоперіодичних умов (КД – короткий день, 8 годин, ДД – довгий день 16 годин).

Примітки: * - сорт Clark (генотип *e1E2E3E4e5E7*), L 80-5879 (генотип *E1e2e3E4e5E7*), L 63-3117 (генотип *e1e2E3E4e5E7*), L 71-920 (генотип *e1e2e3E4e5E7*).

За нашими даними, тривалість фотоперіоду по-різному впливала на відносну площу листків у досліджуваних ізогенних лінії сої залежно від їх фотоперіодичної реакції та стану генів *E* у генотипі. Так у короткоденних ізоліній Сорт і L 80-5879 скорочення фотоперіоду до 8 годин призводило до зменшення відносної площі листків відносно показників на довгому дні (на

9,0% і 4,8% відповідно). У ізолінії L 63-3117, навпаки, за короткого дня спостерігалось підвищення цього показнику відносно довгого дня. Такі зміни призвели до того, що у ізолінії L 80-5879 показник LAR був найвищим серед усіх ізоліній на довгому дні, а у ізолінії L 63-3117 – на короткому (рис.3.2). Тільки ізолінія, що має рецесивні алелі перших трьох генів *E* - L 71-920 (генотип *e1e2e3E4e5E7*), не реагувала на зміну тривалості фотоперіоду у рівні LAR.

Це може свідчити про наявність різних стратегій адаптації фотосинтетичного апарату рослин ізогенних ліній сої до різної тривалості освітленості, що певною мірою обумовлено різним станом генів *E* у їх генотипі.

Швидкість нетто-асиміляції (NAR) є фізіологічним компонентом RGR, оскільки вона є мірою добової чистої швидкості фотосинтезу всієї рослини і характеризує ефективність роботи асиміляційного апарату. NAR розраховується як приріст сухої маси рослин на одиницю загальної площі листків в одиницю часу. По суті цей показник є комплексною фізіологічною змінною, пов'язаною зі швидкістю фотосинтезу та дихання і дає змогу порівняти ефективність нагромадження сухої маси одиницею фотосинтезуючої поверхні у рослин.

За нашими даними відмінності у рівні NAR у досліджуваних ізолініях сої за впливу різної тривалості фотоперіоду мали схожі закономірності із RGR (рис. 3.1 і рис. 3.3). Тобто на довгому дні у всіх ліній показники швидкості нетто-асиміляції були значно вищі, на короткому дні. Особливо велика різниця між показниками NAR за різної тривалості фотоперіоду спостерігалась у ізолінії Сорт (за скорочення фотоперіоду була нижче на приблизно 55%). Найменша різниця між показниками NAR на довгому і короткому дні спостерігалась у нейтральноденної ізолінії L 71-920, що має гени *e1-e3* в рецесивному стані. Разом з цим ця ізолінія характеризувалась взагалі найменшим рівнем NAR серед усіх досліджуваних ізоліній сої. Рецесивний стан генів *E*, особливо *e1-e3*,

призводить до утворення нефункціональних білків, що супроводжується зняттям репресії із гену *GmFT2a* за неіндуктивних фотоперіодичних умов (довгий день), який виконує роль інтегратора сигналів і забезпечує запуск процесів переходу до цвітіння.

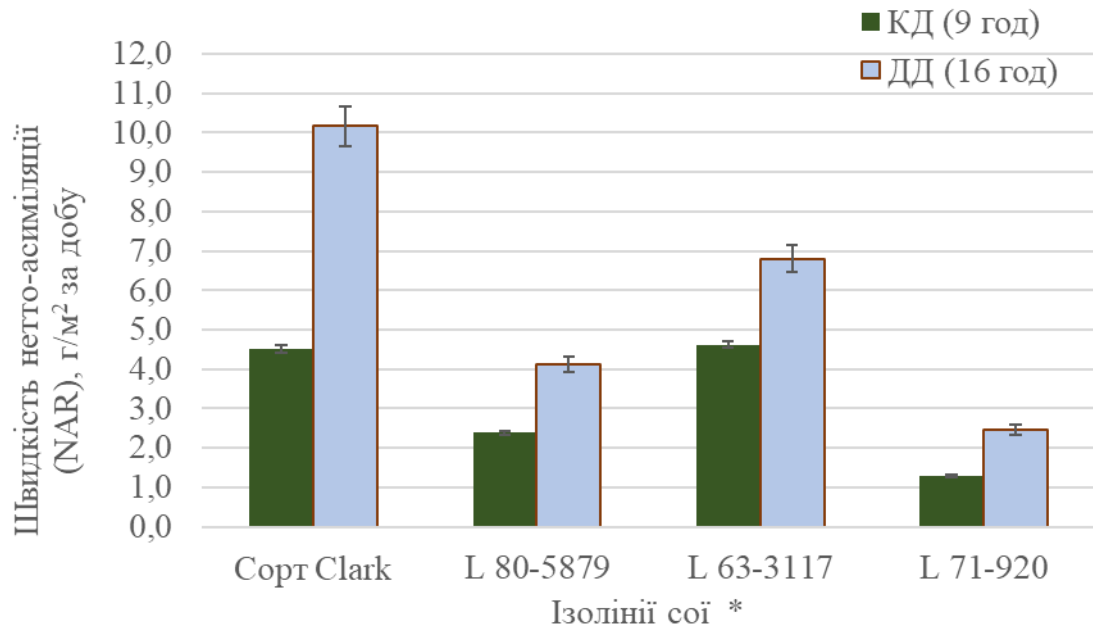


Рис. 3.3. Швидкість нетто-асиміляції (NAR) ізогенних за генами *E* ліній сої за різних фотоперіодичних умов (КД – короткий день, 8 годин, ДД – довгий день 16 годин).

Примітки: * - сорт Clark (генотип *e1E2E3E4e5E7*), L 80-5879 (генотип *E1e2e3E4e5E7*), L 63-3117 (генотип *e1e2E3E4e5E7*), L 71-920 (генотип *e1e2e3E4e5E7*).

Питома листкова поверхня (SLA) є анатомо-морфологічним компонентом RGR і складовою LAR, оскільки вона визначається концентрацією сухої речовини в листках (анатомічною структурою) та їх товщиною. По суті саме цей показник можна розглядати як індикатор ефективності використання рослиною листкової площі для формування структури фотосинтетичного апарату. SLA визначається як відношення загальної площі листків до їхньої сухої маси.

Результати дослідження SLA досліджуваних ізоліній сої представлені на рисунку 3.4. Зміни питомої площі листки продемонстрували значну

реакцію на тривалість дня, але всі ізоляції реагували однаково. Так за умов індуктивного для переходу до цвітіння короткого дня незалежно від генотипу за генами *E* питома листкова поверхня була однаковою у всіх ізоляцій сої і значно нижче, ніж за довгого дня (рис. 3.4).

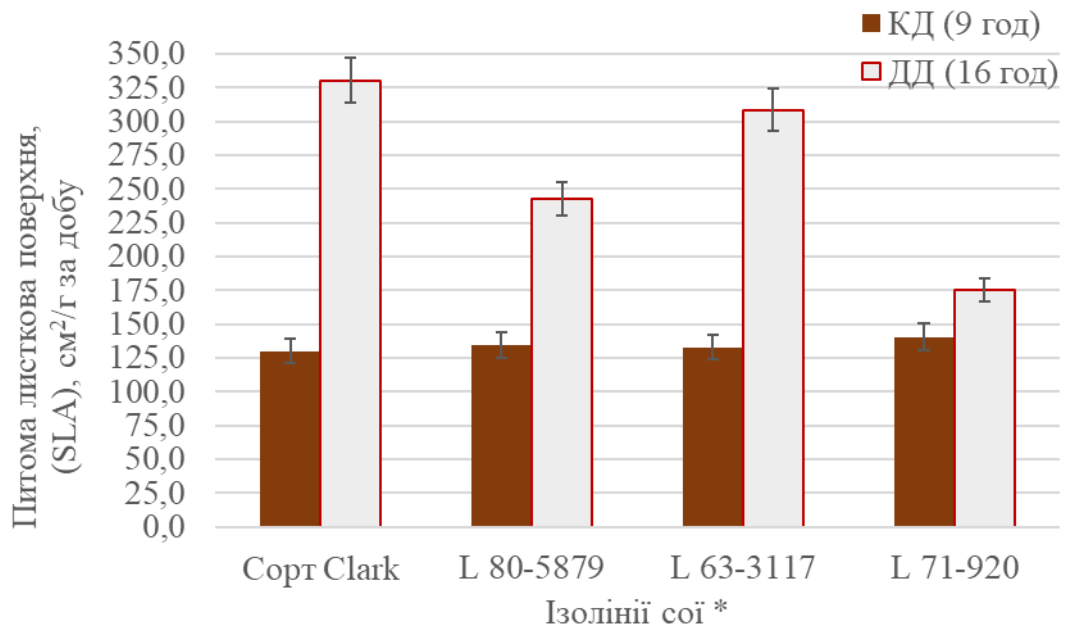


Рис. 3.4. Величина питомої листкової поверхні (SLA) ізогенних за генами *E* ліній сої за різних фотоперіодичних умов (КД – короткий день, 8 годин, ДД – довгий день 16 годин).

Примітки: * - сорт Clark (генотип *e1E2E3E4e5E7*), L 80-5879 (генотип *E1e2e3E4e5E7*), L 63-3117 (генотип *e1e2E3E4e5E7*), L 71-920 (генотип *e1e2e3E4e5E7*).

Це свідчить скоріш за все про те, що за скороченого до 8 годин фотоперіоду формування анатомо-морфологічних адаптацій фотосинтетичного апарату до світлових умов обумовлено генотипом сорту, а не алельним станом окремих генів *E* у генотипі.

Однак за умов довгого 16-годинного фотоперіоду по-перше, рівень SLA у всіх досліджуваних ліній був значно вище ніж за короткого фотоперіоду, п, по-друге, відрізнявся у ізогенних ліній залежно від їх генотипу за генами *E*.

Так у ізоліній Сорт і L 63-3117, що мають в генотипі рецесивний *el* алель и домінантний *E3* алель, питома листкова поверхня була найвищою і тому спостерігалась найбільша різниця у цьому показнику на довгому і короткому дні (за скорочення фотоперіоду SLA нижче на приблизно 60% і 57% відповідно). Збільшення SLA означає, що листки «інвестують» менше біомаси на одиницю їх площі. Це може відбуватися, принаймні частково, за рахунок зміни фотосинтетичних процесів і механізмів перерозподілу асимілятів не на користь листків. Можливо саме за рахунок цього у даних ізоліній підтримується висока швидкість асиміляції за умов довгого дня.

Найнижчим рівнем SLA за впливу довгого фотоперіоду характеризувалась ізолінія L 71-920, що підтверджує її найменшу чутливість як у змінах ростових показників, так і у строках переходу до цвітіння до тривалості фотоперіоду.

Останній компонент, що визначає рівень RGR, - масова частка листків (LWR) – характеризує розподіл біомаси між листками і іншими частинами рослини (так звані «інвестиції» сухої маси у листки).

За літературними даними перерозподіл сухої речовини в листки (LWR) зазвичай вище у видів, що швидко і інтенсивніше зростають. Однак за нашими даними ми спостерігаємо іншу картину. Тобто відмінності у рівні LWR у досліджуваних ізоліній сої за впливу різної тривалості фотоперіоду мали протилежних характер із показниками RGR (рис. 3.1 і рис. 3.5). Загальна реакція на тривалість фотоперіоду у всіх досліджуваних ліній була схожа – масова частка листків на короткому дні була вище ніж на довгому дні (рис.3.5). При чому всі ізолінії, окрім Сорту, мали однаковий рівень LWR на короткому дні (вище ніж 0,5 г/г за добу), що свідчить про достатньо високий рівень «інвестицій» сухої маси саме у фотосинтетичний апарат у порівнянні з цілою рослиною. Це може характеризувати адаптивні властивості сої, як початково короткоденної культури за походженням.

За впливу довгого 16-годинного фотоперіоду спостерігаються відмінності у рівні LWR ізолейні сої залежно від алельного стану генів *E* у їх генотипі.

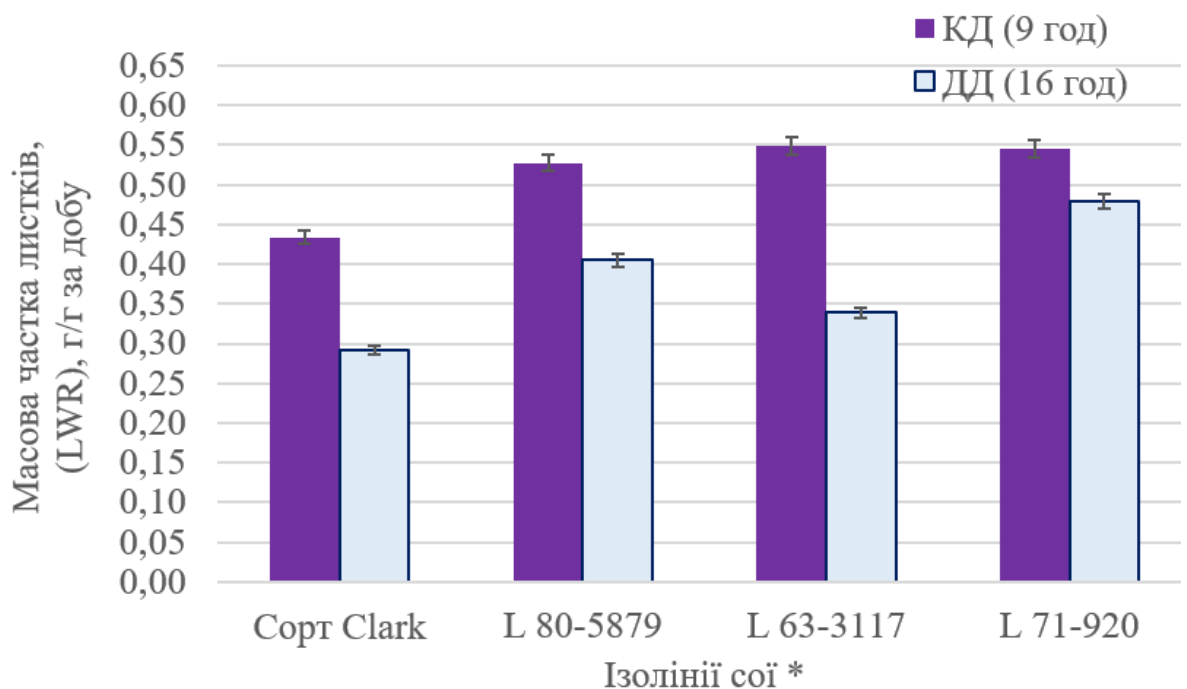


Рис. 3.5. Масова частка листків (LWR) ізогенних за генами *E* ліній сої за різних фотоперіодичних умов (КД – короткий день, 8 годин, ДД – довгий день 16 годин).

Примітки: * - сорт Clark (генотип *e1E2E3E4e5E7*), L 80-5879 (генотип *E1e2e3E4e5E7*), L 63-3117 (генотип *e1e2E3E4e5E7*), L 71-920 (генотип *e1e2e3E4e5E7*).

У ізолейні L 71-920 був найвищий рівень масової частки листків серед усіх ліній за впливу довгого фотоперіоду і відповідно найменша різниця між цими показниками на довгому і короткому дні (за скорочення фотоперіоду висче тільки на 13%). Дещо нижче LWR на довгому дні було і менша різниця з показником на короткому дні спостерігалась у ізолейні L 80-5879 (за скорочення фотоперіоду висче приблизно на 30%). Найнижчим рівень LWR на довгому дні характеризувалися дві лінії що мають у генотипі обидва домінантні алелі *E3* і *E4* - сорт Clark (генотип *e1E2E3E4e5E7*) і L 63-3117 (генотип *e1e2E3E4e5E7*). У цих ізолейні спостерігалась найбільша

різниця масової частки листків за впливу різної тривалості дня і відповідно більш тривалий світловий день (16 годин) призводить до значного зниження накопичення маси саме у листках у порівнянні з іншими органами .

Таким чином, припущення, яке можна висунути з дослідження ростових показників, полягає в тому, що фотоперіод впливає на RGR через анатомічні зміни, які збільшують фізіологічну активність на одиницю площі листка рослин за умов скорочення світлового періоду. При чому, залежно від алельного стану генів *E* у генотипі у рослин сої запускаються різноспрямовані адаптивні механізми на рівні анатомо-морфологічних і фізіолого-біохімічних процесів.

3.2 Вміст і співвідношення фотосинтетичних пігментів у листках ізогенних ліній сої за різних фотоперіодичних умов

Як вже зазначалося раніше, світло є одним із найважливіших факторів навколишнього середовища, що впливає на ріст, розвиток і біосинтез фітохімічних речовин у рослинах. Ці функції реалізуються переважно через специфічні рецептори і пігменти, які здатні реагувати, або поглинати світлову радіацію. Фотосинтез є основним процесом, що забезпечує асиміляційну сторону метаболізму і представляє складний багатоетапний процес, що вимагає великої кількості ферментів і наявності світлопоглинаючих пігментів. Серед усіх фотосинтетичних пігментів важливе місце займають саме хлорофіли. Розрізняють два основних типи хлорофілів: хлорофіл *a* – основний, який знаходиться в реакційних центрах фотосистем II і I, і хлорофіл *b* - додатковий, що зустрічається переважно саме в світлозбиральних комплексах [17].

З іншої сторони, тривалість світлового періоду у добовому циклі 0 фотоперіод - регулює ріст і розвиток рослин за допомогою фотосинтетичної функції. Фотосинтетичні пігменти дозволяють рослинам поглинати енергію світла, тому вміст хлорофілу в листках є вирішальним фактором, що впливає на продуктивність фотосинтезу рослин. Вміст хлорофілу

вважається індикатором фотосинтетичної здатності рослин, на яку впливає фотоперіод [44].

Оскільки розвиток листків має тісний зв'язок із ростом, знання змін у їх біометричних параметрах і, особливо, концентрації та співвідношення різних форм хлорофілу за різних фотоперіодичних умов можуть бути корисними для оцінки ростових процесів рослин та прогнозування їх продуктивності [44].

Завдяки молекулярно-генетичним методам було встановлено, що чутливість до фотоперіоду обумовлена генетично, у тому числі і рослин сої – гени серії *E*, тому можна припустити, що алельний стан цих генів може опосередковано впливати на описані вище процеси.

Саме тому нами було досліджено вміст основних фотосинтетичних пігментів – хлорофілів *a* і *b*, а також їх співвідношення у ізогенних за генами *E* ліній сої за впливу різної тривалості фотоперіоду. Дослідження цих показників проводити на початку досліду – стадія третього справжнього листка (V3) та наприкінці - стадія в середньому п'ятого справжнього листка (V5).

Вміст хлорофілу в листках ізогенних за генами *E* ліній сої у фазу V3 наведено на рисунку 3.6.

В листках НДР ізолінії L 71-920, що має гени *e1-e3* в рецесивному стані, у фазу розвитку V3 спостерігався найвищий вміст, як хлорофілу *a*, так і хлорофілу *b*, і, відповідно, сумарний вміст хлорофілу (4,75 мг/г сухої речовини). Натомість у ізоліній, що мають ген *E3* у домінантному стані (КДР сорт Clark і НДР L 63-3117) відзначався найнижчий вміст хлорофілу *a*, натомість найнижчий вміст хлорофілу *b* спостерігався у двох КДР ізоліній (сорту Clark і L 80-5879). Такий характер розподілу вмісту різних форм хлорофілу призвів до того, що у КДР ізолінії L 80-5879 і НДР ізолінії L 63-3117 сумарний вміст хлорофілу був однаковий (3,08 мг/г сухої речовини), а у КДР Сорту – найнижчий (2,52 мг/г сухої речовини). Розрахунок сили

впливу фактору показав, що генотип лінії визначає вміст пігменту приблизно на 18,5%.

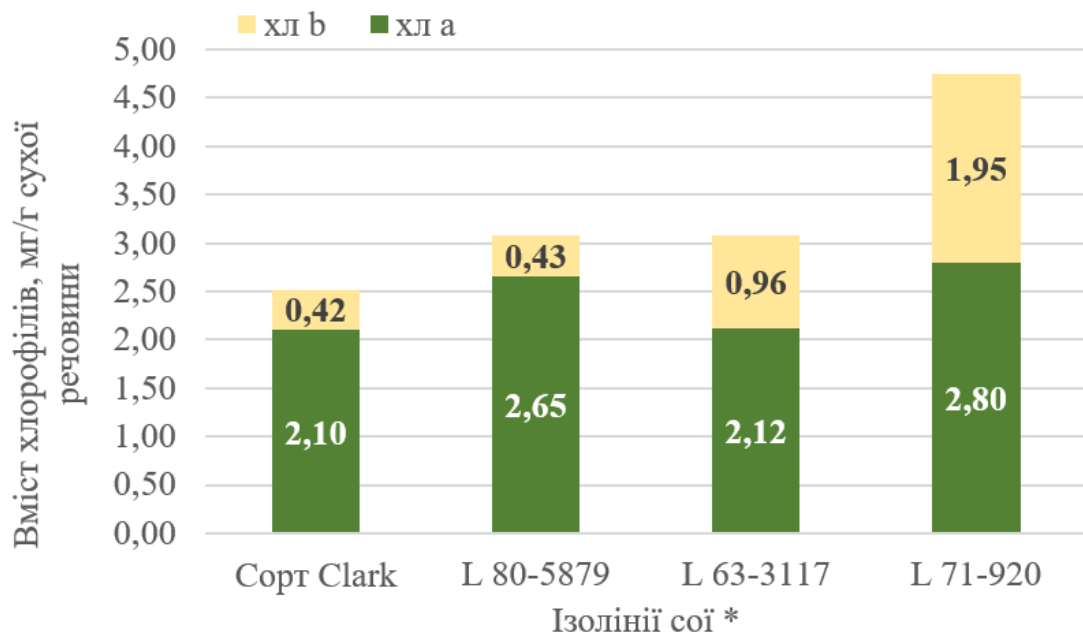


Рис. 3.6. Вміст хлорофілів *a* і *b* в листках ізогенних за генами *E* ліній сої на стадії V3.

Примітки: * - сорт Clark (генотип *e1E2E3E4e5E7*), L 80-5879 (генотип *E1e2e3E4e5E7*), L 63-3117 (генотип *e1e2E3E4e5E7*), L 71-920 (генотип *e1e2e3E4e5E7*).

Результати дослідження впливу протягом двох тижнів різної тривалості фотоперіоду (довгий – 16 годин, короткий – 8 годин) на вміст хлорофілу в листках ізогенних за генами *E* ліній сої продемонстровані на рисунку 3.7. Після закінчення досліді рослини всіх ліній знаходилися в середньому у фазі п'ятого справжнього листка (V5).

На стадії V5 за впливу довгого фотоперіоду вміст хлорофілу *a* був дещо вище у КДР Сорті і ізолінії L 80-5879 (2,15 і 2,37 мг/г сухої речовини відповідно), ніж у НДР ізоліній L 63-3117 і L 71-920, що характеризуються наявністю рецесивних алелей *e1* і *e2* (1,85 і 1,99 мг/г сухої речовини відповідно). Вміст хлорофілу *b* був дещо вищим, навпаки, в листках НДР

ізоліній L 63-3117 і L 71-920 (0,77 і 0,86 мг/г сухої речовини відповідно) (рис. 3.7, А).

За впливу короткого фотоперіоду на вміст хлорофілу *a* у листках ізогенних за генами *E* ліній сої, спостерігалась протилежна картина, тобто цей показник був дещо вищим у НДР ізоліній L 71-920 і L 63-3117 (1,84 і 1,94 мг/г сухої речовини відповідно) ніж у КДР Сорту і ізолінії L 80-5879 (1,71 і 1,61 мг/г сухої речовини відповідно). Щодо вмісту хлорофілу *b* в листках досліджуваних ліній, то дещо вищий його рівень спостерігався у НДР ізолінії L 63-3117 (0,79 мг/г сухої речовини), а у всіх інших він був приблизно на однаковому рівні (рис. 3.7, Б).

За рахунок таких змін сумарний вміст хлорофілу наприкінці досліду за дії довгого фотоперіоду був дещо вище у КДР Сорту і ізолінії L 80-5879 (2,86 і 3,06 мг/г сухої речовини відповідно), а під впливом скороченого фотоперіоду, навпаки, у НДР ізоліній L 63-3117 і L 71-920 (2,73 і 2,51 мг/г сухої речовини відповідно) (рис. 3.7).

Крім того, слід зазначити, що протягом досліду у всіх досліджуваних ізолінії сої відбувалося зменшення вмісту хлорофілу *a* незалежно від тривалості фотоперіоду. Однак досліджувані лінії по-різному реагували на вплив певної тривалості фотоперіоду впродовж досліду. Так за дії довгого дня, не відбувалося істотної зміни вмісту пігменту у листках Сорту, натомість у іншій КДР ізолінії L 80-5879 довгий фотоперіод призводив до незначного зменшення кількості хлорофілу *a* (приблизно на 10% від вмісту на фазі V3). У інших лініях, що мають фотоперіодично нейтральну реакцію, відмічали також зменшення вмісту пігменту, особливо у ізолінії з рецесивними алелями *e1-e3* – L 71-920 (приблизно на 33% від вмісту на фазі V3) (рис. 3.6 і 3.7, А).

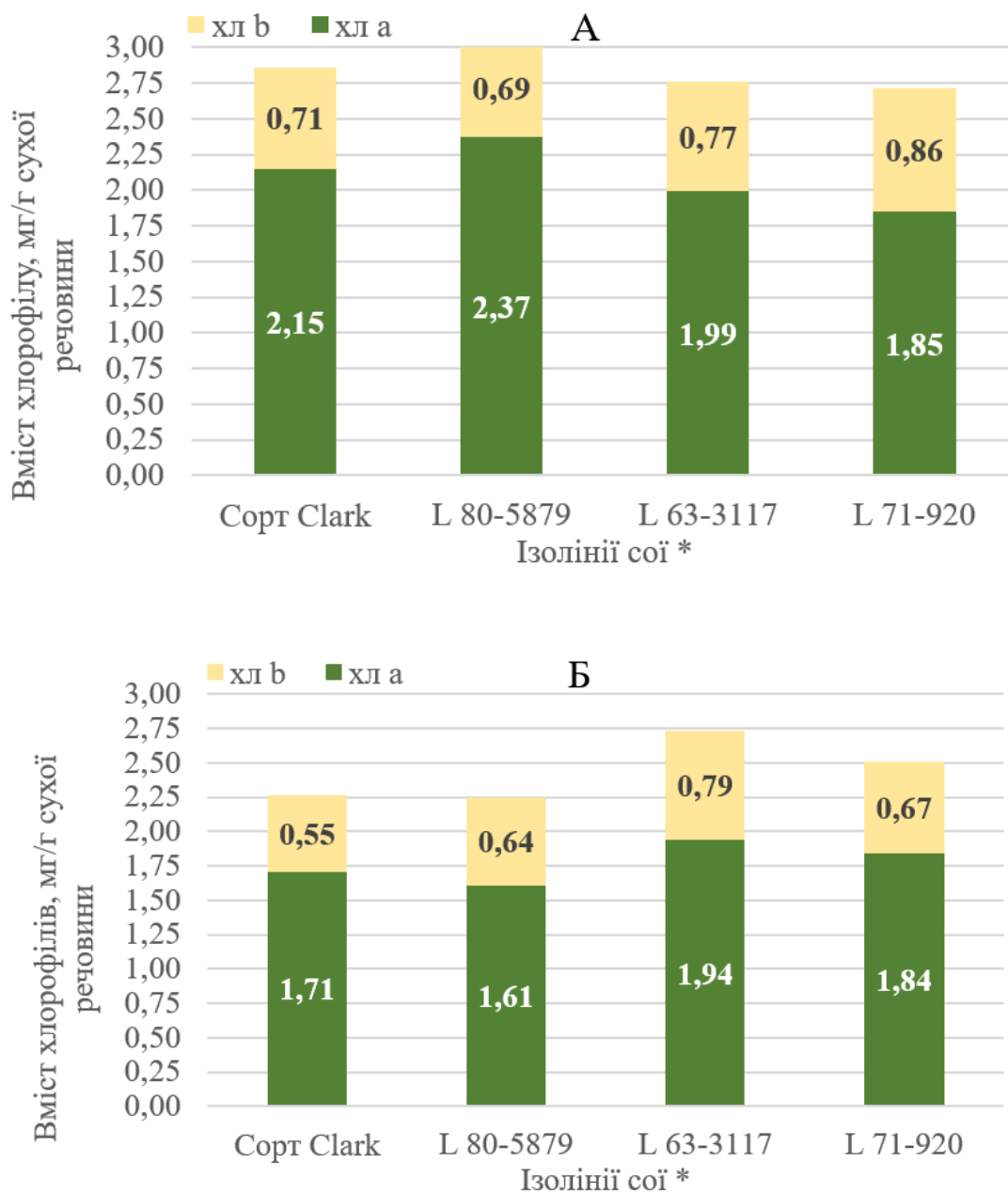


Рис. 3.7. Вміст хлорофілу *a* і *b* в листках ізогенних за генами *E* ліній сої на стадії V5: А – довгий фотоперіод (16 годин), Б – короткий фотоперіод (8 годин).

Примітки: * - сорт Clark (генотип *e1E2E3E4e5E7*), L 80-5879 (генотип *E1e2e3E4e5E7*), L 63-3117 (генотип *e1e2E3E4e5E7*), L 71-920 (генотип *e1e2e3E4e5E7*).

Скорочення фотоперіоду до 8 годин призводило до більш істотного, ніж за довгого дня, зниження вмісту хлорофілу *a* у КДР Сорту і ізолінії L 80-5879 (приблизно на 20% і 40% від вмісту на фазі V3 відповідно) (рис. 3.6

і 3.7, Б). У двох інших ліній, що мають фотоперіодично нейтральну реакцію, зниження вмісту пігменту відбувалось приблизно на тому ж рівні, що за впливу довгого фотоперіоду (рис. 3.6 і 3.7). Розрахунок сили дії факторів показав, що і на довгому і на короткому дні істотний вплив має генотип ліній (ДД: $h_2 = 27,6\%$; КД: $h_2 = 28,0\%$).

Зміни у вмісті хлорофілу *b* мали дещо іншу тенденцію протягом досліджу. Під впливом як довгого, так і короткого дня у фазу розвитку V5 у порівнянні з фазою V3 у КДР Сорту і ізолінії L 80-5879 відмічалось істотне збільшення вмісту пігменту, однак цей показник більше зростає на довгому дні (приблизно на 70% і 60% відповідно) (рис. 3.6 і 3.7, А). НДР ізолінії за демонструють, навпаки, істотне зменшення вмісту пігменту протягом досліджу, особливо ізолінія з рецесивними алелями *el-e3* – L 71-920 (в середньому на 60% від вмісту на фазі V3) (рис. 3.6 і 3.7).

Очевидно, що дія коротким днем зменшує загальний потік випромінювання, тому для компенсації втрат енергії рослині потрібно адаптуватись. Ця стратегія в основному проявляється у НДР ізоліній, що мають гени *el* і *e2* у рецесивному стані.

Хлорофіли *a* і *b* є основними пігментами фотосинтезу у рослин, що відповідають за поглинання світлової енергії. Хлорофіл *a* відіграє важливу роль у фотосинтезі, оскільки він бере участь безпосередньо в перетворенні світлової енергії на хімічну. Хлорофіл *b* допомагає у поглинанні світла, особливо в тих спектральних областях, де хлорофіл *a* не є таким ефективним. Відношення хлорофілу *a* до хлорофілу *b* (хл *a* / хл *b*) може вказувати на здатність рослини до більш ефективного фотосинтезу, а також на її метаболічний стан та адаптивні можливості до умов навколишнього середовища.

За нашими даними відношення хл *a* / хл *b* на початку досліджу (фаза розвитку V3) було набагато вище у КДР Сорту і ізолінії L 80-5879 (більше ніж у два рази), ніж у двох НДР ізоліній сої (рис. 3.8, А).

Виходячи з того, що усі рослини до фази розвитку V3 зростали за умов довгого 16-годинного фотоперіоду, можна зробити припущення, що саме КДР ізоляції більш адаптовані до забезпечення високоефективного фотосинтезу, що призводить до збільшення лінійних розмірів і біомаси рослин. Це, у свою чергу, підтримує активне вегетативне зростання більш тривалий час, ніж у НДР ізоляцій, що призводить до більш пізнього переходу КДР ізоляцій до цвітіння за умов довгого фотоперіоду.

Впродовж дослідів у КДР Сорт і ізоляції L 80-5879 спостерігалось зниження відношення $chl\ a / chl\ b$, а у НДР ізоляцій L 63-3117 і L 71-920, навпаки, збільшення цього показника, як під впливом довгого, так і короткого фотоперіоду. Однак характер змін залежав від алельного стану генів *E* у генотипі рослин (рис. 3.8).

Так у КДР Сорт и НДР ізоляція L 63-3117, що мають ген *el* у рецесивному стані, а ген *E3* у домінантному, відношення $chl\ a / chl\ b$ змінювалось однаково незалежно від тривалості фотоперіоду. У першій лінії цей показник знижувався (в середньому на 38%), а другої – навпаки, збільшувався (в середньому на 14%) відносно показників у фазу розвитку V3 (рис. 3.8). Це може свідчити про високу адаптивність ізоляції L 63-3117 до умов з обмеженою кількістю світла, а також може вказувати на потенційну продуктивність цієї ізоляції за цих умов, адже вищий вміст хлорофілу, особливо хлорофілу *a*, може корелювати з вищою ефективністю фотосинтезу і, відповідно, більшою біомасою, що є необхідною умовою для формування нормальних генеративних органів і повноцінного насіння.

У КДР ізоляції L 80-5879, що має ген *E1* у домінантному стані, спостерігалось зниження відношення $chl\ a / chl\ b$ відносно показника на фазі розвитку V3, однак за скорочення фотоперіоду таке зменшення було більшим (приблизно на 61%) ніж на довгому дні (приблизно на 45%) (рис. 3.8).

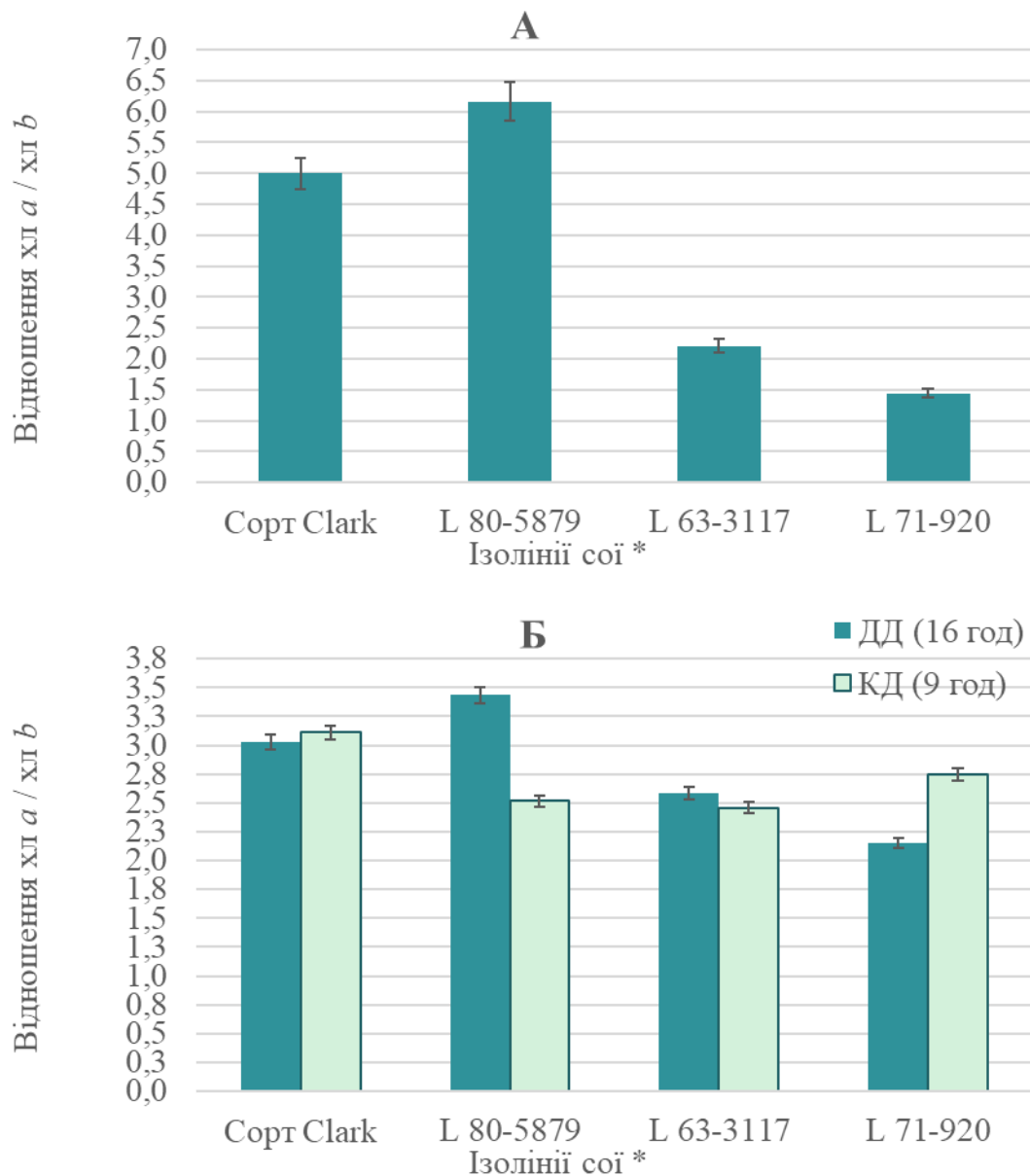


Рис. 3.8. Відношення хлорофілу *a* до хлорофілу *b* у листках ізогенних за генами *E* ліній сої (КД – короткий день, 8 годин, ДД – довгий день, 16 годин): А – фаза розвитку V3, Б – фаза розвитку V5.

Примітки: * - сорт Clark (генотип *e1E2E3E4e5E7*), L 80-5879 (генотип *E1e2e3E4e5E7*), L 63-3117 (генотип *e1e2E3E4e5E7*), L 71-920 (генотип *e1e2e3E4e5E7*).

Визначення вмісту хлорофілу як непрямий метод оцінки продуктивності також дозволяє добре зрозуміти фотосинтетичний режим рослин. Отже, за отриманими даними фотоперіод, залежно від його тривалості, має різноспрямований вплив на вміст і співвідношення

фотосинтетичних пігментів, що, у свою чергу, залежить від генетично детермінованої чутливості рослини до нього.

3.3 Вплив фотоперіодичних умов на вміст водорозчинних вуглеводів у листках ізогенних ліній сої

Цукри – це основні фотосинтати рослин, які, з однієї сторони, є джерелом вуглецю для нагромадження біомаси і побудови рослинного організму, а з іншої сторони, є субстратом для енергетичного обміну. Тому вони можуть свідчити про певний енергетичний статус рослини. Особливо це стосується групи олігоцукрів, у тому числі головного транспортного вуглеводу рослин – сахарози. Розчинні вуглеводи, переважно моноцукри та їх похідні, можуть бути задіяними в різних метаболічних шляхах, а також приймати участь в трансдукції різних сигналів.

З іншої сторони, рівень розчинних неструктурних вуглеводів залежить в першу чергу від ефективності роботи асиміляційного апарату листків та ферментів, що відповідають за синтез олігоцукрів із моноцукрів. Крім того, їх вміст залежить також від умов навколишнього середовища та певного навантаження стресових факторів. При цьому, вміст фотосинтатів залежить від ряду метаболічних процесів, що керуються добовими ритмами через роботу циркадного годинника. Тому і фотоперіодичний сигнал, і алельний стан генів *E* можуть бути задіяні наряду із іншими процесами у регуляцію накопичення, відтоку та перерозподілу асимілятів в рослинному організмі.

За нашими результатами, хоча усі досліджувані ізоляції до фази розвитку V3 зростали за однакових фотоперіодичних умов, вони дещо різнилися за вмістом розчинних неструктурних вуглеводів у листках залежно від алельного стану генів *E* в їх генотипі. Так, вміст моноцукрів в листках у фазу розвитку V3 був найвищим у КДР Сорту і ізоляцій L 80-5879 і L 71-920 (55,1 і 56,1 мг/г сухої речовини відповідно), й найнижчий у НДР ізоляції L 63-3117 – 42,5 мг/г сухої речовини (рис. 3.9).

Вміст олігоцукрів, натомість, на цій фазі був найвищим (в середньому 28 мг/г сухої речовини) у двох ліній, що мають ген *e1* у рецесивному стані, а ген *E3* у домінантному. Дещо нижче вміст олігоцукрів був у ізоляції з рецесивними алелями генів *e1-e3* – 19,9 мг/г сухої речовини. Найнижчий вміст цієї фракції розчинних вуглеводів був у лінії, що містить ген *E1* у домінантному стані – 10,5 мг/г сухої речовини (рис. 3.9).

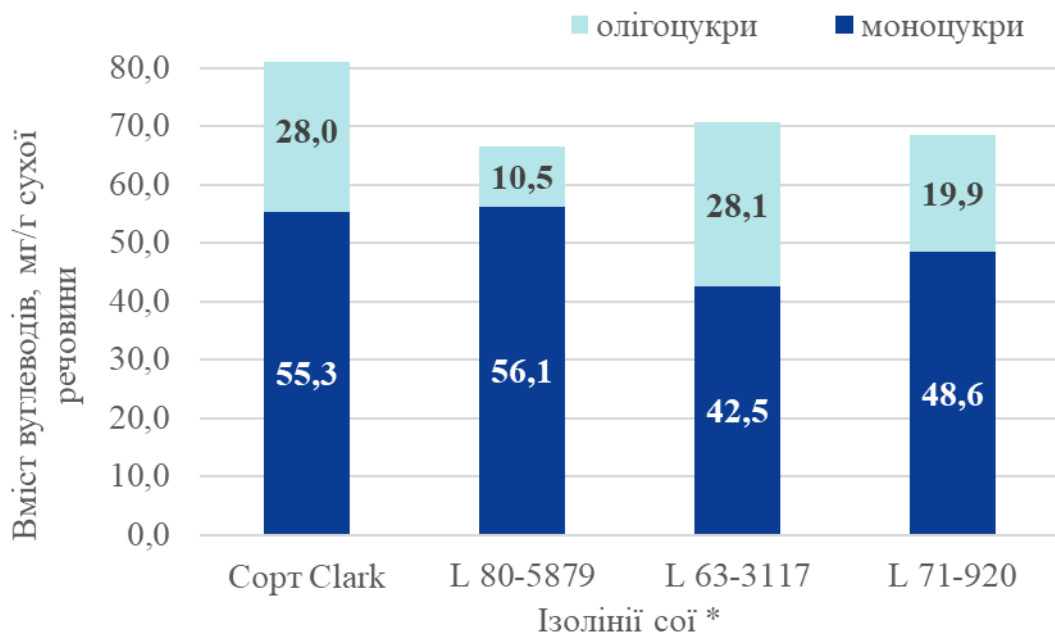


Рис. 3.9. Вміст розчинних неструктурних вуглеводів (моно- та олігоцукрів) у листках ізогенних за генами *E* ліній сої у фазу розвитку V3.

Примітки: * - сорт Clark (генотип *e1E2E3E4e5E7*), L 80-5879 (генотип *E1e2e3E4e5E7*), L 63-3117 (генотип *e1e2E3E4e5E7*), L 71-920 (генотип *e1e2e3E4e5E7*).

Таким чином, наявність у генотипі домінантних алелей *E2-E4* генів обумовлює найвищий рівень фотосинтетичних процесів і нагромадження фракції як моноцукрів, так і олігоцукрів, що призводить до досить високого рівня загальної суми розчинних неструктурних вуглеводів. Це мабуть обумовлює те, що сорт Clark з генотипом *e1E2E3E4e5E7* характеризується найвищими показниками швидкості нетто-асиміляції – NAR (рис. 3.3) та

відносної швидкості росту – RGR (рис. 3.1) на довгому дні серед усіх досліджуваних ізоляцій.

Однак комбінація домінантних алелей *E3* і *E4* генів обумовлює найнижчий рівень моноцукрів на фоні достатньо високого рівня олігоцукрів, що можливо пов'язане із інтенсивним утворення транспортних форм цукрів, переважно сахарози, для інтенсифікації їх відтоку до акцепторних зон. Це, у свою чергу, може забезпечує достатньо високий рівень NAR (рис. 3.3) та RGR (рис. 3.1) за умов більш тривалого фотоперіоду, що було характерно для ізоляції L 63-3117 з генотипом *e1e2E3E4e5E7*. Наявність тільки гену *E4* у домінантному стані на фоні рецесивних алелей генів *e1-e3* призводить до формування середнього серед усіх досліджуваних ізоляцій рівня як моноцукрів, так і олігоцукрів, що свідчить про достатньо високу фотосинтетичну активність у ізоляції L 71-920 з генотипом *e1e2e3E4e5E7* за умов довгого дня. Однак на фоні найбільш низьких показників NAR (рис. 3.3) та RGR (рис. 3.1) і високої відносної площі листків – LAR (рис. 3.2), а також масової частки листків – LWR (рис. 3.5), це може вказувати на те, що у цієї лінії фотосинтанти переважно витрачаються у самих листках на побудову листової пластинки.

Цікавим також є те, що наявність гену *E1* у домінантному стані в генотипі призводить до інтенсивного утворення і нагромадження моноцукрів, однак дуже низького рівня олігоцукрів в листках ізоляції L80-5879 з генотипом *E1e2e3E4e5E7*. Можливо, це пов'язано з репресією гену *GmFT2a*, який бере участь в активації транскрипції генів, що відповідають за синтез і транспорт сахарози.

Олігоцукри та моноцукри відіграють важливу роль у різних фізіологічних процесах, включаючи осмотичний баланс, та як вихідний матеріал для синтезу інших біомолекул. Високий вміст цих вуглеводів може також вказувати на здатність рослин краще справлятися зі стресовими умовами, такими як посуха чи холод, або зменшення кількості світла, що припадає на добовий цикл.

Цікавим є той факт, що не дивлячись на певні відмінності у накопиченні фракції моноцукрів і олігоцукрів, сумарний вміст розчинних неструктурних вуглеводів в листках на фазі розвитку V3 був приблизно однаковим у досліджуваних ізоліній сої (в середньому 68,5 мг/г сухої речовини), окрім рослин СОРТУ, що характеризувались найбільш високим сумарним вмістом розчинних неструктурних вуглеводів - 83,3 мг/г сухої речовини (рис.3.9).

Впродовж дослід у всіх досліджуваних ізоліній сої вміст моноцукрів у листках змінювався залежно від тривалості фотоперіоду і генотипу ізолінії (рис. 3.10). Так за впливу тривалого 16-годинного фотоперіоду у всіх ізоліній, окрім ізолінії L 80-5879, що має ген *E1* у домінантному стані, вміст моноцукрів збільшувався. Найбільше таке збільшення спостерігалось у ізолінії з *E3* домінантним геном у генотипі (L 63-3117) – приблизно на 45% від показників на фазі розвитку V3. У ізолінії L 80-5879, навпаки, вміст моноцукрів на довгому дні дещо зменшувався впродовж дослід - приблизно на 11% від показників на фазі розвитку V3 (рис. 3.9 і 3.10, А).

Скорочення фотоперіоду призвело до незначних змін у вмісті моноцукрів: зниження його у КДР СОРТУ і ізолінії L 80-5879 (на 13% і 23% від показників на фазі розвитку V3 відповідно), і до підвищення цього показника у НДР ізоліній L 63-3117 і L 71-920 (на 17% і 6% від показників на фазі розвитку V3 відповідно) (рис. 3.9 і 3.10, Б).

У фракції олігоцукрів спостерігалися зворотні зміни за впливу довгого фотоперіоду, тобто у всіх ізоліній, окрім ізолінії L 80-5879, що має ген *E1* у домінантному стані, вміст олігоцукрів знижувався, причому сильніше ніж збільшувався вміст моноцукрів (рис. 3.9 і 3.10, А).

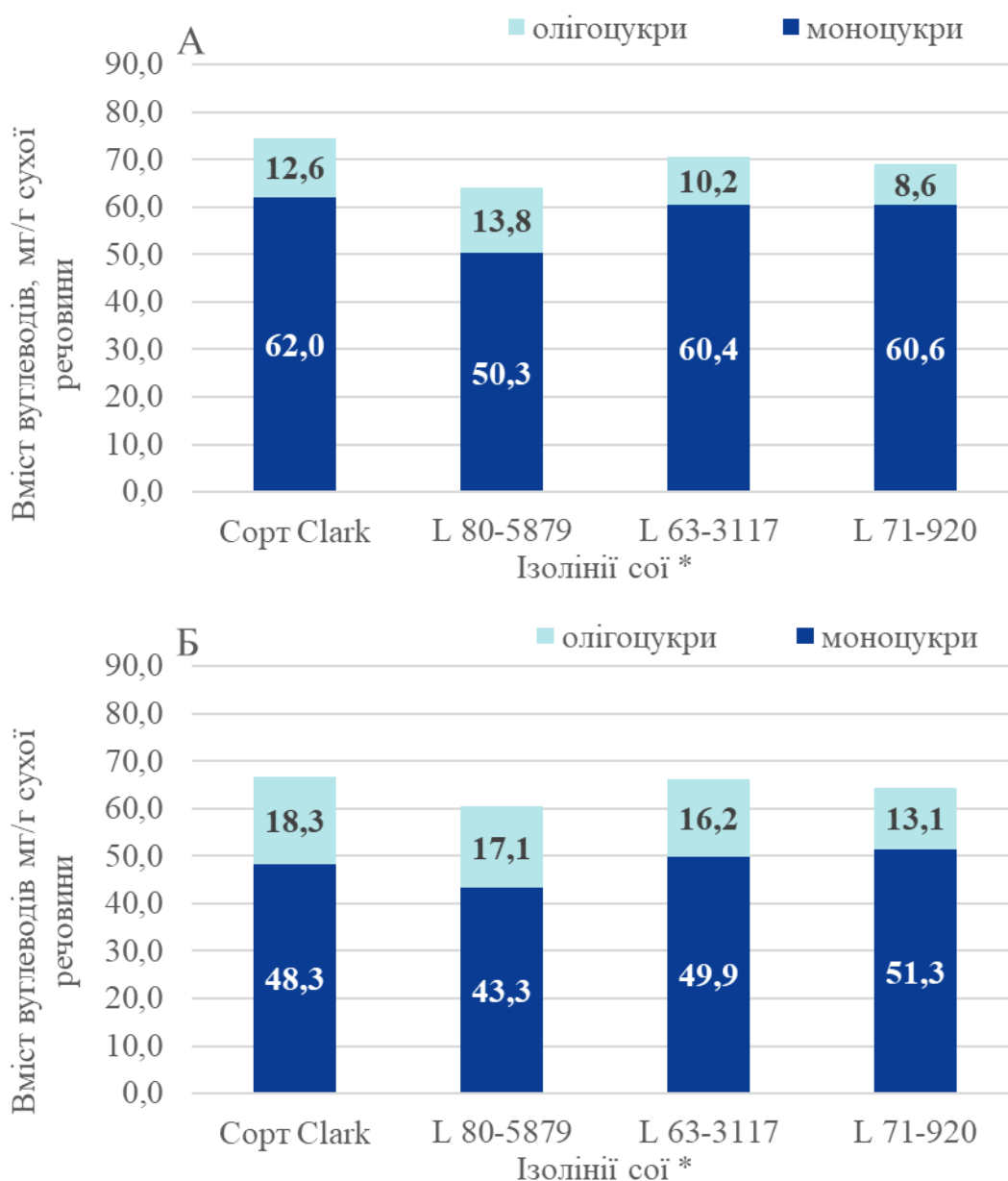


Рис. 3.10. Вміст розчинних неструктурних вуглеводів (моно- та олігоцукрів) в листках ізогенних за генами *E* ліній сої на стадії V5: А – довгий фотоперіод (16 годин), Б – короткий фотоперіод (8 годин).

Примітки: * - сорт Clark (генотип *e1E2E3E4e5E7*), L 80-5879 (генотип *E1e2e3E4e5E7*), L 63-3117 (генотип *e1e2E3E4e5E7*), L 71-920 (генотип *e1e2e3E4e5E7*).

Найбільше таке зменшення вмісту олігоцукрів відбувалося у ізолінії з *E3* домінантним геном у генотипі (L 63-3117) – приблизно на 64% від показників на фазі розвитку V3 (рис. 3.9 і 3.10, А). У Сорту і ізолінії L 71-920 цей показник знижувався відповідно на 55% і 57% від показників на фазі

розвитку V3. У ізолінії L 80-5879, навпаки, вміст олігоцукрів на довгому дні дещо збільшувався впродовж досліду - приблизно на 32% від показників на фазі розвитку V3 (рис. 3.9 і 3.10, А). Аналогічна динаміка цього показника спостерігалася і за скорочення фотоперіоду до 9 годин. Але ступінь зниження вмісту олігоцукрів за вказаних фотоперіодичних умов у всіх ізоліній сої була меншою ніж за впливу довгого фотоперіоду: у ізолінії L 63-3117 це показник знижувався на 42%, у Сорту – на 35% і у ізолінії L 71-920 - на 34% відносно показників на фазі розвитку V3 (рис. 3.9 і 3.10, Б). У ізолінії L 80-5879, навпаки, вміст олігоцукрів на короткому дні підвищувався, як і за довгого, але також менш інтенсивно – на 42% відносно показників на фазі розвитку V3 (рис. 3.9 і 3.10, Б).

В результаті таких змін у вмісті фракцій розчинних неструктурних вуглеводів у фазу розвитку V5 найбільше накопичення і моно- і олігоцукрів, а також їх сумарний вміст, був у рослин Сорту (рис. 3.10, А).

Це, вірогідно, пов'язане із наявністю в її генотипі гену *E2 (GmGla)* у домінантному стані. Саме цей ген приймає участь в регуляції циркадних ритмів і може обумовлювати найбільшу швидкість нето-асиміляції за умов довгого дня. Збільшення NAR може вимагати збільшення швидкості фотосинтезу, що може бути реалізовано шляхом додаткових інвестицій фотосинтантів у фотосинтетичний апарат, що реалізується в основному не за рахунок збільшення маси листків, а за рахунок збільшення їх площі. Це підтверджується тим, що саме у рослин Сорту на ряду з високими показниками NAR (рис. 3.3) та RGR (рис. 3.1) , високий рівень SLA (рис. 3.4) і низький рівень LWR (рис. 3.5) за умов тривалого 16-годинного фотоперіоду.

Дещо нижчий ніж у рослин Сорту, але також досить високий вміст моноцукрів, і більш низький вміст олігоцукрів за впливу довгого фотоперіоду був у двох НДР ізоліній сої L 63-3117 і L 71-920 (рис. 3.10, А).

У ізолінії L 80-5879, що має ген *El* у домінантному стані, за довгого дня був найнижчий серед усіх досліджуваних ліній вміст моноцукрів і, навпаки, найвищий рівень фракції олігоцукрів (рис. 3.10, А).

Скорочення фотоперіоду, вірогідно, призводить до запуску механізмів, що обумовлюють синтез і накопичення фотосинтантів, які не залежать від генів *E*-серії, так як у фазу розвитку V5 сумарних вміст розчинних неструктурних вуглеводів, та їх фракцій (моно- і олігоцукрів) був приблизно однаковий у всіх досліджуваних ліній (рис. 3.10, Б).

Таким чином, підвищення інтенсивності накопичення у листках та відтоку/розподілу серед органів розчинних неструктурних вуглеводів нейтральноденних ізоліній сої за тривалого 16-годинного світлового дня є одним із вагомих факторів, що дозволяє їм підтримувати достатній рівень забезпечення асимілятами процесів, що сприяють скороченню часу переходу до цвітіння у порівнянні із короткоденними лініями.

ВИСНОВКИ

1. Залежно від алельного стану генів фотоперіодичної чутливості (генів E-серії) у генотипі ізоліній сої запускаються різноспрямовані адаптивні механізми до певної тривалості фотоперіоду на рівні анатомо-морфологічних і фізіолого-біохімічних процесів.
2. Домінантний стан генів E2, E3 і E4 обумовлює на довгому дні найвищий рівень фотосинтетичних процесів і, відповідно, нагромадження розчинних вуглеводів, а також хлорофілу. Це мабуть призводить до зростання NAR та RGR на фоні незначних змін у LAR, порівняно із впливом короткого дня.
3. Комбінація доміантних алелей E3 і E4 генів обумовлює найнижчий рівень моноцукрів на фоні достатньо високого рівня олігоцукрів на довгому дні, що можливо пов'язане із інтенсивним утворення транспортних форм цукрів, переважно сахарози. Однак вміст хлорофілів не змінюється, у порівнянні із коротким днем. Це може забезпечити достатньо високий рівень NAR та RGR за умов більш тривалого фотоперіоду, але значне зниження LWR.
4. Рецесивний стан генів e1, e2, e3 обумовлює на довгому дні середні серед усіх досліджуваних ізоліній значення вмісту цукрів і хлорофілу, що може свідчити про достатньо високу фотосинтетичну активність рослин. На фоні найбільш низьких показників NAR та RGR і високих показників LAR та LWR, це може вказувати на те, що асиміляти переважно витрачаються у самих листках.
5. Домінантний ген E1 призводить до інтенсивного нагромадження моноцукрів, але дуже низького рівня олігоцукрів. Можливо, це пов'язано з репресією гену GmFT2a, що бере участь у регуляції транспорту цукрів. Як найсильніший репресор цвітіння сої на довгому дні, він обумовлює низький рівень NAR та RGR і високу LAR, що може вказувати на збільшення лінійних параметрів рослини без ефективного нагромадження сухої маси.

6. Таким чином, отриманні дані доводять, що гени *E*-серії, які детермінують фотоперіодичну чутливість у сої культурної, можуть приймати участь у регуляції росту та розвитку рослин, зміні метаболічного статусу у відповідь на зміну тривалості фотоперіоду.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Авксентьева О. О. та ін. Фізіологія та біохімія рослин: малий практикум: навч.- метод. посіб. Харків : ХНУ ім. В. Н. Каразіна, 2018. 151 с.
2. Заболотний Г. М., Мазур В. А., Циганська О. І., Дідур І. М., Циганський В. І., Панцирева Г. В. Агробіологічні основи вирощування сої та шляхи максимальної реалізації її продуктивності: монографія. Вінниця, 2020. 276 с.
3. Зінченко О.І., Салатенко В.Н., Білоножко М.А. Рослинництво. Київ: Аграрна освіта, 2001. 591 с.
4. Рожков А. О., Огурцов Є.М. Рослинництво: навч. посібник. Харків: Тім Пабліш Груп, 2017. 363 с.
5. Фіненко І. І. Соя – стратегічна культура світового землеробства. Полтава: ПДАА, 2017. 100 с.
6. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Темпи розвитку та ростові процеси у ізогенних за генами ЕЕ ліній сої (*Glycine max* (L.) Merr.) за умов різного фотоперіоду. Вісник Харківського національного університету імені ВН Каразіна. Серія: біологія, 2010. № 11. С. 217-223.
7. Юхно Ю. Ю. Ріст, розвиток та фітогормональний статус ізогенних за Е-генами ліній сої за різного фотоперіоду: дисертація на здоб. наук. ступ. канд. біол. наук: 03.00.12, фізіологія рослин. Харків: ХНУ ім. В. Н. Каразіна, 2021. 185 с.
8. Adole T., Dash J., Rodriguez-Galiano V., Atkinson P. M. Photoperiod controls vegetation phenology across Africa. *Commun. Biol*, 2019. № 2. P. 391.
9. Alabadí D., Oyama T., Yanovsky M. J., Harmon F. G., Más P., Kay S. A. Reciprocal regulation between TOC1 and LHY/CCA1 within the Arabidopsis circadian clock. *Science*, 2001. № 293(5531). P. 880-883.
10. Berns M. C., Nordström K., Cremer F., Tóth R., Hartke M., Simon S., et al. Evening expression of Arabidopsis GIGANTEA is controlled by

combinatorial interactions among evolutionarily conserved regulatory motifs. *Plant Cell*, 2014. № 26(10). P. 3999-4018.

11. Carré I. A. Day-length perception and the photoperiodic regulation of flowering in *Arabidopsis*. *J. Biol. Rhythms*, 2001. № 16(4). P. 415-423.

12. Casal J. J., Fankhauser C., Coupland G., Blazquez M. A. Signalling for developmental plasticity. *Trends Plant Sci*, 2004. № 9(6). P. 309-314.

13. Chow B. Y., Helfer A., Nusinow D. A., Kay S. A. ELF3 recruitment to the PRR9 promoter requires other evening complex members in the *Arabidopsis* circadian clock. *Plant Signal Behav.*, 2012. № 7(2). P. 170-173.

14. Clack T., Mathews S., Sharrock R. A. The phytochrome apoprotein family in *Arabidopsis* is encoded by five genes: the sequences and expression of PHYD and PHYE. *Plant Mol. Biol.*, 1994. № 25(3). P. 413-427.

15. Covington M. F., Panda S., Strayer C. A., Wagner D. R., et al. ELF3 modulates resetting of the circadian clock in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2001. № 13(6) P. 1305-1315.

16. Doyle M. R., Davis S. J., Bastow R. M., McWatters H. G., Kozma-Bognár L., Nagy F., et al. The ELF4 gene controls circadian rhythms and flowering time in *Arabidopsis thaliana*. *Nature*, 2002. № 419(6902). P. 74-77.

17. Esteban R., Barrutia O., Artetxe U. et al. Internal and external factors affecting photosynthetic pigment composition in plants: a meta-analytical approach. *New Phytologist*. 2014. № 206 (1). P. 268-280.

18. Evans J. R., Poorter H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment*, 2001. № 24. P. 755-767.

19. Gendron J. M., Pruneda-Paz J. L., Doherty C. J., Gross A. M., Kang S. E., Kay S. A. *Arabidopsis* circadian clock protein, TOC1, is a DNA-binding transcription factor. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A*, 2012. № 109(8). P. 3167-3172.

20. Gould P. D., Locke J. C., Larue C. et al. The molecular basis of temperature compensation in the Arabidopsis circadian clock. *The Plant Cell Online*, 2006. № 18. P. 1177-1187.
21. Gupta S., Kumawat G., Agrawal N., Tripathi R., Rajesh V., Nataraj V., et al. Photoperiod trait: Insight in molecular mechanism for growth and maturity adaptation of soybean (*Glycine max*) to different latitudes. *Plant Breeding*, 2022. № 141(4). P. 483-500.
22. Hendel-Rahmanim K., Masci T., Vainstein A., Weiss D. Diurnal regulation of scent emission in rose flowers. *Planta*, 2007. № 226(6). P. 1491-1499.
23. Hopkins W. G., Hüner N. P. A. *Introduction to Plant Physiology*. New York: John Wiley & Sons, 2008. 528 p.
24. Huang G., Ma J., Han Y., Chen X., Fu Y. F. Cloning and expression analysis of the soybean CO-like gene GmCOL9. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2011. № 29. P. 352-359.
25. Huang W., Pérez-García P., Pokhilko A. et al. Mapping the core of the Arabidopsis circadian clock defines the network structure of the oscillator. *Science Signaling*, 2012. № 336. P. 75-79.
26. Jackson S. D. Plant responses to photoperiod. *New Phytol*, 2009. № 181(3). P. 517-531.
27. Jiang Y., Han Y., Zhang X. Expression profiles of a CONSTANS homologue GmCOL11 in *Glycine max*. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2011. № 58. P. 928-935.
28. Kamioka M., Takao S., Suzuki T., Taki K., Higashiyam T., Kinoshita T., et al. Direct repression of evening genes by CIRCADIAN CLOCK-ASSOCIATED1 in the Arabidopsis circadian clock. *Plant Cell*, 2016. № 28(3). P. 696-711.
29. 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. № 154. P. 1220-1231.

30. Lichtenthaler H. K., Wellburn A. R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society Transactions*, 1983. № 11(5). P. 591-592.

31. Lin C. Photoreceptors and regulation of flowering time. *Plant Physiol*, 2000. № 123(1). P. 39-50.

32. 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. № 49. P. 773-779 .

33. Matsushita T., Mochizuki N., Nagatani A. Dimers of the N-terminal domain of phytochrome B are functional in the nucleus. *Nature*, 2003. № 424(6948). P. 571-574.

34. Möglich A., Yang X., Ayers R. A., Moffat K. Structure and function of plant photoreceptors. *Annual Review of Plant Biology*, 2010. № 61. P. 21-47.

35. Nagel D. H., Kay S. A. Complexity in the wiring and regulation of plant circadian networks. *Current Biology*, 2012. № 22. P. 648-657.

36. Nohales M. A., Kay S. A. Molecular mechanisms at the core of the plant circadian oscillator. *Nat. Struct. Mol. Biol.*, 2016. № 23(12). P. 1061-1069.

37. Osnato M., Cota I., Nebhnani P., Cereijo U., Pelaz S. Photoperiod control of plant growth: Flowering time genes beyond flowering. *Frontiers in plant science*, 2022. № 12. P. 805635.

38. Pokhilko A., Fernández A. P., Edwards K. D., Southern M. M., Halliday K. J., Millar A. J. The clock gene circuit in *Arabidopsis* includes a repressilator with additional feedback loops. *Mol. Syst. Biol*, 2012. № 8. P. 574.

39. Salomé P. A., Xie Q., McClung C. R. Circadian timekeeping during early *Arabidopsis* development. *Plant Physiology*, 2008. № 147. P. 1110-1125.

40. 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. № 130. P. 377-390.

41. Sarkar D. Photoperiodic inhibition of potato tuberization: an update. *Plant Growth Regul*, 2010. № 62(2). P. 117-125.

42. Schaffer R., Ramsay N., Samach A., Corden S., Putterill J., Carré I. A., et al. The late elongated hypocotyl mutation of *Arabidopsis* disrupts circadian rhythms and the photoperiodic control of flowering. *Cell*, 1998. № 93(7). P. 1219-1229.

43. Singh R. K., Svystun T., AlDahmash B., Jonsson A. M., Bhalerao R. P. Photoperiod- and temperature-mediated control of phenology in trees - a molecular perspective. *New Phytol*, 2017. № 213(2). P. 511-524.

44. Sirtautas R., Samuolienė G., Brazaitytė A., Duchovskis P. Temperature and photoperiod effects on photosynthetic indices of radish (*Raphanus sativus* L.). *Zemdirbyste Agric*, 2001. № 98. P. 57-62.

45. Song Y. H., Shim J. S., Kinmonth-Schultz H. A., Imaizumi T. Photoperiodic flowering: time measurement mechanisms in leaves. *Annu. Rev. Plant Biol*, 2015. № 66. P. 441-464.

46. Srikanth A. Schmid M. Regulation of flowering time: All roads lead to Rome. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2011. № 68. P. 2013-2037.

47. Tasma I. M., Shoemaker R. C. Mapping flowering time gene homologs in soybean and their association with maturity loci. *Crop Science*, 2003. № 43(1). P. 319-328.

48. Thakare D., Kumudini S., Dinkins R. D. The alleles at the E1 locus impact the expression pattern of two soybean FT-like genes shown to induce flowering in *Arabidopsis*. *Planta*, 2011. № 234. P. 933-943.

49. Thomas B. *Encyclopedia of applied plant sciences*. New York: Academic Press, 2016. 1706 p.

50. Valverde F., Mouradov A., Soppe W., Ravenscroft D., Samach A., Coupland G. Photoreceptor regulation of CONSTANS protein in photoperiodic flowering. *Science Signaling*, 2004. № 303. P. 1003-1006.

51. Wang X., Ma L. Unraveling the circadian clock in Arabidopsis. *Plant Signal Behav*, 2013. № 8. e23014.
52. Wang X., Wu F., Xie Q. et al. SKIP is a component of the spliceosome linking alternative splicing and the circadian clock in Arabidopsis. *The Plant Cell Online*, 2012. № 24. P. 3278-3295.
53. 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. № 93(7). P. 1207-1217.
54. Watanabe S., Harada K., Abe J. Genetic and molecular bases of photoperiod responses of flowering in soybean. *Breeding Science*, 2012. № 61. P. 531-543.
55. Zhang Q., Li H., Li R. et al. Association of the circadian rhythmic expression of GmCRY1a with a latitudinal cline in photoperiodic flowering of soybean. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008. № 105. P. 21028-21033.
56. Zhang Z. et al. Above-and belowground dry matter partitioning of four warm-season annual crops sown on different dates in a semiarid region. *Eur. J. Agron.*, 2019. № 109.
57. Zhao C., Takeshima R., Zhu J. et al. 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. № 16(20). P. 1-15.

ABSTRACT

Sah-Cherkashyna Darii. Effects of photoperiodic sensitivity genes (*E*-genes) on assimilation processes in soybean.

The work contains 60 pages, 10 pictures, 1 figure, used sources – 57.

The aim of the study was to investigate the influence of contrasting photoperiodic conditions on the growth processes of isogenic *E* soybean lines.

All experiments used near isogenic by *E* genes lines of soybean (*Glycine max* (L.) Merr) cv. Clark: short-day (SD) lines - cv. Clark (genotype *e1E2E3E4e5E7*), NIL L 80-5879 (genotype *E1e2e3E4e5E7*); and neutral-day (ND) lines – NIL L 63-3117 (genotype *e1e2E3E4e5E7*), NIL L 71-920 (genotype *e1e2e3E4e5E7*).

Research methods - field experiment, morphometric methods for determining assimilation indices, biochemical methods for determining carbohydrates and chlorophyll, statistical methods.

The paper presents the results of the study of assimilation indicators that characterize the growth processes and accumulation of dry biomass, as well as the content of chlorophylls and soluble non-structural carbohydrates in the leaves of isogenic soybean gene lines at different photoperiod lengths. It has been shown that the presence of dominant alleles *E2*, *E3* and *E4* genes in the genotype causes the highest level of photosynthetic processes and, accordingly, the accumulation of sugars and chlorophylls on a long day. This results in an increase of net assimilation rate (NAR) and relative growth rate (RGR) against the minor changes in leaf area ratio (LAR), compared to short day conditions. It has been found that the combination of dominant *E3* and *E4* genes in the genotype causes the lowest level of monosaccharides against of a sufficiently high level of oligosaccharides, which may be associated with the intensive formation of transport forms of sugars, mainly sucrose. A longer photoperiod didn't affect the chlorophyll content compared to those at short day conditions. This, in turn, can provide a sufficiently high level of NAR and RGR at long day, against of a significant decrease in LWR. The presence of only dominant *E4* gene in the genotype with recessive alleles of

the *e1-e3* genes leads to the formation of an average sugar, which indicates a sufficiently high photosynthetic activity of plants under long day conditions. However, this data and the lowest values of NAR and RGR and high LAR and LWR may indicate that in soybean NIL containing a combination of alleles *e1e2e3E4*, photosynthates are mainly invested in the leaves themselves for the construction of the leaf blade. It was determined that the presence of dominant *E1* gene in the genotype leads to intensive accumulation of monosaccharides, but a very low level of oligosaccharides. This may be due to the repression of the *GmFT2a* gene, which is involved in the regulation of sugar transport. As the strongest repressor of soybean transition to flowering long-day conditions, the dominant *E1* gene also have caused a sufficiently low level of NAR and RGR and a high level of LAR, which may increase the linear parameters of the plant without effective accumulation of dry mass. It is assumed that, depending on the allelic state of the *E* genes in the soybean isolines genotype, multidirectional adaptation mechanisms are triggered for a certain duration of the photoperiod, which affect the nature of anatomical-morphological and physiological-biochemical processes.

Key words: near isogenic lines, soybean (*Glycine max* (L.) Merr.), photoperiod, assimilation indices, chlorophylls, monosaccharides, oligosaccharides