

УДК: 633.34:581.1.1.035.2

Темпи розвитку та ростові процеси у ізогенних за генами *EE* ліній сої (*Glycine max* (L.) Merr.) за умов різного фотоперіоду Ю.Ю.Юхно, В.В.Жмурко

Харківській національній університет імені В.Н.Каразіна (Харків, Україна)
Julia.Yu.Yuhno@univer.kharkov.ua, Vasily.V.Zhmurko@univer.kharkov.ua

Досліджували темпи розвитку та динаміку ростових процесів у рослин ізогенних за генами *EE* ліній сої (*Glycine max* (L.) Merr.) сорту Clark за впливу короткого 9-годинного фотоперіоду та природного довгого. Фотоперіодична чутливість (ступінь скорочення тривалості вегетативної фази в умовах короткого дня) та ростові процеси на вегетативній фазі детермінуються у ізогенних ліній сої домінантним і/або рецесивним станом *E*-генів. Найвищі ці показники у ліній з домінантними *E1* та *E3* локусами (*E1E2E3*, *E1e2e3* та *e1e2E3*), а найнижчі – з *E2* та усіма рецесивними локусами (*e1E2e3* та *e1e2e3*). Вірогідно, така детермінація опосередкована участю *E*-генів у регуляції біосинтетичних процесів шляхом зміни перерозподілу пластичних та енергетичних матеріалів на ростові та морфогенетичні процеси.

Ключові слова: соя (*Glycine max* (L.) Merr.), ізогенні лінії, *E*-локуси, фотоперіод, ріст, розвиток.

Темпы развития и ростовые процессы у изогенных по генам *EE* линий сои (*Glycine max* (L.) Merr.) в условиях разного фотопериода Ю.Ю.Юхно, В.В.Жмурко

Исследовали темпы развития и динамику роста у растений изогенных по генам *EE* линий сои (*Glycine max* (L.) Merr.) сорта Clark под влиянием короткого 9-часового и природного длинного фотопериода. Фотопериодическая чувствительность (степень сокращения вегетативной фазы в условиях короткого дня) и ростовые процессы на вегетативной фазе детерминируются у изогенных линий сои доминантным и/или рецессивным состоянием *E*-генов. Самые высокие эти показатели у линий с доминантными *E1* и *E3* локусами (*E1E2E3*, *E1e2e3* и *e1e2E3*), а самые низкие – с *E2* и всеми рецессивными *E*-локусами (*e1E2e3* и *e1e2e3*). Возможно, такая детерминация опосредована участием *E*-генов в регуляции биосинтетических процессов путем изменения перераспределения пластических и энергетических веществ на ростовые и морфогенетические процессы.

Ключевые слова: соя (*Glycine max* (L.) Merr.), изогенные линии, *E*-локусы, фотопериод, рост, развитие.

The rates of development and the growth processes of soybean isogenic *EE* lines under different day-length conditions Yu.Yu.Yuhno, V.V.Zhmurko

The rates of development and growth dynamics of soybean isogenic *EE* lines (*Glycine max* (L.) Merr., cv. Clark) were investigated under short 9-h day-length and natural long day. Photoperiodic sensitivity (a degree of the vegetative stages shortening under short day-length condition) and the vegetative growth processes are determined by dominant and/or recessive alleles of *E* loci. The lines with dominant *E1* and *E3* loci (*E1E2E3*, *E1e2e3* and *e1e2E3*) had the highest rates, and the lines with dominant *E2* and all recessive *E* loci (*e1E2e3* and *e1e2e3*) had the least ones. We propose these effects are mediately determined by *E* loci through biosynthetic process control that results in a reallocation of the structural and energy metabolites between the growth and morphogenetic processes.

Key words: soybean (*Glycine max* (L.) Merr.), isogenic lines, *E* loci, photoperiod, growth, development.

Вступ

Вегетаційний період рослин сої складається з вегетативної (*Ve* – *R1*) та генеративної (*R1* – *R8*) фаз онтогенезу. Тривалість вегетативної фази – час між сходами та початком цвітіння – визначає рівень (швидкість) формування та розміри вегетативної маси рослин, які у кінцевому рахунку визначають урожайність рослин (Wang et al., 1998; Давиденко та ін., 2004). Одним з факторів навколишнього середовища, що найбільше впливають на швидкість протікання вегетативної фази та перехід до генеративної фази, є фотоперіод (Goudriaan, Laar, 1994; Цыбулько, 1998).

Сою відносять до рослин короткого дня, бо вона походить із Східноазіатського центру походження культурних рослин (Лещенко, 1986). У літературі є значний обсяг даних про вплив

фотоперіоду на тривалість вегетації та продуктивність різних сортів сої. Однак переважна більшість досліджень була спрямована на вивчення процесів, які відбуваються впродовж цвітіння (Han, Wang, 1995) і пов'язаних з формуванням врожаю (Zhang, Du, 1999). Основною метою цих досліджень було виділення генотипів зі слабкою реакцією на фотоперіод для створення адаптивних до цього фактору сортів. Однак фізіологічні аспекти зв'язку тривалості фази сходо-цвітіння та процесу формування структурної біомаси рослин сої за різного фотоперіоду досліджені недостатньо.

Для вивчення цього питання зручною моделлю можуть бути майже ізогенні лінії (near isogenic lines), які повної мірою відповідають правилу єдиної відмінності та мають мінімальні розбіжності у генотипі тільки за генами, що детермінують певну ознаку (Коваль, Шаманин, 1999). Нині у сої ідентифіковані 7 локусів (*E*-гени), які контролюють тривалість фаз сходо-цвітіння та цвітіння-дозрівання: *E1/e1* і *E2/e2* (Bernard, 1971), *E3/e3* (Buzzell, 1971), *E4/e4* (Buzzell, Voldeng, 1980), *E5/e5* (McBlain, Bernard, 1987), *E7/e7* (Cober, Voldeng, 2001) і *e6* (Destro et al., 2001). Вважають, що домінуючі алелі контролюють тривалість цих фаз, сприймаючи («розпізнаючи») неіндуктивний фотоперіод, і тому можуть бути названі фотоперіодично чутливими алелями або генами фотоперіодичної чутливості (Uradhyay et al., 1994; Cober et al., 1996). Нечутливість, або слабка чутливість до тривалості фотоперіоду обумовлюється або одним, або декількома рецесивними генами (Чекалин и др., http://www.agromage.com/stat_id.php?id=488).

Ефекти цих локусів на тривалість фаз онтогенезу достатньо детально досліджені. Разом з тим, ще не з'ясований можливий вплив стану цих генів (*E/e*) на перебіг ростових процесів у сої на вегетативній фазі онтогенезу за різного фотоперіоду.

Виходячи з вище викладеного, метою наших досліджень було вивчення зв'язку стану окремих *E*-локусів з темпами росту і розвитку рослин сої за різного фотоперіоду.

Методика

Матеріалом для досліджень слугували лінії сої (*Glycine max* (L.) Merr.) сорту Clark, ізогенні за *E*-генами, люб'язно надані Національним центром генетичних ресурсів рослин України. Ці лінії відрізняються за фотоперіодичною чутливістю, що залежить від стану локусів *E*-генів: *E1/e1*, *E2/e2* і *E3/e3* (Tasma, Shoemaker, 2003). Використані нами лінії з генотипами – *E1E2E3*, *E1e2e3* – є короткоденними (КД), а з генотипами – *e1e2e3*, *e1E2e3* і *e1e2E3* – фотоперіодично нейтральними (ФПН).

Рослини вирощували у польових умовах на експериментальній ділянці кафедри фізіології та біохімії рослин Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна протягом вегетаційних періодів 2006–2009 років. Сіяли вручну на ділянках площею 1 м² у чотириразовій повторності. Після сходів на стадії третього справжнього листка частину дослідних рослин піддавали впливу штучно створеного короткого фотоперіоду (9 годин), а іншу частину продовжували вирощувати в умовах природного довгого дня (16 годин). Короткий фотоперіод створювали, затемнюючи рослини світлонепроникними камерами з 17 до 8 години.

У ході експерименту проводили фенологічні спостереження: відзначали дату посіву, сходів і цвітіння. За цими даними визначали швидкість переходу рослин до цвітіння за різних фотоперіодичних умов. Вимірювали висоту рослин, кількість листків і суху масу в день початку фотоперіодичного впливу, а також через 7 та 14 днів в процесі впливу.

Закономірності у зміні темпів розвитку і ростових процесів у роки досліджень були подібними, тому у статті представлені середні дані за 2006–2009 роки. Результати оброблені статистично. В таблицях наведені середні арифметичні та їх стандартні похибки.

Результати та обговорення

Результати досліджень темпів розвитку ізогенних за *E*-генами ліній сої наведені у табл. 1. Відомо, що соя за своїм походженням належить до рослин короткого дня. Тому за умов найбільш сприятливого короткого (9-годинного) фотоперіоду усі лінії, незалежно від генотипу, переходили до цвітіння у середньому через 46 діб після сходів. Раніше за всіх цвітіння починалось у лінії з усіма домінуючими алелями *E*-локусів.

За довгого фотоперіоду, який є неіндуктивним для короткоденних рослин, спостерігалася різниця між ізогенними лініями за тривалістю вегетативної фази (*Ve* – *R1*). Лінії з домінуючими алелями *E*-генів зацвітали пізніше за умов 16-годинного фотоперіоду, ніж за короткого. При цьому ступінь чутливості, яка характеризується подовженням вегетативної фази, залежав від того, який з наявних у генотипі *E*-локусів був домінуючим. Найбільш чутливою серед усіх ліній виявилась лінія *E1e2e3*, у якої на довгому дні перехід у фазу цвітіння відбувався на 15–19 днів пізніше, ніж на

короткому дні. Лінія з усіма домінантними алелями (*E1E2E3*) теж достатньо чутлива до подовження фотоперіоду і зацвітала у середньому на 12 днів пізніше на довгому дні, ніж на короткому.

Таблиця 1.
Темпи розвитку ізогенних ліній сої сорту Clark за різної тривалості фотоперіоду, середнє за 2006–2009 роки

Генотип лінії	Сходи – цвітіння, дні за фотоперіоду		Фотоперіодична реакція
	16 годин	9 годин	
<i>E1E2E3</i>	53,0 ± 0,2	41,1 ± 0,4	Короткоденна
<i>E1e2e3</i>	62,5 ± 0,4	48,0 ± 0,2	Короткоденна
<i>e1e2E3</i>	50,0 ± 0,4	47,5 ± 0,6	Нейтральна
<i>e1E2e3</i>	47,3 ± 0,5	45,2 ± 0,1	-//-
<i>e1e2e3</i>	45,8 ± 0,3	45,0 ± 0,1	-//-

Набагато меншою чутливістю до фотоперіоду характеризувалися лінії з домінантними *E2* (*e1E2e3*) та *E3* (*e1e2E3*) алелями, у яких вегетативна фаза подовжувалася за довгого дня всього на 2–3 доби, у порівнянні з тривалістю на короткому фотоперіоді. Найменш чутливою до скорочення тривалості дня виявилася лінія з усіма рецесивними алелями *E*-генів – *e1e2e3*, цвітіння якої за довгого дня відбувалось у ті ж строки, що і за короткого (різниця в середньому 0–1 доба).

Таким чином, генотипи з домінантним *E1* алелем є найбільш чутливими до фотоперіоду, а з *E2* та *E3* алелями – найменш чутливі. Отримані нами дані співпадають з літературними стосовно впливу окремих *E*-локусів на тривалість вегетативної фази, підтверджуючи, що в умовах тривалого фотоперіоду (16 годин) *E1*, у порівнянні з *e1* алелем, затримує цвітіння приблизно на 16–23 доби (Bernard, 1971; McBlain et al., 1987; Cober et al., 1996), при цьому не впливаючи на тривалість генеративної фази; *E2* подовжує вегетативну фазу, у порівнянні з *e2* алелем, на 6–13 діб (Bernard, 1971; McBlain et al., 1987); *E3*, у порівнянні з *e3*, затримує цвітіння на 4–5 доби (McBlain et al., 1987; Cober et al., 1996). При цьому нечутливість до тривалості дня обумовлюється у окремих лініях усіма рецесивними генами, у інших – декількома, іноді навіть одним.

Генетичний контроль *E*-генами темпів розвитку – швидкість переходу ізогенних ліній до генеративної фази, вірогідно, може реалізуватись опосередковано, через участь цих генів у детермінації біосинтетичних процесів. Про такі фізіологічні ефекти *E*-генів можна судити за інтегральними показниками, а саме за зміною характеру ростових процесів в умовах різного фотоперіоду.

Визначення динаміки висоти рослин, кількості листків та маси сухої речовини у досліджуваних ліній виявило загальні закономірності у ростових процесах, які не залежали від тривалості фотоперіоду та генотипу ліній за *E*-локусами. В умовах як довгого, так і короткого фотоперіоду у всіх ліній протягом досліду (14 діб) відбувалося збільшення висоти рослин і кількості листків на рослині (табл. 2), а також зростала маса сухої речовини (табл. 3). У цьому проявляється загальновідома закономірність онтогенетичних змін ростових процесів у рослин на етапі вегетативної фази (Цыбулько, 1998).

Разом з тим, одержані результати свідчать про істотний вплив короткого фотоперіоду на ростові процеси. При цьому характер змін був односпрямований у всіх ліній, незалежно від стану в генотипі *E*-локусів. Він проявлявся у тому, що висота рослин і кількість листків на рослині (табл. 2), а також суха маса надземної частини рослин (табл. 3) в умовах короткого дня були меншими, ніж в умовах довгого природного дня. Аналіз динаміки зміни цих показників показав, що в умовах довгого дня ростові процеси відбуваються інтенсивніше у всіх ліній, незалежно від генотипу. На нашу думку, це пов'язане з більшою тривалістю фотосинтезу в умовах довгого дня, ніж короткого, що зумовлює більше забезпечення біосинтетичних процесів необхідним пластичним матеріалом та енергією на довгому дні.

Зіставлення характеру ростових процесів у досліджуваних ліній за різного фотоперіоду показало, що вони істотно залежать від їх генотипу і фотоперіодичної реакції. Так, у ФПН ліній зниження показників висоти рослин, кількості листків та маси сухої речовини під впливом короткого дня виражено менше, ніж у КД ліній. Особливо це проявлялося у *e1E2e3* лінії, морфометричні показники якої за довгого і короткого фотоперіоду майже не відрізнялися. Це дає підставу припустити, що біосинтетичні процеси (у наших дослідах – особливості росту рослин), а також швидкість переходу до генеративної фази у КД ліній (*E1E2E3*, *E1e2e3*) перебувають під більш жорстким генетичним контролем, ніж у ФПН ліній, особливо у лінії з *E2* алелем.

Таблиця 2.

Зміна висоти і кількості листків у рослин ізогенних за *E*-генами ліній сої сорту Clark під впливом короткого фотоперіоду, середнє за 2006–2009 роки

Фото-період, години	Висота рослин (см) за період, днів				Кількість листків (шт.) за період, днів			
	0*	7	14	приріст, %	0*	7	14	приріст, %
Короткоденна лінія – генотип <i>E1E2E3</i>								
16**	18,0 ± 0,4	24,8 ± 0,9	33,6 ± 1,4	86,7	3,2 ± 0,01	4,7 ± 0,10	5,9 ± 0,16	84,4
9	18,0 ± 0,4	23,2 ± 0,8	27,7 ± 0,6	53,9	3,2 ± 0,01	3,6 ± 0,15	4,7 ± 0,18	46,9
Короткоденна лінія – генотип <i>E1e2e3</i>								
16**	17,9 ± 0,8	29,1 ± 0,9	36,5 ± 1,2	103,9	3,4 ± 0,16	5,0 ± 0,20	6,8 ± 0,20	100,0
9	17,9 ± 0,8	24,5 ± 0,9	32,5 ± 1,2	81,6	3,4 ± 0,16	4,3 ± 0,18	5,8 ± 0,20	70,6
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1E2e3</i>								
16**	18,3 ± 0,7	24,3 ± 0,5	32,4 ± 0,8	77,0	3,3 ± 0,05	4,5 ± 0,17	5,4 ± 0,14	63,6
9	18,3 ± 0,7	22,7 ± 0,6	31,4 ± 0,4	71,6	3,3 ± 0,05	4,3 ± 0,18	5,2 ± 0,11	57,6
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2E3</i>								
16**	20,2 ± 0,6	28,1 ± 0,9	39,2 ± 0,9	94,1	3,5 ± 0,04	5,1 ± 0,15	6,7 ± 0,16	91,4
9	20,2 ± 0,6	25,6 ± 0,9	33,9 ± 1,0	67,8	3,5 ± 0,04	4,5 ± 0,17	5,9 ± 0,16	68,6
Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2e3</i>								
16**	20,7 ± 0,6	27,2 ± 0,5	37,1 ± 0,9	79,2	4,0 ± 0,05	4,9 ± 0,09	6,3 ± 0,15	57,5
9	20,7 ± 0,6	25,7 ± 0,4	33,5 ± 0,6	61,8	4,0 ± 0,05	4,5 ± 0,10	6,1 ± 0,11	52,5

Примітки: * – до початку скорочення фотоперіоду; ** – природний день.

Виявлені також онтогенетичні зміни в ході ростових процесів у досліджуваних ліній. Протягом досліду (14 днів) в усіх ліній збільшувалися висота рослин та число листків, як за умов довгого дня, так і за умов короткого дня (табл. 2), при цьому за період 7–14 більше, ніж за період 0–7 днів. Однак таке збільшення за умов довгого фотоперіоду було більш значимим, ніж за короткого, особливо у ліній *E1e2e3* та *e1e2E3* – приблизно на 92–104 % відносно початкового рівня даних показників. Трохи нижчими показники були у лінії *E1E2E3* – приблизно 87%, а найнижчими у *e1E2e3* та *e1e2e3* ліній – 57–79 % відносно початкового рівня.

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

Таким чином, скорочення фотоперіоду призводить до інгібування приросту висоти та кількості листків у рослин ізогенних ліній з короткоденною реакцією на фотоперіод. В той час як ФПН лінії майже не реагують на нього. Однак серед ФПН ліній виключенням є лінія *e1e2E3*, у якої, незважаючи на нечутливість до зміни тривалості фотоперіоду, динаміка даних показників має подібну до короткоденних ліній закономірність. Це, можливо, пов'язане з наявністю *E3* алеля у генотипі, який, як і *E1* алель, вірогідно зчеплений з геном високорослості *S* (Вишнякова, Сеферова, 2005).

Результати визначення динаміки сухої маси рослин ізогенних ліній сої різної фотоперіодичної чутливості показали, що за початковим рівнем цього показника досліджувані лінії практично не відрізнялися (табл. 3).

Аналіз результатів показав, що зміна сухої маси рослин пов'язана з генотипом ліній, особливо такий зв'язок проявляється в умовах короткого фотоперіоду. Так, суха маса рослин усіх ліній на довгому дні як за перші 7 днів (0–7), так і за період 7–14 днів збільшувалась у середньому на 1–1,1 г. Відносно початкового рівня найбільшим приростом сухої маси рослин за час досліду характеризувалися лінії з *E1*, *E3* та з усіма домінуючими алелями *E*-локусів у генотипі. Відповідно приріст маси склав 177%, 167% та 146% від початкового рівня. Найменший приріст сухої маси був у лінії з усіма рецесивними алелями *E*-локусів – *e1e2e3* (116%). На короткому дні суха маса рослин КД ліній за весь період впливу практично не змінювалася. До 14 дня цей показник збільшився в середньому всього на 0,6 г, що складає приблизно 52% від початкового рівня цього показника. У ФПН

ліній короткий день менш впливав на характер зміни сухої маси рослин, тому вона зростала значно більше, ніж у КД ліній, приблизно на 90–122 % від початкового рівня.

Таблиця 3.
Динаміка формування структурної біомаси у рослин ізогенних за E-генами ліній сої сорту Clark за різного фотоперіоду, середнє за 2006–2009 роки

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

Примітки: * – до початку скорочення фотоперіоду; ** – природний день.

Таким чином, одержані результати дають підставу зробити висновок, що за чутливістю до зміни тривалості фотоперіоду генотипи з *E1* алелем є найбільш чутливими (у наших дослідках генотипи *E1E2E3* та *E1e2e3*), а з *E2* (*e1E2e3*) та *E3* (*e1e2E3*) алелями – найменш чутливі; рослини з рецесивним за *E*-генами генотипом (*e1e2e3*) практично нечутливі до зміни тривалості фотоперіоду.

Протягом досліджу у всіх ліній зростали висота, число листків і суха маса рослин, незалежно від довжини дня. Однак, у КД ліній сої (*E1E2E3* та *E1e2e3*) під впливом скорочення тривалості фотоперіоду спостерігалось значне зниження рівня всіх показників (табл. 4), які характеризують ростові процеси, у порівнянні з довгим днем.

Таблиця 4.
Зниження рівня показників ростових процесів у ізогенних за E-генами ліній сої сорту Clark під впливом короткого фотоперіоду, % до рівня показників на природному довгому дні *

Генотип лінії	Фотоперіодична реакція	Висота рослин	Кількість листків	Суша маса рослин
<i>E1E2E3</i>	Короткоденна	62,18	55,56	40,11
<i>E1e2e3</i>	Короткоденна	78,49	70,59	25,78
<i>e1E2e3</i>	Нейтральна	92,91	90,48	90,06
<i>e1e2E3</i>	-//-	72,11	75,00	63,60
<i>e1e2e3</i>	-//-	78,05	91,30	60,11

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

Отже, за рівнем зниження показників ростових процесів у ізогенних за *E*-генами ліній сої під впливом короткого фотоперіоду ці лінії можна розташувати наступним чином: *E1E2E3* > *E1e2e3* > *e1E2E3* > *e1e2e3* > *e1E2e3*.

Отримані нами результати можна пояснити з огляду на літературні дані про співвідношення вегетативного росту й швидкості розвитку рослин, а також тим, що ріст і розвиток скоординовані в часі та просторі. Ця координація модифікується фотоперіодичними умовами. Показано, що у рослин за довгого дня ростові процеси йдуть більш інтенсивно й формується більша вегетативна маса, ніж за короткого дня. При цьому, у короткоденних рослин прискорений розвиток у сприятливих фотоперіодичних умовах збігається з уповільненням ростових процесів, а в несприятливих – з досить

інтенсивним ростом і нагромадженням структурної біомаси. Отже, уповільнення розвитку короткоденних ліній в умовах довгого дня супроводжується посиленням ростових процесів. У фотоперіодично нейтральних ліній за однакової швидкості розвитку на довгому й короткому дні ростові процеси за цих умов істотно не змінюються.

Наші дані показали, що досліджені лінії розрізнялися за ступенем (рівнем) вповільнення ростових процесів під впливом короткого фотоперіоду залежно від генотипу за *E*-генами (табл. 4). Причиною цього може бути різний характер використання асимілятів у синтезі структурної біомаси. Показано, що при розподілі асимілятів у донорно-акцепторній системі рослини репродуктивний і вегетативний ріст конкурують один з одним, тобто інтенсифікація одного відбувається за рахунок відволікання потоків асимілятів від іншого (Киризий, 2004). Оскільки для забезпечення цих процесів необхідні продукти асиміляції, то можна припустити, що однією із причин уповільнення розвитку у рослин *E1E2E3* і *E1e2e3* ліній (короткоденні) в умовах довгого дня є використання цих продуктів переважно на вегетативний ріст, а не на процеси морфогенезу. А за умов короткого фотоперіоду, навпаки, основні ресурси направлені на перехід до генеративного розвитку, а не на ріст та нагромадження біомаси рослин. У *e1e2E3*, *e1E2e3* і *e1e2e3* ліній (фотоперіодично нейтральні), імовірно, як на довгому, так і на короткому дні асиміляти витрачаються рівною мірою на протікання обох цих процесів, що не призводить до вповільнення їхнього розвитку при зміні фотоперіоду.

Таким чином, досліджені ізогенні лінії з різним станом локусів *E*-генів (домінантний/рецесивний) різняться за ступенем скорочення тривалості вегетативної фази в умовах короткого дня, тобто різняться за фотоперіодичною чутливістю. Найвища вона у ліній з доміантними *E1* та *E3* локусами, а найнижча – з *E2* та усіма рецесивними локусами.

Отже, фотоперіодична чутливість та ростові процеси на вегетативній фазі детермінуються у ізогенних ліній сої доміантним і/або рецесивним станом *E*-генів. Вірогідно, що детермінація опосередкована участю цих генів у регуляції біосинтетичних процесів шляхом зміни перерозподілу пластичних та енергетичних матеріалів (асимілятів) на ростові та морфогенетичні процеси.

Список літератури

- Вишнякова М.А., Сеферова И.В. Соя // Идентифицированный генофонд растений и селекция. – СПб., 2005. [Электронный документ]. (<http://www.vir.nw.ru/glycine/glycine1.html>)
- Давиденко О.Г., Жмурко В.В., Голоєнко Д.В. та ін. Прояв фотоперіодичної реакції у ранньостиглих сортів сої // Селекція і насінництво. – 2004. – Вип.88. – С. 151–162.
- Киризий Д.А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. – К.: Логос, 2004. – 192с.
- Коваль С.Ф., Шаманин В.П. Растения в опыте. – Омск, 1999. – 204с.
- Лещенко А.К. Культура сои. – К.: Наукова думка, 1978. – 236с.
- Цыбулько В.С. Метаболические закономерности фотопериодической реакции растений. – Киев: Аграрна наука, 1998. – 182с.
- Чекалин Н.М., Тищенко В.Н., Баташова М.Е. Селекция и генетика отдельных культур. [Электронный документ]. (http://www.agromage.com/stat_id.php?id=488)
- Bernard R.L. Two major genes for time of flowering and maturity in soybeans // Crop Sci. – 1971. – Vol.11. – P. 242–244.
- Buzzell R.I. Inheritance of a soybean flowering response to fluorescent-daylength conditions // Can. J. Genet. Cytol. – 1971. – Vol.13. – P. 703–707.
- Buzzell R.I., Voldeng H.D. Inheritance of insensitivity to long daylength // Soybean Genet. Newsl. – 1980. – Vol.7. – P. 26–29.
- Cober E.R., Tanner J.W., Voldeng H.D. Genetic control of photoperiod response in early-maturing, near-isogenic soybean lines // Crop Sci. – 1996. – Vol.36. – P. 601–605.
- Cober E.R., Voldeng H.D. A new soybean maturity and photoperiod-sensitivity locus linked to E1 and T // Crop Sci. – 2001. – Vol.41. – P. 698–701.
- Destro D., Carpentieri-Pipolo V., Kiihl R.A.S., Almeida L.A. Photoperiodism and genetic control of the long juvenile period control in soybean // Crop breeding and applied biotechnology. – 2001. – Vol.1. – P. 72–92.
- Goudriaan J., van Laar H.H. Modeling potential crop growth processes: Textbook with exercises. – Dordrecht, Kluwer Academic Press, 1994. – 238p.
- Han T.F., Wang J.L. Studies on the post-flowering photoperiodic responses in soybean // Acta Botanica Sinica. – 1995. – Vol.37. – P. 863–869.
- McBlain B.A., Bernard R.L. A new gene affecting the time of flowering and maturity in soybeans // J. Hered. – 1987. – Vol.78. – P. 160–162.

-
- McBlain B.A., Hesketh J.D., Bernard R.L. Genetic effects on reproductive phenology in soybean isolines differing in maturity genes // *Can. J. Plant Sci.* – 1987. – Vol.67. – P. 105–116.
- Tasma I.M., Shoemaker R.C. Mapping flowering time gene homologs in soybean and their association with maturity (E) loci // *Crop Science.* – 2003. – Vol.43. – P. 319–328.
- Upadhyay A.P., Ellis R.H., Summerfield R.J. et al. Characterization of photothermal flowering responses in maturity isolines of soybean [*Glycine max* (L.) Merrill] cv. Clark // *Ann. Bot.* – 1994. – Vol.74. – P. 87–96.
- Wang Z., Reddy V.R., Acock M.C. Testing for early photoperiod insensitivity in soybean // *Agronomy Journal.* – 1998. – Vol.90. – P. 389–392.
- Zhang G., Du W. The effects of daylength on the growth of soybean and the creation of wide-adaptation germplasm // *Soybean Genetics Newsletter.* – 1999. – Vol.26. [Online journal]. (<http://www.soygenetics.org/previewArticle.php?autolD=15&view=long>)

Представлено: Р.Л.Богуславським / Presented by: R.L.Boguslavsky

Рекомендовано до друку: Є.Е.Перським / Recommended for publishing by: Ye.E.Persky

Подано до редакції / Received: 18.05.2010.

© Ю.Ю.Юхно, В.В.Жмурко, 2010
© Yu.Yu.Yuhno, V.V.Zhmurko, 2010