

## ... БІОТЕХНОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ РЕГУЛЯЦІЇ РОСТУ ТА РОЗВИТКУ РОСЛИН ... BIOTECHNOLOGICAL ASPECTS OF PLANT GROWTH AND DEVELOPMENT CONTROL ...

УДК: 581.143.6:633.34

### Фотоперіодическая реакция и каллусогенез изогенных по *E*-генам линий сои культурной

М.С. Васильченко, О.А. Авксентьева, В.В. Жмурко

Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина (Харьков, Украина)  
avksentyeva@univer.kharkov.ua

В работе представлены результаты исследования процессов каллусогенеза восьми изогенных по *E*-генам линий сои *Glycine max* (L.) Merr. с различной фотоперіодической реакцией. Показано, что все линии успешно вводятся в культуру *in vitro*, но различаются по скорости формирования первичных каллусов. Изолинии с короткодневной реакцией характеризуются более быстрыми темпами первичного каллусогенеза и максимальными показателями ростового индекса (PI), по сравнению с фотоперіодически нейтральными линиями. Изменения PI при субкультивировании коррелируют с показателями оводнённости каллусов. Обсуждается связь фотоперіодической реакции изолиний *in vivo*, детерминированной генотипом, с особенностями ростовой реакции каллусов *in vitro*.

**Ключевые слова:** соя культурная (*Glycine max* (L.) Merr.), фотоперіодическая реакция, изогенные линии, *E*-гены, каллусогенез, ростовой индекс (PI), оводнённость.

### Фотоперіодична реакція та калусогенез ізогенних за *E*-генами ліній сої культурної

М.С. Васильченко, О.О. Авксентьєва, В.В. Жмурко

У роботі представлені результати дослідження процесів калусогенезу восьми ізогенних за *E*-генами ліній сої *Glycine max* (L.) Merr., що різняться за фотоперіодичною реакцією. Показано, що усі лінії ефективно вводяться в культуру *in vitro*, але різняться за швидкістю формування первинних калусів. Ізолінії із короткоденною реакцією характеризуються більш швидкими темпами первинного калусогенезу та максимальними показниками PI у порівнянні з фотоперіодично нейтральними лініями. Зміни PI за субкультивування корелюють з оводненістю калусів. Обговорюються зв'язок фотоперіодичної реакції ізоліній *in vivo*, що детермінується генотипом, з особливостями ростової реакції калусів *in vitro*.

**Ключові слова:** соя культурна (*Glycine max* (L.) Merr.), фотоперіодична реакція, ізогенні лінії, *E*-гени, калусогенез, ростовий індекс (PI), оводненість.

### Photoperiodic response and callus formation of the isogenic *E*-genes soybean lines

M.S. Vasilchenko, O.A. Avksentyeva, V.V. Zhmurko

The paper presents the investigation results of callus formation processes of the eight isogenic from *E*-genes soybean *Glycine max* (L.) Merr. lines with different photoperiodic response. It is shown that all the lines are successfully introduced to the *in vitro* culture, but differ on the rate of primary callus formation. The isolines with short-day reaction are characterized by a faster rate of primary callus formation and the highest values of growth index (GI) compared with photoperiodic neutral lines. The GI changes during subculturing correlate with indicators of calli wateriness. It is discussed the interrelation photoperiodic response of isolines *in vivo* that is determined by the genotype features of the callus growth response *in vitro*.

**Key words:** soybean (*Glycine max* (L.) Merr.), photoperiodic response, isogenic lines, *E*-genes, callus formation, growth index (GI), wateriness.

## Введение

Соя культурная (*Glycine max* (L.) Merril) – это растение из семейства бобовых, которое широко возделывают в мире для производства продуктов питания, сырья для химической, парфюмерной и фармацевтической промышленности, а также кормов для животных. Семена сои характеризуются самым высоким содержанием белка среди бобовых культур, и их качество улучшают с каждым годом, благодаря исследованию генетических признаков и применению генной инженерии (Lee et al., 2013). Соя также является модельным объектом для изучения фотопериодических эффектов. Она представляет собой типичное короткодневное растение, у которого периоды времени от всходов до цветения и от цветения до созревания являются важными количественными признаками, опосредованно связанными с продуктивностью (Xia et al., 2012). К настоящему времени у сои культурной выявлено 8 основных генов *E*-серии (early maturity), контролирующих время до цветения и созревания: *E1*, *E2* (Bernard, 1971), *E3* (Buzzell, 1971), *E4* (Buzzell, Voldeng, 1980), *E5* (McBlain, Bernard, 1987), *E6* (Bonato, Vello, 1999), *E7* (Cober, Voldeng, 2001) и *E8* (Cober et al., 2010), а также локус *J* (long juvenile), при наличии которого соя зацветает поздно даже в условиях короткого дня (Ray et al., 1995). Доминантные аллели по всем локусам, кроме *E6* и *J*, задерживают переход к цветению и наступление созревания в разной степени, взаимодействуя с другими локусами генотипа и различными факторами окружающей среды (Watanabe et al., 2012). Так, Ванг и соавторы, обнаружили, что длинный световой день усиливает, а короткий – наоборот, может ослаблять эффект локусов созревания (Wang et al., 2008). Кроме того, четыре локуса были идентифицированы на молекулярном уровне: ген *E1* был определен как транскрипционный фактор, который функционирует как репрессор цветения (Xia et al., 2012); *E2* – ортолог гена цветения *Gigantea* арабидопсиса (Watanabe et al., 2011); *E3* и *E4* являются фитохромами *GmPhyA3* (Watanabe et al., 2009) и *GmPhyA2* (Liu et al., 2008), соответственно. Однако данные гены определяют не только время цветения и созревания, но и влияют на высоту растений и урожай (Charman et al., 2003; Cober, Morrison, 2010), ветвление растений (Sayama et al., 2010), степень клейстогамии (Khan et al., 2008), окраску семенных оболочек (Githiri et al., 2007), холодоустойчивость в генеративной фазе (Funatsuki et al., 2005) и другие признаки. В настоящее время влияние этих генов на рост и развитие продолжают активно исследовать, так как знания в этой области необходимы для селекционной работы по совершенствованию сортов сои. Удобной и широко признанной моделью для таких исследований являются почти изогенные линии сои (NILs – near isogenic lines), созданные на основе сортов Clark и Harosoy, которые отличаются между собой только состоянием отдельных локусов генов созревания.

С использованием этой модели выявлены четкие фенотипические эффекты локусов генов *E*-серии на рост и развитие сои *in vivo* на организменном уровне. Однако до настоящего времени не проведено изучение эффектов этих генов в культуре *in vitro*, в которой возникают новые функциональные связи при взаимодействии клеток каллусной ткани, отличные от тех, которые присущи целостному растительному организму. Такие исследования имеют важное значение для углубления существующих представлений о функциональной значимости генетической регуляции роста и развития на разных уровнях организации растительного организма.

Целью данной работы было исследование возможной роли генов *E*-серии (early maturity genes) в детерминации индукции первичного каллусогенеза, а также ростовых процессов пересадочной каллусной культуры у изогенных линий сои и сопоставления их эффектов в системе *in vivo* и *in vitro*.

## Методика

Исследования проводили на восьми изогенных моногеннодоминантных по *E*-генам линиях сои культурной (*Glycine max* (L.) Merr.). Эти изолинии созданы в генофоне сорта Clark и отличаются по состоянию отдельных локусов генов *E*-серии: L 71-920, генотип *e1e2e3E4e5E7*; L 65-3366, генотип *E1E2E3E4e5E7*; L 63-3016, генотип *e1E2E3e4e5E7*; L 63-3117, генотип *e1e2E3E4e5E7*; L 74-441, генотип *E1E2e3E4e5E7*; L 80-5879, генотип *E1e2e3E4e5E7*; L 94-1110, генотип *e1e2E3E4E5E7* и сорт Clark с генотипом *e1E2E3E4e5E7* - USDA (Agricultural Research Service).

Семена линий получены при выращивании растений на экспериментальном участке кафедры физиологии и биохимии растений и микроорганизмов Харьковского национального университета имени В.Н. Каразина в условиях искусственно созданного короткого фотопериода (Юхно, Жмурко, 2010). В ходе полевых экспериментов 2012–2014 годов проведены фенологические наблюдения и установлена продолжительность периодов всходы-цветение и всходы-созревание в условиях естественного длинного (16 ч) и созданного короткого (9 ч) фотопериодов.

Об'єктом досліджень служили первична і пересадочна калусна культура ізолиний сої, отримані з насіння рослин, вирощених на експериментальному ділянці кафедри ФБРИМ ХНУ імені В.Н. Каразіна. Введення в культуру *in vitro* здійснювали через стадію асептичних проростків (Авксентьєва, Петренко, 2011), які вирощували на середі Шенка-Хильдербранта без стимуляторів росту, що містить вітаміни В1 і РР – 5 мг/л, В6 – 0,5 мг/л, мезо-інозит 1 г/л, сахарозу 30 г/л і агар-агар 7 г/л, впродовж 10 діб в окремих пробірках на світлі (освітленість 1,5 клк) при температурі 26°C. Далі, для отримання первинного калусу, експлант асептичних проростків пасировали на середі Мурасиге і Скуга, що містить 10 мг/л стимулятора росту – 2,4-дихлорфеноксиуксусної кислоти (2,4 Д) в чашки Петри і інкубували при температурі 26 °С в темноті. В якості експлантів використовували сегменти асептичних семядольних листочків розміром 5 × 10 мм. Пересадочну калусну культуру отримували, пасируючи первинний калус в віці 4–5 тижнів на тверду поживну середу Мурасиге і Скуга, що містить 2 мг/л 2,4-Д і 0,5 мг/л кінетин, також культивуючи калуси в термостаті при температурі 26°C (Авксентьєва, Васильченко, 2014). Впродовж експериментів визначали частоту первинного калусогенезу з семядольних експлантів на 4, 7 і 14 днів культивування (Носов, 2011). Аналіз ростивої реакції проводили, розраховуючи ростивий індекс за формулою:

$$PI = (M_k - M_0) \times 100\% / (M_0 \times t),$$

де  $M_k$  – кінцева маса калусу,  $M_0$  – початкова маса калусу,  $t$  – час культивування калусу (Носов, 2011). Також вимірювали оводненість калусної тканини в кінці пасажу, яку розраховували за формулою:  $O_v = (1 - M_{сух} / M_{сир}) \times 100\%$ , де  $M_{сух}$  – суха маса калусу,  $M_{сир}$  – сира маса калусу. Усього проведено 3 біологічні серії експериментів, кожен зразок сої був представлений не менше ніж 3–4 чашками Петри по 7–10 експлантів в кожній. Отримані дані обробляли статистично методом дисперсійного аналізу з використанням програми Microsoft Office Excel 2010 (Атраментова, Утевська, 2007).

### Результати і обговорення

За даними фенологічних спостережень, досліджені ізогенні лінії сої в умовах польового досвіду відрізнялися за швидкістю розвитку, тривалістю вегетаційного періоду і фотоперіодичною реакцією (таблиця). Отримані нами результати при вирощуванні сої на широті міста Харків 50° с. ш. також підтверджують дані інших дослідників (Watanabe et al., 2012), що саме наявність домінуючих алелів генів *E*-серії збільшує тривалість періоду від сходів до цвітіння і дозрівання. Так, ізолінії L 65-3366 і L 74-441, в генотипі яких більшість локусів дозрівання знаходиться в домінуючому стані, зацвітали на 65-й і 56-й дні після сходів відповідно, в той час як лінія L 71-920 з генотипом *e1e2e3E4e5E7* переходила до цвітіння вже на 36-й день. Аналогічну закономірність можна помітити і для тривалості вегетаційного періоду, який у короткоденних ліній становив 142–153 дні, а у фотоперіодично нейтральних – 128–147 днів (таблиця).

Таблиця.

### Швидкість розвитку і фотоперіодична реакція ізогенних ліній сої *in vivo*

Ізолінія	Генотип	Всходи- цвітіння, дні (9 ч)	Всходи- дозрівання, дні (9 ч)	Затримка цвітіння (16 ч)	Фотоперіодична реакція
L 65-3366	<i>E1E2E3E4e5E7</i>	65±2	153±4	43±3	Короткоденна
L 74-441	<i>E1E2e3E4e5E7</i>	56±2	152±4	40±4	Короткоденна
L 80-5879	<i>E1e2e3E4e5E7</i>	52±1	142±2	17±2	Короткоденна
Clark	<i>e1E2E3E4e5E7</i>	49±3	142±4	18±3	Короткоденна
L 63-3016	<i>e1E2E3e4e5E7</i>	51±2	149±3	12±2	Короткоденна
L 94-1110	<i>e1e2E3E4E5E7</i>	52±1	147±3	5±2	Нейтральна
L 63-3117	<i>e1e2E3E4e5E7</i>	50±3	141±4	2±1	Нейтральна
L 71-920	<i>e1e2e3E4e5E7</i>	36±2	128±3	4±1	Нейтральна

Основываясь на данных о скорости перехода к цветению в условиях естественного длинного (16 часов) и созданного короткого (9 часов) фотопериода в течение нескольких лет (2012–2014 гг.), проведенных на экспериментальном участке кафедры ФБРИМ ХНУ им. В.Н. Каразина, изогенные линии были дифференцированы по степени фотопериодической чувствительности (таблица). Линии L 63-3016, L 71-920 и L 94-1110 значительно не изменяли сроки перехода к цветению в зависимости от длины дня, и были отмечены как фотопериодически нейтральные. Остальные линии значительно ускоряли переход к цветению (на 12–40 дней) на коротком световом дне, поэтому были отнесены к линиям с короткодневной фотопериодической реакцией (таблица). Вместе с тем, необходимо отметить, что среди короткодневных линий можно выделить генотипы со средней и сильной чувствительностью к фотопериоду. Скорость перехода в генеративное состояние у сои контролируется не только фотопериодическими условиями, но и температурным режимом (Баранов, Луколица, 2005), поэтому в зависимости от температурных условий года проведения эксперимента варьировала и степень фотопериодической чувствительности.

Предыдущие наши исследования показали, что наиболее удобным и быстро вводимым в культуру *in vitro* эксплантом у образцов сои являются участки семядольных листочков стерильных проростков (Авксентьева, Васильченко, 2014). Первичный каллус появлялся на семядольных эксплантах изогенных линий уже на 3-й день культивирования, и на 4-е сутки каллусогенез составил 27–67% в зависимости от генотипа (рис. 1). Наибольшей скоростью каллусогенеза характеризовались короткодневные линии L 65-3366, L 74-441 и L 80-5879: на четвертый день культивирования более 60% эксплантов образовывали каллус. Следует отметить, что в условиях *in vivo* данные линии характеризовались максимальной продолжительностью периодов всходы-цветение и всходы-зрелание, а в генотипе присутствует доминантная аллель гена *E1*. Сорт Clark и изолиния L 63-3016 также существенно превосходили фотопериодически нейтральные линии по эффективности каллусогенеза, однако уступали вышеуказанным линиям (рис. 1). Возможно, такие различия связаны с присутствием в генотипе доминантного *E1* локуса, который в условиях *in vivo* играет ключевую роль в детерминации фотопериодической реакции и оказывает плейотропный эффект на другие важные агрономические признаки (Cober, Morrison, 2010). Также, по данным авторов (Южно, Жмурко, 2009), у короткодневных линий сои в вегетативной фазе повышена активность ИУК, по сравнению с фотопериодически нейтральными линиями.

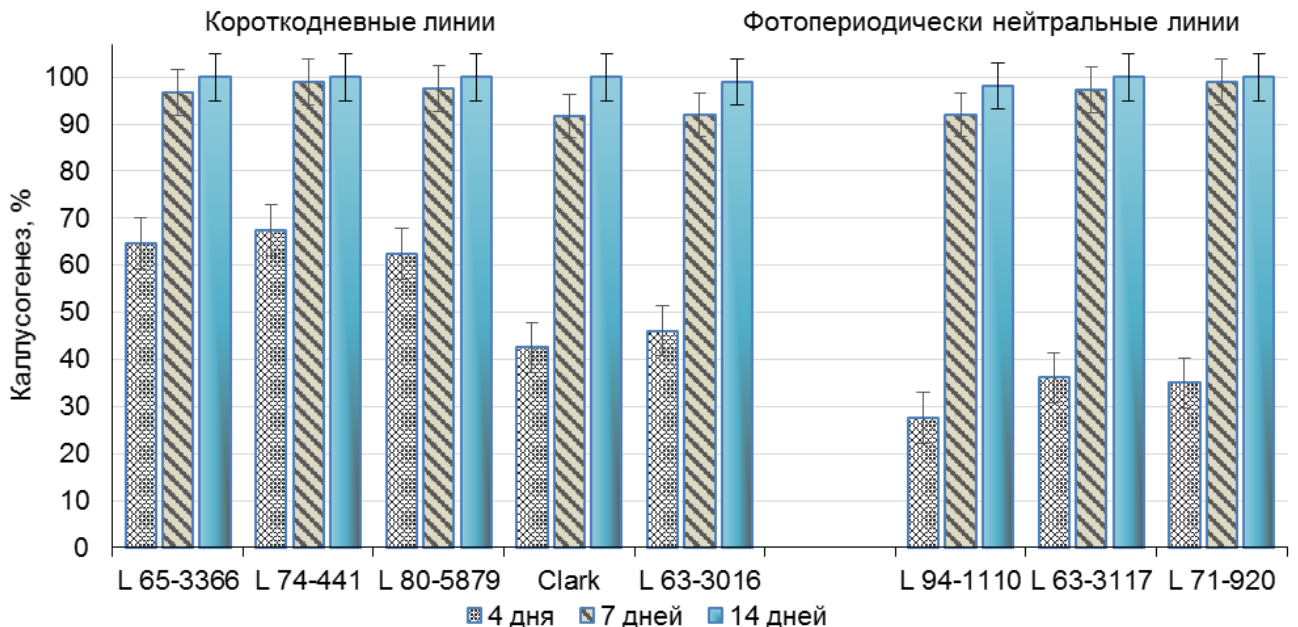


Рис. 1. Частота каллусогенеза изогенных линий сои *Glycine max* (L.) Merr. в зависимости от генотипа и продолжительности культивирования, %

Таким образом, возможно, более высокая активность эндогенных ауксинов в эксплантах короткодневных линий могла способствовать более быстрому образованию каллусной ткани. При дальнейшем культивировании каллусная ткань быстро нарастала и охватывала на 7-е сутки свыше 90% эксплантов, а на 14-е сутки культивирования все экспланты образовали каллусы (рис. 1). Таким образом, сорт Clark и изогенные линии, созданные на его основе, с одинаковой эффективностью образуют каллусную ткань и отличаются только по скорости этого процесса.

В качестве основной характеристики роста каллусных культур обычно используют индекс роста (Носов, 2011). Анализируя данный показатель у исследуемой серии изогенных линий можно отметить, что с возрастом к 3-му пассажу РИ снижается в 1,5–2 раза у всех изолиний. Исследователи отмечают данный факт, объясняя его либо старением культуры либо изменением соотношения баланса эндо- и экзогенных фитогормонов (Авксентьева, Петренко, 2011; Носов, 2011).

Рассматривая особенности роста первичной каллусной культуры, можно отметить, что РИ у всех короткодневных линий достоверно выше, чем у фотопериодически нейтральных. Исключение составляет изолиния L 94-1110, которая, проявляя фотопериодически нейтральную реакцию, характеризуется высоким показателем РИ в первичной каллусной культуре. При исследовании особенностей роста пересадочных каллусных культур также можно отметить различия в характере процессов между изолиниями с различной фотопериодической реакцией. Короткодневные изолинии с каждым следующим пассажем замедляют темпы роста, что характеризуется снижением РИ. В тоже время изолинии с фотопериодически нейтральной реакцией во втором пассаже активно наращивают биомассу, о чем свидетельствует увеличение РИ в 1,2–3,3 раза в сравнение с ним у первичного каллуса (рис. 2). Наличие в генотипе рецессивных аллелей генов *e1*, *e2* и особенно *e3* усиливает проявление такого характера роста. Наиболее контрастными в проявлении отличий в характере роста первичной и пересадочной каллусной культуры среди исследуемых изолиний являются линии L 65-3366 и L 71-920, проявляющие максимальные различия по фотопериодической реакции *in vivo*.

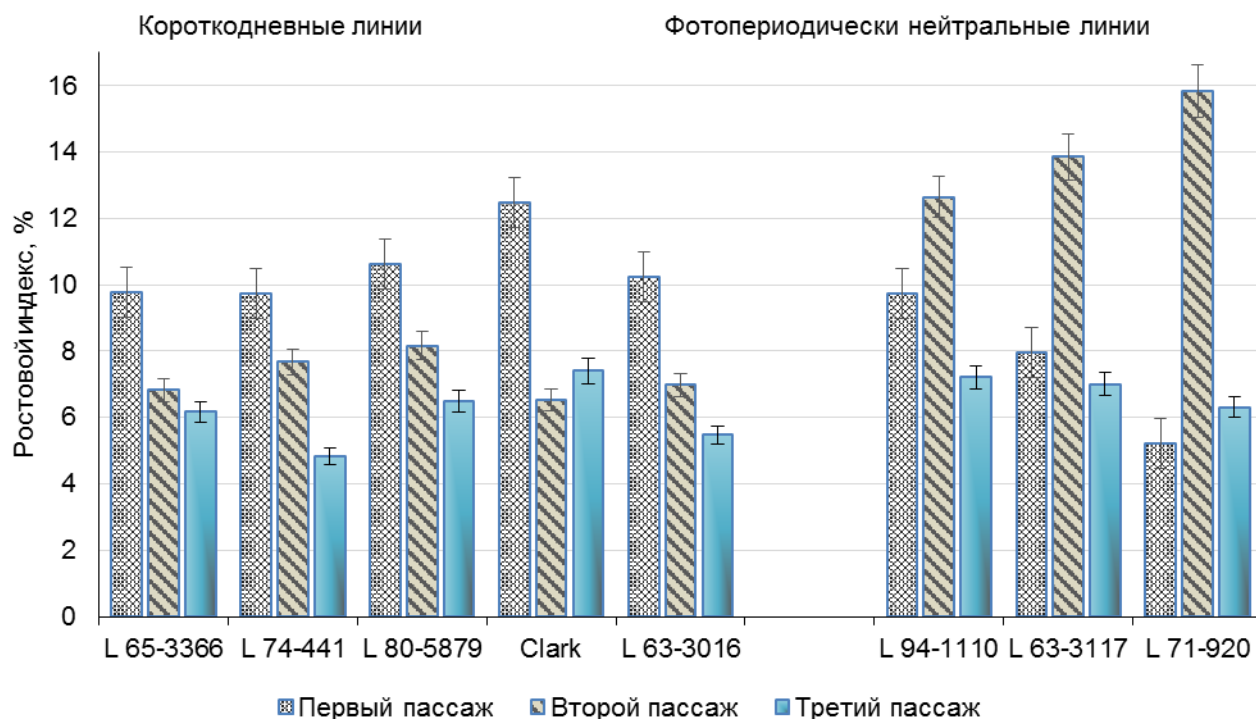


Рис. 2. Ростовой индекс семядольных каллусов изогенных по генам *EE* линий сои с разной фотоперіодическою реакцією

Рост каллусных тканей обеспечивается постоянной пролиферацией и/или усиленной вакуолизацией каллусных клеток (Носов, 2011). Поэтому важным аспектом при оценке роста каллусных культур является определение их оводненности. Как следует из полученных данных, в культуре изолиний сои она была очень высокой и составляла 94,3–96,8% (рис. 3). Такой высокий уровень оводненности частично можно объяснить тем, что каллусы для анализа отбирали в конце пассажа, а на завершающих фазах роста происходит усиление процесса растяжения клеток и их вакуолизации.

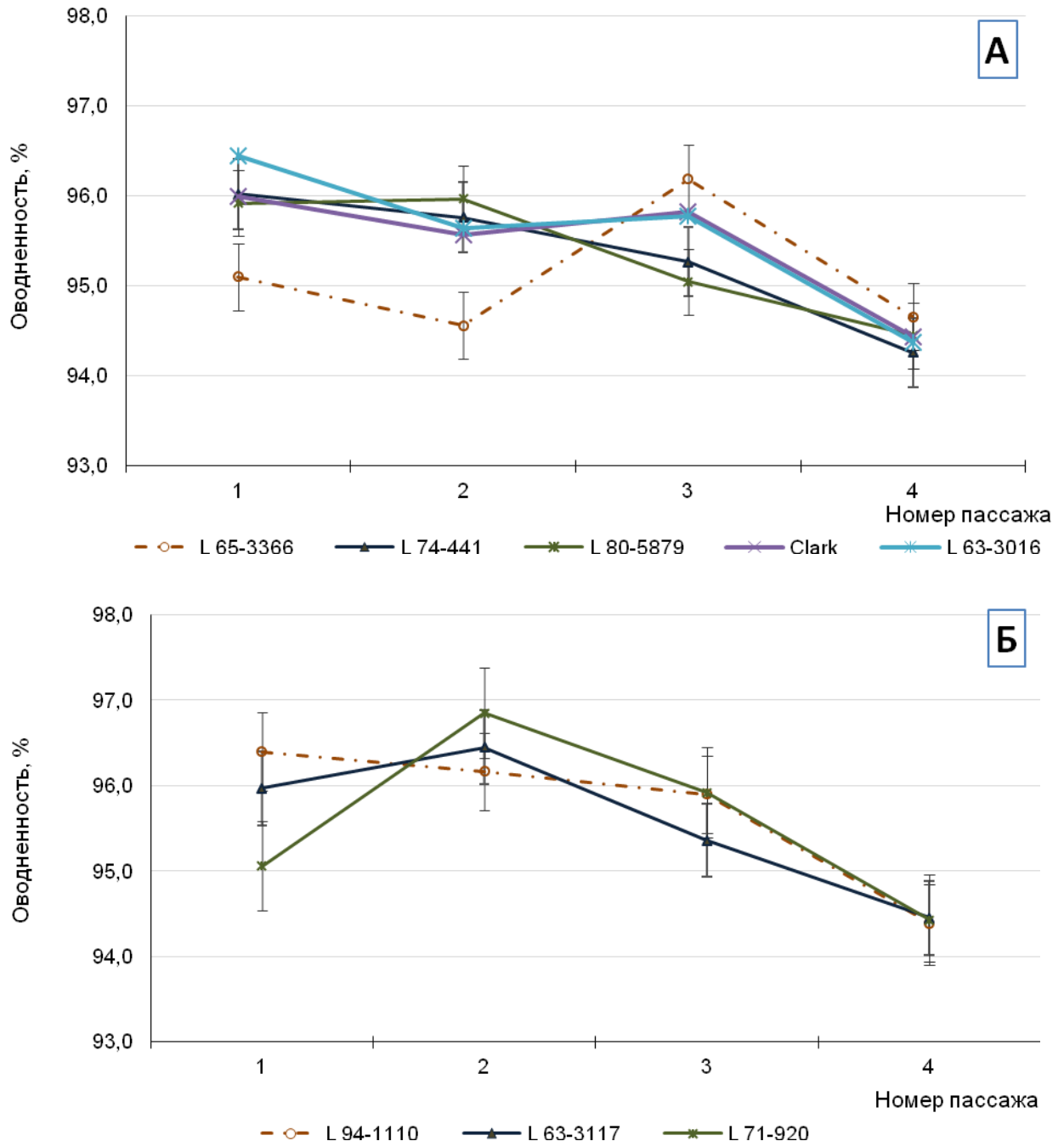


Рис. 3. Оводненность каллусной ткани короткодневных (А) и фотопериодически нейтральных (Б) изогенных линий сои *Glycine max* (L.) Merr. в зависимости от генотипа и продолжительности культивирования

Первичная каллусная ткань изогенных линий активно нарастала и характеризовалась самой высокой степенью оводненности (95–96,5%), что может быть обусловлено наивысшим содержанием синтетического ауксина – 2,4-Д в среде для индукции каллусообразования. Анализ данных по второму пассажу показал, что фотопериодически нейтральные (рис. 3, Б) линии сои – L 63-3117, L 71-920 и L 94-1110 имели бóльшую оводненность, по сравнению с короткодневными (рис. 3, А), и в наибольшей степени эта разница также проявилась между самыми контрастными по локусам созревания линиями L 65-3366 и L 71-920. В течение третьего пассажа содержание воды в каллусной ткани оставалось на высоком уровне, а при последующем культивировании снижалось у всех представленных изогенных линий до 94–95%. Изменения в оводненности каллусных тканей совпадает с особенностями их роста при субкультивировании, что может свидетельствовать о преимущественном росте «растяжением» и сильной вакуолизации клеток каллусной ткани, что и определяет их прирост.

Таким образом, в ходе проведенных экспериментов установлено, что изогенные линии сои при выращивании их в условиях полевого эксперимента на широте города Харькова (50° северной широты) проявляют разную фотопериодическую реакцию в зависимости от генотипа. Наличие в генотипе доминантных аллелей локусов генов созревания *E1* и *E2* (хотя бы одного) определяет короткодневную реакцию растений, присутствие их рецессивных аллелей *e1* и *e2* детерминирует фотопериодическую нейтральность изолиний. При введении в культуру *in vitro* и дальнейшем субкультивировании полученных каллусов генотип исходных изолиний определяет особенности процесса калусогенеза. Так короткодневные изолинии быстрее формируют первичный каллус, но в пересадочной культуре снижают темпы роста, о чем свидетельствует уменьшение ростового индекса и оводненности каллусных тканей. Фотопериодически нейтральные изолинии отстают по темпам первичного калусогенеза, но значительно опережают короткодневные изолинии по показателям ростового индекса при субкультивировании. С возрастом различия в особенностях калусогенеза между изогенными линиями с различной фотопериодической реакцией нивелируются – все пересадочные каллусные культуры тормозят прирост и характеризуются снижением показателей оводненности.

Следовательно, различия в темпах развития сои, детерминированные системой генов созревания – *E*-генов, главными из которых являются гены *E1* и *E2*, проявляющиеся в условиях *in vivo*, также влияют на особенности процессов калусогенеза в культуре *in vitro*.

### Благодарности

Авторы выражают благодарность Национальному Центру генетических ресурсов растений Украины за помощь в получении изогенных по *E*-генам линий сои из коллекции USDA (Agricultural Research Service).

Работа выполнена в рамках госбюджетной темы «Исследование физиолого-биохимических и молекулярно-биологических механизмов генетического контроля развития и продукционного процесса сельскохозяйственных культур» (номер госрегистрации №0112U000101) по приоритетному тематическому направлению «Фундаментальные проблемы наук о жизни и развитие биотехнологий» согласно постановлению КМУ № 942 от 7.09.2011.

### Список литературы

- Авксентьева О.А., Васильченко М.С. Особенности калусогенеза образцов сои *Glycine max* (L.) Merr. с различной фотопериодической реакцией // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія. – 2014. – Вип. 21, №1112. – С. 145–153. /Avksentyeva O.A., Vasilchenko M.S. Features of callusogenesis of soybean *Glycine max* (L.) Merr. samples with different photoperiodic response // Visnyk Kharkivsk'ogo natsional'nogo universytetu imeni V.N.Karazina. Seriya: biologiya. – 2014. – Vyp. 21, №1112. – P. 145-153./
- Авксентьева О.А., Петренко В.А. Биотехнология высших растений: культура *in vitro*. – Х.: ХНУ имени В.Н.Каразіна, 2011. – 60 с. /Avksent'yeva O.A., Petrenko V.A. Biotekhnologiya vysshikh rasteniy: kul'tura in vitro. – Kh.: KhNU imeni V.N.Karazina, 2011. – 60 s./
- Атраментова Л.О., Утьєвська О.М. Статистичні методи в біології: Підручник. – Х.: ХНУ імені В.Н.Каразіна, 2007. – 288 с. / Atramentova L.A., Utyevska A.M. Statistical methods in biology: Textbook. - Kh.: KhNU imeni V.N.Karazina, 2007. - 288 p.

- Баранов В.Ф., Луколица В.М. Соя. Биология и технология возделывания. – Краснодар: РАСХН, 2005. – С. 80–151. /Baranov V.F., Lukolitsa V.M. Soya. Biologiya i tekhnologiya vozdelevaniya. – Krasnodar: RASHN, 2005. – S. 80–151./
- Носов А.М. Методы оценки характеристики роста культур клеток высших растений // Молекулярно-генетические и биохимические методы в современной биологии растений. – М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2011. – С. 386–403. /Nosov A.M. Metody otsenki kharakteristiki rosta kul'tur kletok vysshikh rasteniy // Molekulyarno-geneticheskiye i biokhimicheskiye metody v sovremennoy biologii rasteniy. – M.: BINOM. Laboratoriya znaniy, 2011. – S. 386–403./
- Юхно Ю.Ю., Жмурко В.В. Активність ауксинів та абсцизинів у листках ізогенних за генами *EE* ліній сої (*Glycine max* (L.) Merr.) за різних фотоперіодичних умов // Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку: зб. наук. праць / голов. ред. В.В. Моргун / НАН України, Інститут фізіології рослин і генетики НАН України, Українське товариство фізіологів рослин. – К.: Логос, 2009. – Т. 1 – С. 649–654. / Yukhno Yu.Yu., Zhmurko V.V. Auxin and abscisic acid activity in leaves of isogenic from *EE* genes soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) lines under different photoperiodic conditions // Plant physiology: problems and prospects: collection of scientific works / chief editor V.V. Morhun / NAS of Ukraine, Institute of Plant Physiology and Genetics NAS of Ukraine, Ukrainian Society of Plant Physiologists. – K.: Logos, 2009. – Vol.1 - P. 649-654./
- Юхно Ю.Ю., Жмурко В.В. Темпи розвитку та ростові процеси у ізогенних за генами *EE* ліній сої (*Glycine max* (L.) Merr.) за умов різного фотоперіоду // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія. – 2010. – Вип. 11, № 905. – С. 217–223. /Yukhno Yu.Yu., Zhmurko V.V. Tempy rozvytku ta rostovi protsesy u izogennykh za genamy *EE* liniy soi (*Glycine max* (L.) Merr.) za umov riznogo fotoperiodu // Visnyk Kharkivskogo natsional'nogo universytetu imeni V.N.Karazina. Seriya: biologiya. – 2010. – Vyp. 11, № 905. – S. 217–223./
- Bernard R.L. Two major genes for time of flowering and maturity in soybeans // Crop Sci. – 1971. – Vol. 11. – P. 242–244.
- Bonato E.R., Vello N.A. *E6*, a dominant gene conditioning early flowering and maturity in soybeans // Genet. Mol. Biol. – 1999. – № 22. – P. 229–232.
- Buzzell R.I. Inheritance of a soybean flowering response to fluorescent-daylength conditions // Can. J. Genet. Cytol. – 1971. – № 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.
- Chapman A., Pantalone V.R., Ustun A. et al. Quantitative trait loci for agronomic and seed quality traits in an F2 and F4:6 soybean population // Euphytica. – 2003. – № 129. – P. 387–393.
- Cober E.R., Molnar S.J., Charette M., Voldeng H.D. A new locus for early maturity in soybean // Crop Sci. – 2010. – № 50. – P. 524–527.
- Cober E.R., Morrison M.J. Regulation of seed yield and agronomic characters by photoperiod sensitivity and growth habit genes in soybean // Theor. Appl. Genet. – 2010. – № 120. – P. 1005–1012.
- Cober E.R., Voldeng H.D. A new soybean maturity and photoperiod-sensitivity locus linked to *E1* and *T* // Crop Sci. – 2001a. – № 41. – P. 698–701.
- Funatsuki H., Kawaguchi K., Matsuba S. et al. Mapping of QTL associated with chilling tolerance during reproductive growth in soybean // Theor. Appl. Genet. – 2005. – № 111. – P. 851–861.
- Githiri S.M., Yang D., Khan N.A. et al. QTL analysis of low temperature induced browning in soybean seed coats // J. Hered. – 2007. – № 98. – P. 360–366.
- Khan N.A., Githiri S.M., Benitez E.R. et al. QTL analysis of cleistogamy in soybean // Theor. Appl. Genet. – 2008. – № 117. – P. 479–487.
- Lee H., Park S.Y., Zhang Z.J. (2013). An Overview of Genetic Transformation of Soybean, A Comprehensive Survey of International Soybean Research - Genetics, Physiology, Agronomy and Nitrogen Relationships, Prof. James Board (Ed.), ISBN: 978-953-51-0876-4, InTech, DOI: 10.5772/51076. Available from: <http://www.intechopen.com/books/a-comprehensive-survey-of-international-soybean-research-genetics-physiology-agronomy-and-nitrogen-relationships/an-overview-of-genetic-transformation-of-soybean>.
- Liu B., Kanazawa A., Matsumura H. et al. Genetic redundancy in soybean photoresponses associated with duplication of the phytochrome A gene // Genetics. – 2008. – № 180. – P. 995–1007.
- 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.
- Ray J.D., Hinson K.E., Manjono J.B., Malo M.F. Genetic control of long juvenile trait in soybean // Crop Sci. – 1995. – № 35. – P. 1001–1006.
- Sayama T., Hwang T.Y., Yamazaki H. et al. Mapping and comparison of quantitative trait loci for soybean branching phenotype in two locations // Breed. Sci. – 2010. – № 60. – P. 380–389.
- Wang Y., Wu C.X., Zhang X.M. et al. Effects of soybean major maturity genes under different photoperiods // Acta Agron. Sin. – 2008. – № 34. – P. 1160–1168.



Watanabe S., Harada K., Abe J. Genetic and molecular bases of photoperiod responses of flowering in soybean // *Breed. Sci.* – 2012. – № 61. – P. 531–543.

Watanabe S., Hideshima R., Xia Z. et al. Mapbased cloning of the gene associated with the soybean maturity locus *E3* // *Genetics*. – 2009. – № 182. – P. 1251–1262.

Watanabe S., Xia Z., Hideshima R. et al. A mapbased cloning strategy employing a residual heterozygous line reveals that the *GIGANTEA* gene is involved in soybean maturity and flowering // *Genetics*. – 2011. – № 188. – P. 395–407.

Xia Z.J., Watanabe S., Yamada T. et al. Positional cloning and characterization reveal the molecular basis for soybean maturity locus *E1*, which regulates photoperiodic flowering // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2012. – № 109. – P. 2155–2164.

---

**Представлено: В.К. Пузік / Presented by: V.K. Puzik**

**Рецензент: В.Ю. Джамсєв / Reviewer: V.Yu. Dzhameev**

*Подано до редакції / Received: 10.11.2014*