

УДК 633.34:581.1.1.035.2

ДИНАМИКА АБСЦИЗОВОЙ КИСЛОТЫ В ЛИСТЬЯХ И АПИКАЛЬНЫХ МЕРИСТЕМАХ СТЕБЛЯ ИЗОГЕННЫХ ПО ГЕНАМ *E* ЛИНИЙ СОИ В УСЛОВИЯХ РАЗНОЙ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ФОТОПЕРИОДА

Ю.Ю. ЮХНО, В.В. ЖМУРКО

Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина
61022 Харьков, пл. Свободы, 4
e-mail: Juliet.Yukhno@gmail.com

В трехлетних полевых опытах исследовали содержание и активность АБК в листьях и апикальных меристемах стебля (АМС) короткодневных (КД) и фотопериодически нейтральных (ФПН) изогенных по генам *E* линий сои в условиях длинного (16 ч) и короткого (9 ч) фотопериодов. В листьях и АМС всех линий в течение опыта содержание и активность АБК повышались независимо от продолжительности фотопериода. Однако интенсивность этого процесса зависела от состояния генов *E* в генотипе линий и продолжительности фотопериода. У ФПН линий *e1E2e3* и *e1e2e3* больше АБК накапливалось в АМС, чем в листьях, как при длинном, так и коротком фотопериоде. У КД линий *E1E2E3*, *E1e2e3* и ФПН линии *e1e2E3* содержание и активность гормона при длинном дне были выше в листьях, а при коротком дне, наоборот, в АМС. Поскольку исследованные линии отличаются по состоянию генов *E*, определяющих их фотопериодическую чувствительность, то, вероятно, эти гены могут быть задействованы в регуляции перехода сои к цветению в условиях разных фотопериодов через влияние на содержание и активность, а также баланс АБК в листьях и АМС.

Ключевые слова: *Glycine max* (L.) Merr., соя, изогенные линии, гены *E*, фотопериод, апикальная меристема стебля, листья, АБК.

Инициация цветения является одним из самых важных этапов жизненного цикла покрытосеменных растений, поскольку оптимальные сроки перехода от вегетативной к генеративной фазе определяют продолжительность вегетации растений и, в конечном счете, их продуктивность [6, 21]. Соответственно растения выработали механизмы регуляции времени перехода к цветению [6, 12].

У арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana*) расшифрованы четыре основные сигнальные пути, которые могут инициировать цветение: фотопериодический, яровизационный, гиббереллиновый, автономный [10, 12]. Одним из ключевых внешних сигналов, определяющим сроки перехода к цветению в наиболее оптимальных для этого процесса условиях среды, является фотопериод. Его продолжительность — критический фактор для фотопериодически чувствительных растений, поскольку приводит к инициации или, наоборот, задержке цветения [13]. Среди внутренних сигналов, запускающих флоральный морфогенез, важная роль принадлежит гормонам [7, 8]. Лучше всего исследовано участие гиббереллинов в процессах цветения. Показано, что у длиннодневных

растений вида плевел опьяняющий (*Lolium temulentum*) и арабидопсиса в индуктивных фотопериодических условиях повышается синтез гиббереллинов в листе, которые затем транспортируются в АМС и активируют транскрипцию гена *LFY*, являющегося ключевым на этапе детерминации флоральной меристемы [5, 15]. При этом и другие гормоны, не имеющие собственных прямых сигнальных путей, инициирующих цветение, играют важную роль. Так, у арабидопсиса накопление ауксина в местах формирования флоральных меристем предшествует активной экспрессии гена *LFY*, а аккумуляция ИУК в апексе необходима для формирования проводящей системы под флоральной меристемой [24]. Показано также, что в условиях короткого фотопериода происходит накопление ИУК в АМС короткодневной сои (*Glycine max*), что сопряжено с активацией гена *GmAPI*, участвующего в формировании флоральных примордиев [30]. Во многих исследованиях АБК рассматривается как репрессор цветения [4, 16]. Это связано с тем, что белок FCA (flowering time control protein A) способен связывать АБК, что приводит к подавлению цветения [20]. Вместе с тем физиологические эксперименты показали, что АБК может индуцировать цветение у ряда короткодневных растений [9, 17, 27].

Соя является короткодневным растением, однако некоторые сорта проявляют нейтральную реакцию на длину дня. Считается, что такие отличия в фотопериодической чувствительности у разных сортов сои обусловлены состоянием (доминантное/рецессивное) отдельных генов *E* [23]. На сегодня всего идентифицировано 7 генов: *E1*, *E2*, *E3*, *E4*, *E5*, *E7*, *E8* и ген *J*, влияющий на продолжительность ювенильной стадии растений [26]. Некоторые из них являются гомологами генов арабидопсиса, которые задействованы в сигнальных путях, инициирующих цветение [14, 18]. Так как внешние и внутренние флоральные сигналы могут восприниматься растением совместно и взаимодействовать между собой, то гены *E*, вероятно, могут участвовать в регуляции инициации цветения сои через взаимодействие с гормональной системой, в частности, влияя на уровень и баланс АБК в листьях и АМС сои.

Исходя из вышеизложенного, целью наших исследований было изучение содержания и активности АБК в листьях и апикальных меристемах стебля изогенных по генам *E* линий сои при разной продолжительности фотопериода.

Методика

Материалом для исследований служили линии сои (*Glycine max* (L.) Merr.) сорта Clark, изогенные по генам *E*, любезно предоставленные Национальным центром генетических ресурсов растений Украины. Они являются наиболее корректными моделями для исследования возможной генетической детерминации фитогормональной регуляции темпов развития растений в условиях разного фотопериода. Это связано с тем, что указанные линии, имея общий генотип сорта Clark, отличаются по фотопериодической чувствительности, которая зависит от состояния (доминантное и (или) рецессивное) генов *E*: *E1/e1*, *E2/e2* и *E3/e3*. Поэтому в эксперименте использовали КД линии с генотипами *E1E2E3*, *E1e2e3* и ФПН линии с генотипами *e1E2e3*, *e1e2E3*, *e1e2e3*. По результатам наших предыдущих исследований, КД линии существенно сокращают, а ФПН линии практически не изменяют сроки перехода к цветению под влиянием короткого фотопериода [3].

Растения выращивали на экспериментальном участке кафедры физиологии, биохимии растений и микроорганизмов Харьковского национального университета имени В.Н. Каразина в течение вегетационных периодов 2010—2012 гг. Посев проводили вручную в оптимальные для сои сроки (третья декада апреля — первая декада мая). Площадь учетной делянки 1 м² в трехкратной повторности по каждому варианту опыта. На стадии третьего настоящего листа часть опытных растений искусственно затеняли, сокращая длину дня до 9 ч (затеняли с 18 до 9 ч) светонепроницаемыми камерами. Вторую часть растений выращивали в условиях естественного длинного дня (около 16 ч на широте г. Харьков) в течение всего периода вегетации.

Активность и содержание АБК определяли во втором—третьем сверху полностью сформировавшемся листе и апикальных меристемах стебля в день начала опыта (при естественном длинном дне у всех линий), а далее через 7 и 14 дней после начала воздействия коротким фотопериодом одновременно при длинном и коротком дне.

Экстракцию, очистку и идентификацию АБК проводили с помощью ТСХ согласно методике Савинского и соавт. [2]. Использовали силикагелевые пластинки (Silica gel 60 UV254) на алюминиевой подложке фирмы «Merck Chemicals» (Германия). Гормон на хроматограмме идентифицировали по положению метчиков-стандартов АБК (фирма «Sigma-Aldrich», США) при УФ-излучении с длиной волны 254 нм. Анализ и обработку хроматограмм проводили с использованием программного обеспечения «TotalLab 1.10» компании «Nonlinear Dynamics» (Великобритания). После разделения хроматографические зоны АБК, соответствующие метчикам-стандартам, элюировали 96 %-м этанолом и использовали для определения активности гормона методом биотестов по ингибированию прорастания семян горчицы белой (*Sinapis alba* L.) [1]. Содержание АБК выражали в микрограммах на 1 г сухого растительного материала, а ее активность — в процентах контроля (семена, проросшие на воде). Все анализы выполнены в двух сериях опытов при трехкратной аналитической повторности.

Закономерности в динамике активности и содержания АБК в годы исследований были подобными, поэтому в статье представлены средние результаты за 2010—2012 гг. Статистическая обработка данных выполнена методом однофакторного дисперсионного анализа с помощью программы «Microsoft Office Excel 2003». Различия оценены по наименьшей существенной разнице НСР_{0,05}. На рисунках представлены средние значения и их стандартные отклонения.

Результаты и обсуждение

Известно, что органом восприятия фотопериодического сигнала и формирования флорального стимула является лист [13]. Поэтому изменение содержания и активности АБК в листьях — основном месте ее синтеза может характеризовать, с одной стороны, влияние продолжительности фотопериода на синтез, катаболизм и (или) инактивацию АБК, с другой — участие АБК в трансдукции фотопериодического сигнала.

Динамика содержания и активности АБК в листьях изогенных по генам *E* линий сои представлена на рис. 1. Начальный уровень содержания АБК был примерно одинаков у всех линий (см. рис. 1, *a*), но ее активность была самой высокой у КД линии *E1E2E3* (см. рис. 1, *б*).

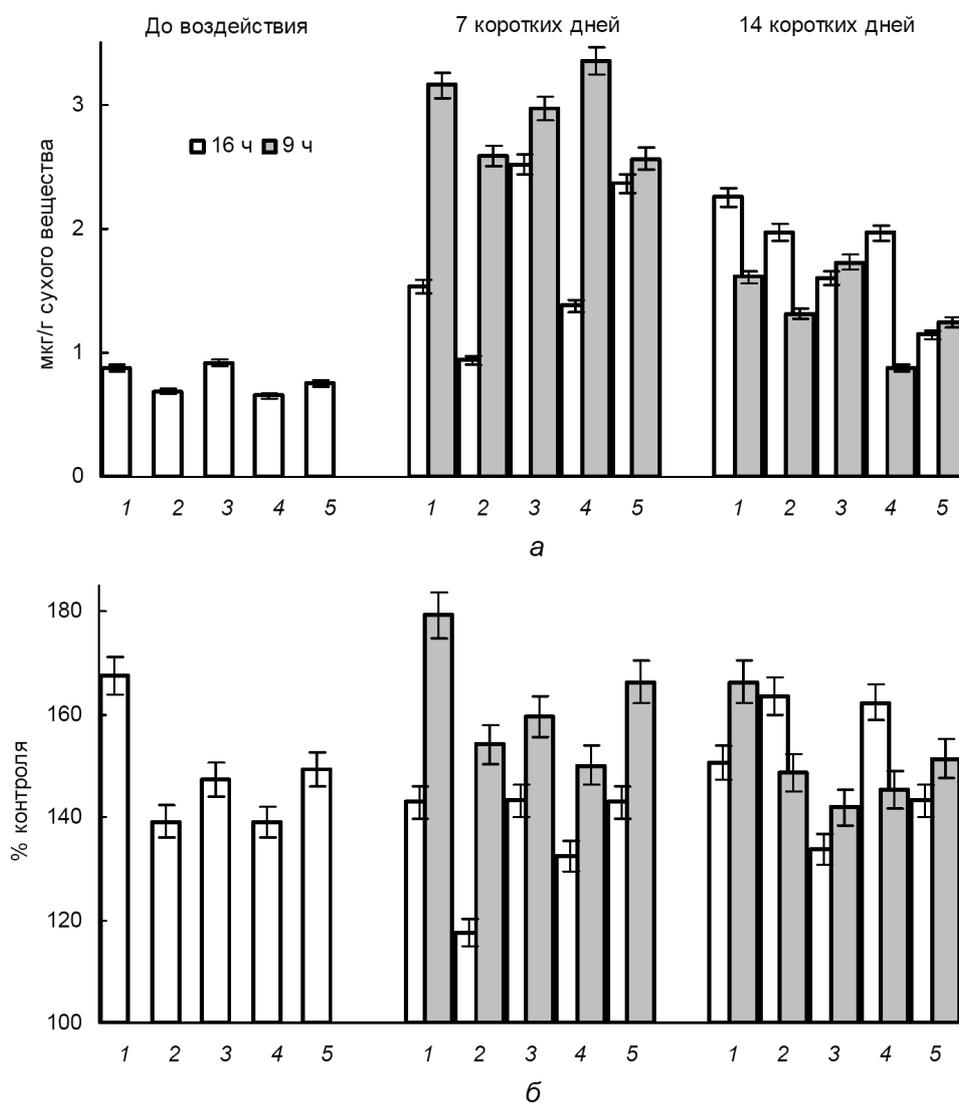


Рис. 1. Содержание (а) и активность (б) абсцизовой кислоты в листьях изогенных по генам *E* линий сои сорта Clark (средние данные за 2010–2012 гг.). Здесь и на рис. 2:

1–5 – генотипы изогенных линий короткодневных (1 – *E1E2E3*, 2 – *E1e2e3*) и фотопериодически нейтральных (3 – *e1E2e3*, 4 – *e1e2E3*, 5 – *e1e2e3*)

В условиях естественного фотопериода у всех линий в течение 7 дней от начала опыта содержание АБК возрастало, но уровень его повышения был различным и зависел от генотипа линий по генам *E*. В наибольшей степени повышение было выражено у ФПН линий *e1E2e3* и *e1e2e3* соответственно в 2,7 и 3,2 раза, в наименьшей — у КД линий *E1E2E3* и *E1e2e3* (см. рис. 1, а). К окончанию опыта (на 14-й день) в условиях естественного фотопериода содержание гормона у обеих КД линий продолжало возрастать, в то время как у ФПН линий *e1E2e3* и *e1e2e3* снижалось, а у ФПН линии *e1e2E3*, наоборот, возрастало по сравнению с содержанием на 7-й день после начала опыта (см. рис. 1, а). У всех исследованных линий к окончанию опыта содержание АБК в листьях было более высоким, чем в его начале (см. рис. 1, а).

Активность АБК в условиях естественного длинного дня в листьях исследованных линий в начале опыта была различной: наиболее высокой — у КД линии *E1E2E3*, значительно ниже и одинаковой — у ФПН линий *e1E2e3* и *e1e2e3*, самой низкой — у КД линии *E1e2e3* и ФПН линии *e1e2E3* (см. рис. 1, б). Через 7 дней от начала опыта активность АБК у всех линий снизилась, но различия между ними по активности были такими же, как и в начале опыта (см. рис. 1, б). К окончанию опыта (на 14-й день) активность фитогормона у обеих КД линий и у ФПН линии *e1e2E3* существенно возросла, в то время как у ФПН линий *e1E2e3* и *e1e2e3* — практически не изменилась по сравнению с активностью через 7 дней после начала опыта (см. рис. 1, б).

Выявленные изменения содержания и активности АБК у исследованных линий, по-видимому, связаны с онтогенетическими изменениями в характере регуляции морфогенетических процессов, который детерминируется различиями генотипа линий по генам *E*.

Под влиянием короткого фотопериода к концу первой недели опыта (7 дней) у всех линий содержание АБК в листьях повышалось в среднем в 4,2 раза, а к концу второй недели (14-й день), наоборот, снижалось в среднем в 2,5 раза (см. рис. 1, а). Однако среди всех линий у ФПН линии, имеющей в генотипе доминантный ген *E3*, эти изменения были наиболее выражены, поэтому она имела самый низкий уровень АБК в конце опыта. Динамика активности гормона имела аналогичный характер, т.е. повышение содержания АБК сопровождалось ростом ее активности и наоборот (см. рис. 1, б).

По отношению к начальному уровню содержание АБК в листьях как при длинном, так и коротком дне к концу опыта повышалось. Однако у КД линий *E1E2E3*, *E1e2e3* и ФПН линии *e1e2E3* в условиях 16-часового дня такое повышение было более значительным (см. рис. 1, а). Вероятно, это свидетельствует о более высокой чувствительности этих линий к продолжительности фотопериода.

Сопоставление динамики содержания и активности АБК в листьях исследуемых линий в условиях разной продолжительности фотопериода показало, что она зависит от их генотипа и фотопериодической чувствительности. Так, у КД линий *E1E2E3*, *E1e2e3* и ФПН линии *e1e2E3* на 7-й день опыта содержание АБК при коротком дне было значительно выше, чем при длинном, а в конце опыта, наоборот, ниже. У двух других ФПН линий (*e1E2e3*, *e1e2e3*) эти показатели были примерно равны как при длинном, так и коротком дне.

Такой характер динамики АБК в листьях под влиянием 9-часового фотопериода может быть результатом того, что у линий, имеющих доминантные гены *E1* и *E3* в генотипе, в данных условиях возможно повышается экспрессия гена *NCED1*, кодирующего фермент диоксигеназу 9-цис-эпоксикаротиноидов, что приводит к значительному накоплению АБК в листьях уже к концу первой недели опыта. Такое предположение косвенно подтверждается тем, что, по литературным данным, повышение экспрессии данного гена в листьях сои наблюдали уже через 6 коротких дней [30].

АБК, транспортируясь в апекс стебля, может регулировать инициацию цветения через взаимодействие с FCA, что приводит к подавлению цветения [20]. Вместе с тем этот гормон также может положительно влиять на инициацию цветения через регуляцию метаболизма трегалозы, фосфорилированные формы которой (трегалозо-6-фосфат) задействова-

ны в трансформации вегетативной меристемы во флоральную [11]. Поэтому уровень АБК и ее активность в АМС сои может, с одной стороны, характеризовать участие этого гормона в процессах, происходящих в апексе стебля в разных фотопериодических условиях — продолжения вегетативного роста или формирования флоральной меристемы, с другой — по динамике этого гормона в АМС изогенных по генам *E* линий сои, вероятно, можно судить о влиянии этих генов на синтез, расщепление и (или) инактивацию АБК при разной продолжительности фотопериода.

Результаты исследований показали, что содержание и активность АБК в АМС в начале опыта были приблизительно одинаковыми у всех исследованных линий, но, как и в листьях, незначительно ниже у КД линии *E1e2e3* и ФПН линии *e1e2e3* (рис. 2).

Динамика содержания и активности АБК в АМС была сходной у всех линий: в течение опыта эти показатели повышались как при длин-

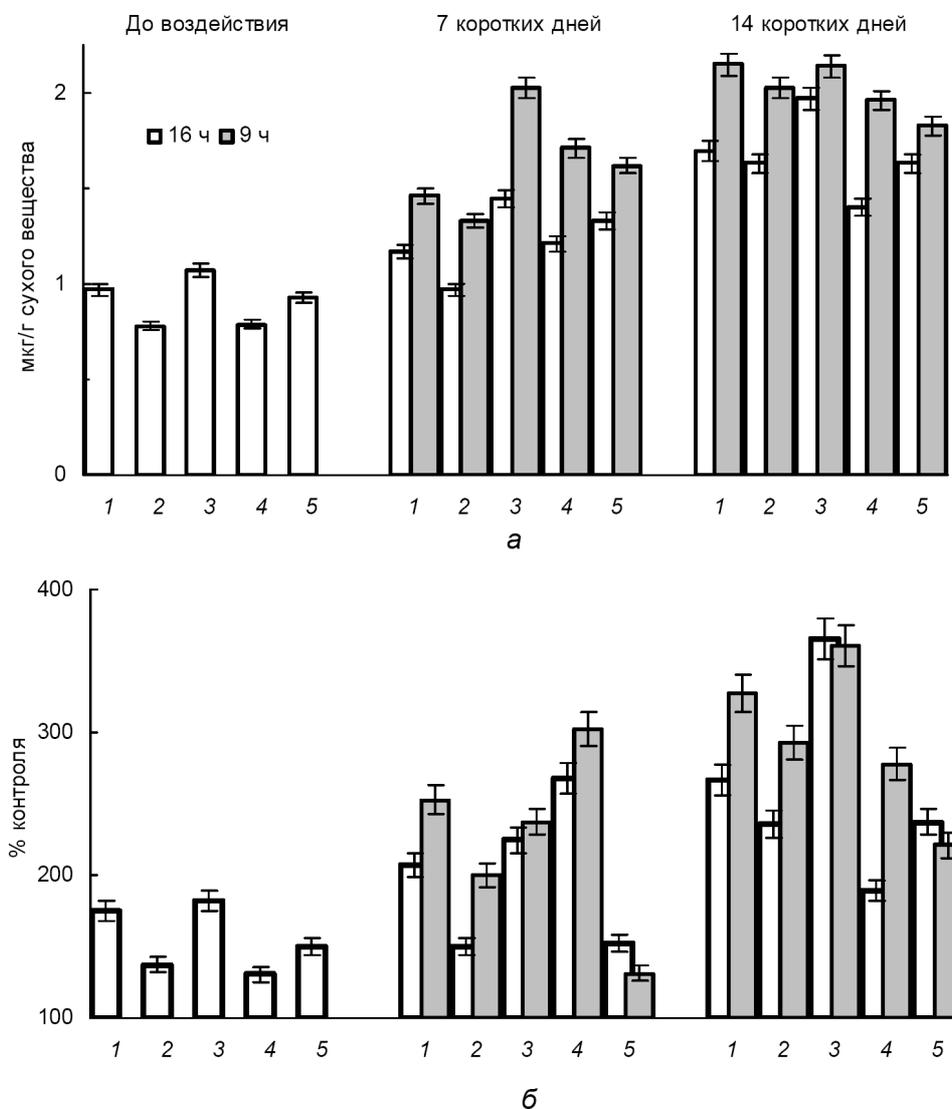


Рис. 2. Содержание (а) и активность (б) абсцизовой кислоты в апикальных меристемах стебля изогенных по генам *E* линий сои сорта Clark (средние данные за 2010–2012 гг.)

ном, так и коротком дне. Однако сокращение фотопериода до 9 ч способствовало большему накоплению АБК в АМС и более высокому уровню ее активности по сравнению со значениями при фотопериоде 16 ч. За счет этого при коротком дне у всех линий содержание АБК возросло в среднем в 2,3 раза по отношению к начальному уровню, а при длинном дне — всего в 1,8 раза (см. рис. 2, а). Активность АБК также больше повышалась при сокращении фотопериода (в среднем на 70 %). Исключение составили ФПН линии *e1E2e3* и *e1e2e3*, у которых эти показатели в конце опыта при коротком и длинном дне были почти равны (см. рис. 2, б). При этом у линии с доминантным геном *E2* на протяжении опыта были самые высокие среди всех линий показатели и содержания, и активности АБК в АМС, причем как при длинном, так и коротком дне (см. рис. 2). Вместе с тем данная линия характеризуется самыми низкими показателями ростовых процессов среди всех линий в условиях и 9-часового, и 16-часового фотопериода [3]. Поэтому повышенные содержания и, особенно, активности АБК в АМС этой линии, наблюдаемое в ходе опыта, по-видимому, приводит к значительному ингибированию ростовых процессов уже к концу первой недели эксперимента и самому раннему среди всех линий цветению [3].

Следует отметить, что в условиях длинного фотопериода содержание АБК в АМС у всех линий повышалось постепенно, а при сокращении фотопериода — значительно возрастало уже к концу первой недели при постепенном повышении уровня ее активности (см. рис. 2). Вероятно, это связано с тем, что в индуктивных условиях в АМС, как и в листьях, уже к концу первой недели повышается экспрессия гена *NCED*, за счет чего возрастает содержание АБК [27, 28].

Соотношение содержания АБК листья/АМС может свидетельствовать о характере распределения этого гормона в надземной части растений. С одной стороны, это возможно характеризует интенсивность морфогенеза, с другой — влияние фотопериода на отток АБК из листьев (основного места синтеза) в АМС.

До начала фотопериодического воздействия у всех линий данное соотношение было примерно одинаковым и в среднем равнялось 0,85, что свидетельствует о более низком содержании АБК в листьях, чем в АМС (таблица).

Распределение абсцизовой кислоты между листьями и апикальными меристемами стебля (листья/АМС) изогенных по генам *E* линий *soi* сорта *Clark* (средние данные за 2010–2012 гг.)

Фотопериод, ч	Генотип				
	<i>E1E2E3</i>	<i>E1e2e3</i>	<i>e1E2e3</i>	<i>e1e2E3</i>	<i>e1e2e3</i>
До начала сокращения дня					
16	0,9	0,9	0,9	0,8	0,8
7 коротких дней					
16	1,3	1,0	1,7	1,1	1,8
9	2,2	1,9	1,5	2,0	1,6
14 коротких дней					
16	1,3	1,2	0,8	1,4	0,7
9	0,7	0,6	0,8	0,4	0,7

В условиях длинного фотопериода на 7-й день опыта у всех линий данное соотношение повышалось, особенно у ФПН линий *e1E2e3* и *e1e2e3* — соответственно в 2 и 2,2 раза. Это происходило из-за значительного увеличения содержания АБК в листьях (см. рис. 1, *a*), что, скорее всего, связано с высоким уровнем биосинтеза АБК в условиях 16-часового фотопериода. К концу опыта рост данного соотношения наблюдался только у линий *E1e2e3*, *e1e2E3*, а у линий *e1E2e3*, *e1e2e3* оно, наоборот, снижалось (соответственно в 2,1 и 2,5 раза) и было меньше единицы (см. таблицу). Такие изменения вероятнее всего связаны с тем, что у первых двух линий АБК интенсивнее накапливалась в листьях (см. рис. 1, *a*), а у двух других, наоборот, в АМС (см. рис. 2, *a*), в то время как в листьях уровень АБК к концу опыта даже снижался (см. рис. 1, *a*). У линии *E1E2E3* данное соотношение к 14-му дню не изменялось (см. таблицу). Это происходило в основном за счет того, что у данной линии АБК накапливалась в равной степени как в листьях, так и в АМС (см. рис. 1, *a*, 2, *a*).

В условиях 9-часового фотопериода к концу первой недели опыта у всех линий также повышалось соотношение содержания АБК листья/АМС (см. таблицу). Максимальные показатели данного соотношения были у КД линий и ФПН линии с доминантным геном *E3*, что определялось более интенсивным накоплением АБК в листьях (в среднем в 2,3 раза), чем в АМС. На 14-й день опыта это соотношение у всех линий значительно снижалось, скорее всего за счет оттока АБК из листьев в АМС, что приводило к уменьшению содержания гормона в листьях (см. рис. 1, *a*) и, наоборот, его увеличению в АМС (см. рис. 2, *a*). При этом изменение соотношения содержания АБК листья/АМС для двух ФПН линий *e1E2e3* и *e1e2e3* было одинаковым как при коротком, так и длинном дне. При сокращении фотопериода у всех линий в конце эксперимента данный показатель был ниже, чем при 16-часовом фотопериоде, особенно у ФПН линии с доминантным геном *E3*, примерно в 3,5 раза (см. таблицу).

Следует отметить, что на 7-й день опыта как при длинном, так и коротком дне у всех линий содержание АБК в листьях было выше, чем в АМС, однако активность гормона была выше в АМС (см. рис. 2, *b*). С одной стороны, это возможно связано с интенсивным синтезом АБК в листьях, что определяет высокое ее содержание [30], с другой — наряду с активной *цис*-АБК в листьях синтезируется *транс*-форма, которая не обладает биологической активностью. Вероятно, в АМС транспортировалась преимущественно *цис*-форма, за счет чего активность АБК была на достаточно высоком уровне (см. рис. 2, *b*).

АБК традиционно считают ростингибирующим гормоном, который подавляет ростовые реакции растений [9]. Однако АБК оказывает двойное влияние на морфогенетические процессы: может как задерживать переход к цветению, так и стимулировать некоторые реакции, протекающие после образования флорального стимула [17, 25, 27].

В ходе эксперимента мы наблюдали повышение содержания и активности АБК в листьях и АМС всех изогенных по генам *E* линий сои независимо от продолжительности фотопериода. Однако характер и интенсивность накопления и распределения этого гормона в надземной части растений зависели от генотипа линий, который определяет уровень их фотопериодической чувствительности. Так, у ФПН линий *e1E2e3* и *e1e2e3* больше АБК накапливалось в АМС, чем в листьях, при-

чем как при длинном, так и коротком дне. У КД линий *E1E2E3*, *E1e2e3* и ФПН линии *e1e2E3* к концу опыта содержание и активность АБК при длинном дне были выше в листьях, при коротком, наоборот, в АМС. Вероятно, это связано с тем, что при сокращении фотопериода уровень АБК в листьях указанных линий значительно повышался к 7-му дню, а затем снижался к концу опыта. В АМС АБК более интенсивно накапливалась за вторую неделю опыта, что может свидетельствовать об интенсивном оттоке АБК из листьев в апекс. Это согласуется с тем, что при сокращении фотопериода АБК преимущественно накапливается в АМС сои, что влияет на активность АБК-чувствительных генов и их транскриптов, ответственных за дальнейший флоральный морфогенез и развитие цветка [28, 29]. В условиях 16-часового фотопериода как в листьях, так и в АМС этих линий уровень АБК в течение опыта повышался постепенно.

Такая разница в динамике накопления АБК и ее активности в условиях разной продолжительности фотопериода у исследуемых линий скорее всего связана с разными сроками перехода к генеративному развитию. Так, ранее нами показано, что ФПН линии практически сразу (в течение 4–5 дней) после окончания эксперимента зацветали при длинном дне, а у КД линий в этих условиях продолжалась вегетативная фаза, характеризующаяся активными ростовыми процессами [3]. В свою очередь, это может объясняться наличием доминантного гена *E1* в генотипах КД линий, который в неиндуктивных условиях является самым сильным репрессором цветения среди всех генов *E* [22, 26]. При коротком фотопериоде все линии переходили к цветению примерно в одни и те же сроки, причем практически сразу после завершения фотопериодического воздействия. Позже всех из ФПН линий при коротком (на 3–4 дня) и, особенно, при длинном дне (на 8–10 дней) к генеративной фазе переходила линия *e1e2E3* [3]. Это, вероятно, обусловлено наличием в ее генотипе доминантного гена *E3*, регулирующего циркадные часы и экспрессию гомологов гена *FT* (*GmFT2a* и *GmFT5a*), продукт которого, как считают, является флоральным стимулом [18, 19].

Таким образом, установлено, что у исследованных линий содержание и активность АБК в листьях и АМС в течение опыта изменялись по-разному в зависимости от различий генотипа по генам *E* и продолжительности фотопериода. Это дает основание предположить, что гены *E*, которые определяют фотопериодическую чувствительность сои, задействованы в регуляции скорости перехода к цветению опосредованно, через детерминацию процессов синтеза, деградации и баланса АБК в листьях и апикальных меристемах стебля.

1. *Практикум по росту и устойчивости растений* / Под ред. В.В. Полевого, Т.В. Чирковой. — СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2001. — 98 с.
2. Савинский С.В., Драгвоз И.В., Педченко В.К. Определение содержания зеатина, индоллил-3-уксусной и абсцизовой кислот в одной растительной пробе методом высокоэффективной жидкостной хроматографии // Физиология и биохимия культ. растений. — 1991. — 23, № 6. — С. 611–618.
3. Южно Ю.Ю., Жмурко В.В. Темпи розвитку та рости процесів у ізогенних за генами *EE* ліній сої (*Glycine max* (L.) Merr.) за умов різного фотоперіоду // Вісн. Харків. нац. ун-ту імені В.Н. Каразіна. Сер. Біологія. — 2010. — Вип. 11. — С. 210–223.
4. Achard P., Cheng H., De Grauwe L. et al. Integration of plant responses to environmentally activated phytohormonal signals // Science. — 2006. — 311. — P. 91–94.
5. Blazquez M.A., Trenor M., Weigel D. Independent control of gibberellin biosynthesis and flowering time by the circadian clock in Arabidopsis // Plant Physiol. — 2002. — 130. — P. 1770–1775.

6. *Boss P.K., Bastow R.M., Mylne J.S., Dean C.* Multiple pathways in the decisions to flower: Enabling, promoting, and resetting // *Plant Cell*. — 2004. — **16**. — P. 18–31.
7. *Davis S.J.* Integrating hormones into the floral-transition pathway of *Arabidopsis thaliana* // *Plant Cell Environ.* — 2009. — **32**. — P. 1201–1210.
8. *Domagalska M.A., Sarnowska E., Nagy F., Davis S.J.* Genetic analyses of interactions among gibberellin, abscisic acid, and brassinosteroids in the control of flowering time in *Arabidopsis thaliana* // *PLoS One*. — 2010. — **5**. — e14012.
9. *El-Antably H.M.M., Wareing P.F., Hillman J.* Some physiological responses to d,l abscisic acid (dormin) // *Planta*. — 1967. — **73**. — P. 74–90.
10. *Fornara F., Montaigu A., Coupland G.* SnapShot: Control of flowering in *Arabidopsis* // *Cell*. — 2010. — **141**. — P. 550–550.
11. *Go'mez L.D., Gilday A., Feil R. et al.* AtTPS1-mediated trehalose-6-phosphate synthesis is essential for embryogenic and vegetative growth and responsiveness to ABA in germinating seeds and stomatal guard cells // *Plant J.* — 2010. — **64**. — P. 1–13.
12. *Jackson St.D.* Plant responses to photoperiod // *New Phytol.* — 2009. — **181**. — P. 517–531.
13. *Jack T.* Molecular and genetic mechanisms of floral control // *Plant Cell*. — 2004. — **16**. — P. 1–17.
14. *Jung Ch.-H., Wong Ch.E., Singh M.B., Bhalla P.L.* Comparative genomic analysis of soybean flowering genes // *PLoS One*. — 2012. — **7** (6). — e38250.
15. *King R.W., Evans L.T.* Gibberellins and flowering of grasses and cereals: Prizing open the lid of the «Florigen» black box // *Plant Biol.* — 2003. — **54**. — P. 307–328.
16. *Martinez-Zapater J.M., Coupland G., Dean C., Koornneef M.* The transition to flowering in *Arabidopsis* // Cold Spring Harbor: Cold Spring Harbor Lab. Press. — 1994. — P. 403–433.
17. *Podolnyi V., Josefusova Z., Khmel'nitskaya I. et al.* Abscisic acid as a potent regulator of the transition from juvenile to mature stage in *Xanthium strumarium* // *Biol. Plant.* — 1989. — **31**. — P. 139–144.
18. *Price W.B.* Understanding the mechanisms of the photoperiod flowering pathway in soybean // Thesis of the University of Illinois at Urbana-Champaign. — 2012. — P. 94.
19. *Quecini V., Zucchi M.I., Baldin J., Vello N.A.* Identification of soybean genes involved in circadian clock mechanism and photoperiodic control of flowering time by in silico analyses // *J. Integr. Plant Biol.* — 2007. — **49**. — P. 1640–1653.
20. *Razem F.A., El-Kereamy A., Abrams S.R., Hill R.D.* The RNA-binding protein FCA is an abscisic acid receptor // *Nature*. — 2006. — **439**. — P. 290–294.
21. *Simpson G.G., Dean C.* *Arabidopsis*, the rosetta stone of flowering time? // *Science*. — 2002. — **296**. — P. 285–289.
22. *Tasma I.M., Shoemaker R.C.* Mapping flowering time gene homologs in soybean and their association with maturity (*E*) loci // *Crop Sci.* — 2003. — **43**. — P. 319–328.
23. *Thakare D., Kumudini S., Dinkins R.* Expression of flowering-time genes in soybean *E1* near-isogenic lines under short and long day conditions // *Planta*. — 2010. — **231**. — P. 951–963.
24. *Vanneste S., Friml J.* Auxin: a trigger for change in plant development // *Cell*. — 2009. — **136**. — P. 1005–1016.
25. *Wang W.-Y., Chen W.-S., Chen W.-H. et al.* Influence of abscisic acid on flowering in *Phalaenopsis hybrida* // *Plant Physiol. — Biochem.* — 2002. — **40** (1). — P. 97–100.
26. *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.
27. *Wilmowicz E., Keszy J., Kopcewicz J.* Ethylene and ABA interactions in the regulation of flower induction in *Pharbitis nil* // *J. Plant Physiol.* — 2008. — **165**. — P. 1917–1928.
28. *Wong Ch.E., Singh M.B., Bhalla P.L.* Floral initiation process at the soybean shoot apical meristem may involve multiple hormonal pathways // *Plant Signal. Behav.* — 2009. — **4**. — P. 648–651.
29. *Wong Ch.E., Singh M.B., Bhalla P.L.* Molecular processes underlying the floral transition in the soybean shoot apical meristem // *Plant J.* — 2009. — **57**. — P. 832–845.
30. *Wong Ch.E., Singh M.B., Bhalla P.L.* The dynamics of soybean leaf and shoot apical meristem transcriptome undergoing floral initiation process // *PLoS One*. — 2013. — **8**. — e65319.

Получено 22.12.2015

ДИНАМІКА АБСЦИЗОВОЇ КИСЛОТИ В ЛИСТКАХ І АПІКАЛЬНИХ МЕРИСТЕМАХ
СТЕБЛА ІЗОГЕННИХ ЗА ГЕНАМИ *E* ЛІНІЙ СОЇ ЗА РІЗНОЇ ТРИВАЛОСТІ
ФОТОПЕРІОДУ

Ю.Ю. Юхно, В.В. Жмурко

Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна

У трирічних польових дослідах вивчали вміст і активність АБК у листках та апікальних меристемах стебла (АМС) короткоденних (КД) та фотоперіодично нейтральних (ФПН) ізогенних за генами *E* ліній сої за умов довгого (16 год) і короткого (9 год) фотоперіодів. У листках і АМС усіх ліній впродовж дослідження вміст і активність АБК підвищувались незалежно від тривалості фотоперіоду. Однак інтенсивність цього процесу залежала від стану генів *E* в генотипі ліній і тривалості фотоперіоду. У ФПН ліній *e1E2e3* та *e1e2e3* більше АБК накопичувалось в АМС, ніж у листках, як за довгого, так і короткого фотоперіоду. У КД ліній *E1E2E3*, *E1e2e3* і ФПН лінії *e1e2E3* вміст і активність гормону за довгого дня були вищими в листках, а за короткого дня, навпаки, в АМС. Оскільки досліджені лінії різняться за станом генів *E*, які визначають їх фотоперіодичну чутливість, то, ймовірно, ці гени можуть брати участь у регуляції переходу сої до цвітіння за умов різних фотоперіодів через вплив на вміст і активність, а також баланс АБК в листках та АМС.

THE ABA DYNAMICS IN LEAVES AND SHOOT APICAL MERISTEMS (SAM) OF
ISOGENIC BY *E* GENES SOYBEAN LINES UNDER DIFFERENT PHOTOPERIOD

Yu.Yu. Yuhno, V.V. Zhmurko

V.N. Karazin Kharkiv National University
4 Svobody Sq., 61022, Kharkiv, Ukraine

The dynamics of ABA content and activity in the leaves and shoot apical meristems (SAM) of isogenic by *E* genes soybean lines in the conditions of different photoperiod have been studied in field experiments. ABA content and activity in the leaves and SAM of all soybean isolines increased irrespective of photoperiod duration. However, the magnitude of this process depended on *E* gene alleles of isolate genotype as well as on photoperiod duration. The PIS (photoperiodic insensitive) lines *e1E2e3* and *e1e2e3* showed the higher ABA accumulation in SAM both under long and short day. The SD (short-day) lines *E1E2E3*, *E1e2e3* and PIS line *e1e2E3* showed the higher content and activity of ABA in the leaves under long day. On the contrary, in short day ABA level was higher in the SAM of these isolines. It is supposed that *E* genes probably affect the transition to flowering of soybean under different photoperiod through their participation in the regulation of activity, accumulation and balance of ABA in the leaves and shoot apical meristems.

Key words: *Glycine max* (L.) Merr., soybean, isogenic lines, *E* genes, photoperiod, shoot apical meristems, leaves, ABA.